



## Université de Nice Sophia-Antipolis

Master 2 Recherche, Sciences de la Vie et de la Santé  
Spécialité : Génétique, Immunité et Développement  
Parcours : Biologie, Informatique et Mathématiques

De l'identification des animaux aux modèles mathématiques : une remise en question des méthodes usuelles de suivi des populations. Le cas de la population de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) en mer de la Manche.

---

Couet Pauline

### Maîtres de stage :

**Gally François**

Directeur du GECC

Groupe d'Étude des Cétacés du Cotentin

Place des justes

50130 Cherbourg-Octeville

**Aurélien Besnard**

Maître de conférences

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive

1919, route de Mende

34293 Montpellier

Étude réalisée avec le concours financier de l'Agence de L'Eau Seine Normandie

# Sommaire

<b>Remerciements</b>	<b>3</b>
<b>Abstract</b>	<b>4</b>
<b>1 Introduction</b>	<b>5</b>
<b>2 Objectifs</b>	<b>7</b>
<b>3 Matériel et Méthodes</b>	<b>9</b>
3.1 La zone d'étude . . . . .	9
3.2 Méthode utilisée par le GECC pour estimer la taille de la population . . . . .	9
3.3 Les données disponibles . . . . .	11
3.4 Analyses statistiques des patrons d'évolution des ailerons . . . . .	12
3.5 Estimation de la taille de la population et des paramètres biologiques . . . . .	13
3.5.1 Les modèles CMR multi-événements . . . . .	13
3.5.2 Analyse GOF . . . . .	13
3.5.3 États et événements . . . . .	14
3.5.4 Les paramètres biologiques . . . . .	15
3.5.5 Estimation de la taille de la population à partir des modèles multi-événements . . . . .	16
<b>4 Résultats</b>	<b>17</b>
4.1 Analyses statistiques des patrons d'évolution des ailerons . . . . .	17
4.1.1 Méthode 1 : niveaux de marquage (M2 à M4) . . . . .	17
4.1.2 Méthode 2 : indice de marquage . . . . .	17
4.2 Estimation de la taille de la population . . . . .	19
4.3 Estimation du taux de survie . . . . .	21
<b>5 Discussion</b>	<b>24</b>
5.1 Évolution des marques . . . . .	24
5.2 Les modèles CMR multi-événements : hétérogénéité de capture . . . . .	25
5.3 Estimation de la taille de la population . . . . .	26
5.4 Taux de survie . . . . .	26
<b>6 Conclusions et Perspectives</b>	<b>28</b>
<b>Références</b>	<b>29</b>
<b>Annexe 1</b>	<b>32</b>
<b>Annexe 2</b>	<b>33</b>

# Remerciements

Je remercie ici toutes les personnes qui ont m'ont aidé de près ou de loin dans la réalisation de ce stage de master et à l'élaboration de ce mémoire.

Ma reconnaissance va tout particulièrement à François Gally et Aurélien Besnard. En tant que maîtres de stage, ils m'ont guidé dans mon travail et m'ont aidé à trouver des solutions pour avancer. Je les remercie également pour le temps qu'ils ont pris pour la lecture et la correction de ce mémoire.

J'exprime ma gratitude envers Cyrielle Zanuttini et Fanny Gandolfe pour leur soutien quotidien et leur disponibilité.

Mes remerciement s'adresse également à Louiselle Gally pour ses relectures pointilleuses concernant ce mémoire.

Enfin, je tiens à remercier tous mes proches et amis, qui m'ont toujours soutenue et encouragée au cours de la réalisation de ce stage.

## Abstract

The development of conservation and management measures needs suitable indicators that describe the study population very precisely in order to detect changes in this population. Our work is focused on the population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) inhabiting the English Channel. To date, the abundance estimate is used as the indicator to describe this population. This indicator is assessed with capture recapture methods based on the photo-identification of natural marks and the hypothesis of closed population. First we have showed the low evolution of the natural marks, which means that these natural marks are reliable indicator for dolphin identification. Secondly, we have detected capture heterogeneity in the data set, which is not a parameter commonly integrated in current abundance estimates. So, to get a better estimation of the population size and to avoid bias, we have used multi-event models, which include this heterogeneity and assume that the population is open. Results are similar to those obtain with closed population models, but they are more accurate. Comparatively with other European bottlenose dolphin populations, the population of bottlenose dolphins inhabiting the English Channel seems to be one of the most important (360 animals on average). Finally, we have considered survival rate which is a crucial parameter to understand population dynamics, especially for long-lived species like dolphins. Values are close to other studied populations in the world for most of marked individual (99%). But strongly marked animals have low survival rate (91%), probably due to senescence or to transient individuals.

**Mots clés :** suivi de population, marques naturelles, capture-marquage-recapture, modèles multi-événements, grand dauphin *Tursiops truncatus*

# 1 Introduction

D'après les biologistes, des dizaines de milliers d'espèces et des millions de populations animales et végétales vont vraisemblablement s'éteindre dans les prochaines décennies (Primack *et al.* 2012). Cet effondrement de la biodiversité s'explique par l'augmentation des activités anthropiques au cours des 150 dernières années (Primack *et al.* 2012), entraînant une utilisation intensive des ressources naturelles et une modification profonde des paysages (urbanisation, agriculture, exploitations forestières). Ces pressions anthropiques prennent différentes formes : la pollution, les changements climatiques, la fragmentation ou encore la dégradation des habitats. Cette chute de la biodiversité a conduit à mettre en place des politiques publiques internationales, visant à gérer et à protéger des espaces ou des espèces menacées d'extinction. Le développement de mesures de conservation efficaces nécessite toutefois de disposer de connaissances suffisantes sur le fonctionnement des espèces et des écosystèmes ciblés, ainsi que sur les pressions qu'ils subissent. C'est pourquoi les gestionnaires de l'environnement s'appuient sur la biologie de la conservation pour élaborer des mesures adaptées.

La biologie de la conservation est une discipline scientifique relativement jeune qui vise à fournir des connaissances et des outils concrets pour maintenir et restaurer la biodiversité. C'est un champ de recherche pluridisciplinaire qui fait appel à l'écologie, la biogéographie, l'écologie des paysages, la dynamique et la génétique des populations, ainsi qu'à la sociologie et à l'économie (Primack *et al.* 2012). Cette discipline a pour objectif de proposer des solutions rapides et efficaces aux menaces qui pèsent sur la biodiversité.

Parmi les disciplines auxquelles fait appel la biologie de la conservation, la dynamique des populations est particulièrement importante pour mettre en place des plans de gestion ou de conservation pertinents, et pour en mesurer l'efficacité (Heppell *et al.* 2000). En effet, cette discipline s'intéresse aux variations d'effectifs au sein des populations et vise notamment à développer des méthodes de suivis permettant d'estimer les effectifs et/ou les paramètres démographiques des espèces ciblées par les mesures de conservation. Les paramètres démographiques sont des indicateurs qui décrivent la population et son fonctionnement (Heppell *et al.* 2000). Ces indicateurs peuvent concerner l'ensemble de la population ou seulement certaines catégories d'individus différenciés par leur sexe ou leur âge. Les paramètres démographiques regroupent notamment le taux de croissance de la population, le taux de survie des individus, le taux de fécondité des femelles, les probabilités de recrutement et les phénomènes de migration (taux d'émigration et d'immigration). L'estimation de ces paramètres démographiques doit être suffisamment précise pour permettre aux gestionnaires de constater des changements à court terme dans la population et mettre ainsi en place des mesures nécessaires à la gestion et/ou la conservation des populations concernées (Heppell *et al.* 2000).

Les mammifères marins font partie des espèces nécessitant des mesures de gestion et de conservation ([www.iucn.org/fr](http://www.iucn.org/fr)). Ces animaux, et en particulier les cétacés à dents, sont des pré-

dateurs supérieurs dans les écosystèmes marins (Hooker et Gerber 2004). A ce titre ils peuvent être considérés comme des "sentinelles" du milieu marin, c'est-à-dire que les chercheurs utilisent leur suivi pour évaluer l'état de santé des écosystèmes marins (Wells *et al.* 2004) et, par extension, les répercussions possibles sur la santé humaine (Bossart 2011).

Il existe deux types de méthodes pour le suivi des populations de mammifères marins. Les premières, dites "non individuelles", sont des méthodes pour lesquelles les données récoltées ne sont pas associées à des individus identifiés, tels que les survols aériens (Andriolo *et al.* 2006) ou les études acoustiques (Thomas *et al.* 2012). Elles permettent d'estimer la taille de la population et sa densité, mais sont cependant fortement biaisées par les problèmes de détection des individus et le double comptage de certains d'entre eux. Les secondes, dites "individuelles" sont des méthodes pour lesquelles les données collectées sont attribuées à des individus clairement identifiés par un nom ou un numéro. Au contraire des méthodes "non individuelles", ces dernières permettent d'estimer l'effectif des populations en prenant en compte les problèmes de détection. Elles peuvent également permettre d'estimer les paramètres démographiques et apporter ainsi des informations complémentaires sur la dynamique de la population. Le suivi satellite (Schorr *et al.* 2009), la génétique (Schwartz *et al.* 2007) et la photo-identification (Wursig et Jefferson 1990) font partis des méthodes dites individuelles. La photo-identification est d'ailleurs largement utilisée pour étudier les populations de cétacés (Silva 2009, Currey *et al.* 2009). Elle consiste à identifier les individus à partir des différentes marques (entailles, griffures, cicatrices, coloration particulière de la peau) présentes sur le corps des animaux.

Bien que les méthodes de suivi individuel soient fréquemment utilisées pour l'étude des populations de cétacés, elles ont leurs limites. Les modèles utilisés sont appelés modèles de "Capture-Marquage-Recapture", noté CMR par la suite. Un certain nombre d'hypothèses sont associées à ces modèles CMR : tous les individus ont la même probabilité d'être capturés (qu'ils soient marqués ou non) ; les marques n'affectent pas le taux de survie et n'influencent pas la capturabilité des individus ; les marques sont pérennes et permettent de reconnaître un individu sans erreur ; les individus précédemment marqués sont identifiés s'ils sont recapturés (Hammond 1986). Lorsque ces hypothèses ne sont pas respectées, les estimations fournies par les modèles CMR sont biaisées (Hammond 1986).

L'étude présentée ici porte sur le grand dauphin, *Tursiops truncatus*, et plus particulièrement sur une population sédentaire étudiée par le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (GECC). Ce mammifère marin a une espérance de vie comprise entre 40 et 50 ans (Wells et Scott 1990). Au cours de sa vie, il traverse quatre classes d'âge distinctes : nouveau-né, juvénile, sub-adulte et adulte (Mann et Smuts 1999). A chacune de ces classes correspondent des caractères physiques et des comportements particuliers.

Comme l'ensemble des mammifères marins, le grand dauphin est protégé par plusieurs conventions européennes et internationales. Sur la liste rouge de l'UICN (Union Internationale

pour la Conservation de la Nature) le grand dauphin est classé en "préoccupation mineure", l'espèce n'étant pas en déclin, malgré les multiples menaces qui pèsent sur ce cétacé et son habitat (<http://www.iucnredlist.org/details/22563/0>). La directive européenne 92/43/CEE, qui concerne la conservation des habitats naturels de la faune et de la flore sauvage, liste le grand dauphin dans ses annexes II et IV, lui offrant ainsi des mesures spéciales de protection, dont la création de Zones Spéciales de Conservation.

## 2 Objectifs

Le GECC a mis en place un suivi de la population des grands dauphins sédentaires en mer de la Manche, qui repose principalement sur l'estimation de la taille de cette population. La méthode utilisée pour cette estimation n'est pas satisfaisante pour différentes raisons :

- des hypothèses très strictes qui imposent que la population soit "fermée" et que chaque individu ait la même probabilité de capture
- peu de modèles disponibles et qui ne peuvent être adaptés au jeu de données

Ces limites sont difficiles à respecter pour une population de mammifères marins vivant sur une zone géographique vaste. De plus, comme il n'est pas possible d'adapter les modèles au jeu de données, le GECC est contraint de suivre des recommandations d'utilisation, sans les comprendre, ce qui rend difficile l'évaluation des résultats obtenus. Il est primordial pour cette structure en charge du suivi d'une espèce protégée de revoir les outils statistiques permettant d'estimer des indicateurs fiables pour identifier rapidement des changements dans cette population.

L'objectif de cette étude est de déterminer dans quelle mesure les biais, comme les probabilités de captures inégales, ou la modification des marques sont présents dans le suivi des cétacés ; et comment ceux-ci peuvent être pris en compte dans les étapes de modélisation, afin d'obtenir des estimations fiables de paramètres démographiques.

Pour répondre à cet objectif, nous avons mené un travail préliminaire portant sur l'évolution au cours des années des marques naturelles chez le grand dauphin. Ces marques, en effet, sont la base de l'identification des individus. Il convient donc de savoir si elles sont assez fiables pour le suivi d'une population. De plus, il apparaît intéressant de mettre en relation cette évolution des marques avec l'âge et/ou au sexe des individus. Cette étape devrait permettre de déterminer si le suivi des individus marqués induit un biais systématique dans les estimations de paramètres démographiques, notamment en ne prenant en compte qu'une fraction de la population (par exemple les mâles adultes) pour les estimer.

Dans un second temps, nous avons réalisé un travail sur l'estimation de la taille de la population. Le GECC a estimé ce paramètre pour les années 2009 à 2013 et ce volet de l'étude cherche à explorer le potentiel de nouvelles méthodes d'analyse de données (modèles de Capture-Marquage-Recapture dits "multi-événements") pour estimer la taille de la population de grands dauphins de façon plus précise. En effet, l'objectif d'un suivi à long terme réside justement dans l'identification rapide de changements dans la population. Plus les estimations du paramètre étudié sont précises, plus il sera facile d'identifier ces changements.

Dans une optique de gestion, il est plus intéressant de se focaliser sur des paramètres démographiques à la base de la dynamique de la population, comme le taux de reproduction ou le taux de survie (Heppell *et al.* 2000), plutôt que sur la taille de la population. Le taux de survie est un paramètre démographique qui influence fortement la dynamique des espèces longévives (Heppell *et al.* 2000), comme c'est le cas pour le grand dauphin. Son estimation précise est donc cruciale pour bien comprendre la dynamique de ces populations. C'est pourquoi, dans un troisièmed temps, cette étude propose de se pencher sur le potentiel des modèles CMR multi-événements pour estimer le taux de survie des individus.



## 3 Matériel et Méthodes

### 3.1 La zone d'étude

La zone prospectée par le GECC s'étend de la baie de Seine à la baie de Saint-Brieuc, et comprend une partie des îles anglo-normandes (figure 1). Elle a été délimitée en fonction des observations régulières de grands dauphins appartenant à la population de la mer de la Manche et correspond à une surface d'environ 7000 km<sup>2</sup>. Elle est prospectée de manière systématique et uniforme depuis 2009.



FIGURE 1 – Carte de la zone d'étude prospectée par le GECC entre 2009 et 2014 pour l'étude des grands dauphins.

### 3.2 Méthode utilisée par le GECC pour estimer la taille de la population

#### Photo-identification et niveau de marquage M1 à M4

Le GECC utilise principalement la méthode de la photo-identification pour effectuer le suivi de la population des grands dauphins. Cette méthode est très fréquente pour l'étude des mammifères marins (Calambokidis *et al.* 1990, Currey *et al.* 2007, Fletcher *et al.* 2012). Elle se base sur le fait que les marques sur le corps sont suffisamment pérennes et différentes entre les individus, pour assurer l'identification sans erreur des individus au cours de plusieurs années (Würsig et Jefferson 1990).

Tous les ailerons photographiés sont triés puis rassemblés dans une base de données. Ils sont ensuite identifiés à partir des caractéristiques physiques (encoches, griffures, décoloration) qu'ils possèdent. Un niveau de marquage est associé à chaque aileron, à savoir :

- M1 : l'aileron ne possède pas d'encoches. Il est "lisse". L'animal peut toutefois présenter des marques temporaires (griffures, cicatrices, desquamations).
- M2 : l'aileron présente de petites encoches. Il est identifiable mais le risque d'erreur est important (figure 2).
- M3 : l'aileron présente des encoches de taille moyenne. Il est facilement reconnaissable (figure 2).
- M4 : l'aileron possède des encoches de grande taille. Il est très facilement identifiable (figure 2).



FIGURE 2 – Exemples d'individus de grand dauphin avec les niveaux de marquage M2, M3 et M4, photographiés par le GECC.

### Estimation annuelle de la taille de la population

Le GECC se base sur la méthode de capture-marquage-recapture (CMR par la suite) pour estimer chaque année la taille de la population de grands dauphins en mer de la Manche. Cette méthode d'analyse de données repose sur le suivi individuel d'une partie de la population, à savoir les individus marqués et cela au cours de plusieurs sessions de terrain successives, appelées "occasions de capture". Les modèles de CMR utilisent la succession des informations de détection/non-détection pour estimer la probabilité de détecter un individu à chaque session et donc d'estimer le nombre d'individu systématiquement raté lors des sessions de terrain (Darroch 1958). Cette méthode permet d'estimer la taille de population chaque année en intégrant le fait que tous les individus ne sont pas détectés au cours de l'année de terrain. Elle impose cependant l'hypothèse que la population est "fermée", c'est-à-dire qu'aucun individu ne quitte la zone d'étude au cours des sessions de terrain, et qu'aucun individu n'y immigre au cours des mêmes sessions de terrain (Darroch 1958). C'est une condition qui est difficile de confirmer.

Huit différents modèles peuvent être utilisés tels que des modèles intégrant une variation temporelle des probabilités de capture, des différences de détectabilité entre les individus (hétérogénéité de détection) ou une réponse comportementale des individus à la première détection (fuite ou au contraire attraction des individus déjà détectés auparavant). La pertinence relative

de ces modèles est définie par un critère de sélection de modèle ad-hoc dans le logiciel d'analyse de données utilisé : le programme CAPTURE du logiciel MARK (Otis *et al.* 1978). Ce programme ne permet pas d'adapter les modèles proposés au jeu de données.

Les estimations actuelles pour la taille de la population oscillent entre 314 (IC 95% : 292-355) et 384 (IC 95% : 348-451) pour les années 2009 à 2013 (Gally 2014). L'étude de Louis *et al.* (2015) évalue l'abondance de cette population à 420 (IC 95% : 331-521) pour l'année 2010.

### 3.3 Les données disponibles

#### Synthèse des observations

Entre 2004 et 2014, le GECC a effectué 381 sorties en mer, au cours desquelles 691 observations de grands dauphins ont été réalisées. La figure 3 représente la distribution du nombre de sorties et du nombre d'observations en fonction des mois de l'année, entre 2009 et 2014.

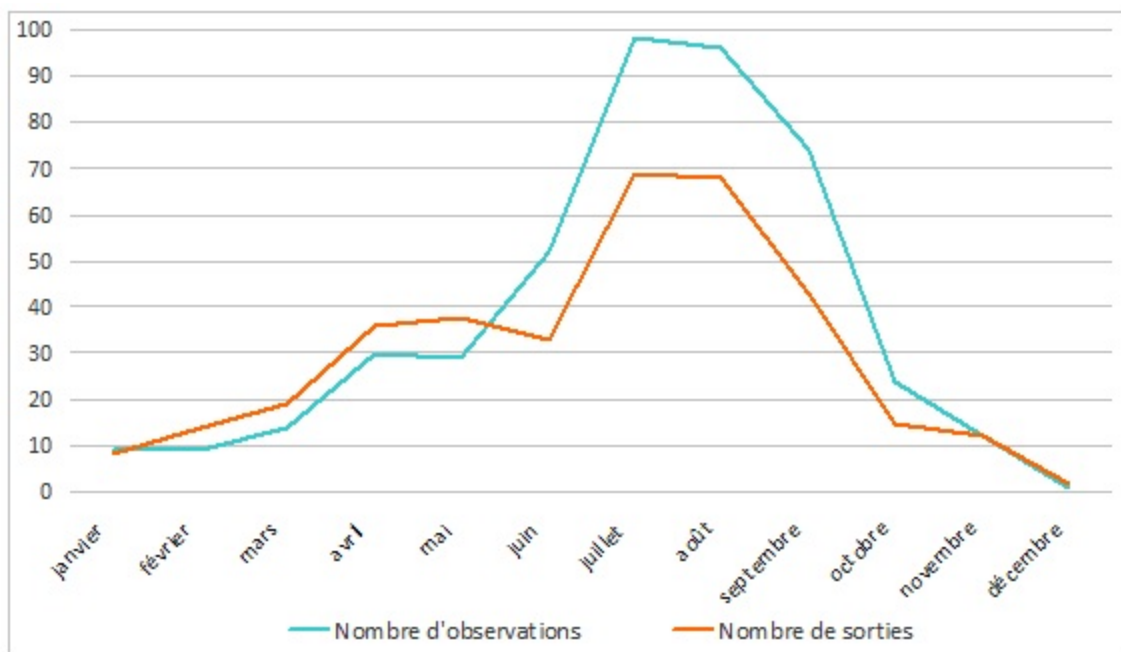


FIGURE 3 – Cumuls mensuels des sorties et des observations de grand dauphins effectués entre 2009 et 2014 dans la mer de la Manche.

#### Catalogue des individus

Le catalogue regroupe tous les dauphins rencontrés dans le golfe normand-breton depuis 2004. Il contient 466 individus "lisses" (sans encoches) et 480 individus "marqués" (avec une ou plusieurs encoches). La figure 4 montre l'évolution du nombre d'individus inscrits au catalogue entre 2009 et 2013.

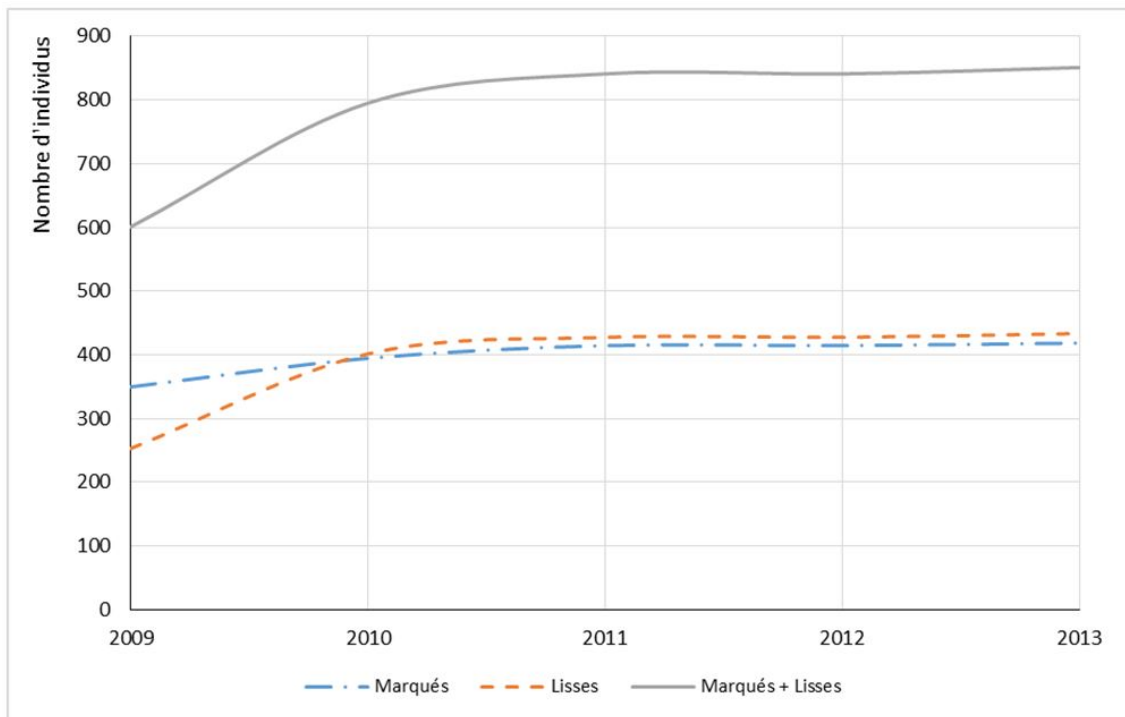


FIGURE 4 – Évolution du catalogue, nombre de grands dauphins identifiés par le GECC en mer de la Manche entre 2009 et 2013.

Les courbes atteignent un plateau à partir de 2011, ce qui indique que très peu de nouveaux individus ont été identifiés depuis cette année. L'étude actuelle porte donc sur la grande majorité des individus présents dans la population.

### 3.4 Analyses statistiques des patrons d'évolution des ailerons

Pour ce premier volet de l'étude, l'ensemble des données disponibles a été employé, c'est-à-dire toutes les observations faites entre 2004 et 2014. Il s'agit ici d'identifier les individus dont l'aileron dorsal a évolué au cours de ces onze dernières années et d'éventuellement lier cette évolution au statut ou au sexe des individus. Deux méthodes sont utilisées pour étudier l'évolution des marques sur les ailerons des grands dauphins.

*Méthode 1 : niveaux de marquage (M2 à M4).* Dans cette première méthode, les niveaux de marquage M2 à M4 sont utilisés pour identifier les individus du catalogue dont l'aileron évolue : passage d'un niveau M2 ou M3 aux niveaux M3 ou M4.

*Méthode 2 : indice de marquage.* Cet indice permet de mettre en avant l'évolution des marques par la description de l'état de l'aileron à un moment donné. Cet indice de marquage tient compte du nombre d'encoches et du nombre de griffures (annexe 1). La moyenne entre ces deux nombres donne l'indice de marquage de l'aileron.

L'indice de marquage analyse plus précisément l'évolution des marques sur les dauphins et intègre potentiellement un plus grand nombre d'individus que dans la méthode 1. En effet, si des individus présentent des petits changements au niveau des marques sur leur aileron, cela ne suffit pas forcément pour changer de niveau de marquage (ils ne seront pas identifiés avec la méthode 1). Avec cette seconde méthode, les ailerons de ces individus pourront éventuellement apparaître comme ayant évolué durant la période d'étude.

### **3.5 Estimation de la taille de la population et des paramètres biologiques**

Les méthodes présentées ci-dessous sont utilisées dans le second et le troisième volet de l'étude. Seules les années 2009 à 2014 ont été prises en compte, puisque les modèles d'analyse de données utilisés nécessitent que la zone d'étude ait été prospectée de manière homogène sur l'ensemble de la période (Gally 2014). Les sorties en mer étant plus nombreuses durant les mois d'été, on peut supposer que la zone a été mieux prospectée durant cette période. C'est pourquoi, seules les observations faites entre les mois de juin et septembre ont été utilisées ici (figure 3).

#### **3.5.1 Les modèles CMR multi-événements**

Contrairement aux estimations de taille de population réalisées par la méthode en population "fermée", où plusieurs sessions sont considérées par année, chaque année correspond ici à une occasion de capture. Le but est de savoir si un individu a (ou non) été observé dans la zone d'étude, peu importe le nombre de fois où il aurait été détecté.

La population est considérée ici comme étant "ouverte" puisque nous cherchons à modéliser le taux de survie des individus. Pour chaque année, nous considérons aussi le niveau de marquage (M2, M3 et M4), afin de modéliser les taux de changements entre ces niveaux. Cela nécessite l'utilisation de modèles CMR spécifiques dits "multi-événements" qui visent à modéliser simultanément le taux de survie des individus connaissant leur état (ici le niveau de marquage) et les taux de transition entre états. Ils sont utilisés pour les objectifs 2 (estimation de la taille de la population) et 3 (estimation du taux de survie).

#### **3.5.2 Analyse GOF**

Avant de construire des modèles de type CMR, il convient d'effectuer un test d'adéquation ("Goodness of Fit", ou GOF en anglais) sur le jeu de données. Cette analyse permet de détecter les biais importants qu'il peut y avoir dans les données vis-à-vis des hypothèses posées par les modèles. Ces biais peuvent être due à la présence d'individus transients (individus de passage dans la zone d'étude), le phénomène de trap-dépendance (individus qui évitent ou s'approchent

délibérément du bateau), ou encore l'hétérogénéité de capture entre les individus. L'examen détaillé des différents tests d'adéquation permet de déterminer que les individus n'ont pas tous la même probabilité d'être capturé chaque année ( $p$ -value = 0.001). Cette hétérogénéité de capture va être prise en compte dans les modèles de CMR multi-événements.

### 3.5.3 États et événements

Lors de la construction des modèles, il faut distinguer la condition réelle dans laquelle se trouve l'individu, appelé "état", et la condition de l'individu observée sur le terrain, appelée "événement". Un état se définit comme une caractéristique distinguant les individus et qui varie au cours du temps. Les états pris en compte sont "vivant" et "mort", ainsi que les niveaux de marquage (M2 à M4).

Le test d'adéquation réalisé précédemment montre une hétérogénéité de la probabilité de capture des individus. Pour intégrer cet effet dans les modèles multi-événements, chaque état (M2, M3 et M4) est donc décomposé en deux déclinaisons distinctes destinées à différencier les individus difficilement capturables de ceux facilement capturables. Chaque individu observé aura alors une certaine probabilité d'appartenir à l'une des deux déclinaisons, et cette probabilité pourra être estimée à partir des données.

Les états qui sont intégrés dans les modèles multi-événements sont les suivants :

- M2- : individu vivant avec un niveau de marquage M2 et difficilement capturable
- M2+ : individu vivant avec un niveau de marquage M2 et facilement capturable
- M3- : individu vivant avec un niveau de marquage M3 et difficilement capturable
- M3+ : individu vivant avec un niveau de marquage M3 et facilement capturable
- M4- : individu vivant avec un niveau de marquage M4 et difficilement capturable
- M4+ : individu vivant avec un niveau de marquage M4 et facilement capturable
- D : individu mort

Les états des individus ne sont pas nécessairement observés sur le terrain, puisqu'il n'est pas possible de déterminer à priori si un individu est facilement ou difficilement capturable. Les modèles multi-événements permettent de s'affranchir de ce fait, en définissant les événements comme suit :

- 0 : individu non vu
- 1 : individu vu avec un niveau de marquage M2
- 2 : individu vu avec un niveau de marquage M3
- 3 : individu vu avec un niveau de marquage M4

### 3.5.4 Les paramètres biologiques

Une fois les états et les évènements définis, il convient de déterminer les paramètres biologiques qui seront pris en compte dans les modèles CMR multi-évènements. Dans le cadre de cette étude, les paramètres étudiés sont : le taux de survie des individus, la probabilité de transition entre les états difficilement et facilement capturable, la probabilité de transition entre les niveaux de marquage et la probabilité de capture.

Concernant ces paramètres biologiques, un certain nombre de conditions ont été posées :

- Les taux de survie : les individus avec le même niveau de marquage ont le même taux de survie, indépendamment de la facilité ou de la difficulté de capture.
- Les probabilités de transition entre les états difficilement (codé -) et facilement (codé +) capturable : il est possible de passer de + vers - et inversement.
- Les probabilités de transition entre les niveaux de marquage : la transition vers un niveau de marquage inférieur est impossible et la transition de M2 à M4, sans passer par M3, est concevable.
- Les probabilités de capture : il n'y a pas d'incertitude sur l'identification du niveau de marquage des individus.

A partir de ces conditions, plusieurs hypothèses sont testées sur les paramètres biologiques.

Les hypothèses concernant le taux de survie sont les suivantes :

- Taux de survie différentes pour chaque état M2 M3 et M4
- Même taux de survie pour les états M3 et M4, différente de celle des M2
- Même taux de survie pour les états M2 et M3, différente de celle des M4

Les hypothèses liées aux probabilités de transition entre les états facilement et difficilement capturables sont les suivantes :

- Probabilités de transitions différentes selon le niveau de marquage
- Probabilités de transitions indépendantes du niveau de marquage des individus
- Probabilités de transitions égales (ou fixées à 0) pour les individus M3 (+ et -) et M4 (+ et -)
- Probabilités de transitions égales (ou fixées à 0) pour les individus M2 (+ et -) et M4 (+ et -)
- Probabilités de transitions égales (ou fixées à 0) pour les individus M2 (+ et -) et M3 (+ et -)
- Toutes les probabilités de transitions fixées à 0

Les hypothèses liées aux probabilités de capture sont les suivantes :

- Probabilités de capture différentes pour chaque état
- Probabilités de capture égales pour les états M3+ / M4+ et pour les états M3- et M4-

- Probabilités de capture égales pour M2+/M3+/M4+ et pour M2-/M3-/M4-
- Probabilité de capture égale pour M3+/M3-/M4+/M4-
- Probabilité de capture égale pour M4+/M4-

En plus de ces hypothèses chaque paramètre peut varier en fonction des années ou être fixe dans le temps.

Ces différentes hypothèses sont combinées entre elles pour créer plusieurs modèles CMR multi-événements qui sont alors ajustés aux données à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance. Le choix du meilleur modèle se fait à l'aide du critère QAICc qui est un critère de parcimonie. Il permet de sélectionner le modèle qui décrit le mieux les données tout en intégrant le moins de paramètres possibles (Burnham et Anderson 2002).

Les différentes analyses ont été réalisées avec les logiciels U-CARE version 2.2, E-SURGE version 7.17 et R version 3.1 (packages MASS et boot).

### 3.5.5 Estimation de la taille de la population à partir des modèles multi-événements

La méthode d'estimation de la taille de la population utilisée actuellement par le GECC se base uniquement sur les individus M3 ou M4. C'est pourquoi, dans le deuxième volet de l'étude, seuls les individus ayant ce niveau de marquage ont été pris en compte dans les modèles CMR multi-événements.

Pour cette partie, deux jeux de données ont été utilisés dans cette partie de l'étude. Le premier différencie explicitement les individus avec un niveau de marquage M3 ou M4. Les états considérés sont M3-, M3+, M4- et M4+. Le deuxième fusionne les individus M3 et M4, c'est-à-dire qu'il n'y a plus de différence entre ces deux niveaux de marquage, les états sont M+ et M-.

A partir des estimations des taux survie et de probabilités de capture estimées par les modèles multi-événements, Cubaynes *et al.* (2010) décrivent une méthode qui permet d'estimer la taille de la population étudiée. Dans un premier temps le nombre d'individus M3/M4 dans la population, noté  $N'$ , est estimé. Ensuite, l'estimation de la taille totale de la population est obtenue à l'aide d'un coefficient de correction, noté  $\theta$ . Ce coefficient représente l'estimation de la proportion d'individus marqués M3/M4 dans la population. Il s'agit de la moyenne du rapport entre le nombre d'individus bien marqués (de type M3 et M4), divisé par le nombre d'individus identifiables (de type M1 à M4) pour chaque photo prise durant la période d'étude. La taille de la population totale est obtenue selon la formule suivante :

$$N_{tot} = \frac{N'}{\theta}$$

Les intervalles de confiances autour de l'estimation de la taille de la population de grands dauphins sont obtenus par la méthode de ré-échantillonnage ("bootstrapping") dans les paramètres estimés et leur erreur standard. Le nombre de réplicats de ré-échantillonnage est fixé à 50 000.



## 4 Résultats

### 4.1 Analyses statistiques des patrons d'évolution des ailerons

#### 4.1.1 Méthode 1 : niveaux de marquage (M2 à M4)

Sur 480 individus "marqués" et identifiés par le GECC, 75 ont un niveau de marquage qui change au cours des années. Si l'on se penche sur ces 75 animaux, nous constatons que 39 individus d'entre eux possèdent des ailerons qui n'évoluent pas au cours des onze dernières années (d'après les photos prises et archivées dans le catalogue), mais dont le niveau de marquage est pourtant considéré comme différent. Quatorze animaux présentent de petits changements au niveau des marques sur l'aileron, mais ce n'est pas suffisant pour justifier le passage à un niveau de marquage supérieur. Enfin, les 22 individus restant ont effectivement un niveau de marquage qui évolue au cours des onze dernières années (annexe 2). La suite de l'analyse pour la méthode 1 repose donc sur ces 22 grands dauphins.

Ces 22 animaux se divisent en 12 mâles, 3 femelles et 7 individus dont le sexe est inconnu (annexe 2). Les femelles ne dépassent pas le niveau de marquage M3. Les mâles présentent un niveau de marquage en général plus important. Le niveau M4 est atteint par 4 mâles parmi les 12 étudiés.

Les niveaux de marquage M3 et M4 regroupent essentiellement des individus adultes, un seul sub-adulte à un niveau de marquage M3 : l'individu N0515. Le niveau de marquage M2 rassemble des individus adultes et sub-adultes. Pour les individus N0437, N0106 et N0097, il est possible de faire une comparaison entre le changement de statut (passage du statut sub-adulte à adulte) et la progression du niveau de marquage.

- Individu N0437 (mâle) : première identification comme adulte en 2010 et changement du niveau de marquage en 2012 ( $M2 > M3$ ).
- Individu N0106 (femelle) : première identification comme adulte en 2007 et changement du niveau de marquage en 2012 ( $M2 > M3$ ).
- Individu N0097 (sexe inconnu) : première identification comme adulte en 2010 et changement du niveau de marquage en 2012 ( $M2 > M3$ ).

Pour les individus N0437 et N0097, le passage à un niveau de marquage supérieur se fait deux ans après la première identification du statut adulte. Ce délai est de cinq ans pour l'individu N0106. La vitesse d'évolution des ailerons ne semble pas dépendre du statut de l'animal.

#### 4.1.2 Méthode 2 : indice de marquage

Cette méthode s'applique à 4 des 22 individus identifiés avec la méthode 1, mais également à 12 individus pris au hasard dont l'aileron ne semble pas évoluer selon la méthode 1. Au total, 16 individus sont étudiés, ce qui correspond à 126 photos d'ailerons. Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 1.

TABLEAU 1 – Indice de marquage calculé pour 16 grands dauphins observés en mer de la Manche entre 2004 et 2014. Les 4 premiers individus sont identifiés comme ayant des ailerons qui évoluent sur la période d'étude selon la méthode 1 sur les niveaux de marquage (M2 à M4). Les 12 autres individus n'ont pas été retenus avec la méthode 1.

	Identifiant de l'individu l'individu	Variation de l'indice de marquage	Sexe	Statut
Évolution selon la méthode 1	N0106	1.0 - 3.0	femelle	sub-adulte (2005-2006) adulte (2007)
	N0117	1.5 - 2.0	femelle	adulte
	N0203	1.5 - 2.5	femelle	adulte
	N0300	2.5 - 3.0	mâle	adulte
Pas d'évolution selon la méthode 1	N0034	2.5	mâle	adulte
	N0036	3.0	mâle	adulte
	N0044	1.5 - 3.5	mâle	sub-adulte (2006-2007) adulte (2009)
	N0061	1.0 - 1.5	femelle	adulte
	N0144	3.0 - 3.5	mâle	adulte
	N0176	3.5	femelle	adulte
	N0209	1.0	mâle	adulte
	N0265	1.0	femelle	sub-adulte (2007-2009) adulte (2010)
	N0286	1.0	femelle	adulte
	N0330	1.5	mâle	sub-adulte (2008-2009) adulte (2010)
	N0342	1.0 - 2.0	femelle	sub-adulte (2007-2008) adulte (2009)
	N0521	2.0	mâle	sub-adulte (2007-2009) adulte (2010)

Pour les individus ayant un niveau de marquage (méthode 1) différent, on retrouve des valeurs différentes pour l'indice de marquage, même si la progression de l'indice de marquage est faible pour N0117 (1.5 - 2.0) et N0300 (2.5 - 3.0). Pour les individus dont le niveau de marquage (méthode 1) ne change pas, l'indice de marquage peut confirmer une stabilité (7 individus sur 12) ou faire ressortir quelques variations dues, la plupart du temps, au niveau de griffure (5 individus sur 12).

Sur les 6 individus dont le statut passe de sub-adulte à adulte, 3 présentent des valeurs d'indice de marquage supérieures durant leur période adulte par rapport à la période sub-adulte (individus N0265, N0330 et N0521). Les 3 autres ne montrent pas d'augmentation de l'indice de marquage entre ces deux classes d'âge (individus N0106, N0044 et N0342).

## 4.2 Estimation de la taille de la population

Quinze modèles ont été construits à partir des deux jeux de données contenant seulement les histoires de capture des individus M3 et M4. Ils sont subdivisés en deux catégories : ceux basés sur quatre états différents (M3+, M3-, M4+ et M4-) et ceux basés sur deux états (M+ et M-). Les trois meilleurs modèles dans chaque catégorie, ainsi que leurs caractéristiques sont présentés dans le tableau 2.

TABLEAU 2 – Présentation des trois meilleurs modèles de capture-marquage-recapture (CMR) multi-événements pour la catégorie de modèles différenciant quatre états pour les grands dauphins (M3+, M3-, M4+ et M4-), et présentation des trois meilleurs modèles CMR multi-événements pour la catégorie de modèles différenciant deux états pour les grands dauphins (M+ et M-), ajustés sur les données de suivis individuel par photo-identification des grands dauphins en mer de la Manche entre 2009 et 2014.

	Modèles CMR quatre états		
	Paramètres biologiques	QAICc	Nombre de paramètres mathématiques
Modèle 1	Survie différente pour M3 et M4 probabilité de capture différente pour M3-, M3+, M4- et M4+	796.13	25
Modèle 2	Même taux de survie entre M3+ et M3- mais survie différente entre M4+ et M4- probabilité de capture différente pour M3-, M3+, M4- et M4+	797.41	26
Modèle 3	Même taux de survie entre M4+ et M4- mais survie différente entre M3+ et M3- probabilité de capture différente pour M3-, M3+, M4- et M4+	798.33	26
	Modèles CMR deux états		
Modèle 4	Même taux de survie pour les M+ et M- probabilité de capture différente pour M+ et M-	609.47	12
Modèle 5	Taux de survie différent pour M+ et M- probabilité de capture différente pour M+ et M-	611.35	13
Modèle 6	Même taux de survie pour M+ et M- entre 2009 et 2011 et même taux de survie pour M+ et M- entre 2012 et 2014 probabilité de capture différente pour M+ et M-	611.53	13

Les modèles retenus pour l'estimation de la taille de la population sont les modèles 1 et 4 (tableau 2). En effet, pour la catégorie des modèles CMR à quatre états, les modèles 1, 2 et 3 sont très proches en termes de QAICc (différence inférieure à 2). Le choix se porte sur celui avec le moins de paramètres à estimer (critère de parcimonie : Burnham et Anderson 2002), soit le modèle 1. Le même raisonnement est effectué pour la deuxième catégorie de modèles et celui retenu est le numéro 4.

Les estimations de la taille de la population faites par le GECC entre 2009 et 2013, et celles obtenues à partir du modèle 1 (modèle CMR multi-événements à quatre états) et du modèle 4 (modèle CMR multi-événements à deux états), pour les années 2010 à 2014, sont représentées dans le tableau 3 et la figure 5.

TABLEAU 3 – Estimations de la taille de la population des grands dauphins en mer de la Manche faites par le GECC (modèle GECC), à partir du modèle CMR quatre états (modèle 1) et à partir du modèle CMR deux états (modèle 4), ajustées sur les données de suivis individuel par photo-identification des grands dauphins en mer de la Manche entre 2009 et 2014. Les intervalles de confiance inférieur (IC-) et supérieur (IC+) sont indiqués pour chaque estimation.

	Modèle GECC	Modèle 1	Modèle 4
	IC- / <b>Estimation</b> / IC+	IC- / <b>Estimation</b> / IC+	IC- / <b>Estimation</b> / IC+
2009	348 / <b>384</b> / 451		
2010	347 / <b>372</b> / 405	306 / <b>318</b> / 340	310 / <b>319</b> / 327
2011	292 / <b>314</b> / 355	317 / <b>335</b> / 364	324 / <b>337</b> / 349
2012	287 / <b>328</b> / 400	338 / <b>377</b> / 589	343 / <b>369</b> / 431
2013	311 / <b>328</b> / 359	357 / <b>378</b> / 634	365 / <b>378</b> / 385
2014		407 / <b>468</b> / 635	372 / <b>391</b> / 413

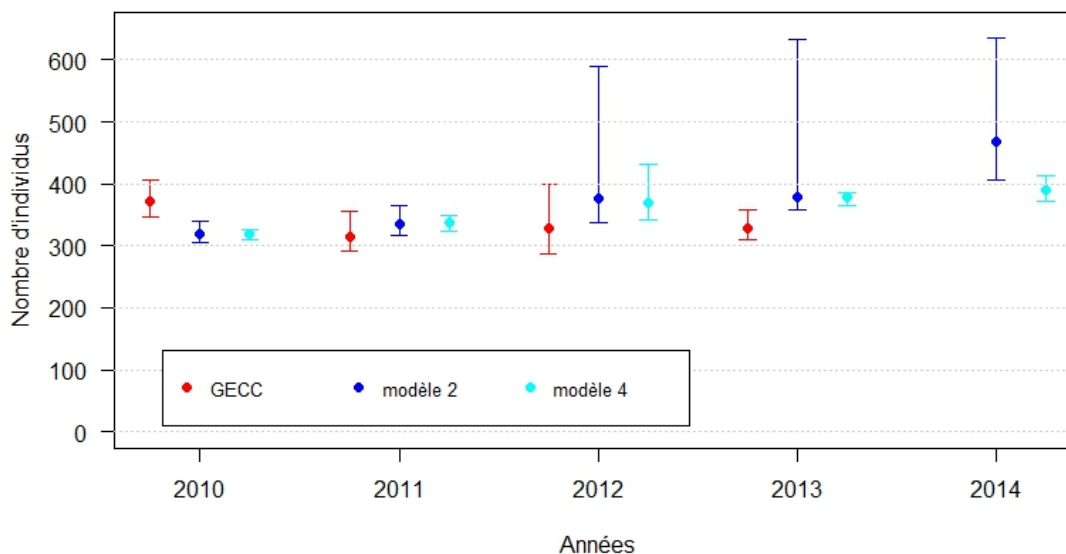


FIGURE 5 – Estimations de la taille de la population des grands dauphins en mer de la Manche faites par le GECC (rouge), à partir du modèle CMR quatre états (modèle 1, bleu foncé) et à partir du modèle CMR deux états (modèle 4, bleu clair), ajustées sur les données de suivis individuel par photo-identification des grands dauphins en mer de la Manche entre 2010 et 2014.

Les estimations de la taille de la population faites à partir des modèles multi-événements sont significativement inférieures pour l'année 2010 par rapport aux autres années. Pour 2011 et 2012, les estimations sont comprises dans l'intervalle de confiance des estimations obtenues avec la méthode en population "fermée". Il n'y a que pour 2013 où l'estimation par modèles

multi-évènements est significativement supérieure à celle faite avec la méthode du GECC.

A noter que les intervalles de confiance supérieurs du modèle 1 pour les années 2012 et 2013 sont vraiment importants. Cette constatation ne se retrouve pas pour les intervalles de confiance du modèle 4 et il comprend les intervalles de confiance les plus petits.

Les estimations faites par le modèle 4 montrent une tendance à l'augmentation, même si toutes les années ne sont pas significativement différentes.

### 4.3 Estimation du taux de survie

Le troisième volet de l'étude s'intéresse aux valeurs des paramètres biologiques estimés par les modèles multi-évènements, et en particulier le taux de survie. En effet, c'est un paramètre important pour comprendre la dynamique de la population.

Les 5 meilleurs modèles (selon le critère QAICc), parmi les 70 modèles testés, ainsi que les paramètres biologiques et le nombre de paramètres mathématiques sont présentés dans le tableau 4.

TABLEAU 4 – Présentation des cinq meilleurs modèles de capture-marquage-recapture (CMR) multi-évènements, selon le critère QAICc, obtenus pour l'ensemble des grands dauphins marqués (M2 à M4), ajustés sur les données de suivis individuels par photo-identification des grands dauphins en mer de la Manche entre 2009 et 2014. Les contraintes posées sur les paramètres biologiques, ainsi que le nombre de paramètres mathématiques utilisés par chaque modèle, sont indiqués.

Modèles CMR multi-états			
	Paramètres biologiques	QAICc	Nombre de paramètres mathématiques
Modèle 1	Même taux de survie M2/M3 Transition +/- : 0 Probabilités de capture différentes pour chaque état, temps	2298.99	39
Modèle 2	Même taux de survie M2/M3 Transition +/- : 0 Même probabilité de capture M4+ et M4-, temps	2300.75	36
Modèle 3	Même taux de survie M2/M3 Transition +/- : 0 pour M2 et M3 Probabilité de capture différente pour chaque état, temps	2301.85	41
Modèle 4	Même taux de survie M2/M3 Transition +/- : 0 Probabilité de capture égales M3- et M4- et Probabilité de capture égales M3+ et M4+, temps	2303.35	37
Modèle 5	Même taux de survie M2/M3, deux temps : 2009-2011 et 2012-2014 Transition +/- : 0 Probabilité de capture différente pour chaque état, temps	2304.75	38

Les meilleurs modèles sont obtenus lorsque les individus M2 et M3 ont le même taux de survie. Les transitions entre les états facilement capturables et difficilement capturables sont fixées à 0, sauf dans le modèle 3 où la seule transition estimée est celle des individus M4+ vers M4- et M4- vers M4+. L'estimation de ces transitions est cependant faible (0.10 pour la transition de M4+ vers M4- et 0.18 pour la transition de M4- vers M4+). Les probabilités de capture dépendent toujours du temps et sont souvent différentes pour chaque état. Deux modèles font exception : le modèle 2 qui regroupe les individus M4+ et M4- et le modèle 4 qui regroupe les individus M3-M4- et les individus M3+M4+.

Le modèle le plus approprié parmi ceux présentés est le modèle 2. En effet, la différence entre le QAICc du modèle 1 et celui du modèle 2 est inférieure à 2 et, selon le critère de parcimonie, le modèle 2 est à privilégier puisque le nombre de paramètres estimés est moins important que celui du modèle 1.

Le taux de survie interannuelle est considéré comme constant sur la période d'étude, pour le modèle que nous avons sélectionné. Il est estimée à 99 % (73% - 99%) pour les individus avec un niveau de marquage M2 et M3. Pour les individus M4, le taux de survie est inférieur à celle des individus M2/M3, puisqu'elle est estimée à 91% (85% - 95%).

Les probabilités des transitions entre les états "difficilement capturables" et "facilement capturables" sont fixées à 0. Les individus difficilement capturables restent donc difficilement capturables au cours des années, et il en va de même pour les individus facilement capturables. Les transitions entre états M2/M3/M4 sont faibles, comme le suggèrent les résultats de la première partie de cette étude sur l'évolution des marques. La probabilité de passage de la classe M2 à la classe M3 est de 2% par an (1% - 4%), la probabilité de passage de la classe M3 à la classe M4 est seulement de 0.1% par an (0.03% - 2%) et la probabilité de passage de la classe M2 à la classe M4 est de 0.1% par an (0.01% - 0.9%).

Les probabilités de capture varient en fonction des occasions de capture. Les estimations fournies par le modèle sont représentées dans la figure 6.

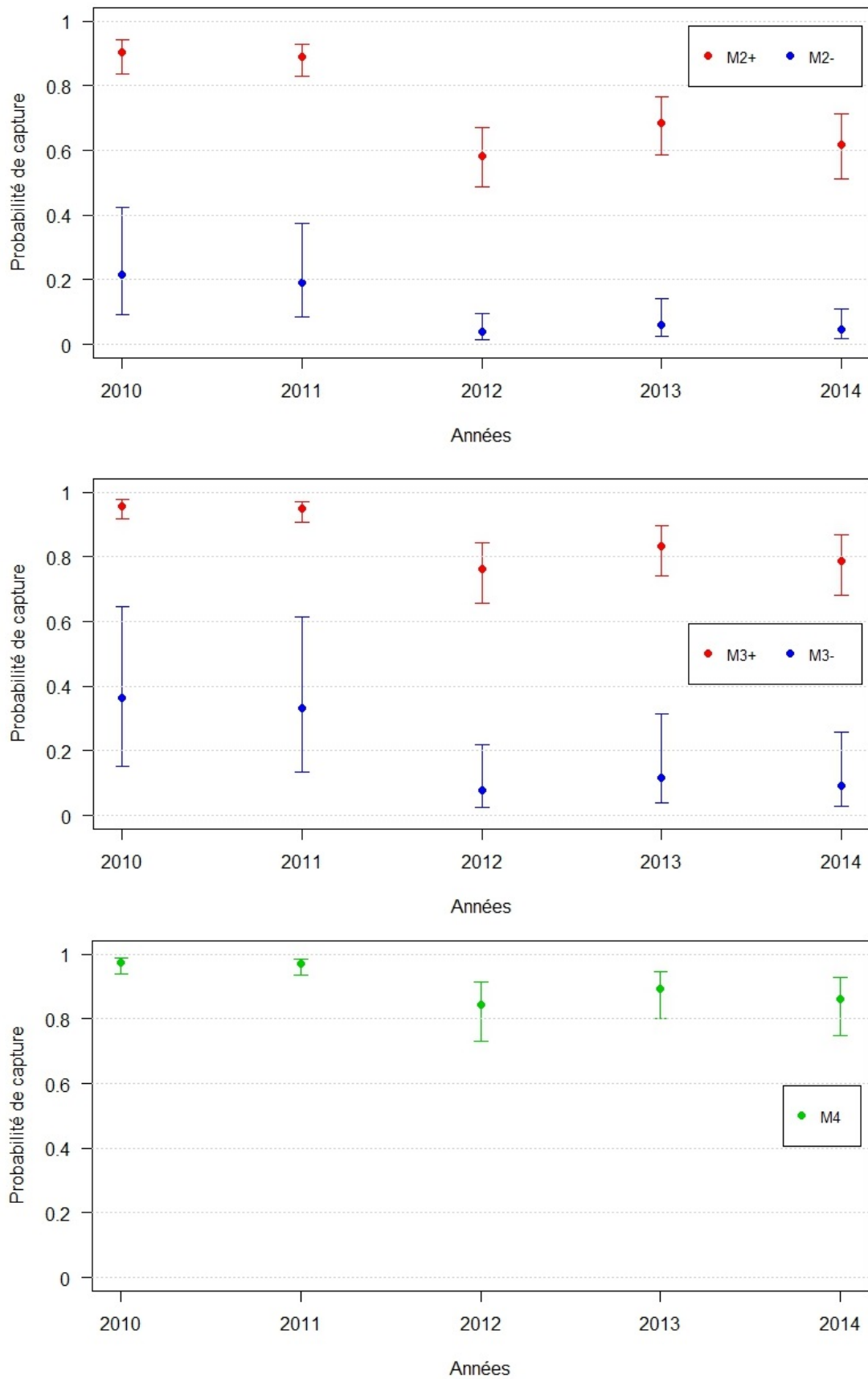


FIGURE 6 – Probabilités de capture estimées par le modèle CMR multi-événements numéro 2, avec les intervalles de confiance à 5% et 95%, pour chaque état M2-/M2+/M3-/M3+/M4, ajustées sur les données de CMR collectées sur le grand dauphin par le GECC entre 2009 et 2014 en mer de la Manche.

Les probabilités de capture pour les individus M2- varient entre 3% et 22%, et celles des M2+ entre 58% et 90%. Pour les individus M3+, la probabilité de capture est estimée entre 76% et 96%. Pour les individus M3-, la probabilité de capture se situe entre 8% et 36%. Les individus M4 (pas de distinction entre les individus M4+ et M4- dans le modèle) ont une probabilité de capture qui oscille entre 84% et 97%. La figure 6 montre que les intervalles de confiance des probabilités de capture entre individus de même niveau de marquage ne se chevauchent pas, elles sont donc significativement différentes.

## 5 Discussion

### 5.1 Évolution des marques

La méthode 1 étudie l'évolution des marques naturelles en prenant en compte le niveau de marque de M2 à M4 des individus. Les résultats indiquent qu'il y a peu d'individus dont le niveau de marquage change au cours de ces onze dernières années (22 individus sur 480). Parmi ces individus, seuls 3 animaux ont été observés pendant leur passage de la classe d'âge sub-adulte à adulte. Le sexe est connu pour seulement 15 d'entre eux. Il est donc difficile d'effectuer des tests statistiques vu le peu de données disponible, et de mettre en parallèle l'évolution des ailerons et d'autres caractéristiques individuelles comme le sexe ou le statut (jeune, sub-adulte et adulte).

La méthode 2 utilise l'indice de marquage (moyenne entre les niveaux d'encoches et de griffures) pour analyser l'évolution des ailerons des grands dauphins. Les résultats sont proches de ceux de la méthode 1, c'est-à-dire que l'indice de marquage évolue peu pour la majorité des individus étudiés. C'est pourquoi, même si la méthode 2 est applicable à l'ensemble des individus marqués, cette étude n'a pas été poussée plus loin.

Sur la base de ces résultats, il semble que l'évolution des ailerons soit lente sur le moyen terme (une dizaine d'années). La faible évolution des ailerons permet donc de s'assurer d'une bonne identification des individus sur le long terme. D'autres études ont noté qu'il était possible de reconnaître aisément les individus pendant 18 ans (Wells *et al.* 1987) et que certains ailerons peuvent rester identiques pendant une période de 12 ans (Würsig et Harris 1990).

Notre étude de l'évolution des marques naturelles a différentes limites. Tout d'abord, la période d'étude s'étend sur 11 ans (2004-2014) ce qui n'est pas très long pour une espèce longévive comme le grand dauphin : leur espérance de vie est estimée entre 40 et 50 ans (Wells et Scott 1990). Nous n'avons pas assez de recul sur les données pour ce type de questionnement concernant l'évolution des ailerons sur le long terme. De plus, peu d'individus sont vus sur l'ensemble de cette période, ce qui réduit d'autant le nombre d'informations disponibles. En effet, la majorité des animaux sont observés en moyenne 4 ans (non forcément consécutives) ; seulement 17 d'entre eux sont rencontrés 10 ou 11 années et 138 ne sont vus qu'une seule année.



Quelques études se sont intéressées à l'influence de l'évolution de ces marques sur la fiabilité du suivi des populations, à l'exemple de Paterson *et al.* (2013) qui ont démontré que le pelage des phoques gris (*Halichoerus grypus*) est stable entre la phase jeune et la phase adulte. Quant à Gowans et Whitehead (2001), ils ont montré que l'utilisation des marques naturelles chez la baleine à bec boréale (*Hyperoodon ampullatus*) peut être une cause potentielle de l'hétérogénéité des probabilités de captures. Certains individus très fortement marqués seront identifiables sur des photos de faible qualité, ce qui n'est pas le cas des individus faiblement marqués. Les individus difficilement identifiables auraient donc une plus faible probabilité de capture. Selon ces auteurs, les études CMR devraient être faites uniquement sur les individus très bien marqués et les résultats seraient ensuite ramenés à l'échelle de la population. La qualité des photos affecte aussi la capacité des observateurs à identifier un individu. Gowans et Whitehead (2001) préconisent d'inclure seulement les images de très bonne qualité dans les analyses CMR sensibles à l'hétérogénéité de capture. Une autre solution est de prendre en compte cette hétérogénéité en l'incluant directement dans les modèles CMR, comme nous l'avons fait dans cette étude avec les modèles multi-événements.

## 5.2 Les modèles CMR multi-événements : hétérogénéité de capture

Les probabilités de capture estimées par les modèles multi-événements sont très élevées pour certains individus (autour de 90%) et assez basses pour d'autres (entre 3% et 36%). Des causes variées peuvent expliquer cette hétérogénéité de capture détectée dans les données de grands dauphins. Par exemple, des animaux peuvent se trouver dans des zones régulièrement prospectées et sont systématiquement détectés, tandis que d'autres fréquentent des zones moins prospectées. De plus certains individus peuvent être tout le temps présents dans la zone alors que d'autres sont seulement de passage (individus transients).

Le comportement des animaux à l'égard du bateau peut aussi expliquer l'hétérogénéité de capture : certains individus semblent s'approcher plus facilement de l'embarcation. Ils seraient donc plus "capturables".

Une troisième explication de cette hétérogénéité réside dans la difficulté d'identifier certains individus. En effet, les animaux marqués M2 ont fréquemment une seule petite encoche peu visible si la photo n'est pas assez nette. Ces individus apparaissent donc moins dans le jeu de données car ils sont moins souvent identifiés sur les photos. Il faut noter que ces causes peuvent agir simultanément.

Plusieurs études sur les cétacés (Pusineri 2014, Chilvers 2003), mais également sur les oiseaux marins (Péron *et al.* 2010) intègrent l'hétérogénéité de capture dans leurs modèles CMR. Ne pas prendre en compte cette hétérogénéité de capture biaise l'estimation des paramètres démographiques de la population (Péron *et al.* 2010), et entraîne une sous-estimation de la taille de la population (Cubaynes *et al.* 2010). Il est donc très important de tester l'existence de cette hétérogénéité, avec les tests d'adéquation et surtout de la prendre en compte dans les modèles lorsqu'elle est détectée.

### 5.3 Estimation de la taille de la population

Les estimations de la taille de la population faites par les modèles CMR à deux états sont proches de celles faites par la méthode en population "fermée", utilisée par le GECC. Les estimations calculées par le GECC et évaluées par le modèle multi-événement sont, respectivement, de 372 (IC 95% : 347-405) et 319 (IC 95% : 310-327) pour l'année 2010, 314 (IC 95% : 292-355) et 337 (IC 95% : 324-349) pour l'année 2011, 328 (IC 95% : 287-400) et 369 (IC 95% : 343-431) pour l'année 2012, 328 (IC 95% : 311-359) et 378 (IC 95% : 365-385) pour l'année 2013.

Par ailleurs les intervalles de confiance sont, dans l'ensemble, plus restreints avec les modèles multi-événements, ce qui implique une estimation plus précise de la taille réelle de la population. Le modèle CMR à quatre états présente des intervalles de confiance supérieurs assez élevés pour les années 2012 (589 individus), 2013 (634 individus) et 2014 (635 individus). Ces grands intervalles de confiance ont comme origine plusieurs paramètres mathématiques difficiles à estimer pour ce modèle, car ce sont des paramètres différents pour chaque année. Le fait d'avoir fusionné les individus M3 et M4 en une seule classe (modèle CMR à deux états) a permis de réduire le nombre de paramètres mathématiques à estimer. Ce nouveau modèle est donc plus performant dans l'estimation des paramètres mathématiques, ce qui induit des résultats plus précis concernant les intervalles de confiance. L'estimation faite en 2013 avec le modèle CMR à deux états est significativement supérieure à celle du GECC, ce qui est prévisible quand l'hétérogénéité de capture interannuelle est prise en compte (Cubaynes *et al.* 2010). Au vue des résultats obtenus, notre approche s'avère donc tout à fait pertinente et devrait être intégrée aux méthodes de suivis pour d'autres populations de cétacés.

Les modèles multi-événements utilisés ici, demandent une grande quantité de données pour estimer tous les paramètres et il n'est pas rare que des modèles trop complexes fournissent des estimations aberrantes. Il est recommandé dans ce cas de simplifier les modèles, comme nous l'avons fait ici.

De nombreuses populations de grands dauphins sont présentes en Europe. Des communautés de quelques dizaines d'individus sont observées en Mer d'Iroise, dans les eaux côtières d'Écosse et du Portugal (Louis *et al.* 2015). Les tailles de certaines populations de grands dauphins ont été estimées entre 100 et 250 individus en Irlande et en Angleterre et jusqu'à 300-350 individus autour du détroit de Gibraltar (Louis *et al.* 2015). La population des grands dauphins en mer de la Manche est donc l'une des plus grandes populations résidente en Europe, puisque nous l'avons estimée à 391 (IC 95% : 372-413) individus en 2014.

### 5.4 Taux de survie

Plusieurs études portent sur l'estimation du taux de survie chez les populations de grands dauphins à travers le monde. Les taux de survie estimés dans ces études varient entre 0.94 (Currey *et al.* 2009, Fortuna 2007) et 0.97 à 0.99 (Silva *et al.* 2009, Smith 2012). Celui estimé

pour les individus M2 et M3 (0.99, IC 95% : 0.73-0.99) est en accord avec les valeurs retrouvées dans la littérature. En comparaison, la survie estimée pour les individus M4 est assez faible (0.91, IC 95% : 0.85-0.95). En regardant de plus près les histoires de capture de ces individus, il y a en effet des animaux qui ne sont plus vus depuis deux, trois, quatre voire cinq années, sur les six années de la période d'étude. Ces individus représentent 12 des 43 individus ayant un niveau de marquage M4. Cette importante proportion d'individus non vus durant les dernières années de l'étude explique le taux de survie moins important pour les individus M4. Il faut cependant préciser que la période retenue pour l'analyse des données s'étend de juin à septembre pour chaque année. Certains des individus M4 sont vus en dehors de cette période d'été, ils sont donc comptés comme absents cette année là, alors que ce n'est pas le cas.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce faible taux de survie pour les grands dauphins M4. Tout d'abord, ces individus regroupent essentiellement les animaux les plus vieux. La baisse de la survie peut donc refléter le phénomène de sénescence, soit la diminution de la survie avec l'augmentation de l'âge (voir Nussey *et al.* 2013 pour une revue des études sur ce phénomène). Il est également possible que les individus soient temporairement absents de la zone d'étude. Pour observer leur retour il faut alors disposer de données sur une plus longue période. Les animaux peuvent également fréquenter des zones moins bien prospectées, ce qui explique leur absence du jeu de données certaines années. De fait, la période d'étude comprend des variations dans le protocole d'échantillonnage sur le terrain et dans l'effort de recherche. Ces fluctuations peuvent introduire des problèmes de structure dans le jeu de données qui vont s'estomper avec des données agrégées sur un plus long-terme. Le moyen pour contourner ce problème dû à l'effort de prospection spatialement hétérogène, serait d'identifier la plus petite zone prospectée de manière homogène dans le temps et de ne garder que les observations effectuées sur cette zone. Ce procédé permettrait de voir si les résultats obtenus diffèrent de ceux présentés ici et donc de confirmer ou infirmer l'hypothèse que cette faible survie des M4 est liée à un problème de protocole de collecte de données.

Ces résultats confirment dans tous les cas qu'il est nécessaire pour modéliser correctement le taux de survie de disposer d'un nombre suffisamment important de données, autant au niveau du nombre d'individus étudiés que du nombre d'années prises en compte. La zone d'étude doit également être prospectée de façon homogène pour pouvoir estimer les paramètres démographiques sans biais. Ces recommandations sont valables pour les suivis des espèces de cétacés ainsi que pour le suivi d'autres espèces longévives.

La gestion de populations nécessite d'identifier les paramètres démographiques qui gouvernent la dynamique de population. Pour cela, l'analyse de l'élasticité de ces paramètres est souvent utilisée, pour les populations animales comme végétales (Benton et Grant 1999). Elle permet d'estimer l'influence relative des taux de survie, de croissance et de reproduction sur la dynamique de la population. L'étude de plusieurs populations de mammifères a montré que la dynamique des populations d'espèces qui deviennent mature tardivement, comme les ongulés

et les mammifères marins, sont largement gouvernés par la survie des adultes ou des juvéniles, plutôt que par la reproduction (Heppell *et al.* 2000). Ce résultat appuie notre choix de l'étude du taux de survie chez les grands dauphins et plaide donc pour un travail de modélisation combinant toutes les années de données plutôt qu'année par année.

Il est cependant important de noter que pour identifier des changements dans la population, il faut étudier les variations du taux de survie. Or le taux de survie est ici constant sur l'ensemble de la période d'étude, c'est pourquoi les modèles retenus ne font pas de distinction entre les années. Il serait donc plus intéressant par la suite de privilégier les modèles qui différencient les taux de survie année par année, plutôt que ceux qui les fusionnent.

## 6 Conclusions et Perspectives

Cette étude a montré la fiabilité des marques naturelles pour identifier les individus dans le cadre d'une étude de capture-marquage-recapture. Pour estimer la taille de la population, les modèles multi-événements sont nettement plus performants que la méthode d'estimation en population "fermée", qui estime les effectifs pour chaque année séparément. D'une part les résultats sont plus précis, d'autre part, cette approche permet d'estimer les taux de survie, qui sont essentielles pour mieux comprendre le fonctionnement des populations. En effet, une population de grande taille ne signifie pas que cette dernière est en "bonne santé". Dans une optique de gestion, c'est la dynamique de la population qui est importante, c'est-à-dire les changements qui peuvent être observés au sein de celle-ci. Pour les évaluer, il n'est pas nécessaire d'obtenir une estimation du nombre d'individus, mais plutôt des paramètres démographiques gouvernant cette dynamique, comme le taux de survie pour les espèces longévives.

Il faut mentionner que certains modèles CMR multi-événements permettent de modéliser simultanément la survie et le recrutement des individus, c'est-à-dire ceux qui entrent dans la population par immigration, mais aussi par l'identification de "nouveaux" individus marqués (précédemment "lisses"). L'utilisation de ces modèles permettrait d'obtenir une vision d'ensemble de la dynamique de la population des grands dauphins. C'est donc une perspective à court terme à mettre en oeuvre dans le cadre du suivi mené par le GECC.

## Références

- Andriolo, A., Martins, C.C.A., Engel, M.H., Pizzorno, J.L., Más-Rosa, S., Freitas, A.C., Morete, M.E., and Kinas, P.G. (2006). The first aerial survey to estimate abundance of humpback whales (*Megaptera movaeangliae*) in the breeding ground off Brazil (Breeding Stock A). *Journal of Cetacean Research and Management* 8, 307.
- Benton, T.G., and Grant, A. (1999). Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 467-471.
- Bossart, G.D. (2011). Marine mammals as sentinel species for oceans and human health. *Veterinary Pathology Online* 48, 676-690.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach* (Springer Science & Business Media).
- Calambokidis, J., Cabbage, J.C., Steiger, G.H., Balcomb, K.C., and Bloedel, P. (1990). Population estimates of humpback whales in the Gulf of the Farallones, California. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 12) 325-333.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., Marmorin, E., Miquel, C., Reboulet, A.-M., Poillot, C., et al. (2010). Importance of Accounting for Detection Heterogeneity When Estimating Abundance : the Case of French Wolves. *Conservation Biology* 24, 621-626.
- Currey, R.J., Dawson, S.M., and Slooten, E. (2007). New abundance estimates suggest Doubtful Sound bottlenose dolphins are declining. *Pacific Conservation Biology* 13, 274-282.
- Currey, R.J., Dawson, S.M., Slooten, E., Schneider, K., Lusseau, D., Boisseau, O.J., Haase, P., and Williams, J.A. (2009). Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand : an information theoretic approach to assessing the role of human impacts. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 19, 658-670.
- Darroch, J.N. (1958). The multiple-recapture census : I. Estimation of a closed population. *Biometrika* 343-359.
- Fletcher, D., Lebreton, J.-D., Maescot, L., Schaub, M., Gimenez, O., Dawson, S., and Slooten, E. (2012). Bias in estimation of adult survival and asymptotic population growth rate caused by undetected capture heterogeneity. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 206-216.

Fortuna, C.M. (2007). Ecology and conservation of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the north-eastern Adriatic Sea. University of St Andrews.

Gally, F. (2014). Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013.

Gowans, S., and Whitehead, H. (2001). Photographic Identification of Northern Bottlenose Whales (*hyperoodon Ampullatus*) : Sources of Heterogeneity from Natural Marks. *Marine Mammal Science* 17, 76-93.

Hammond, P.S. (1986). Estimating the size of naturally marked whale populations using capture-recapture techniques. *Reports of the International Whaling Commission* 8, 253-282.

Heppell, S.S., Caswell, H., and Crowder, L.B. (2000). Life histories and elasticity patterns : perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81, 654-665.

Hooker, S.K., and Gerber, L.R. (2004). Marine reserves as a tool for ecosystem-based management : the potential importance of megafauna. *BioScience* 54, 27-39.

Louis, M., Gally, F., Barbraud, C., Béseau, J., Tixier, P., Simon-Bouhet, B., Le Rest, K., and Guinet, C. (2015). Social structure and abundance of coastal bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel. *Journal of Mammalogy* gyv053.

Nussey, D.H., Froy, H., Lemaitre, J.-F., Gaillard, J.-M., and Austad, S.N. (2013). Senescence in natural populations of animals : widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Research Reviews* 12, 214-225.

Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C., and Anderson, D.R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 3-135.

Paterson, W.D., Redman, P., Hiby, L.A., Moss, S.E., Hall, A.J., and Pomeroy, P. (2013). Pup to adult photo-ID : Evidence of pelage stability in gray seals. *Marine Mammal Science* 29, E537-E541.

Péron, G., Crochet, P.-A., Choquet, R., Pradel, R., Lebreton, J.-D., and Gimenez, O. (2010). Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* 119, 524-532.

Primack, R.B., Sarrazin, F., and Lecomte, J. (2012). *Biologie de la conservation* (Dunod Paris).

- Pusineri, C., Barbraud, C., Kiszka, J., Caceres, S., Mougnot, J., Daudin, G., and Ridoux, V. (2014). Capture-mark-recapture modelling suggests an Endangered status for the Mayotte Island (eastern Africa) population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Endangered Species Research* 23, 23-33.
- Schorr, G.S., Baird, R.W., Hanson, Mb., Webster, D.L., McSweeney, D.J., and Andrews, R.D. (2009). Movements of Satellite-Tagged Blainville's Beaked Whales Off the Island of Hawaii (DTIC Document).
- Schwartz, M.K., Luikart, G., and Waples, R.S. (2007). Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 25-33.
- Silva, M., Magalhães, S., Prieto, R., Santos, R., and Hammond, P. (2009). Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration. *Marine Ecology Progress Series* 392, 263-276.
- Smith, H. (2012). Population dynamics and habitat use of bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*), Bunbury, Western Australia. Murdoch University.
- Thomas, L., and Marques, T.A. (2012). Passive acoustic monitoring for estimating animal density. *Acoustics Today* 8, 35-44.
- Wells, R.S., Scott, M.D., and Irvine, A.B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In *Current Mammalogy*, (Springer), pp. 247-305.
- Wells, R.S., Scott, M.D., and others (1990). Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Individual Recognition of Cetaceans : Use of Photo-Identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters*. Rep. Int. Whal. Commn., Special 407-415.
- Wells, R.S., Rhinehart, H.L., Hansen, L.J., Sweeney, J.C., Townsend, F.I., Stone, R., Casper, D.R., Scott, M.D., Hohn, A.A., and Rowles, T.K. (2004). Bottlenose dolphins as marine ecosystem sentinels : developing a health monitoring system. *EcoHealth* 1, 246-254.
- Würsig, B., and Harris (1990). Site and Association Fidelity in Bottlenose Dolphins Off Argentina. In *The Bottlenose Dolphin*, (S. Leatherwood et R. R. Reeves), pp. 361-365. (2003). Abundance of indo-pacific bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*, off Point Lookout, Queensland, Australia. *Marine Mammal Science* 19, 85-95.
- Würsig, B., and Jefferson, T.A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Reports of the International Whaling Commission*. Special 42-43.

# Annexe 1

Valeurs des niveaux d'encoches et de griffures attribuées aux ailerons de grands dauphins permettant le calcul de l'indice de marquage (moyenne entre le niveau d'encoches et le niveau de griffures), avec leur caractéristiques, chez le grand dauphin en mer de la Manche.

	<b>Niveau d'encoches</b>		<b>Niveau de griffures</b>
1	Une ou deux encoches	1	Moins de deux griffures
2	Quelques encoches bien visibles	2	Quelques griffures bien visibles
3	Beaucoup d'encoches mais pas sur toute la longueur de l'aileron	3	Beaucoup de griffures mais l'aileron n'a pas encore perdu sa pigmentation pour devenir blanc
4	Beaucoup d'encoches sur l'ensemble de l'aileron	4	Beaucoup de griffures, le haut de l'aileron a perdu sa pigmentation. Il est devenu blanc



## Annexe 2

Évolution du niveau de marquage pour 22 grands dauphins identifiés par le GECC en mer de la Manche entre 2004 et 2014.

Identifiant de l'individu	Niveau de marquage	Sexe	Statut
N0030	M3 (2004-2007) M4 (2009-2013)	mâle	adulte
N0182	M2 (2007-2011) M4 (2012-2013)	mâle	adulte
N0203	M2 (2007-2013) M4 (2014)	mâle	adulte
N0300	M3 (2008-2009) M4 (2010-2013)	mâle	adulte
N0304	M2 (2008-2011) M4 (2012-2014)	mâle	adulte
N0352	M2 (2009-2013) M3 (2014)	mâle	adulte
N0372	M3 (2008-2009) M4 (2010-2014)	mâle	adulte
N0375	M2 (2009-2013) M3 (2014)	mâle	adulte
N0437	M2 (2008-2011) M3 (2012-2014)	mâle	sub-adulte (2008-2009) adulte (2010)
N0471	M2 (2007-2010) M3 (2011-2014)	mâle	adulte (2010)
N0496	M2 (2010) M3 (2011)	mâle	adulte
N0506	M1 (2009) M2 (2010-2014)	mâle	sub-adulte (2009-2011) adulte ?
N0106	M2 (2005-2011) M3 (2012-2014)	femelle	sub-adulte (2005-2006) adulte (2007-2014)
N0117	M2 (2007-2010) M3 (2011-2014)	femelle	adulte
N0515	M1 (2010) M3 (2011-2014)	femelle	sub-adulte (2010-2011) adulte ?
N0097	M2 (2004-2009) M3 (2010-2011)	inconnu	sub-adulte (2008) adulte (2010)
N0329	M2 (2008-2011) M3 (2012-2013)	inconnu	sub-adulte (2008-2011) adulte ?
N0438	M2 (2009-2011) M3 (2012-2014)	inconnu	sub-adulte (2009-2010) adulte ?
N0503	M2 (2010-2011) M3 (2012)	inconnu	sub-adulte (2010-2011) adulte ?
N0544	M2 (2011-2012) M3 (2013-2014)	inconnu	adulte
N0553	M1 (2008-2011) M2 (2012-2013)	inconnu	adulte
N0605	M1 (2008-2011) M2 (2013-2014)	inconnu	sub-adulte (2010-2011) adulte ?