

Mémoire de Master « Mention Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie » « Spécialité Océanographie et Environnements Marins » Année 2

Université Pierre et Marie Curie, Paris VI

Distribution spatiale et utilisation de l'habitat de la population de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) du golfe normand-breton



Philippine CHAMBAULT

Juin 2013

Laboratoire d'accueil : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé Stage réalisé sous la direction de : François GALLY, Pascal MONESTIEZ et Christophe GUINET

Sigles et abréviations

EUNIS : European Nature Information System GAM : Generalized Additive Model GLM : Generalized Linear Model GECC : Groupe d'Études des Cétacés du Cotentin **GPS** : Global Positioning System h : heures IFREMER : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer IUCN : International Union for Conservation of Nature Km : kilomètres log : logarithme décimal m : mètres MODIS : Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer NASA : National Aeronautics and Space Administration Npc : Nombre de premiers contacts pc : premiers contacts PDA : Personal Digital Assistant SIG : Système d'Information Géographique SHOM : Services Hydrographiques et Océanographiques de la Marine SST : Température de Surface Tpspc : Temps correspondant aux premiers contacts Tpsrech : Effort de recherche en l'absence d'individus Tpssuivi : Effort de recherche lors des suivis d'individus

Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier toutes les personnes ayant contribuées à la collecte des six années d'échantillonnage au sein du GECC, sans qui les données n'auraient pas pu être analysées.

Un grand merci à François GALLY, directeur du GECC et maître de stage pour m'avoir confié cette mission et pour son investissement quotidien au sein du projet. Je suis également reconnaissante à Christophe GUINET pour ses précieux conseils en écologie des cétacés, ainsi qu'au temps consacré au suivi du projet.

Je tiens également à remercier chaleureusement Pascal MONESTIEZ, troisième et dernier maître de stage pour son riche enseignement en statistiques spatiales. Malgré les fréquents déplacements imposés entre ses deux laboratoires de recherche (INRA d'Avignon et le CEBC), Pascal a su se rendre disponible pour m'apporter l'encadrement nécessaire au bon déroulement du stage.

Enfin, je remercie les chercheurs ainsi que tous mes collègues et amis du laboratoire pour leur bonne humeur et les bons moments passés à Chizé.

Table des matières

1	Intr	oductio	n	1
2	Mat	ériels et	t méthodes	4
	2.1	Zone d	l'étude	4
	2.2	Échant	tillonnage	5
	2.3	Analys	se spatiale à l'aide d'outils géostatistiques	6
		2.3.1	Pondération par l'effort de prospection	6
		2.3.2	Modèle mathématique	7
		2.3.3	Interpolation par krigeage ordinaire	8
	2.4	Modèl	e d'habitat	9
		2.4.1	Données environnementales	9
		2.4.2	Correspondance entre les covariables et les points de premiers contacts	11
		2.4.3	Modèles Additifs Généralisés (GAMs)	12
		2.4.4	Modèles prédictifs	13
3	Rési	ıltats		14
	3.1	Distrib	pution spatiale de la population	14
		3.1.1	Krigeage sur la période 2007-2012	14
		3.1.2	Krigeage par saison	15
	3.2	Modèl	e d'habitat	17
		3.2.1	Modèle explicatif	17
		3.2.2	Modèle prédictif	19
4	Disc	ussion		21
Ré	féren	ces		26
5	Ann	exes		32

1 Introduction

Le grand dauphin (*Tursiops truncatus*, Montagu, 1821) est un prédateur marin supérieur appartenant à l'ordre des cétacés ainsi qu'à la famille des delphinidés (Wells and Scott, 1999). C'est probablement l'un des cétacés les plus étudiés à travers le monde (Connor et al., 2000). Espèce cosmopolite, le *Tursiops truncatus* est présent dans la majorité des océans mondiaux depuis les eaux subpolaires jusqu'aux eaux tropicales. De nombreuses populations fréquentent les eaux côtières (Wells et al., 1980, Kenney, 1990), adoptant un comportement généralement sédentaire (Wilson et al., 1999). Parmi les nombreuses populations sédentaires d'Europe, on en dénombre cinq dans les eaux françaises métropolitaines : deux en mer Méditerranée, deux en mer d'Iroise (Liret, 2001) et une dans le golfe normand-breton (Louis et al., in review).

Étant un prédateur supérieur, le *Tursiops truncatus* régule les niveaux trophiques inférieurs (Bowen, 1997) et permet de rendre compte de l'état de santé de tout un écosystème (Torres et al., 2008). Outre son importance à l'échelle de l'écosystème, le grand dauphin est une espèce d'intérêt au niveau communautaire. En effet, il figure tout d'abord sur la liste rouge de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) (Hammond et al., 2008). Il est aussi présent sur les annexes II et IV de la directive européenne « Habitats Faune Flore » (92/43/EEC), ce qui lui confère le statut d'espèce d'intérêt prioritaire et communautaire, dont l'habitat nécessite la mise en place de mesures de protection passant par la désignation de Zones Spéciales de Conservation (ZSC) dans le cadre du réseau Natura 2000 (Ingam and Rogan, 2002)

Assurer la conservation d'une telle espèce passe tout d'abord par l'amélioration de la connaissance de son écologie. Il est donc fondamental de connaître à la fois sa distribution spatiale et ses interactions avec l'environnement afin d'adopter les stratégies de conservation les plus adaptées (Wiens, 1989). Un certain nombre d'études ont montrées que le *Tursiops truncatus* présente des patrons de distribution variés, associés à son comportement qui peut être soit migrateur (Kenney, 1990), soit nomade (Tanaka, 1987) ou encore résident (Wells et al., 1987). Comprendre comment une espèce interagit avec son environnement permet de connaître les facteurs qui influencent sa distribution. Un large panel de caractéristiques physiques (fronts, courants, topographie, température de surface) et biologiques (nature du fond) du milieu semblent être de bons prédicteurs de l'utilisation de l'habitat et du comportement de recherche alimentaire du *Tursiops truncatus* (Wilson et al.,

1997; Ingam and Rogan, 2002; Bailey and Thompson, 2010).

Dans ce contexte de conservation, le Groupe d'Étude des Cétacés du Cotentin (GECC), association de la loi 1901, œuvre depuis 1995 dans la préservation des mammifères marins en mer de la Manche. Étant donné la prédominance du grand dauphin dans cette zone, l'objectif initial du GECC est le suivi de cette population en procédant à l'identification des individus. Lorsqu'un groupe est aperçu, les nageoires dorsales, caractéristiques de chaque dauphin sont photographiées. En effet, sur son aileron dorsal, chaque individu possède des marques et cicatrices qui lui sont propres et qui permettent une identification. À partir de ces données, il est possible d'appliquer la méthode de capture-marquage-recapture (CMR) pour estimer les paramètres vitaux de la population. La technique de photo-identification est largement utilisée dans le domaine des cétacés afin d'estimer l'abondance et la distribution des populations (Würsig and Jefferson, 1990; Hammond, 1986).

Dans un deuxième temps, le GECC souhaite cartographier la distribution de l'espèce tout en modélisant son habitat à l'aide des données déjà collectées. Les méthodes le plus communément utilisées pour traiter une telle problématique sont basées sur des techniques de « distance sampling » réalisées à l'aide de transects linéaires ou en zig-zag (Thomas et al., 2010). Ici, nous disposons de données issues de prospections *ad libitum* ou opportunistes et dont l'objectif est de trouver le plus rapidement possible des groupes de grands dauphins sur l'ensemble de la zone d'étude afin de procéder à un travail de photo-identification. Hors, un tel protocole d'échantillonnage n'est pas à priori le plus adapté dès lors qu'on l'applique à l'étude d'une distribution spatiale. En effet, un échantillonnage opportuniste est tout d'abord non homogène, créant une importante variabilité de l'effort de prospection sur la zone d'étude. Une telle méthode de prospection créée également de fortes auto-corrélations entre les observations lors des suivis d'individus, ce qui constitue un biais important pour cartographier la distribution. Il est bien souvent possible de contourner de tels biais liés à l'échantillonnage à l'aide d'outils statistiques spécialement adaptés.

L'auto-corrélation peut avoir deux origines. La première est utile pour procéder à l'interpolation par krigeage afin de cartographier la distribution spatiale d'une population. La seconde peut induire de nombreux biais dans la distribution et provient de la dépendance spatio-temporelle des données. Afin de tenir compte à la fois de ce deuxième cas d'auto-corrélation et de l'hétérogénéité spatiale de l'effort, depuis les années 1970 les géostatistiques ont été appliquées à l'écologie (Freire et al., 1992), et ont permis de développer de nouvelles méthodes. Ici, l'auto-corrélation provient des phases de suivis lors de la photo-identification. En effet, lorsqu'un groupe d'individus est observé, un premier contact est établi, puis une phase de suivi est menée afin de procéder à l'identification des individus. Ces phases de suivi génèrent des auto-corrélations entre les données, ce qui tend à surestimer la présence des animaux. De plus, les suivis constituent des points de non recherche, qui par conséquent, ne peuvent être pris en compte dans l'effort de prospection. C'est pourquoi, ces phases de non recherche ont été ignorées pour ne conserver que les points de premiers contacts avec les groupes d'individus. L'utilisation de ces premiers contacts permet également de pallier l'effet éventuel du bateau qui pourrait affecter le comportement et par conséquent les trajectoires des animaux (Wilson et al., 1997).

Afin de pallier l'hétérogénéité spatiale de l'effort de recherche, il est nécessaire de pondérer le nombre d'observations par l'effort d'échantillonnage d'une zone donnée, en temps passé à la recherche des individus (en minutes) (Littaye et al., 2004). Toutefois, cette méthode est susceptible d'amplifier l'hétérogénéité de la distribution en donnant trop de poids à des observations isolées liées à un effort de prospection faible (Monestiez et al., 2006). C'est en effet le cas si un groupe d'individus a été observé une seule fois à un endroit précis. Le ratio va être élevé (nombre d'observations et effort de prospection faibles) comparé à des observations liées à des passages répétés sur une même zone fréquemment utilisée par les individus (effort de prospection et nombre d'observations élevés).

En géostatistiques, les caractéristiques liées à de telles distributions entraînent des difficultés menant à des cartes de distribution pauvres, ne reflétant pas l'intégralité de l'information issue des observations (Monestiez et al., 2006). Pour contourner ces difficultés, il est possible de modéliser les observations par des lois de Poisson puisqu'il s'agit de comptages aléatoires discrets, conditionnés par un champ aléatoire spatial représentant la densité des animaux (Kaiser and Cressie, 1997). Cette méthode permet d'interpoler les données et donc de fournir des cartes de distribution adaptées.

L'utilisation des géostatistiques combine à la fois l'échantillonnage opportuniste à l'analyse spatiale permettant d'analyser cette distribution en fonction de co-variables environnementales dans le but d'expliquer et de prédire la distribution des individus.

Cette étude se décline en deux volets : un méthodologique, l'autre écologique. Le premier volet vise à cartographier la distribution spatiale du *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton

à l'aide d'outils géostatistiques. Il s'agit à partir des données initialement récoltées par le GECC pour étudier la démographie de la population, d'étudier sa distribution spatiale. Pour cela, nous déterminerons la méthodologie la plus adaptée pour caractériser cette répartition, à l'aide d'outils géostatistiques.

Le second volet, axé davantage écologie, vise à identifier les covariables en construisant un modèle d'habitat afin d'expliquer la distribution de cette population. Ces deux volets soulèvent les deux questions suivantes :

La distribution du *Tursiops truncatus* peut-elle être cartographiée à partir des données déjà acquises par le GECC ? Si oui, à l'aide de quels outils géostatistiques ?

Cette distribution peut-elle être expliquée et éventuellement prédite par l'action des covariables environnementales ?

2 Matériels et méthodes

2.1 Zone d'étude

La zone d'étude se situe au large de la péninsule du Cotentin, en mer de la Manche (Figure 1a et Figure 1b). Elle s'étend de St-Vaast-la-Hougue à la pointe d'Erquy, et comprend l'intégralité des îles anglo-normandes (Aurigny, Jersey, Guernesey, Ecréhous, Minquiers, etc.), ainsi que l'archipel de Chausey situé au large de Granville. La zone à couvrir s'étend sur approximativement 7800 km² (130 km par 60 km) et dépend fortement des conditions météorologiques. Pour être en mesure d'optimiser la détection des animaux, il est donc nécessaire que les conditions soient situées entre 0 et 3 sur l'échelle de Beaufort. Selon ces conditions et la zone couverte lors des sorties précédentes, le GECC dispose de quatre ports de départ : Cherbourg, Dielette, Granville et Cancale.



FIGURE 1 – Zone d'étude (a) et effort de prospection (efforts de recherche et de suivi) cumulé sur les 6 années d'observation (b). L'échelle de l'effort de prospection est en logarithme décimal et les valeurs correspondent au temps passé dans chaque pixel en minutes.

2.2 Échantillonnage

Les données ont été collectées par le GECC entre 2007 à 2012. Durant cette période, 396 sorties ont été réalisées à l'aide d'un semi-rigide de 6,20 m. Le temps passé en mer durant cette période représente un total de 2263,8 heures de prospection (Tableau 1). Lors de chaque sortie, un Global Positioning System (GPS) enregistre la position du bateau toutes les minutes. En plus du GPS, un « Personal Digital Assistant » (PDA) enregistre la position des groupes d'individus rencontrés, ainsi que l'heure de la rencontre. Dans cette étude, chaque observation correspond à un groupe rencontré et non à une abondance d'individus. L'effectif par groupe n'a pas été pris en compte car cette information n'était pas disponible pour l'intégralité du jeu de données. On obtient donc la position des observations, l'itinéraire emprunté lors de l'effort de prospection en l'absence d'individu, ainsi que la durée et l'itinéraire de chaque suivi durant les phases de photo-identification.

	Année						Total
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	10141
Nombre de sorties	97	49	53	66	80	51	396
Nombre de premiers contacts	59	33	48	80	156	53	429
Durée totale de prospection (h)	373,7	261,2	306,8	414,2	572,8	355,1	2263,8

Tableau 1 – Répartition de l'effort de prospection par année

Sachant que l'échantillonnage est opportuniste, réalisé *ad libitum* et qu'il est dépendant des conditions météorologiques, on dénote une importante variabilité spatiale (Figure 1b) et interannuelle (Figure 2). En effet, le nombre total de sorties par an varie d'un minimum de 49 (12,4%) en 2008, à un maximum de 97 en 2007, représentant près d'un quart des sorties (24,5%) sur la période. Par conséquent, cette variabilité est répercutée sur l'effort de prospection qui va également varier au cours des saisons, avec un nombre minimal de sorties à l'automne (43) qui représente 11% de l'échantillonnage, alors qu'on observe un maximum en été (194), représentant près de la moitié des sorties sur l'ensemble de la période (49%).



FIGURE 2 – Distribution interannuelle et intersaisonnière du nombre de sorties

2.3 Analyse spatiale à l'aide d'outils géostatistiques

2.3.1 Pondération par l'effort de prospection

Les analyses ont été réalisées sous le logiciel R version 2.15.3 à l'aide des packages sp, rgdal, raster et mgcv. La zone d'étude a tout d'abord été quadrillée en pixels de 0,015° de longitude par

 $0,015^{\circ}$ de latitude (environ 2 km²), ce qui correspond à 11160 pixels (120×93). Ensuite, l'effort d'observation a été calculé, il s'agit de la durée totale en minutes passée par pixel. On distingue trois efforts d'observation différents : l'effort de recherche correspondant au temps passé à la prospection en l'absence d'individu (*tpsrech*), l'effort lors d'un premier contact (*tpspc*) et l'effort lors des suivis d'individus pendant la phase de photo-identification (*tpssuivi*) (Tableau 2). Dans certains cas, il arrive que l'on ne parvienne pas à suivre les individus, on obtient donc des efforts de premier contact isolés. Ces efforts ont été calculés sur la base de l'intervalle de temps qui sépare les enregistrements. Dans le cas d'un écart avec le relevé précédent qui serait inférieur ou égal à une minute, on compte ce temps dans le pixel d'arrivée, sinon on le limite à une minute (fréquence d'enregistrement du GPS). Compte tenu de la vitesse du bateau, on suppose qu'en général on n'obtient qu'un enregistrement par pixel de 2 km², d'où le choix de ces résolutions spatiales et temporelles.

Parallèlement à l'effort d'observation, le nombre total de premiers contacts par pixel a été calculé, sachant que les données d'observation des six années ont été agrégées. Seuls l'effort lors des premiers contacts ainsi que l'effort de prospection en l'absence d'individu ont été conservé pour l'analyse (on ignore les temps de suivi). Ceci a permis de pondérer pour chaque pixel contenant au moins un premier contact, l'effectif de premier contact (*Npc*) par l'effort total de recherche (*tpsrech*+*tpspc*) afin d'obtenir une densité de présence. Le Tableau 2 synthétise la distribution de l'effort d'observation par an ainsi que le nombre de premiers contacts contenus dans chaque pixel prospecté.

2.3.2 Modèle mathématique

Il a ensuite été nécessaire de choisir le modèle de variabilité spatiale ainsi que les paramètres de variabilité qui seront utilisés lors de l'interpolation. Pour pallier l'hétérogénéité de la distribution, les observations de premiers contacts ont été pondérées par l'effort de recherche (Monestiez et al., 2006). Afin d'interpoler les données d'observation aux endroits non échantillonnés, une loi de Poisson a été appliquée. En effet, les données d'observation sont discrètes et proviennent d'un tirage aléatoire ; les événements conditionnellement à la distribution spatiale sont supposés indépendants. *Zpc* est la variable aléatoire régionalisée de chaque point de premier contact *pc* qui va être utilisée

pour prédire la variable aléatoire Y pc, non échantillonnée. Le modèle s'écrit sous la forme :

$$Zpc[Ypc \sim P[Tpc.Ypc] \tag{1}$$

T correspond à l'effort d'échantillonnage en minutes. La covariance de la variable prédite *Y pc* est notée CY(pc - pc'), et s'applique entre deux points de premiers contact *pc* et *pc'*. Cette covariance peut être remplacée par le variogramme suivant :

$$\gamma y(h) = \sum \left(\frac{T \alpha T \beta}{T \alpha + T \beta} \right) \left(\left[\frac{1}{2} \left(\frac{Z \alpha}{T \alpha} - \frac{Z \beta}{T \beta} \right) \right]^2 - 0, 6, \frac{m}{2} \right)$$
(2)

Considérons deux points de premiers contacts $Z\alpha$ et $Z\beta$ distants de *h*. Le variogramme entre $Z\alpha$ et $Z\beta$ correspond à la variance de la différence entre ces deux densités de premiers contacts $\frac{Z\alpha}{T\alpha} - \frac{Z\beta}{T\beta}$, avec *T* l'effort temps (*tpsrech*+*tpspc*). Le terme $\frac{T\alpha T\beta}{T\alpha+T\beta}$ est un pondérateur utilisé pour homogénéiser la variance de cette différence de densités et $0, 6.\frac{m}{2}$ est un terme de correction (Monestiez et al., 2006). Le variogramme obtenu illustre la variance de l'écart entre les points selon la distance *h* qui les séparent. Plus cette distance *h* est réduite, plus les points de premiers contacts seront a priori similaires et donc plus leur variance sera faible. A l'inverse, des points très éloignés l'un de l'autre auront une variance plus élevée.

2.3.3 Interpolation par krigeage ordinaire

À l'aide du variogramme obtenu, une technique de krigeage ordinaire a ensuite été appliquée afin de prédire des valeurs de premier contact Ypc à des points non échantillonnés. L'objectif est de trouver les meilleurs paramètres en interpolant Zpc pour obtenir une carte de distribution la plus précise possible. La résolution spatiale de ce krigeage a été fixée à 0,005° de longitude par 0,005° de latitude. À partir de la covariance entre les observations Zpc et la covariance entre les observations Zpc et les valeurs prédites Ypc, on calcule le paramètre pondérateur λ . Le krigeage de Ypc est issu d'une relation linéaire correspondant au produit de la densité de premier contact $\frac{Z\alpha}{T\alpha}$ en un point α par un pondérateur λ (Monestiez et al., 2006).

$$Y0 = \sum \lambda \alpha \frac{Z\alpha}{T\alpha}$$
(3)

On suppose que la somme des pondérateurs λ est égale à 1. Afin de tenir compte des effets éventuels de l'année et/ou de la saison sur la distribution, les valeurs des efforts en temps et des effectifs de premiers contacts ont été extrait pour les quatre saisons de chacune des six années. Ainsi, pour chaque saison des six années d'échantillonnage, une matrice a permis de stocker toutes les informations calculées précédemment. Chacune de 24 matrices contient donc n lignes correspondant au nombre de pixels prospectés par saison, ainsi que les informations suivantes en colonne : longitude et latitude associées au pixel, effort de recherche (*tpsrech*), effort de premier contact (*tpspc*), somme de l'effort de recherche et de l'effort premier contact (*effortrech+tpspc*), densité de premier contact $\frac{Npc}{effortrech+tpspc}$ ainsi que les effectifs de premiers contacts (*Npc*). Les 24 matrices ont ensuite été concaténées pour compiler les données des six années.

Tableau 2 – Efforts d'observation et effectifs de premiers contacts par an. *tpsrech* est le temps de prospection par pixel (en minutes) en l'absence d'individus, *tpsrech*>0 l'effort de recherche en présence d'individus, *tpspc* l'effort de prospection lors des premiers contacts et *Npc* correspond au nombre de premiers contacts cumulés par pixel.

	Années ,							
Nombre de pixels	2007	2008	2009	2010	2011	2012	Iotal	
tpsrech=0	10388	10417	9772	9643	9250	9906	59376	
tpsrech>0	494	597	1135	1445	1444	1047	6162	
tpspc>0	43	28	44	60	125	44	344	
Npc	59	33	48	80	156	53	429	

2.4 Modèle d'habitat

2.4.1 Données environnementales

Les paramètres physico-biologiques jouant un rôle prépondérant dans les interactions entre proies et prédateurs, il est essentiel de déterminer les relations entre ces facteurs environnementaux et la distribution du grand dauphin. Tout d'abord, les caractéristiques océanographiques du milieu telles que la bathymétrie semblent fortement influencer la distribution du *Tursiops truncatus*. En effet, plusieurs études ont montré que la profondeur était un indicateur de l'efficacité de recherche alimentaire (Wilson et al., 1997; Karczmarski et al., 2000; Hastie et al., 2004). Les données bathymétriques proviennent du SHOM (Services Hydrographiques et Océanographiques de la Marine, 2010). Il s'agit d'un fichier de type raster SIG, dont la résolution spatiale est de 100 m par 100 m

(Tableau 3).

Covariables	Intérêt	Référence	Type de fichier	Source	
Catágoria da substrat	Distribution des proies	Bailey et Thompson, 2010	Vectors SIC	IEDEMED	
Calegorie de substrat	Hydrodynamisme	Macleod et al., 2004	vecteur SIG	IFKEMEK	
		Hastie et al., 2004			
Bathymétrie	Efficacité de pêche	Karczmarski et al., 2000 Raster SIG		SHOM 2010	
		Wilson et al., 1997			
Ducceité du fond	Effeccitá de pâche	Deiley at Thompson 2010	Dester SIC	Ecart-type	
Rugosite du Iona	Efficache de peche	Balley et Thompson, 2010	Kaster SIG	des profondeurs	
Température de	Reproduction				
Surface	Développement des juvéniles	Gaskin, 1968	Grille Longitude Latitude	NASA	
(SST)	Distribution des proies				

Tableau 3 - Covariables environnementales utilisées

Le gradient bathymétrique est également lié à la distribution des Delphinidés puisque d'après Hastie et al. (2004), certaines formes de comportement de recherche alimentaire sont intimement corrélées à de forts gradients bathymétriques. Ces fortes pentes peuvent en effet créer des barrières physiques pour les proies, ce qui présenterait un facteur d'efficacité pour la recherche alimentaire du *Tursiops*. À partir des données raster de la bathymétrie à une résolution de 100 m par 100 m (Annexe 10a), il a été possible de calculer l'écart-type de la profondeur dans chaque pixel de 2 km² (Annexe 10c). Cet écart-type reflète la rugosité du fond et donne une image du relief sousmarin. On associe une variance élevée à une forte rugosité, soit à un fond marin caractérisé par une variation de relief importante, et inversement. En raison d'une forte corrélation entre la rugosité et la pente (Spearman : 0,86, p<0.001), cette dernière a été retiré du modèle car redondante (Annexe 10d).

En plus des facteurs océanographiques, des paramètres biologiques peuvent expliquer la distribution des populations de petits cétacés. La nature du fond en est un bon exemple puisqu'elle renseigne sur l'hydrodynamisme (Bailey and Thompson, 2010), mais également sur l'habitat préférentiel de leurs proies et par conséquent sur leur distribution (Macleod et al., 2004). Dans cette étude, le paramètre utilisé comme type d'habitat provient de l'IFREMER. Il s'agit d'un fichier SIG de type vecteur contenant les codes habitats de la nomenclature Européenne EUNIS (European Nature Information System) à la résolution de 250 m (Tableau 3). EUNIS est un système de classification des habitats européens fondé sur la typologie CORINE Biotopes. Dans la zone d'étude on distingue 25 habitats différents. Chaque habitat est issu du croisement des trois variables suivantes : nature du substrat (sable, grossier, dur), zone biologique (infralittoral, circalittoral) et tension de cisaillement au fond reflétant l'hydrodynamisme (battu, abrité) (Hamdi et al., 2010).

Enfin, la température de surface (SST) peut expliquer la distribution du *Tursiops truncatus*. Cette variable semble en effet favoriser la mise bas et le développement des jeunes (Gaskin, 1968). La température de surface pourrait également renseigner sur la distribution des ressources alimentaires du grand dauphin (Tableau 3). Les données de température de surface sont issues du système Ocean Color Giovanni mis en place par la National Aeronautics and Space Administration (NASA). Ces données ont été collectées par télédétection à l'aide du satellite MODIS-Aqua (11 microns day), dont la résolution spatiale est de 4 km. Pour les 24 saisons des six années d'étude, un fichier contenant la SST ainsi que les coordonnées du point considéré (longitude, latitude) ont été extrait depuis le site de la NASA (Annexe 11).

2.4.2 Correspondance entre les covariables et les points de premiers contacts

Une fois les fichiers raster (bathymétrie, rugosité), vecteur (type de substrat), longitude-latitude (SST) importés sous R, la correspondance entre les points de premiers contacts et chaque covariable a été réalisée.

Le raster de la bathymétrie était constitué d'une grille contenant des pixels de 100 m² chacun. Or, la résolution utilisée pour cartographier la distribution était initialement de 2 km², plusieurs profondeurs étaient donc renseignées par pixel de 2 km². Pour chaque pixel de la zone associé à un effort (de recherche ou premier contact), il a donc fallu extraire la profondeur la plus proche du centre du pixel. En passant d'un système de projection latitude-longitude (WGS1984) à un système RGF93-Lambert93 (en km), il a été possible de calculer les profondeurs correspondantes dans un périmètre de 200 m autour du centre du pixel. Ensuite, ces profondeurs ont été classées selon un ordre croissant, permettant ainsi d'extraire la profondeur située à une distance minimale du centre du pixel. De la même manière, le calcul de l'écart-type des profondeurs associées à ces mêmes pixels a permis de renseigner sur la rugosité du fond.

En raison de l'hétérogénéité spatio-temporelle des données, les 25 habitats ne sont pas représentés de façon homogène sur l'ensemble du jeu de données. C'est pourquoi, dans un souci de représentativité, ils ont été regroupés en trois catégories : substrat meuble, grossier et dur (Annexe 10b). Ce regroupement s'est basé uniquement sur la nature du substrat, on a donc volontairement négligé l'hydrodynamisme et la zone biologique, aussi nommée étage littoral (infralittoral, circalittoral) qui est ici renseignée par la variable bathymétrie, dont on peut donc se passer. Enfin, le niveau de détail de la nomenclature n'apportait pas d'information pertinente lors de la création des modèles d'habitat. C'est pourquoi cette classification en trois catégories semble être la plus adaptée. Après avoir réalisé ce regroupement, la catégorie de substrat a été extraite pour chaque pixel associé à un effort (de recherche et/ou de premier contact).

Le fichier contenant les valeurs des températures de surface a une résolution spatiale de 4 km². Tout comme la bathymétrie, la valeur de la température associée au point le plus proche du centre de chaque pixel a été conservée. Enfin, pour chacune des quatre variables environnementales, les valeurs associées aux pixels contenant un effort ont été extraites pour chaque saison des six années d'échantillonnage, soit 24 fois par covariable (4 saisons pour 6 années). Les données ont ensuite été compilées dans un seul et unique tableau, qui sera utilisé par la suite dans les modèles d'habitats. Dans ce tableau chaque ligne correspond à un pixel et contient l'effort total (*effortrech*+*tpspc*), l'effectif de premier contact (*Npc*), ainsi qu'une variable qualitative la catégorie de substrat, et trois variables quantitatives, la profondeur, la rugosité et la SST.

2.4.3 Modèles Additifs Généralisés (GAMs)

Parmi les différentes techniques de modélisation utilisées en écologie, les modèles de régression de types Generalized Linear Model (GLM) et Generalized Additive Model (GAM) semblent être les plus utilisées. Les GAMs sont des GLMs pour lesquels le prédicteur linéaire est composé d'une somme de fonctions d'ajustement f relatives aux covariables X (Hastie, 1990).

$$g\{E(Yi)\} = Xi\theta + \sum fj(Xi) \tag{4}$$

Comparés aux GLMs, les GAMs apportent une certaine flexibilité afin de capturer les relations non linéaires entre la présence d'animaux et les variables environnementales (Redfern et al., 2006). Disposant de relations non linéaires entre la distribution et les covariables, des GAMs ont donc été utilisés dans le but d'examiner le rôle des covariables environnementales (bathymétrie, rugosité et SST). Les GAMs permettent un ajustement des fonctions non-linéaires relatives aux covariables. Puisqu'il s'agit de comptages (Npc), le modèle a été ajusté à l'aide d'une régression de Poisson associée à une fonction de lien log(g) (Wood, 2006a). Par conséquent la variable à expliquer correspond à l'espérance du nombre de premiers contacts, soit log(E[Npc]). Il est toutefois plus pertinent de modéliser la densité de premier contact pondérée par l'effort car ce dernier varie dans le temps et dans l'espace. C'est pourquoi, il est important de placer la variable *effort* en *offset*, précédée de la fonction *log*, ce qui équivaut à considérer la densité de premiers contacts.

$$log\left(\frac{Npc}{effort}\right) = X.b \tag{5}$$

$$log(Npc) = X.b + log(effort)$$
(6)

Les trois variables quantitatives ont été centrées-réduites puis testées dans différents modèles, à l'aide du package mgcv sous R (Wood, 2006b). Un modèle a été réalisé par saison, toutes années confondues, dans le but de tester l'effet éventuel des saisons sur la distribution et de tenter d'expliquer cette fluctuation intersaisonnière à l'aide des quatre variables : bathymétrie, rugosité du fond, SST et catégorie de substrat.

2.4.4 Modèles prédictifs

Les GAMs ont ensuite été utilisés pour prédire la distribution de la population à l'extérieur de la zone prospectée. Par souci de cohérence avec les cartes de distribution obtenues, la résolution spatiale des modèles prédictifs a été fixé à 0,015° de longitude par 0,015° de latitude. Sachant que seule la température de surface présente une variabilité temporelle, une prédiction a été réalisée pour chaque saison de chaque année, soit 24 prédictions. Les six prédictions ont ensuite été moyennées afin d'obtenir une carte de prédiction pour chaque saison.

3 Résultats

3.1 Distribution spatiale de la population

3.1.1 Krigeage sur la période 2007-2012

Le variogramme représentant la covariance entre la variable Zpc et la variable Ypc prédite a permis d'identifier la structure spatiale des données (Équation 2). Il suit une courbe exponentielle et indique que la variance augmente avec la distance qui sépare chaque couple de points de premiers contacts pour se stabiliser aux alentours de 1.10^{-4} , pour une distance de 35 km (Figure 3a). Ce variogramme a permis de réaliser l'interpolation par krigeage des points de premiers contacts (Équation 3) et d'obtenir la carte de densité issue du cumul des six années de prospection. La population apparaît distribuée en "patch" sur l'ensemble de la zone prospectée (Figure 3b). La densité varie de $2,67.10^{-4}$ à 0,067 premier contact par pixel, et la densité moyenne avoisine $1,44.10^{-3}$. On observe de plus fortes densités aux alentours des Minquiers (archipel situé entre $-2,5^{\circ}$ et $-2,2^{\circ}$ de longitude et $48,9^{\circ}$ et 49° de latitude) et au large du port de Granville.



FIGURE 3 – Variogramme (a) et densités de premiers contacts issues du krigeage sur la période 2007-2012
(b) . En pointillés est représenté le variogramme non corrigé et en train plein son ajustement; l'axe des ordonnées est en nombre de premiers contacts par minutes (a). Les densités correspondent au cumul des premiers contacts par pixel, pondérés par l'effort de prospection en minutes (b).

3.1.2 Krigeage par saison

Les krigeages saisonniers ont été réalisé sur la base du variogramme obtenu pour l'ensemble de la période 2007 à 2012 (Équation 3, Figure 2). À l'automne, les densités de premiers contacts sont en moyenne de $1,69.10^{-3}$ (Figure 4a). Les plus faibles atteignent $1,35.10^{-4}$ et les maximales 0,076. La distribution est hétérogène et semble concentrée aux Minquiers, où les densités sont les plus élevées. D'autres "patch" de plus petites tailles et de plus faibles densités sont distribués aux alentours de la Baie du Mont St Michel ainsi qu'au nord-est de Jersey. La partie centrale de la zone d'étude semble dépourvue d'individus en raison de l'inégalité de l'effort de prospection, davantage concentré dans les parties nord et sud en cette saison (Annexe 12b).

En hiver, les densités de premiers contacts varient de $3,19.10^{-4}$ à 0,067, avec une densité moyenne de $1,4.10^{-3}$ (Figure 4b). La forte concentration observée à l'automne aux Minquiers est toujours présente en hiver, avec toutefois de plus faibles densités, ne dépassant pas 0,067. (Annexe 12b). On note également des densités plus élevées au large de Dielette.

Au printemps, les densités de premiers contacts s'échelonnent de 0 à 0,072 (Figure 4c). Les densités moyennes sont maximales en cette saison, avoisinant $1,92.10^{-3}$. La population semble se disperser en plusieurs zones de distribution de fortes densités, situées majoritairement dans la partie sud (au sud du Havre de Regnéville-sur-mer). C'est au printemps que la zone de prospection est la plus étendue, allant jusqu'à Guernesey ainsi qu'à la pointe d'Erquy (Annexe 12c).

Durant la période estivale, les densités minimales avoisinent 0 premier contact par pixel, pour une moyenne de $1,72.10^{-3}$ (Figure 4d). C'est la saison pour laquelle les densités sont maximales, atteignant jusqu'à 0,081. La population semble se concentrer de nouveau aux Minquiers, puisque l'on y observe une zone de répartition de grande taille associée à de fortes densités (0,081). Pour le reste, la distribution est hétérogène, composée de petits "patch" de plus faibles densités, localisés majoritairement dans la partie nord de la zone. Par ailleurs, l'effort de prospection paraît relativement homogène en été (Annexe 12d).



FIGURE 4 – Densités de premiers contacts en automne (a), hiver (b), printemps (c) et été (d). Ces densités correspondent au nombre de premiers contacts par pixel pondéré par l'effort de prospection en minutes.

3.2 Modèle d'habitat

3.2.1 Modèle explicatif

Tableau 4 – Résultats des GAMs réalisés par saison. Les valeurs en pourcentage placées entre parenthèses représentent la proportion de la déviance expliquée par le modèle. L'edf correspond au degré de liberté estimé pour les variables quantitatives, aussi appelé estimate qui est le coefficient des variables qualitatives. X² estiment la significativité du modèle, aussi nommé Z-value.

Variables	Aut	omne (8,1	17%)	н	Hiver (13,8%) Printemps (5,39%) Eté (8,54%)			Printemps (5,39%))		
variables	edf	X²	P-value	edf	X2	p-value	edf	X²	p-value	edf	X2	p-value
Intercept	-6,965	-9,201	<0,001	-6,535	-11,71	<0,001	7,054	-13,4	<0,001	6,901	24,719	<0,001
Bathymétrie	1	9,412	<0,01	1,306	4,021	<0,1	1,885	6,82	<0,05	1,837	28,582	<0,001
SST	1	3,18	<0,1	1	0,404	0,525	2,762	5,652	0,126	3,769	24,26	<0,001
Rugosité	2,709	6,888	<0,1	3,054	7,887	<0,1	1	0,047	0,828	3,331	8,492	<0,01
Substrat												
Grossier	1,525	2,039	<0,05	0,396	0,86	0,39	1,092	2,477	<0,05	0,497	2,123	<0,05
Meuble	1,302	1,48	0,138	-1,566	-1,447	0,148	0,497	0;877	0,38	-0,351	-1,046	0,295

Le GAM de la saison automnale explique 8,7% de la déviance de la distribution et deux variables sur les quatre sont significatives : la bathymétrie (p<0,01) et le substrat grossier (p<0,05) (Tableau 4). La relation négative qui lie la densité de premiers contacts à la profondeur indique que cette densité diminue avec la bathymétrie (Figure 5a). Le substrat grossier est également significatif (p<0,05) puisque la densité est supérieure pour des substrats grossiers (Figure 5b).



FIGURE 5 – Relations issues du GAM d'automne entre la densité de premiers contacts et la profondeur (a) et la catégorie de substrat (b).

En hiver, le modèle présente la plus forte déviance, atteignant 13,8% (Tableau 4). Toutefois,

aucune variable n'apparaît significative, seule une tendance est observée pour la bathymétrie et la rugosité (p<0,1 respectivement). La densité de premiers contacts diminue continuellement avec la profondeur (Figure 6a) et augmente jusqu'à atteindre un seuil pour de faibles valeurs de rugosité (~2) pour ensuite réaugmenter (Figure 6b).



FIGURE 6 – Relations issues du GAM d'hiver entre la densité de premiers contacts et la profondeur (a) et la rugosité (b).

C'est au printemps que la déviance expliquée est la plus faible puisqu'elle vaut 5,39% (Tableau 4). La bathymétrie est la variable la plus significative (p<0,05) avec le substrat grossier (p<0,05) (Figure 7b). Toutefois, à la différence des modèles précédents, la densité augmente légèrement jusqu'à l'isobathe des 10 m, puis diminue avec la profondeur (Figure 7a).



FIGURE 7 – Relations issues du GAM de printemps entre la densité de premiers contacts et la profondeur (a) et le type de substrat (b).

En été, la déviance expliquée vaut 8,54% (Tableau 4). La bathymétrie et la température de surface sont très significative (p<0,001). La bathymétrie présente la même tendance que dans les GAMs précédents, à savoir une relation négative avec la densité de premiers contacts. La rugosité apparapit significative en été puisque la densité augmente jusqu'à atteindre un seuil pour de faibles valeurs de rugosité (~2) pour ensuite réaugmenter (Figure 8b). La densité augmente avec la SST pour atteindre un maximum aux alentours de 17,5°C (Figure 8a), au-delà, elle diminue. Enfin, la catégorie substrat grossier semble associée à la densité de premiers contacts (p<0,01).



FIGURE 8 – Relations issues du GAM d'été entre la densité de premiers contacts et la SST (a) et la rugositré du fond (b).

3.2.2 Modèle prédictif

Les modèles prédictifs diffèrent selon la saison considérée mais illustrent les mêmes tendances que celles issues des cartes de distribution. En effet, durant l'automne la population semblerait assez diffuse, occupant une zone relativement étendue allant jusqu'à la Baie de St Brieuc (Figure 9a). A l'inverse, en hiver, les prédictions indiquent une tendance à la concentration sur des aires de répartition plus restreintes, notamment dans les zones peu profondes autour de Jersey et des Minquiers (Figure 9b). On observe la tendance inverse pour la saison printanière (Figure 9c), durant laquelle les densités sont de nouveau largement propagées sur la zone d'étude. Ces cartes de prédictions font apparaître de nouvelles zones de présences potentielles, à savoir autour de Guernesey, au large de la Baie de St Brieuc et de Saint-Vaast-la-Hougue.



FIGURE 9 – Prédictions des densités de premiers contacts pour les 4 saisons : automne (a), hiver (b), printemps (c) et été (d). Les échelles correspondent aux densités de premiers contacts en logarithme décimal, avec les vraies valeurs de densités associées.

4 Discussion

D'après la carte globale de densité des premiers contacts, la population de *Tursiops truncatus* semble distribuée de façon hétérogène dans toute la zone prospectée, et caractérisée par des aires de distribution de différentes densités selon la zone géographique. En effet, on note de fortes densités aux alentours des Minquiers, ce qui pourrait traduire une concentration d'animaux, relativement sédentaires à cette zone. Le faible effort de prospection près de Granville reste probablement la cause essentielle de la forte densité observée, et non causée par une forte probabilité de présence d'individus. La méthode de cartographie utilisée a donc permis d'estimer la distribution de la population de *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton, en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale de l'échantillonnage ainsi qu'en pondérant par l'effort de prospection. Les méthodes traditionnelles qui ne prennent pas en compte la variance spatiale des données supposent bien souvent que l'échantillonnage est homogène (Sullivan, 1991). Le calcul du variogramme rend compte ici de cette structure spatiale et a permis d'estimer la densité de la population à l'aide d'une méthode d'interpolation par krigeage ordinaire (Maravelias et al., 1995).

L'efficacité de tels outils géostatistiques a dors et déjà été montré dans le domaine de l'écologie, en particulier sur le Rorqual commun de Méditerranée (Monestiez et al., 2006). Dans notre étude, une loi de Poisson a été appliquée aux points de premiers contacts et non à l'intégralité des observations, permettant de contourner le biais lié à l'auto-corrélation des observations durant les phases de suivis. La répartition spatiale issue des densités de premiers contacts présente les mêmes patrons de distribution que celles issues des points de suivis, avec toutefois des zones plus concentrées. Avec les points de suivi la distribution paraît plus diffuse et seules les valeurs de densités varient. Elles sont supérieures pour les suivis, qui ont tendance à surestimer la présence d'animaux en raison de la redondance des observations (Annexe 13). L'exclusion de ces points de non recherche représente toutefois une perte d'information et tend à sous-estimer la zone vitale occupée par les animaux. En effet, ils représentent des points de premiers contacts potentiels qu'il serait intéressant d'inclure à l'interpolation. Afin d'améliorer la méthode, la valeur de la densité de chaque point de premier contact pourrait être appliquée aux points de suivi de chaque trajectoire, afin de redistribuer la densité sur tous ces points de suivi. Cette technique produirait des cartes de distribution plus diffuses et probablement plus proches de la réelle zone de répartition des animaux. Cette étude a donc permis de développer une méthode adaptée à un jeu de données hétérogène présentant une forte variabilité spatiale. Au vu de ses résultats, cette technique semble applicable à d'autres cas d'études traitant de distribution spatiale caractérisée par un faible nombre d'observations ainsi qu'un effort de prospection hétérogène tant au niveau spatial que temporel.

L'utilisation de l'espace par les grands dauphins est connue pour être influencée par les saisons (Irvine et al., 1981). La population du golfe normand-breton semble se concentrer pendant la saison hivernale, avec une aire de répartition principale localisée aux Minquiers. À l'inverse, on observe une tendance à la dispersion au printemps, saison pendant laquelle les aires de répartition sont multiples, de moins grandes tailles et localisées majoritairement dans la partie sud de la zone d'étude, probablement en réponse aux changements dans la distribution des proies.

Comme il l'a déja été démontré, le *Tursiops truncatus* semble être caractérisé par des phénomènes de fusion-fission au sein des groupes (Wells et al., 1987; Connor et al., 2000). Bien que la taille moyenne de ces groupes ne varie pas à priori d'une saison à l'autre, (Annexe 5), Louis et al., in review ont montré que leur structure sociale était relativement fluide. Trois ensembles sociaux se distinguent de part leurs associations, distinctes mais communicantes. Il reste à déterminer si les fortes densités observées correspondent ou non à des zones de connexions entre les différents groupes.

Les conditions environnementales peuvent influencer la distribution (Macleod et al., 2004), c'est pourquoi des GAMs ont été réalisés par saison afin de mieux comprendre les fluctuations inter-saisonnières du grand dauphin. Ces modèles apportent une certaine flexibilité afin de capturer les relations non linéaires entre la présence d'animaux et les variables environnementales (Redfern et al., 2006). Les modèles additifs apparaissent donc être l'outil le plus adapté pour modéliser l'habitat de cette population. Plusieurs études ont souligné l'utilisation de l'habitat par le *Tursiops truncatus* dans plusieurs zones côtières à tendance estuariennes, notamment à Moray Firth en Écosse (Lewis and Evans, 1993; Wilson et al., 1997; Bailey and Thompson, 2010; Hastie et al., 2004), en Irelande (Berrow et al., 1996; Ingam and Rogan, 2002) ainsi qu'au Portugal (Dos Santos and Lacerda, 1987; Dos Santos et al., 2007; Harzen, 1998). Ces études suggèrent un rôle important des variables bathymétriques dans l'explication de la répartition spatiale du *Tursiops.* Dans le nord de l'Europe, de nombreux travaux révèlent un effet important de la bathymétrie sur la distribution spatiale du *Tursiops truncatus* (Bailey and Thompson, 2010; Hastie et al., 2004), de fortes densités étant dans ce cas là associées à des profondeurs plus importantes. À la différence de ces populations, le grand dauphin du golfe normand-breton semble être davantage distribué à de faibles profondeurs, dépassant rarement 20 m. De tels comportements ont notamment été observés en Floride où les animaux favorisent des zones très peu profondes, avec une bathymétrie généralement inférieure à 4 m (Irvine et al., 1981), là où la densité en proies semble supérieure (Mann et al., 2000). Ce résultat reste toutefois dépendant de la zone prospectée, qui ne dépasse que très rarement l'isobathe des 20 m. Des prospections ponctuelles au delà de cette profondeur permettraient de valider l'absence d'individus dans ces zones.

La température de surface apparaît comme une variable importante en été, expliquant une partie de la fluctuation saisonnière de la population. En période estivale, la population recherche visiblement une température optimale située autour de 17,5°C, tout comme le Stenella coeruleoalba de Méditerrannée (Panigada et al., 2008). Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer l'effet de la SST sur la distribution. D'une part, elle semble être favorable au développement des juvéniles ainsi qu'à la reproduction (Wilson et al., 1997; Gaskin, 1968). La température de l'eau est un facteur contrôlant une large part de la distribution de nombreux organismes ectothermes et par conséquent peut nous renseigner sur le comportement de recherche alimentaire du Tursiops (Miller and Baltz, 2010). La connaissance du comportement des individus rencontrés permettrait de mieux comprendre comment les animaux utilisent la zone, et aiderait à définir des zones fonctionnelles comme par exemple les aires d'alimentation ou de reproduction. Plusieurs études ont étudié le lien entre les covariables environnementales et le comportement de recherche alimentaire du Tursiops (Hastie et al., 2004). Une telle démarche complèterait les résultats fournis par les modèles afin d'identifier si les patrons de distribution sont liés aux caractéristiques de l'habitat ou bien au comportement de recherche alimentaire. Le type de substrat est un autre indicateur de la distribution des proies puisque la catégorie substrat grossier apparaît significative pour toutes les saisons à l'exception de l'hiver. Le sédiment grossier étant le type de fond majoritaire de la zone d'étude, on ne peut toutefois pas conclure quant à une réelle sélection de ce type de sédiment par le Tursiops. Ces résultats confrontés aux travaux conduits sur cette espèce dans d'autres localités, confirment l'éclectisme écologique de l'espèce et sa capacité à s'adapter à des conditions contrastées. Par ailleurs, les travaux de Bailey and Thompson (2010) suggèrent que le grand dauphin n'a pas de proies préférentielles puisqu'il se nourrit aussi bien de proies benthiques que pélagiques. L'analyse des contenus

stomacaux d'animaux échoués sur les côtes nord-atlantiques françaises, révèle un comportement alimentaire généraliste de l'espèce, composé principalement de poissons et de quelques espèces de céphalopodes (Spitz et al., 2006). Des informations complémentaires sur le régime alimentaire de la population sont menées dans le cadre du travail de la thèse de Marie Louis à l'aide d'analyses isotopiques. Ces analyses permettront de compléter ces modèles d'habitat en identifiant le niveau trophique des proies associées. Torres et al. (2008) ont montré que les données environnementales avaient un pouvoir prédictif supérieur à celui des modèles basés sur la distribution en proies, en raison de la fine échelle spatiale des modèles d'habitats côtiers et de la forte variabilité spatiale des proies associées. Toutefois, des informations complémentaires sur la distribution de certaines des proies du *Tursiops* permettraient de confirmer les modèles d'habitats développés ici.

Bien qu'expliquant 13,8% de la déviance de la distribution, le GAM d'hiver ne suggère pas l'action d'une variable en particulier sur la distribution. Seules la bathymétrie et la rugosité du fond apparaissent peu significatives (p<0,1). En revanche, la rugosité du fond est significative en été (p<0,01), indiquant de plus fortes densités pour de faibles valeurs de rugosité. Ces résultats sont conformes aux travaux de Panigada et al. (2008) réalisé dans le sanctuaire Pelagos, qui démontre que le *Stenella coeruleoalba* est majoritairement distribué dans des zones relativement planes. Toutefois, le modèle suggère qu'au-delà d'une certaine rugosité, la densité augmente de nouveau, ce qui indique que les individus pourraient également fréquenter des zones plus contrastées. De plus, cette variable reste peu significative au cours des autres saisons, ce qui suggère une différence de comportement durant la période estivale. Ce résultat pourrait être directement lié au comportement de recherche alimentaire (Bailey and Thompson, 2010). En effet, il a été montré qu'en Écosse et en Irelande, cette espèce semble préférer des zones pentues, présentant ainsi un intérêt pour la recherche alimentaire (Hastie et al., 2004).

Bien qu'apportant des premiers éléments de réponse pertinents quant aux relations qui lient l'espèce à son environnement, ces modèles n'expliquent qu'une faible partie de la distribution. L'homogénéité de la zone d'étude pourrait en être l'une des causes. En effet, la zone prospectée ne présente pas de grande variabilité en terme de gamme environnementale, en raison de sa faible échelle spatiale. Typiquement, à l'échelle du golfe normand-breton, la concentration en chlorophylle est homogène et n'apparait pas comme un facteur susceptible d'influencer la distribution. L'action d'autres covariables serait toutefois à considérer dans une prochaine étude afin d'approfondir la connaissance de l'utilisation de l'habitat par le *Tursiops truncatus*. Les facteurs susceptibles d'influencer sa répartition sont notamment les phases de marée, les courants, la distance à la côte ou encore la turbidité (Marubini et al., 2009; Fury and Harrison, 2011).

Ces résultats, complétés par des modèles prédictifs fondés sur les observations et les résultats des GAMs fournissent des premiers éléments de réponse quant aux variations intersaisonnières observées pour cette population. De nouvelles zones de présence potentielles apparaissent, notamment autour de Guernesey, au large de Saint-Vaast-la-Hougue et de la Baie de St Brieuc, ce qui indique que les individus pourraient étendre leur aire distribution au-delà de la pointe d'Erquy. Ces résultats suggèrent l'exploration de nouvelles zones de prospection, permettant d'améliorer le protocole d'échantillonnage. Sur la base des cartes de distribution, la réalisation de transects plus standar-disés basés sur la méthode de Distance sampling (linéaires ou en zig-zag) pourrait être proposé sur des zones de forte densité (Thomas et al., 2010). Tout en maintenant un échantillonnage aléa-toire, quelques portions de la zone d'étude pourraient ainsi être parcourues régulièrement suivant le même itinéraire. Un tel protocole permettrait de compléter la méthode de prospection actuelle, tout en comparant les données des transects standardisés de manière inter-annuelle ou inter-saisonnière (Strindberg and Buckland, 2004). Enfin, la présence de grands dauphins dans la Baie de St Brieuc soulève également des questions relatives aux limites géographiques du parc marin normand-breton en cours d'implantation.

Références

- Bailey, H., Thompson, P., 2010. Effect of oceanographic features on fine scale foraging movements of bottlenose dolphins. Marine Ecology Progress Series 418, 223–233. 1, 2.4.1, 4
- Berrow, S. D., Holmes, B., Kiely, O. R., 1996. Distribution and abundance of bottlenosed dolphins *Tursiops truncatus* (Montagu) in the Shannon Estuary. Biology and Environment : Proceedings of the Royal Irish Academy 96B (1), 1–9. 4
- Bowen, W., 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. Marine Ecology Progress Series 158, 267–274. 1
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., Read, A. J., 2000. Cetacean Societies : Field Studies of Dolphins and Whales. Ch. 4 The bottlenose dolphin, pp. 91–125. 1, 4
- Dos Santos, M. E., Coniglione, C., Laouro, S., 2007. Feeding behaviour of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* (montagu, 1821) in the sado estuary, portugal, and a review of its prey species. Revista Brasileira de Zoociencias 9, 31–39. 4
- Dos Santos, M. E., Lacerda, M., 1987. Preliminary observations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Sado estuary (Portugal). aquatic mammals 13 (2), 65–80. 4
- Freire, J., González-Gurriarán, E., Olaso, I., 1992. Spatial distribution of *Munida intermedia* and *M. sarsi* (crustacea : Anomura) on the Galician continental shelf (NW Spain) : Application of geostatistical analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 35 (6), 637–648. 1
- Fury, C. A., Harrison, P. L., 2011. Seasonal variation and tidal influences on estuarine use by bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). Estuarine, Coastal and Shelf Science 93 (4), 389–395. 4
- Gaskin, D. E., 1968. Distribution of Delphinidae (Cetacea) in relation to sea surface temperatures off Eastern and Southern New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 2 (3), 527–534. 2.4.1, 4
- Hamdi, A., Vasquez, M., Populus, J., 2010. Cartographie des habitats physiques Eunis-Côtes de France. Convention Ifremer/AAMP n° 09/12177764/FY. 2.4.1
- Hammond, P. S., 1986. Estimating the size of naturally marked whale populations using capturerecapture techniques. Reports of the International Whaling Commission 8 (Special Issue), 253– 282. 1
- Hammond, P. S., Bearzi, G., Bjørge, A., 2008. *Tursiops truncatus*. In : IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. 1
- Harzen, S., 1998. Habitat use by the bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Sado Estuary, Portugal. aquatic mammals 24 (3), 117–128. 4
- Hastie, G. D., Wilson, B., Wilson, L. J., M., P. K., Thompson, P. M., 2004. Functional mechanisms underlying cetacean distribution patterns : hotspots for bottlenose dolphins are linked to foraging. Marine Biology 144, 397–403. 2.4.1, 2.4.1, 4

- Hastie, Trevor et Tibshirani, R., 1990. Generalized additive models. Chapman & Hall/CRC 43. 2.4.3
- Ingam, S. N., Rogan, E., 2002. Identifying critical areas and habitat preferences of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. Marine Ecology Progress Series 244 (247–255). 1, 4
- Irvine, A. B., Scott, M. D., Kaufmann, J. H., 1981. Movements and activities of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, near Sarasota, Florida. Fishery bulletin 79 (4), 672–688.
 4
- Kaiser, M. S., Cressie, N., 1997. Modeling Poisson variables with positive spatial dependence. Statistics & Probability Letters 35 (4), 423–432. 1
- Karczmarski, L., Cockcroft, V. G., Mclachlan, A., 2000. Habitat use and preferences of indo-pacific humpback dolphins sousa chinensis in algoa bay, south africa. Marine Mammal Science 16 (1), 65–79. 2.4.1
- Kenney, R. D., 1990. The bottlenose dolphin. Ch. 21 Bottlenose dolphins off the northeastern United States, pp. 369–386. 1
- Lewis, E., Evans, P. G., 1993. Comparative ecology of bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) in Cardigan Bay and the Moray Firth. European research on Cetaceans 7, 57–62. 4
- Liret, C., 2001. Domaine vital, utilisation de l'espace et des ressources : les grands dauphins, *Tur-siops truncatus* de l'île de sein. Ph.D. thesis. 1
- Littaye, A., Gannier, A., Laran, S., Wilson, J. P. F., 2004. The relationship between summer aggregation of fin whales and satellite-derived environmental conditions in the northwestern Mediterranean Sea. Remote Sensing of Environment 90 (1), 9–9. 1
- Louis, M., Gally, F., Barbraud, C., Béesau, J., Tixier, P., Simon-Bouhet, B., Lerest, K., Guinet, C., in review. Social structure and abundance of a large coastal population of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the english channel. 1, 4
- Macleod, K., Fairbairns, R., Gill, A., Fairbairns, B., Gordon, J., Blair-Myers, C., Parsons, E. C., 2004. Seasonal distribution of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* in relation to physiography and prey off the Isle of Mull, Scotland. Marine Ecology Progress Series 277 (263), 74. 2.4.1, 4
- Mann, J., Connor, R. C., Barré, L. M., Heithaus, M. R., 2000. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) : life history, habitat, provisioning, and group-size effects. Behavioral Ecology 11 (2), 210–219. 4
- Maravelias, C. D., Reid, D. G., Simmonds, E. J., Haralabous, J., 1995. Spatial analysis and mapping of acoustic survey data in the presence of high local variability : geostatistical application to north sea herring ((*Clupea harengus*). Fish Aquat 53, 1497–1505. 4
- Marubini, R., Gomona, A., Evans, P. G. H., W. P. J., PIerce, G. J., 2009. Habitat preferences and interannual variability in occurence of the harbour porpoise, (*Phocoena phocoea*, in the northwest of scottland (uk). Marine Ecology P 381, 297–310. 4

- Miller, C. E., Baltz, D. M., 2010. Environmental characterization of seasonal trends and foraging habitat of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in northern Gulf of Mexico bays. Fishery bulletin 108 (1), 79–86. 4
- Monestiez, P., Dubroca, L., Bonnin, E., Durbec, J. P., Guinet, C., 2006. Geostatistical modelling of spatial distribution of *Balaenoptera physalus* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. Ecological Modelling 193 (3-4), 615–628. 1, 2.3.2, 2.3.2, 2.3.3, 4
- Panigada, S., Zanardelli, M., MacKenzie, M., Donovan, C., Mélin, F., Hammond, P. S., 2008. Modelling habitat preferences for fin whales and striped dolphins in the Pelagos Sanctuary (Western Mediterranean Sea) with physiographic and remote sensing variables. Remote Sensing of Environment 112 (8), 3400–3412. 4
- Redfern, J. V., Ferguson, M. C., Becker, E. A., Hyrenbach, K. D., Good, C., Barlow, J., Kaschner, K., Baumgartner, M. F., Forney, K. A., Ballance, L. T., Fauchald, L. T., Halpin, P., Hamazaki, T., Pershing, A. J., Qian, S. S., Read, A., Reilly, S. B., Torres, L., Werner, F., 2006. Techniques for cetacean habitat modeling. Marine Ecology Progress Series 310, 271–205. 2.4.3, 4
- Spitz, J., Rousseau, Y., Ridoux, V., 2006. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin : an argument in favour of interference competition for food ? Coastal and Shelf Science 70, 259–270. 4
- Strindberg, S., Buckland, T. S., 2004. Zigzag survey designs in line transect sampling. Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics 9, 443–461. 4
- Sullivan, P. J., 1991. Stock abundance estimation using depth-dependent trends and spatially correlated variation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48 (9), 1691–1703. 4
- Tanaka, S., 1987. Satellite radio tracking of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. Nippon Suisan Gakkaishi 53 (8), 1327–1338. 1
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A., Burnham, K. P., 2010. Distance software : design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. Journal of Applied Ecology 47 (1), 5–14. 1, 4
- Torres, L. G., Read, A. J., Halpin, P., 2008. Fine-scale habitat modeling of a top marine predator : do prey data improve predictive capacity? Ecological Applications 18 (7), 1702–1717. 1, 4
- Wells, R. S., Irvine, A. B., Scott, M. D., 1980. The social ecology of inshore odontocetes. Cetacean behavior : Mechanisms and functions, 263–317. 1
- Wells, R. S., Scott, M. D., 1999. Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). Handbook of marine mammals 6, 137–182. 1
- Wells, R. S., Scott, M. D., Irvine, B. A., 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. Current mammalogy 1, 247–305. 1, 4
- Wiens, J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3 (4), 385–397. 1

- Wilson, B., Hammond, P. S., Thompson, P. M., 1999. Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. Ecological Applications 9 (1), 288–300. 1
- Wilson, B., Thompson, P. M., Hammond, P. S., 1997. Habitat use by bottlenose dolphins : seasonal distribution and stratified movement patterns in the moray firth, scotland. Journal of Applied Ecology 34 (6), 1365–1374. 1, 2.4.1, 4
- Wood, S. N., 2006a. Generalized Additive Models. An Introduction with R. CRC Press. 2.4.3
- Wood, S. N., 2006b. The mgcv package. r statistical group. 2.4.3
- Würsig, B., Jefferson, T. A., 1990. Methods of photo-identification for small cetaceans. Reports of the International Whaling Commission 12 (Special Issue), 43–52. 1

Table des figures

1	Zone d'étude (a) et effort de prospection (efforts de recherche et de suivi) cumulé	
	sur les 6 années d'observation (b). L'échelle de l'effort de prospection est en loga-	
	rithme décimal et les valeurs correspondent au temps passé dans chaque pixel en	
	minutes	5
2	Distribution interannuelle et intersaisonnière du nombre de sorties	6
3	Variogramme (a) et densités de premiers contacts issues du krigeage sur la période 2007-	
	2012 (b) . En pointillés est représenté le variogramme non corrigé et en train plein son	
	ajustement ; l'axe des ordonnées est en nombre de premiers contacts par minutes (a). Les	
	densités correspondent au cumul des premiers contacts par pixel, pondérés par l'effort de	
	prospection en minutes (b).	14
4	Densités de premiers contacts en automne (a), hiver (b), printemps (c) et été (d).	
	Ces densités correspondent au nombre de premiers contacts par pixel pondéré par	
	l'effort de prospection en minutes.	16
5	Relations issues du GAM d'automne entre la densité de premiers contacts et la	
	profondeur (a) et la catégorie de substrat (b).	17
6	Relations issues du GAM d'hiver entre la densité de premiers contacts et la profon-	
	deur (a) et la rugosité (b).	18
7	Relations issues du GAM de printemps entre la densité de premiers contacts et la	
	profondeur (a) et le type de substrat (b).	18
8	Relations issues du GAM d'été entre la densité de premiers contacts et la SST (a)	
	et la rugositré du fond (b).	19
9	Prédictions des densités de premiers contacts pour les 4 saisons : automne (a), hiver	
	(b), printemps (c) et été (d). Les échelles correspondent aux densités de premiers	
	contacts en logarithme décimal, avec les vraies valeurs de densités associées	20
10	Covariables environnementales de la zone d'étude : la bathymétrie en mètres (a), la	
	catégorie de substrat (b) : rouge : grossier, noir : dur, jaune : meuble, la rugosité du	
	fond (écart-type de la profondeur, c) et la pente en degrés (d).	32

11	Températures de surface moyennes sur la zone d'étude en °C à l'automne (a), en					
	hiver (b), au printemps (c) et en été (d).	33				
12	Écart-types des krigeages réalisés par saison : automne (a), hiver (b), printemps (c)					
	et été (d). Les valeurs correspondent à l'écart-type du nombre de premiers contacts					
	pondérés pr l'effort en minutes.	34				
13	krigeages des densités de premiers contacts pour la période 2007-2011 réalisés sur					
	les points de suivis.	35				

Liste des tableaux

1	Répartition de l'effort de prospection par année	6
2	Efforts d'observation et effectifs de premiers contacts par an. tpsrech est le temps de pros-	
	pection par pixel (en minutes) en l'absence d'individus, tpsrech>0 l'effort de recherche	
	en présence d'individus, tpspc l'effort de prospection lors des premiers contacts et Npc	
	correspond au nombre de premiers contacts cumulés par pixel	9
3	Covariables environnementales utilisées	10
4	Résultats des GAMs réalisés par saison. Les valeurs en pourcentage placées entre parenthèses repré-	
	sentent la proportion de la déviance expliquée par le modèle. L'edf correspond au degré de liberté	
	estimé pour les variables quantitatives, aussi appelé estimate qui est le coefficient des variables	
	qualitatives. X ² estiment la significativité du modèle, aussi nommé Z-value	17
5	Effectifs de la population entre 2007 et 2011	35

5 Annexes



FIGURE 10 – Covariables environnementales de la zone d'étude : la bathymétrie en mètres (a), la catégorie de substrat (b) : rouge : grossier, noir : dur, jaune : meuble, la rugosité du fond (écart-type de la profondeur, c) et la pente en degrés (d).



FIGURE 11 – Températures de surface moyennes sur la zone d'étude en °C à l'automne (a), en hiver (b), au printemps (c) et en été (d).



FIGURE 12 – Écart-types des krigeages réalisés par saison : automne (a), hiver (b), printemps (c) et été (d). Les valeurs correspondent à l'écart-type du nombre de premiers contacts pondérés pr l'effort en minutes.



FIGURE 13 – krigeages des densités de premiers contacts pour la période 2007-2011 réalisés sur les points de suivis.

Tableau 5 – Effectifs de la population entre 2007 et 2011

	Automne	Hiver	Printemps	Été
moyenne	23,1	25,7	23,5	21,2
écart-type	22,4	19,9	22,4	18,8

Cartographie de la distribution spatiale et utilisation de l'habitat de la population de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) du golfe normand-breton

Tursiops . Distribution . Hétérogénéité spatiale . Habitat

Cartographier la distribution spatiale des cétacés devient difficile dès lors que l'effort de prospection est spatialement hétérogène et que les observations sont auto-corrélées entre elles. L'utilisation d'outils géostatistiques permet de contourner ces difficultés en combinant une méthode d'interpolation par krigeage à une loi de Poisson sur les points de premiers contacts issus des observations. Cette technique a été appliquée à des données d'observations de la population de *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton, collectées entre 2007 et 2012. Afin d'expliquer et de prédire cette distribution à l'aide de covariables environnementales, des modèles additifs généralisés ont été utilisés. Les données d'observations ont été agrégées sur une grille de 0,015° de latitude par 0,015° de longitude. Pour obtenir une densité, le nombre de premiers contacts a été sommé pour chaque pixel puis pondéré par l'effort de prospection en minutes. Les cartes de distribution indiquent une fluctuation intersaisonnière de la densité de premiers contacts avec une tendance à la concentration en hiver et à une dispersion de la population au printemps. Plusieurs variables contribuent à expliquer une partie de la distribution. Les individus sont plus présents à de faibles profondeurs et sur des fonds grossiers, et ce quel que soit la saison. En été, les animaux recherchent un optimum de température d'environ 17,5°C, probablement en lien avec la distribution de leurs proies. Les cartes de prédictions ont permis de valider ces résultats et de définir de nouvelles zones potentielles à prospecter, notamment au large de la Baie de St Brieuc. De tels résultats paraissent pertinents dans le contexte d'implantation du parc marin normand-breton, actuellement à l'étude.

Mapping of the spatial distribution and habitat use of bottlenose dolphins population (*Tursiops truncatus*) in the normand-breton gulf

Tursiops . Distribution . Spatial heterogeneity . Habitat

Mapping the spatial distribution of cetaceans gets difficult when sampling effort is spatially heterogeneous and observations are auto-correlated. The use of geostatistical tools allow to get around these difficulties by combining kriging interpolating method to a Poisson regression on first encounter. This technique has been applied to observation data of *Tursiops truncatus* population of normand-breton gulf, sampled from 2007 to 2012. In order to explain and predict the distribution using environmental covariables, generalized additive models were performed. All counts data were aggregated on cells of 0.015° longitude by 0.015° latitude. To obtain densities, the number of first encounter were summed in each cell and then weighted by sampling effort in minutes. Maps of the spatial distribution highlight seasonal fluctuations of first passage time densities, with a concentration trend in winter opposed to dispersal of the population in spring. Several variables seem to explain a part of the distribution. Individuals are mainly distributed in shallow waters and on mixed sediment, whatever the season. In summer, sea surface temperature appears significant, as dolphins are looking for a 17,5°C optimum, probably related to preys distribution. Predictive maps allowed to confirm these results and to define new potential zones to sample, among others in St Brieux Bay. Such results appear pertinent regarding the implementation of the normand-breton gulf marine park, currently under discussion.