



Note de synthèse du rapport de stage de Master 2

De l'identification des animaux aux modèles mathématiques : une remise en question des méthodes usuelles de suivi des grands dauphins *Tursiops truncatus*

Le cas de la population de grands dauphins sédentaires en mer de la Manche.

Couet Pauline

Master 2 recherche, Sciences de la Vie et de la Santé
Parcours : Biologie, Informatique et Mathématiques

Travail encadré par

François Gally
Directeur du GECC
Place des justes
50130 Cherbourg-Octeville

Aurélien Besnard
Maître de conférences, CEFE/CNRS
Campus du CNRS
1919, route de Mende
34293 Montpellier 5

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

Juin 2015

Sommaire

Sommaire	2
1. Introduction.....	3
1.1. Les paramètres démographiques.....	3
1.2. La méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR)	3
1.3. La méthodologie utilisée par le GECC	3
1.4. La problématique	4
1.5. Objectif de l'étude.....	5
2. Nouvelle méthodologie : les modèles multi-événements	5
2.1. Evolution des marques	6
2.2. Conditions préalables et construction des modèles multi-événements pour le suivi d'une population	7
2.3. L'estimation de la taille de la population.....	9
2.4. Les taux de survie	11
3. Perspectives.....	12
Bibliographie.....	13

1. Introduction

Les mammifères marins, et en particulier les cétacés à dents, sont des prédateurs 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). C'est pourquoi les mammifères marins font partie des espèces nécessitant des mesures de gestion et de conservation (www.iucn.org/fr).

1.1. Les paramètres démographiques

Les plans de gestion et de conservation pertinents s'intéressent, entre autres, aux variations d'effectifs au sein des populations. La dynamique des populations est une discipline qui vise à développer des méthodes de suivis pour estimer les paramètres démographiques des espèces ciblées et d'en mesurer l'efficacité. Les paramètres démographiques sont des indicateurs qui décrivent la population et son fonctionnement. Ces indicateurs peuvent concerner l'ensemble de la population ou seulement certaines catégories d'individus qui se distinguent, par exemple, par leur sexe ou leur âge. Les paramètres démographiques regroupent notamment le taux de croissance de la population, la probabilité 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, ainsi, mettre en place les mesures nécessaires à la gestion et/ou à la conservation des populations concernées.

1.2. La méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR)

La méthode de Capture-Marquage-Recapture (notée CMR par la suite) est largement employée pour estimer les indicateurs démographiques. Cette méthode d'analyse de données repose sur le suivi individuel d'une partie de la population, à savoir les individus marqués (marques naturelles et artificielles) et cela au cours de plusieurs sessions de terrain successives, appelées « occasions de capture ». Les données collectées renseignent sur la présence ou l'absence de ces individus lors des occasions de capture. Des modèles mathématiques sont ensuite utilisés, à partir de ces données, pour estimer les indicateurs démographiques essentiels au suivi des populations. C'est la méthode qui est actuellement utilisée par le Groupe d'Étude des Cétacés du Cotentin (noté GECC dans la suite) pour estimer la taille de la population des grands dauphins de la mer de la Manche.

1.3. La méthodologie utilisée par le GECC

Le GECC a pour mission l'étude et la préservation des mammifères marins en mer de la Manche. Depuis 1997, cette association se spécialise dans le suivi d'une population de grands dauphins sédentaires qui fréquente une zone allant de la baie de Seine à la Baie de Saint-Brieuc (figure 1).

Le suivi de cette population repose principalement sur l'estimation annuelle de sa taille. Cette dernière est réalisée au moyen de la méthode de Capture-Marquage-Recapture et à l'aide du programme CAPTURE du logiciel MARK. Ce programme permet de tester différents modèles CMR, huit modèles pour les « populations fermées », et fournit un critère de sélection pour aider l'utilisateur dans le choix du modèle le plus approprié. Ce critère de sélection n'est

parfois pas suffisant, notamment quand il y a peu d'occasions de capture, et il est nécessaire d'avoir recourt à d'autres critères pour affiner le choix final d'un modèle. Le modèle retenu est ensuite utilisé pour estimer la taille de la population.

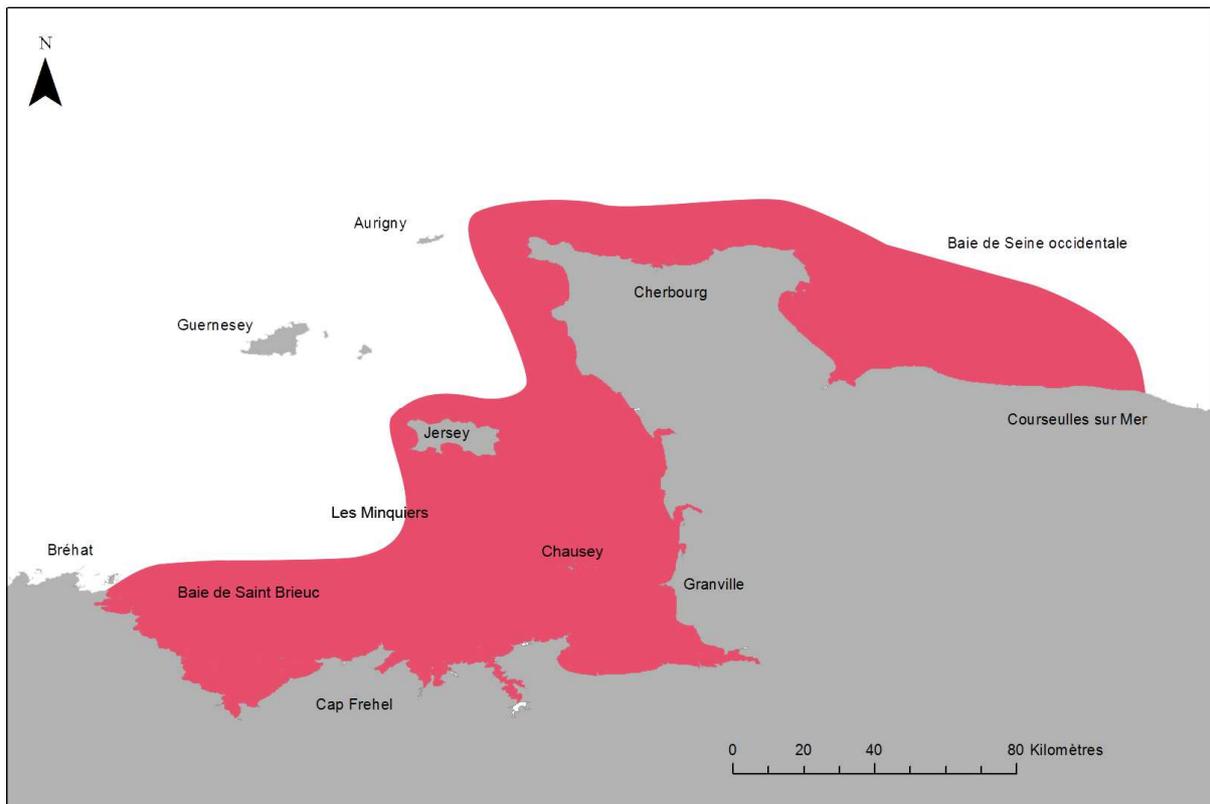


Figure 1 : Carte de la zone d'étude prospectée par le GECC entre 2009 et 2014 pour l'étude des grands dauphins.

Le GECC utilise cette méthode depuis 2009 pour estimer la taille de la population des grands dauphins de la mer de la Manche. Les estimations de l'année 2010 sont détaillées dans la thèse de Marie Louis (Social, ecological and genetic structures of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton gulf and in the North-East Atlantic, 2014) et ont été publiées dans un récent article (Louis 2015 : Social structure and abundance of coastal bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel). Les estimations des années 2009 à 2013 sont détaillées dans le diplôme de l'Ecole pratique des Hautes Etudes de François Gally (Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013) et dans le rapport annuel du GECC pour l'année 2013.

1.4. La problématique

La méthode utilisée jusqu'ici par le GECC pour réaliser cette estimation de population n'est pas satisfaisante, et ce, pour deux raisons principales:

Premièrement, les modèles employés pour estimer la taille de la population imposent des hypothèses très strictes pour leur utilisation. La population doit être considérée comme « fermée », c'est-à-dire qu'il n'y a pas de perte ou de gain d'individus (naissance, mort ou migration) durant les différentes sessions de terrain. Les modèles supposent également que tous les individus aient la même probabilité de capture. Ces hypothèses sont difficiles à respecter, car elles ne sont pas représentatives de la biologie des grands dauphins et du fonctionnement de la population. Pour tenter d'y répondre, il faut alors adapter le protocole de terrain et mettre en place des campagnes en mer compliquées, impossibles à répéter régulièrement et très coûteuses.

Deuxièmement, les estimations sont faites pour chaque année, indépendamment les unes des autres. Les résultats obtenus pour une année ne tiennent donc pas compte de ceux obtenus pour les années précédentes.

Il est donc primordial pour le GECC, en charge du suivi d'une espèce protégée, de revoir les outils statistiques pour obtenir des indicateurs fiables lui permettant d'identifier rapidement les changements dans cette population. Et cela, en facilitant et simplifiant le travail de terrain, rendu déjà difficile en raison de la taille de la zone d'étude (plus de 7000 km²) et des conditions météorologiques souvent compliquées.

1.5. Objectif de l'étude

Cette étude remet en question la manière dont le GECC estime, aujourd'hui, la population des grands dauphins de la mer de la Manche. Elle a pour objectif d'évaluer la pertinence d'une nouvelle méthode qui s'adapte aux données disponibles et prend en compte des biais, comme les probabilités de capture inégales, dans les étapes de modélisation, afin d'obtenir des paramètres démographiques fiables.

Dans un premier temps, cette étude cherche à confirmer que les marques naturelles présentes sur l'aile dorsal des grands dauphins sont suffisamment fiables pour identifier les différents individus de la population sur le long terme. Ces marques, en effet, sont la base de l'identification des individus. Il convient donc de savoir si leur évolution peut nuire à l'identification des animaux et ainsi fausser le calcul des paramètres démographiques.

Dans un second temps, ce travail propose de revisiter la méthode d'estimation de la taille de la population utilisée par le GECC pour les années 2010 à 2014. Ce volet de l'étude explore donc le potentiel d'une nouvelle méthode d'analyse de données, à savoir des modèles de CMR dits « multi-événements ».

Les résultats obtenus aux moyens de ces nouveaux modèles seront présentés dans un troisième point de cette étude et comparés avec les résultats obtenus par le GECC.

Enfin, l'estimation de la taille de la population n'est pas le seul moyen de suivre son évolution. Plusieurs chercheurs recommandent, en effet, de diversifier les paramètres démographiques pour suivre une population animale (Heppell *et al.* 2000, Benton et Grant 1999). Notons que pour les espèces longévives, telles que le grand dauphin, le taux de survie est un paramètre démographique incontournable qui influence fortement la dynamique de ces espèces (Heppell *et al.* 2000). En effet, 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). C'est pourquoi, ce travail se propose, dans un quatrième temps, de porter un intérêt particulier à ce paramètre.

2. Nouvelle méthodologie : les modèles multi-événements

Les modèles multi-événements font partie de la famille des modèles CMR. Récemment développés (Pradel 2005), ils se basent sur le fait que les individus peuvent non seulement survivre au cours du temps, mais également transiter entre différents états. Ce dernier aspect n'est pas pris en compte dans les autres modèles CMR ; il s'agit donc d'une innovation digne d'intérêt dans cette famille de modèles. Les modèles multi-événements utilisent aussi des « événements » (d'où leur nom) qui permettent de pallier l'incertitude sur l'assignation d'un individu à un état.

Avant d'entrer dans le détail de cette nouvelle méthode, il convient cependant, en prérequis, de vérifier la fiabilité de la méthode utilisée par le GECC pour identifier les grands dauphins. Il est important, en effet, pour la bonne utilisation des modèles CMR – et en particulier des modèles multi-événements – de reconnaître certainement un individu d'une année sur l'autre et durant plusieurs années. Pour ce faire, nous avons voulu étudier l'évolution des marques naturelles présentes sur les ailerons des grands dauphins avant de construire les modèles multi-événements.

2.1. Evolution des marques

Le GECC identifie les grands dauphins au moyen de la technique de la photo-identification, méthode courante pour l'étude des mammifères marins (Fletcher *et al.* 2012, Currey *et al.* 2007, Calambokidis *et al.* 1990). Les ailerons photographiés par le GECC depuis 2004, triés et rassemblés dans une base de données, sont identifiés à partir des caractéristiques physiques (encoches, griffures, décolorations) qu'ils présentent.

Pour affiner l'identification des animaux, le GECC associe un niveau de marquage 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.

Nous avons utilisé ces niveaux de marquage pour identifier les individus dont les marques changent au cours du temps, c'est-à-dire les individus dont le niveau de marquage évolue entre 2004 et 2014.

Sur 480 individus marqués et identifiés par le GECC, seuls 22 animaux ont un niveau de marquage qui évolue au cours des 11 années étudiées. Cela représente 4,5% des individus marqués.

Sur la base de ces résultats, il semble que l'évolution des ailerons soit lente sur le moyen terme, ce qui représente, dans notre cas, une dizaine d'années. Il a aussi été remarqué que les changements importants dans les marques apparaissent à un moment précis de la vie du dauphin mais n'évoluent pas régulièrement tout au long de la vie du dauphin.

Ces résultats sont confirmés par certaines études qui affirment qu'il est 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).

Les ailerons des grands dauphins sont donc un outil fiable pour l'identification des individus et le suivi des populations de grands dauphins sur le long terme.

2.2. Conditions préalables et construction des modèles multi-événements pour le suivi d'une population

La phase suivante consiste en la construction de modèles multi-événements, afin de trouver celui qui offre la plus grande adéquation avec les données du GECC. Pour ce faire, certaines conditions préalables à la bonne marche des modèles multi-événements doivent être remplies :

- Les marques utilisées pour suivre les animaux permettent de les reconnaître sur le long terme. Ce point a été vérifié dans le paragraphe précédent.
- La zone d'étude est prospectée de manière homogène à chaque occasion de capture. Pour respecter cette condition, seules les années 2009 à 2014 ont été prises en compte dans le jeu de données. Chaque année correspond à une occasion de capture, nous avons donc travaillé sur 6 occasions de capture. Dans notre cas, et pour pouvoir comparer les résultats avec ceux calculés précédemment par le GECC, nous avons utilisé les animaux identifiés entre les mois de juin et septembre de chaque année.

Pour construire les modèles multi-événements, plusieurs étapes sont nécessaires. Elles sont représentées dans la figure 3 et expliquées dans la suite du paragraphe.

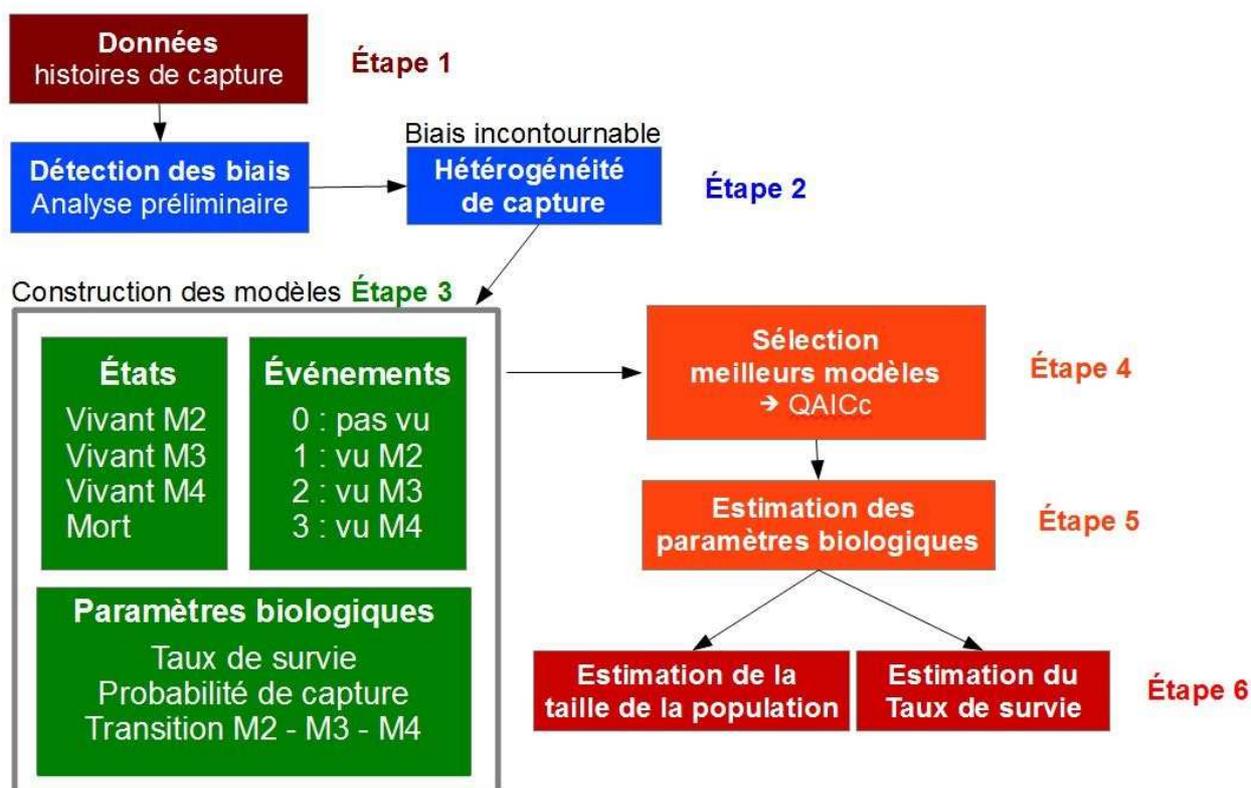


Figure 3 : les étapes de construction des modèles multi-événements.

Étape 1 : les données issues de la photo-identification sont organisées dans un tableau où chaque ligne représente un individu marqué et chaque colonne correspond à une occasion de capture. Dans chaque cellule du tableau de données est inscrit un chiffre :

- 0 si l'individu n'est pas vu,
- 1 si un individu de niveau de marquage M2 est vu,
- 2 si un individu de niveau de marquage M3 est vu,
- 3 si un individu de niveau de marquage M4 est vu,

On obtient ainsi les histoires de capture pour chaque individu marqué durant la période d'étude.

Étape 2 : le jeu de données est ensuite soumis à une analyse préliminaire qui permet de détecter d'éventuels biais à prendre en compte lors de la construction des modèles multi-événements, sous peine d'avoir des résultats erronés par la suite. Cette analyse a permis de déterminer que les individus n'ont pas tous la même probabilité d'être capturés chaque année ($p\text{-value} \leq 0.001$). Cette hétérogénéité de capture est un biais incontournable puisqu'elle induit une sous-estimation de la taille de la population si elle n'est pas prise en compte lors de la construction des modèles multi-événements (Cubaynes *et al.* 2010).

Étape 3 : la construction des modèles se fait autour de trois éléments : les états, les événements et les paramètres biologiques.

Un état représente la condition réelle dans laquelle se trouve un individu et qui évolue au cours de sa vie. Nous avons considéré, ici, les états « vivant avec le niveau de marquage M2 », « vivant avec le niveau de marquage M3 », « vivant avec le niveau de marquage M4 » et « mort ».

Les événements représentent les conditions observées sur le terrain dans lesquelles se trouvent les individus. Ils sont codés de 0 à 3 (0 : non vu, 1 : vu M2, 2 : vu M3 et 3 : vu M4), ce sont ces chiffres que l'on retrouve dans les histoires de captures du jeu de données.

Le dernier élément nécessaire à la construction des modèles est la détermination des paramètres biologiques. Dans le cadre de cette étude, les paramètres étudiés sont : le taux de survie des individus, les probabilités de capture et les probabilités de transition entre les niveaux de marquage. Plusieurs contraintes sont définies pour chaque paramètre biologique. Par exemple, pour le taux de survie les contraintes sont :

- Taux de survie différent pour chaque état
- Même taux de survie pour les états M3 et M4, différent de celui des M2
- Même taux de survie pour les états M2 et M3, différent de celui des M4

Les différentes combinaisons des contraintes, associées aux paramètres biologiques, définissent les modèles multi-événements. Un modèle est produit pour chaque combinaison de contraintes (figure 4).

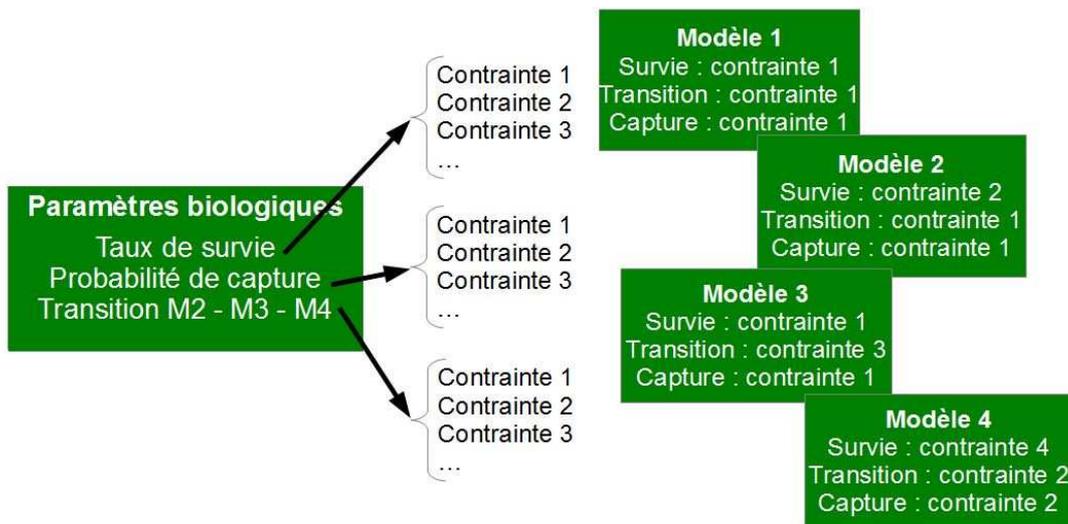


Figure 4 : schéma de la production de modèles multi-événements à partir des contraintes des paramètres biologiques

Au total, en combinant les données et les différentes contraintes associées aux paramètres biologiques, plus de 80 modèles multi-événements ont été construits, ce qui offre un large choix au regard de l'offre du logiciel MARK (qui propose huit modèles) même si tous les modèles n'ont pas été retenus pour la suite des analyses.

Étape 4 : le choix des meilleurs modèles se fait en utilisant le critère QAICc. Il permet de sélectionner le modèle qui décrit le mieux les données en suivant les recommandations de Burnham et Anderson (2002).

Étape 5 : une fois le meilleur modèle déterminé, nous regardons plus en détail comment il a estimé les paramètres biologiques. Cette étape permet de vérifier que les estimations faites par le modèle ne sont pas aberrantes.

Étape 6 : Les estimations des paramètres biologiques, en particulier le taux de survie et les probabilités de capture, permettent de calculer la taille de la population (Cubaynes *et al.* 2010).

Le taux de survie est également étudié seul puisqu'il est un bon indicateur de la dynamique de la population.

2.3. L'estimation de la taille de la population

La méthode d'estimation de la taille de la population utilisée actuellement par le GECC se base uniquement sur les individus ayant un niveau de marquage M3 et M4. C'est pourquoi seuls les individus avec ces niveaux de marquage ont été pris en compte dans les modèles multi-événements destinés à l'estimation de la taille de la population.

Sur les 15 modèles construits pour cette estimation, celui qui a été retenu tient compte de :

- l'hétérogénéité de capture, c'est-à-dire que tous les individus n'ont pas la même probabilité d'être capturés. Dans notre cas, certains individus sont plus faciles à prendre en photo et à identifier que d'autres.
- Le taux de survie est le même pour tous les individus.
- Les individus de niveau de marquage M3 et M4 ne sont pas différenciés dans le jeu de données.

Nous avons rassemblé dans le tableau 1 et la figure 5 les estimations de la taille de la population des grands dauphins en mer de la Manche réalisées par le GECC au moyen du modèle

en « population fermée », et celles obtenues au moyen des modèles multi-événements, afin de les comparer. Les estimations de la taille de la population ne commencent qu'à partir de l'année 2010 (tableau 1 et figure 5) car il faut au moins deux occasions de capture pour que le modèle multi-événements puisse fournir un résultat.

La méthode utilisée pour calculer la taille de la population à partir des paramètres estimés par les modèles multi-événements est développée par Cubaynes *et al.* (2010).

Tableau 1 : synthèse des estimations de la taille de la population de grands dauphins en mer de la Manche réalisées à partir du modèle en « population fermée » (colonne 2) et à partir du modèle multi-événements (colonne 3). Ces estimations ont été ajustées aux données de suivi individuel des grands dauphins entre 2010 et 2014. Les intervalles de confiance inférieurs (IC-) et supérieur (IC+) sont indiqués pour chaque estimation.

	Modèle en « population fermée » IC- / Estimation / IC+	Modèle multi-événements IC- / Estimation / IC+
2010	347 / 372 / 405	310 / 319 / 327
2011	292 / 314 / 355	324 / 337 / 349
2012	287 / 328 / 400	343 / 369 / 431
2013	311 / 328 / 359	365 / 378 / 385
2014	<i>estimation non faite</i>	372 / 391 / 413

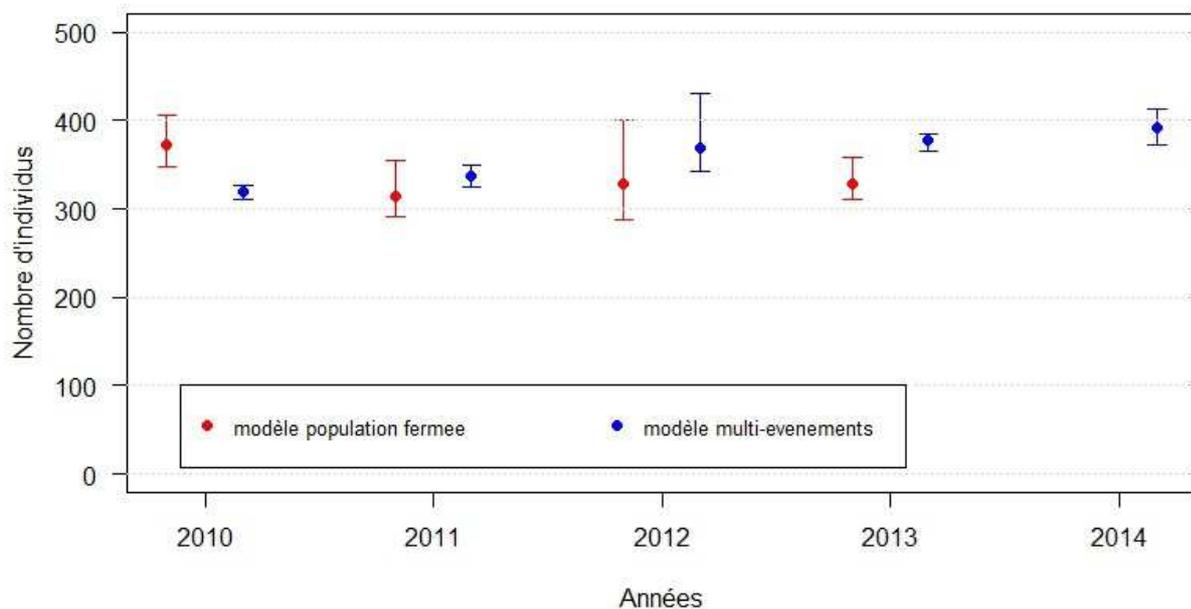


Figure 5 : Estimations de la taille de la population des grands dauphins en mer de la Manche obtenues à partir du modèle en « population fermée » en rouge et à partir du modèle multi-événements en bleu.

La comparaison des deux méthodes montre que les résultats des estimations de la taille de la population sont proches. Il apparaît toutefois que les estimations obtenues par le modèle multi-événement sont plus précises que les autres puisque les intervalles de confiance sont plus restreints (figure 5). Nous pouvons ainsi constater une légère tendance à l'augmentation de la taille de cette population, augmentation qui n'est pas visible avec le modèle en « population fermée » car les intervalles de confiance sont trop grands. Précisons néanmoins que cette

« légère » augmentation de la population est à prendre avec précaution car elle est peu significative. Ce point mérite d'être vérifié.

Parce que l'erreur de chaque estimation est réduite, les modèles multi-événements apparaissent comme des outils plus fiables pour identifier des tendances qui peuvent apparaître sur le court ou moyen terme dans la population.

Toutefois, l'estimation de la taille d'une population ne suffit pas à évaluer son état de santé. A titre d'exemple, une population importante ne signifie aucunement qu'elle est en bonne santé. Par conséquent, il convient, pour affiner la connaissance, d'utiliser plusieurs indicateurs, et en particulier le taux de survie, significatif pour cette espèce.

2.4. Les taux de survie

Pour les espèces à longue durée de vie, telles que le grand dauphin, le taux de survie est un paramètre démographique incontournable qui influence fortement la dynamique de ces espèces (Heppell *et al.* 2000). Il convient donc de s'intéresser aux estimations proposées par les modèles multi-événements pour ce paramètre.

Le modèle multi-événements retenu pour les estimations du taux de survie chez la population des grands dauphins en mer de la Manche inclut les conditions suivantes :

- l'hétérogénéité de capture est prise en compte seulement pour les individus ayant un niveau de marquage M2 et M3.
- Le taux de survie est le même pour les individus avec un niveau de marquage M2 et M3, celui des individus M4 est différent.

Le modèle multi-événement donne les résultats suivants :

- Individus avec un niveau de marquage M2 ou M3 : **0,99** (IC 95% : 0,73 – 0,99)
- Individus avec un niveau de marquage M4 : **0,91** (IC 95% : 0,85 – 0,95)

Ce modèle considère le taux de survie comme constant sur l'ensemble de la période d'étude (2009-2014). Il fait cependant la distinction entre le taux de survie des individus ayant un niveau de marquage M2 ou M3 et ceux ayant un niveau de marquage M4.

Le taux de survie estimé pour les individus M2 et M3 est cohérent avec les valeurs publiées pour d'autres populations de grands dauphins : 0,97 aux Açores (Silva *et al.* 2009) et 0,985 en Australie (Smith 2012).

En comparaison, le taux de survie estimé pour les individus M4 est assez faible, plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène. Tout d'abord, les individus M4 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.

3. Perspectives

Ce travail est une première approche qui montre l'utilité et l'intérêt des modèles multi-événements dans le suivi de la population des grands dauphins en mer de la Manche. A la différence des modèles en population « fermées » ils permettent de prendre en compte l'hétérogénéité de capture et fournissent des estimations plus précises de la taille de la population. De plus, ils permettent de calculer le taux de survie, taux qui reflète plus précisément les variations internes de cette population que l'estimation de sa taille.

Pour aller plus loin, il serait donc intéressant de développer les points suivants :

- diversifier les paramètres démographiques, tels que le recrutement, les taux de migration (immigration et émigration) et taux de croissance, pour avoir une meilleure vision d'ensemble de la dynamique de la population,
- approfondir le calcul du taux de survie et son interprétation,
- travailler sur les douze mois de l'année et non pas seulement sur les quatre mois d'été, ce qui fait perdre de précieuses informations,
- intégrer tous les individus marqués dans l'estimation de la taille de la population.

Bibliographie

- 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., Cubbage, 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., Marboutin, 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.
- Fletcher, D., Lebreton, J.-D., Marescot, 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.
- Gally, F. (2014a). Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013. Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. 88p.
- Gally, F. (2014b). Suivi de la population des grands dauphins sédentaires du golfe normand-breton et de la baie de Seine. Rapport de synthèse du GECC pour l'année 2013. 103p.
- 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. (2014). Social, ecological and genetic structures of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton gulf and in the North-East Atlantic. Université de La Rochelle.
- Louis, M., Gally, F., Barbraud, C., Béésau, 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* giv053.
- 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.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States - Pradel2005Bcs.pdf. *Biometrics* 61, 442–447.

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.

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., 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.