

Les femelles grands dauphins (*Tursiops truncatus*) en mer de la Manche : les modèles de Capture- Marquage-Recapture multi-événements appliqués aux paramètres de reproduction d'une population sédentaire

Morgane Declerck
Master 2 Dynamique des écosystèmes aquatiques
04/09/2017



Travail encadré par :

François Gally

Directeur du GECC
Groupe d'Étude des Cétacés du
Cotentin
Place des Justes
50130 Cherbourg-Octeville

Aurélien Besnard

Maître de conférences
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et
Evolutive
1919, route de Mende
34293 Montpellier

Pauline Couet

Doctorante
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et
Evolutive
1919, route de Mende
34293 Montpellier

*Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la
responsabilité de l'entreprise ou du laboratoire d'accueil*

Résumé

La dynamique des populations développe des méthodes de suivi permettant d'estimer et d'observer les changements au sein d'un groupe d'individus. L'évaluation des paramètres de reproduction en est l'une des variables majeures. Afin de suivre la population des femelles grands dauphins (*Tursiops truncatus*) sédentaires en mer de Manche, ce travail s'est donc intéressé aux paramètres qui déterminent leur reproduction en choisissant une méthode jusqu'alors jamais utilisée chez les cétacés : les modèles de Capture-Marquage-Recapture (CMR) multi-événements. La capture se définit ici par une photographie de l'aile de l'animal qui permet de l'identifier de manière certaine. Les probabilités obtenues de survie des femelles, des jeunes de l'année et des juvéniles, concordent avec la littérature déjà publiée sur d'autres populations de grands dauphins côtiers. Le résultat le plus intéressant concerne les probabilités de reproduction des femelles qui varient si ces dernières sont en succès de reproduction – c'est-à-dire accompagnées de jeunes – ou si, au contraire, observées seules, elles sont en échec de reproduction. Cette étude prouve donc l'existence de deux catégories de femelles : les "bonnes reproductrices" avec de nombreux succès de reproduction et les "mauvaises reproductrices" en échec de reproduction.

Enfin, cette recherche établit que le taux de capture des femelles diffère selon la présence ou non d'un jeune à leurs côtés. Quand la femelle est accompagnée, elle est plus facilement photographiable que quand elle ne l'est pas. Ce résultat tient à la curiosité des jeunes qui n'hésitent pas à s'approcher du bateau.

Mots-clés : modèle CMR multi-événements ; paramètres de reproduction ; *Tursiops truncatus* ; survie des femelles et des jeunes ; hétérogénéité de reproduction ; hétérogénéité de capture

Summary

Population dynamics develops methods of tracking in order to observe and evaluate the changes occurring within a group of individuals. The evaluation of the reproduction parameters is an essential part of this research. In order to observe the population of great female sedentary dolphins (*Tursiops truncatus*) of the Channel, probably the most important one in Europe, this study concerned itself with the parameters determining their reproduction by using a method never before applied to cetaceans : the multi-event models of the capture-marking-recapture (CMR). The capture being here defined as and reduced to a photograph of the animal's fin that permits a future certain identification. The obtained probabilities of survival of the females, of the young of the year and of the juveniles match those already published in the literature relative to other populations of coastal great dolphins. The most interesting results concern the probabilities of reproduction of the females which vary according to whether they are reproductively successful, i.e. accompanied by a young, or as to whether they are observed alone in a state of apparent reproductive failure. This study thus underlines the existence of two categories of females : the very productive ones with numerous reproductive successes and the others, either less reproductive or in reproductive failure. Finally this research shows that the percentage of successful captures of females differs in the cases when they have, or have not, a young at their side. An unaccompanied female is generally more easily photographed than one who is alone. This is due to the curiosity of the young who do not hesitate to approach the observation boat.

Key words : CMR multi-event models ; Reproduction parameters; *Tursiops truncatus* ; Survival of calves and females ; Heterogeneity of reproduction ; Heterogeneity of capture

Resumen

La dinámica de la población desarrolla métodos de monitoreo para estimar y observar los cambios dentro de un grupo de individuos. La evaluación de los parámetros de reproducción es uno de los elementos principales. Con el fin de observar la población de los grandes delfines sedentarios (*Tursiops truncatus*) en el Mar del Canal, probablemente el más importante de Europa, este trabajo se ha centrado en los parámetros que determinan su reproducción mediante la elección de un método nunca antes utilizado En cetáceos: Modelos de múltiples eventos de captura-marcado-recaptura (CMR). La captura aquí está definida por una fotografía del ala del animal que hace posible identificarla con certeza. Las probabilidades de supervivencia de las hembras, jóvenes del año y juveniles, son consistentes con la literatura ya publicada en otras poblaciones de grandes delfines costeros. El resultado más interesante se relaciona con las probabilidades reproductivas de las hembras, que varían si éstas están en éxito reproductivo, es decir, acompañadas de jóvenes, o por el contrario, observados solo, están en falla de reproducción. Este estudio muestra la existencia de dos categorías de hembras: la muy productiva con muchos éxitos reproductivos y las otras menos productivas, en el fracaso reproductor. Por último, esta investigación muestra que la tasa de captura de las hembras difiere dependiendo de la presencia o no en su lado de un joven. Cuando la hembra es acompañada, es más fácilmente fotografiada que cuando no lo es. Este resultado se debe a la curiosidad de los jóvenes que no dudan en acercarse al barco de observación

Palabras clave: CMR multi-evento modelo; parámetros de reproducción; *Tursiops truncatus*; supervivencia de las hembras; heterogeneidad reproductiva; heterogeneidad de la captura

Remerciements

Ma gratitude s'adresse tout particulièrement à mes maîtres de stage, François Gally, Pauline Couet et Aurélien Besnard. Tous trois m'ont accueillie chaleureusement au Groupe d'étude des cétagés du Cotentin (GECC) à Cherbourg et au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive du CNRS à Montpellier. Leur disponibilité et leur enthousiasme ont rendu ce travail possible. Ils ont guidé ma réflexion, m'épaulant pour la construction des modèles et le travail d'analyse. Je les remercie aussi pour le temps qu'ils ont accepté de consacrer à la relecture de ce mémoire.

Je remercie Louiselle de Riedmatten pour ses précieux conseils et l'attention qu'elle a portée à la rédaction de ce rapport.

Je tiens à remercier les partenaires du GECC, l'Agence de l'eau Seine-Normandie (AESN) et MAAF assurance SA, pour leur participation financière à la réalisation de cette étude.

Ma reconnaissance va également à Valentine André et à Julie Falampin pour leur soutien et leur bonne humeur quotidienne.

J'adresse aussi ma gratitude à l'ensemble des volontaires du GECC ainsi qu'à tous ceux qui ont participé à la collecte des données sur lesquelles ce travail est basé.

Enfin, je remercie ma famille et mes proches qui m'ont soutenue et encouragée tout au long de ce stage.

Avant-propos

Le Groupe d'étude des cétacés du Cotentin (GECC), association loi 1901, a été créé en 1997. Sa vocation est d'étudier et de préserver les mammifères marins en mer de Manche. Sa mission se décline en trois axes principaux :

- L'observation en mer
- L'analyse scientifique et l'interprétation des données récoltées sur le terrain
- Le partage et l'échange de connaissances

En 2007, l'association se spécialise dans l'étude des grands dauphins sédentaires (*Tursiops truncatus*) dont la population en Manche serait l'une des populations étudiées les plus importantes d'Europe. Le GECC effectue des sorties en mer tout au long de l'année afin d'assurer le suivi des animaux et aider à leur conservation. Les observations réalisées sont réunies au sein d'une base de données pour être analysées et permettre l'identification de chaque individu.

En 2015, une réflexion sur les paramètres démographiques de la population des grands dauphins sédentaires en mer de Manche a débuté en partenariat avec le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, UM5175 CEFE-CNRS de Montpellier. Dans le cadre de cette collaboration, une thèse de doctorat a été mise sur pied pour, entre autres, estimer ces paramètres à l'aide de modèles multi-événements de Capture-Marquage-Recapture (CMR).

La problématique de ce Master 2 s'inscrit dans le contexte de cette thèse. Les résultats obtenus sont destinés à être intégrés dans des modèles plus généraux qui seront développés au cours de ce doctorat.

Table des matières

Résumé.....	2
Remerciements	4
Avant-propos.....	5
Table des figures.....	8
Liste des tableaux.....	8
1 Introduction.....	9
2 Matériel et méthodes.....	15
2.1 Biologie de l'espèce	15
2.1.1 Généralités	15
2.1.2 Les classes d'âge	15
2.2 Collecte des données.....	16
2.2.1 Zone d'étude.....	16
2.2.2 Echantillonnage et photo-identification	17
2.2.3 Présentation du jeu de données	17
2.3 Modèle de Capture-Marquage-Recapture.....	18
2.3.1 Méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR)	18
2.3.2 Hypothèses théoriques et conditions d'application.....	19
2.3.3 Les femelles : reproductrices et marquées	19
2.4 Modèles multi-événements	20
2.4.1 Présentation générale : états, événements et histoires de captures	20
2.4.2 Paramètres du modèle multi-événements	22
2.5 Hypothèses testées et sélection des modèles	22
2.5.1 Hypothèses testées	23
2.5.2 Sélection des modèles.....	26
3 Résultats.....	27
3.1 Observation des nouveau-nés.....	27
3.2 Sélection du modèle.....	28
3.3 Résultats du modèle retenu	32
4 Discussion.....	33
4.1 Pic d'observation des nouveau-nés et saisonnalité	33
4.2 Taux de capture.....	34
4.3 Probabilité de reproduction	34
4.4 Probabilité de survie des jeunes	36

4.5	Probabilité de survie des femelles	37
5	Conclusion	39
6	Bibliographie.....	40
7	Annexes	49

Table des figures

Figure 1 : Carte de la zone d'étude (en rouge) prospectée par le GECC dans le cadre du suivi de la population du grand dauphin Source : GECC..... 16

Figure 2 : Observations de nouveau-nés au sein de la population de grands dauphins en Manche selon les mois, entre 2004 et 2016..... 28

Figure 3 : Graphique présentant les hypothèses retenues afin d'estimer la survie des femelles, la survie des jeunes de l'année, la survie des juvéniles, les probabilités de reproduction lorsque la femelle est non reproductrice (reproduction de femelle NR) ou reproductrice (reproduction de femelle R) et le taux de capture lorsque la femelle est non reproductrice (capture de femelle NR) ou reproductrice (capture de femelle R). 32

Liste des tableaux

Tableau 1 : Présentation des modèles CMR multi-événements relatifs au taux de capture et à la nouvelle reproduction des femelles selon les hypothèses basées sur les catégories d'états suivantes : NR regroupe les femelles non reproductrices, Ra regroupe les femelles avec un jeune de l'année, Rjuv regroupe les femelles avec 1 ou 2 juvéniles et R regroupe l'ensemble des femelles avec des jeunes, RD regroupe les femelles en échec de reproduction (leur jeune est mort). La ligne en italique gras correspond au modèle sélectionné 29

Tableau 2 : Présentation des modèles CMR multi-événements relatifs à la survie des juvéniles, à celle des jeunes de l'année et à celle des femelles selon les hypothèses basées sur les catégories d'états suivantes : NR regroupe les femelles non reproductrices, Ra regroupe les femelles avec un jeune de l'année, Rjuv regroupe les femelles avec 1 ou 2 juvéniles et R regroupe l'ensemble des femelles avec des jeunes, RjuvS regroupe les femelles en succès de reproduction (leur jeune a survécu jusqu'à l'âge de 4 ans). La ligne en italique gras correspond au modèle sélectionné 31

1 Introduction

L'humanité assiste aujourd'hui à l'accélération de la sixième extinction de masse des végétaux (*Doxford et al. 2012, Ceballos et al. 2017*) et des animaux qui conduit à un véritable anéantissement biologique. Au cours de ces cent dernières années, presque 200 espèces de vertébrés ont ainsi disparu (*Ceballos et al. 2017*). Chez les mammifères en danger critique d'extinction, le taux d'extinction est passé de 2,3% avant 1900 à 5% aujourd'hui (*Pimm et al. 2014*). La destruction des habitats naturels est provoquée par leurs conversions en terres agricoles et par l'urbanisation incessante (*Krauss et al 2010*). Dans le cas des habitats marins, c'est la surexploitation qui conduit à leur perte (*Roberts et al 2000*). Face à l'urgence, il est crucial de mettre en place des mesures de protection afin d'enrayer cette destruction massive (*Heppell et al. 2000*).

Au cours du siècle, dernier un grand nombre d'initiatives internationales ont conduit les Etats à s'engager dans la mise en œuvre d'actions concrètes de protection des espèces et des milieux naturels, notamment au travers de la ratification de conventions. C'est le cas, par exemple, des conventions de Washington (1973) et de Bonn (1979). La première a pour objectif de réglementer le commerce international des espèces floristiques et faunistiques sauvages menacées d'extinction. La seconde veille à la conservation des espèces migratrices de faune sauvage. La Convention européenne de Berne, signée en 1979, vise, quant à elle, à la sauvegarde de la vie sauvage et des milieux naturels. La Convention de Rio de 1992 définit et développe les stratégies nationales pour la conservation de la diversité biologique. Enfin, l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) qui a vu le jour en 1948, dresse une "Liste rouge des espèces menacées". En France, le Muséum national d'histoire naturelle (MNHN) réalise, depuis 2007, conjointement, avec le Comité français de l'UICN, une "Liste rouge des espèces animales et végétales menacées". Au niveau national, l'ensemble de ces conventions poussent les Etats à définir et à mettre en œuvre des outils de protection des espèces, tels que les zones "cœur" des parcs nationaux, les réserves naturelles, les réserves nationales de chasse et de faune sauvage (RNCFS), les réserves biologiques et les arrêtés préfectoraux de protection de biotope (APPB).

La biologie de la conservation a vu le jour pour répondre à la crise d'extinction et acquérir des connaissances relatives aux espèces, leur statut et les pressions qu'elles subissent (*Robinson 2006*). Cette discipline scientifique associe les concepts d'écologie et d'évolution mais s'appuie aussi sur l'économie, la géographie et les sciences sociales en général. Elle est fondée sur trois piliers : documenter la gamme complète de la diversité biologique, étudier les impacts anthropiques sur les espèces, les communautés et leurs écosystèmes et développer des approches pratiques pour prévenir l'extinction des espèces (*Primack et al. 2012*).

Parmi les outils que mobilise la biologie de la conservation, la dynamique des populations tient une place de premier ordre. Cette discipline s'attache en effet à développer des méthodes de suivi permettant d'estimer et d'observer les changements au sein des populations et d'en apprécier l'évolution. Elle permet aussi d'identifier les mécanismes régissant les modifications observées (*Giraud 2011*). La dynamique des populations identifie les causes des déclin d'espèces et propose des solutions pour les enrayer et évaluer l'efficacité des mesures mises en œuvre.

La dynamique des populations prend en considération les facteurs extrinsèques et intrinsèques qui pèsent sur les individus concernés (Nevoux 2008). Les facteurs extrinsèques sont liés à l'environnement, défini non seulement par les ressources (qualité, disponibilité, utilisation) qu'il offre, mais aussi par les espèces extérieures à la population étudiée et susceptibles d'interagir avec cette dernière. Les facteurs extrinsèques englobent également la prédation, les parasites, les pathogènes et les événements climatiques extrêmes qui auront pour effet d'augmenter la mortalité au sein d'une population (Newton 1998, Tatar et al. 1993, Woodroffe et Macdonald 1995, Clutton-Brock et al. 1996, Festa-Bianchet et al. 2003, Lambin et Yoccoz 2001, Pilastro et al. 2003).

Ces facteurs extrinsèques influent sur les populations via un ensemble de facteurs intrinsèques. La taille de la population ne peut augmenter de manière exponentielle et infinie. Sa croissance est limitée par les ressources disponibles. Ainsi, lorsque la densité de la population progresse ou que la ressource se réduit dans un habitat, l'intensité de la compétition augmente entre les individus, ce qui contraint progressivement les paramètres démographiques (Sinclair et Pech 1996). Ces derniers comprennent, entre autres, le taux de croissance de la population, le taux de survie des adultes et des jeunes, le taux de fécondité des femelles ainsi que les probabilités de recrutement et les phénomènes de migrations (immigration et émigration) (Heppell et al. 2000). En devenant plus coûteuse, l'acquisition des ressources entraîne la réduction de l'allocation d'énergie destinée à la reproduction et au maintien des conditions physiques : la fécondité et la survie diminuent. De nombreux travaux ont démontré que la diminution de l'effort de reproduction, du succès reproducteur ou de la survie, étaient souvent annonciatrices du ralentissement du taux de croissance des populations (Sæther 1997, Newton 1998, Gaillard et al. 2000).

Les espèces à démographie « lente » qui sont caractérisées par la maturité sexuelle tardive des animaux et une forte longévité, doivent leur accroissement plus à la survie des adultes qu'à leur reproduction (Manlik et al. 2016, Crone 2001, Oli et Dobson 2003). Dans le cas des espèces longévives comme les mammifères marins, c'est la survie des adultes qui gouverne le plus la dynamique de la population (Heppell et al. 2000). Cependant, l'étude des paramètres de la reproduction ne doit pas être négligée car elle influence également la dynamique de la population. Ceux-ci définissent l'effectif de population à venir (Sæther 1997, Newton 1998, Gaillard et al. 2000). Au sein de ces espèces, la survie des jeunes permet donc à une population de conserver son potentiel de reproduction (Young et al. 2011). En grandissant, ils prendront la place des adultes reproducteurs devenus sénescents (Sedinger et al. 2001). La survie des jeunes oriente la dynamique d'une population longévive (Sæther 1997, Newton 1998, Gaillard et Yoccoz 2003). Dans la littérature, il est notamment admis que, chez les mammifères comme dans d'autres espèces, la reproduction se répercute sur la survie des femelles (Tavecchia et al. 2001, Roff et al. 2002). Se reproduire entraîne la diminution de la probabilité de survie de la femelle (Daan & Tinbergen 1997). Ce lien entre probabilité de survie des femelles et reproduction, prédomine dans l'évolution de l'histoire de vie des animaux (Fox et al. 2001). En investissant dans la reproduction, les animaux limitent leur allocation énergétique dans d'autres fonctions comme la défense immunitaire. Cela se répercute de manière négative sur la survie (Harshman et al. 2007).

Chez les cétacés, le travail de *Young et al. (2011)* a démontré que la dynamique de population était particulièrement sensible aux variations du taux de survie des femelles, mais aussi à celui des jeunes. D'après ces auteurs, ce sont ces deux paramètres qui gouvernent l'évolution de la taille de la population chez ces espèces. Les groupes constitués d'individus sénescents voient leurs taux de survie et de fécondité diminuer en raison du déclin de leurs conditions physiques (*Williams 2001, Barlow et Boveng 1991*). Les jeunes nés d'une femelle âgée ont aussi moins de chances d'atteindre l'âge adulte (*Beauplet et al. 2006*). Au contraire, les groupes composés d'animaux plus jeunes ou d'adultes ont des performances, notamment reproductrices, qui s'améliorent avec l'âge, et la probabilité de survie de leurs jeunes augmente (*Forslund et Pärt 1995, Stolen et Barlow 2003, Mann et al. 2000, Garnier et al. 2003, Beauplet et al. 2006*). Si la proportion des individus les plus vieux et les moins performants augmente, alors la taille de la population va se réduire à long terme. Le phénomène sera inverse si la proportion des individus les plus performants et des plus jeunes progresse (*Henderson et al 2014*). Entre ces deux groupes, il existe une forte hétérogénéité de reproduction.

Chez les mammifères marins, et en particulier chez les grands dauphins, les paramètres de reproduction sont généralement caractérisés à l'aide de statistiques descriptives comme chez *Mann et al. (2000), Mann et Watson-Capps (2005) ou Henderson et al. (2014)*. *Feingold et Evans (2013)* ont, par exemple, démontré qu'en Baie de Cardigan, sur la côte ouest du Pays de Galles, 20 % des jeunes meurent durant leur première année. *Mann et al. (2000)* ont établi qu'en Australie, 29% des jeunes meurent au cours de leur première année, 18 % ne survivent pas à leur deuxième, et 3% décèdent durant la troisième: 50% meurent donc avant leur quatrième année. Cette espèce présente par conséquent un taux élevé de mortalité des jeunes (*Stolen et Barlow 2003, Feingold et Evans 2013, Mann et al. 2000, Garnier et al. 2003*).

Cependant, les études de *Feingold et Evan (2013)*, ainsi que celles de *Mann et al. (2000)*, basées sur des statistiques descriptives, ne prennent pas en compte l'hétérogénéité possible dans la détection des femelles sur le terrain, ni le fait que tous les juvéniles peuvent ne pas être détectés. Comme le suivi spatio-temporel en mer est irrégulier, toutes les naissances ne peuvent être observées. De ce fait, certains petits meurent avant d'être vus. Cela a pour conséquence de sous-estimer les probabilités de reproduction des femelles et de surestimer le taux de survie des jeunes (*Henderson et al. 2014*). Ces biais sont d'autant plus accentués qu'il existe une hétérogénéité de capture entre les animaux non reproducteurs et reproducteurs due à la curiosité des jeunes attirés par les observateurs (*Lebreton 2002, Mann et al. 2000, Henderson et al. 2014*). Enfin, il peut être difficile sur le terrain de confirmer qu'une femelle est reproductrice car le lien entre la mère et le jeune tend à s'estomper avec l'âge (*Garnier et al. 2003, Henderson et al. 2014*). Cette situation conduit alors à sous-estimer les proportions de reproducteurs et à surestimer la mortalité des jeunes.

Les méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR) gèrent ces biais car elles prennent en compte les difficultés de détection et les incertitudes des observations sur le terrain. Les méthodes de CMR reposent sur l'identification individuelle des animaux lors de plusieurs occasions d'observations successives. Ces modèles prennent en compte le fait que tous les individus ne sont pas observés à chaque occasion et permettent ainsi d'estimer des paramètres démographiques non biaisés par ces difficultés de détection.

Les modèles CMR dits " multi-états " développés dans les années 2000 (*Pradel, 2012*) permettent notamment de suivre individuellement les animaux d'une même population au

cours du temps en étudiant l'alternance de leurs états de l'année t à $t+1$ (Pradel 2005, Moyes et al. 2001). Un état se définit par la situation dans laquelle l'animal se trouve au moment de l'observation : par exemple si la femelle a un jeune, son état sera "reproducteur", si elle n'a pas de jeune, son état sera "non reproducteur". Grâce à ces modèles, il est donc possible d'explorer la variabilité des états au cours du temps. Une généralisation récente des modèles multi-états, nommés modèles multi-événements permettent, quant à eux, de gérer l'incertitude d'observation des états en les reliant de manière probabiliste aux observations faites sur le terrain (Pradel 2012). De plus, ils permettent de détecter l'hétérogénéité du taux de capture entre les états et de la prendre en compte pour l'estimation des paramètres de reproduction (Pradel 2012, Lebreton 2002). Au regard de ces différents éléments, il apparaît clairement que les modèles multi-événements sont des outils particulièrement bien adaptés à l'étude des grands dauphins.

Ce stage a pour objectif de vérifier si les modèles CMR multi-événements estiment de manière fiable les paramètres de reproduction chez les petits cétacés. Il repose sur les données collectées entre 2004 et 2016 par le Groupe d'études des cétacés du Cotentin (GECC), au sein de la population de grands dauphins sédentaires en mer de la Manche.

Le grand dauphin (*Tursiops truncatus*) est classé en "préoccupation mineure" sur la Liste rouge de l'UICN. Il figure aussi sur l'annexe II de la Convention de Washington et l'appendice II de la Convention de Berne. La directive européenne 92/43/CEE (Directive habitats), en le plaçant au sein des annexes II et IV, souligne la nécessité de mesures spécifiques et de Zones spéciales de conservation (ZSC) dédiées aux cétacés. En France, si le grand dauphin n'est pas menacé, l'espèce subit malgré tout de nombreuses pressions anthropiques liées à la hausse de l'exploitation du milieu marin qui pourraient conduire à son déclin (Bedjer et al. 2006). En outre, le grand dauphin est un prédateur supérieur (Hooker et Gerber 2004) : l'état de sa population reflète donc celui de l'écosystème dans lequel il évolue (Wells et al. 2004).

L'espérance de vie du grand dauphin varie de 40 à 50 ans (Stolen et Barlow 2003). C'est une espèce longévive. Les femelles atteignent leur maturité sexuelle entre 8 et 12 ans, soit 2 à 3 ans plus tôt que les mâles (Kasuya 1997). La gestation s'étend sur 12 mois et les jeunes sont allaités en moyenne pendant un an et demi (Urian et al. 1996, Crockett et Ross 1990). D'après Grellier et al. (2003), Kogi et al. (2004) et Mann et al. (2000), il existe chez les femelles grands dauphins un intervalle entre les naissances qui est de deux ans au minimum. Les femelles avec un jeune ne sont pas fertiles, c'est pourquoi les mâles n'ont pas intérêt à les accompagner et restent entre eux (Gibson et Mann 2008b). Les jeunes sont donc élevés par les femelles. Les animaux de moins d'un an sont associés 50 % du temps associés à leur mère (Gibson et Mann 2008a, Grellier et al. 2003), tandis que les jeunes de plus d'un an sont encore très proches de celle-ci jusqu'à leur quatrième année (Wells et al. 1987).

Les données du GECC sont collectées grâce à un protocole de CMR et analysées au moyen de la photo-identification. Cette méthode est communément choisie pour l'étude des populations de cétacés (Würsig et Jefferson 1990, Fletcher et al. 2012). Elle repose sur le suivi

individuel des animaux (*Urian et al. 2015*) identifiables grâce aux marques naturelles présentes sur leur corps et qui les rendent uniques. L'analyse des photographies permet aussi de détecter si les femelles sont accompagnées de leurs petits (*Markowitz et al. 2003*).

Ce rapport porte sur l'estimation des paramètres de reproduction des femelles grands dauphins à l'aide des modèles CMR multi-événements. L'objectif est d'obtenir des estimations des probabilités de reproduction et de survie des jeunes et des femelles.

Les grands dauphins, et tout particulièrement les jeunes, sont d'un naturel curieux (*Highfill et Kuczaj 2007*) et n'hésitent pas à s'approcher des embarcations (*Stanton et al. 2011, Constantine 2001, Gibson et Mann 2008*). D'après ces auteurs, la présence de petits peut induire, chez les femelles, des comportements différents par rapport au navire d'observation. Celles qui ont des jeunes restent à leurs côtés lorsqu'ils s'approchent de l'embarcation. Elles sont alors plus détectables que les non reproductrices. Cette potentielle hétérogénéité de capture entre femelles reproductrices ou non reproductrices doit être intégrée dans les modèles de CMR pour obtenir des estimations des paramètres de reproduction non biaisés par cette hétérogénéité (*Lebreton 2002, Fortuna 2007, Currey et al. 2009*).

Les travaux de *Harris and Wanless (1995), Cam et al. (1998), Andersen et al. (2000), Georges et Guinet (2000)* et *Hewison et Gaillard (2001)*, sur le mouton de Saoy (*Ovaris ovaris*), le guillemot de Troïl (*Uria aalge*), le bouquetin (*Ovis canadensis*), l'otarie à fourrure (*Arctocephalus tropicalis*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) démontrent qu'il existe deux catégories de femelles : les "bonnes" et les "mauvaises" reproductrices. Si ces deux groupes d'individus sont avérés chez les otaries à fourrure (*Georges et Guinet 2000, Beauplet et al. 2006*), chez les cétacés, en revanche, leurs existences n'a jamais été démontré. Ce travail vise donc, grâce à l'estimation des probabilités de reproduction, à tester s'il existe ou non deux groupes de femelles chez le grand dauphin.

Cette étude s'intéresse également au taux de survie des jeunes dauphins sédentaires en mer de la Manche. Les mammifères sont plus susceptibles de mourir au cours des premières années de leur vie et les grands dauphins ne font pas exception à cette règle (*Mann et Watson-Capps 2005*). *Barlow et Boveng 1991 Mann et al. 2000, Mann et Watson-Capps 2005, Henderson et al. 2014, Currey et al. 2007 et 2009, Henderson et al. 2014, Fortuna 2007* ont permis de définir que la survie des juvéniles dépendait de leur âge. Celle-ci peut aussi varier selon que la femelle possède un ou plusieurs jeunes (*Haase et Schneider 2001*). Ces hypothèses seront donc aussi explorées ici.

La disponibilité de la ressource étant limitée, les individus d'une même population sont contraints d'allouer des quantités d'énergie différentes à leurs activités en fonction de leurs besoins (*Moyes et al. 2009*) : c'est le principe des compromis évolutifs (*Stearns 1994*). D'après cet auteur, la valeur sélective est la capacité d'un individu à transmettre ses gènes à la génération suivante. Pour maximiser leur valeur sélective, les individus doivent optimiser l'allocation énergétique entre la survie et la reproduction (*Cody 1966*).

Selon la théorie des compromis évolutifs, plus un individu alloue d'énergie à sa reproduction, plus sa survie ou sa probabilité de se reproduire diminue l'année suivante (*Weladji et al. 2008*). Chez les mammifères, ce mécanisme a été décrit par *Boyd et al. (1995)* et *Moyes et al. (2011)*, par exemple. Au travers de l'estimation de la probabilité de survie des

femelles reproductrices, ce travail a donc pour objectif de déterminer s'il est possible de mettre en évidence un tel compromis évolutif chez les grands dauphins de la mer de la Manche.

2 Matériel et méthodes

2.1 Biologie de l'espèce

2.1.1 Généralités

Les grands dauphins côtiers *Tursiops truncatus* sont des mammifères marins. A la naissance, leur taille est comprise entre 0,84 m et 1,40 m et leur poids varie de 14 à 20 kg. Les mâles adultes mesurent entre 2,28 m et 3,81 m et peuvent peser jusqu'à 500 kg. Les femelles sont plus petites, leur taille varie de 2,28 m à 3,66 m, avec un poids n'excédant pas les 250 kg (Reynolds, III, et al. 2000, Reeves et al. 2002, Reynolds, III & Wells 2003, Jefferson et al. 2011).

2.1.2 Les classes d'âge

Quatre classes d'âge sont communément admises dans la littérature pour cette espèce : les nouveau-nés, les juvéniles, les sub-adultes et les adultes (Barbara 1999). Chacune de ces catégories correspond à une période particulière du cycle de vie des grands dauphins et définie par des critères physiques et comportementaux spécifiques.

- Le nouveau-né

Un nouveau-né est un animal dont l'âge est compris entre 0 et 10 semaines. Son corps possède des lignes et des plis fœtaux (Hass et Scheinder 2001). Les plis ne sont visibles que durant la semaine suivant la naissance même s'ils persistent plus de 10 semaines après la mise-bas (Wilson et al. 1999). Les nouveau-nés possèdent un corps de couleur gris pâle (Grellier et al. 2003), et un aileron dorsal très souple, démunie d'encoches et de griffures (Barbara 1999, Dearolf et al. 2000). Les contacts physiques entre le jeune mammifère et sa mère sont très fréquents. Ils sont continuellement à proximité l'un de l'autre (Barbara 1999).

- Le juvénile

Au-delà de 10 semaines et jusqu'à sa quatrième année, le grand dauphin est considéré comme un juvénile. La couleur gris clair de sa peau ainsi que sa petite taille permettent de le différencier des adultes et des sub-adultes (Wilson et al. 1999). Tout comme le nouveau-né, il est très fréquemment associé à sa mère ou se montre proche d'autres individus du groupe avec lesquels les échanges sociaux et les jeux sont récurrents (Stanton et al. 2011, Constantine 2001, Gibson et Mann 2008)

- Le sub-adulte

Le statut de sub-adulte concerne les grands dauphins âgés de 4 à 14 ans. C'est au cours de cette période que se produit la séparation entre la femelle et son petit (Stanton et al. 2011). Le jeune dauphin présente alors une taille plus petite ou équivalente à celles des adultes, son corps est moins robuste (Barbara 1999). La peau des sub-adultes reste plus claire que celle de leurs aînés (Barbara 1999).

Leurs ailerons sont généralement lisses car ils ne portent pas ou peu de marques liées aux échanges violents qui ont lieu entre les adultes (*Félix 1997*). Les sub-adultes sont sexuellement immatures (*Gibson et Mann 2008a*). Ils ne sont donc jamais observés en association avec des nouveau-nés ou des juvéniles. En revanche, les sub-adultes s'associent entre eux pour former des groupes de même classe d'âge.

– L'adulte

Les individus adultes ont une couleur gris foncé à noir et présentent des flancs gris clair. Leur ventre est généralement blanc mais certains arborent une teinte rosée (*Barbara 1999*).

Il existe un dimorphisme sexuel léger, difficilement observable sur le terrain et qui varie selon l'âge des individus. Les mâles sont un peu plus grands et plus trapus que les femelles. Cette variation morphologique est due à leur poids très supérieur (*Siciliano et al. 2007*). Autre différence : l'aileron dorsal est plus large chez les mâles (*Tolley et al. 1995*). Il semble communément admis que, chez ces derniers, la surface de l'aileron est entaillée et griffée à plus de 10% (*Rowe et Dawson 2009*). Chez les femelles, des lésions cutanées apparaissent plus fréquemment sur l'aileron (*Rowe et Dawson 2009*). En comparant la zone génitale des individus, il est aussi possible de différencier mâle et femelle (*Tolley et al. 1995*). Ainsi l'espace entre les fentes uro-génitale et anale est significativement plus grand chez les mâles (*Lopez et Shirai 2008*).

2.2 Collecte des données

2.2.1 Zone d'étude

La zone d'étude du GECC visible en rouge sur la figure 1 s'étend de la Baie de Seine à la Baie de Saint-Brieuc. Elle englobe une île anglo-normande Jersey ainsi que les archipels des Minquiers, des Ecréhous et de Chausey. Ce périmètre est défini d'après les observations régulières de grands dauphins appartenant à la population de la mer de Manche. Il s'étend sur 7 000 km².



Figure 1 : Carte de la zone d'étude (en rouge) prospectée par le GECC dans le cadre du suivi de la population du grand dauphin Source : GECC

2.2.2 Echantillonnage et photo-identification

L'échantillonnage se fait tout au long de l'année lors de sorties en mer qui nécessitent des conditions météorologiques particulières : ciel dégagé avec absence de pluie et de brouillard et la vitesse du vent doit être faible, inférieure à 10 km/heure. L'ensemble de ces paramètres offre une bonne visibilité, indispensable à l'observation des animaux (*Evans et Hammond 2004*).

Les sorties sont "opportunistes", l'objectif étant de favoriser au maximum les rencontres avec les animaux. Celles-ci ont pour but premier de photographier, à l'aide d'appareils reflex numériques, les ailerons ainsi que la partie dorsale des grands dauphins. Les photographies doivent être de bonne qualité avec l'aileton de l'animal de profil et entier, pour qu'elles puissent être analysées. Si la présence de nouveau-nés ou de juvéniles est constatée au sein d'un groupe, un effort particulier est fait afin de photographier les individus qui les entourent.

Ces photographies sont ensuite utilisées pour identifier les individus selon la technique de photo-identification, une méthode couramment employée dans l'étude des mammifères marins (*Fletcher et al. 2012*). Elle permet d'identifier les animaux présents sur les clichés grâce aux marques qu'ils portent sur leur aileron dorsal (*Silva et al. 2009*). Ces dernières sont, soit des encoches, soit des griffures que les dauphins s'infligent entre eux, ou des pigmentations particulières (*Urian et al. 2015*). L'ensemble de ce marquage est naturel et pérenne ce qui rend chaque aileron unique (*Würsig et Jefferson 1990*). Les images prises lors des sorties en mer sont triées et analysées avant d'être versées à la base de données. Un individu est identifié grâce aux particularités de son aileron. Un niveau de marquage est attribué à chaque aileron selon les critères suivants :

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

2.2.3 Présentation du jeu de données

Le travail présenté ici repose sur le suivi de 108 femelles. Leur sexe a été déterminé en couplant le sexage génétique avec la méthode de sexage mise au point par le GECC. Cette méthode de sexage des individus est basée sur la photo-identification (photo-ID) et permet de s'affranchir de l'utilisation récurrente et coûteuse du sexage génétique (*Gally 2014*).

La méthode du GECC s'appuie sur trois indicateurs : l'association réelle avec un jeune (individu accompagné d'un dauphin nouveau-né ou juvénile est donc une femelle adulte) ; le pourcentage d'association partielle (nombre de photos où un individu est vu avec un jeune par rapport aux photos où il est seul ou avec des adultes); le niveau de marquage les mâles étant en général plus marqués que les femelles.

Les trois indices précédents sont combinés : le sexe attribué est celui qui est prédit par au moins deux d'entre eux. L'ensemble de la méthode est détaillé dans l'annexe 1.

Afin de constituer le jeu de données, 18 124 photographies relatives aux 108 femelles ont été analysées. La totalité de ces images a été prise au cours des treize dernières années (2004 à 2016), ce qui représente 344 jours d'observation. Les prises de vue sont réalisées par deux contributeurs, le GECC et Al-Lark (association de Whale-Watching présente dans le sud de la zone d'étude).

Dans la littérature scientifique, il est admis que l'espèce des grands dauphins sédentaires présente une saison de reproduction. La population américaine localisée en Californie (*Tahyer et al. 2003*), celles d'Australie (*Mann et al. 2000*), de Nouvelle Zélande (*Haas et Scheinder 2001, Currey et al. 2007*) et d'Ecosse (*Grellier et al. 2003*), ainsi que celle située dans l'archipel des Tuamotu (*Carzon 2017*) suivent un pic de reproduction durant la saison chaude. La première étape de ce travail consiste à déterminer si un pic de reproduction apparaît aussi dans le jeu de données. Pour ce faire, ce sont les observations mensuelles du nombre de nouveau-nés, toutes années confondues, qui ont été prises en considération.

2.3 Modèle de Capture-Marquage-Recapture

2.3.1 Méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR)

La méthode dite de CMR repose sur la reconnaissance individuelle d'une partie de la population à l'aide de marques artificielles, comme les bagues chez les oiseaux (*Armstrong et Ewen.2001*), ou de marques naturelles, comme les écailles des tortues marines ou les griffures sur le dos des lamantins (*Jean et al. 2010, Kendall et al. 2004*).

Le GECC utilise la photo-identification pour effectuer le suivi individuel des femelles grands dauphins. C'est grâce aux marques naturelles présentes sur leur aileron que les individus sont identifiés. Le suivi individuel des animaux marqués est réalisé au cours de plusieurs sessions de captures. Dans le cadre de ce travail, une session correspond à une année, elle-même définie comme une occasion de capture.

Le terme "capture" ne désigne pas nécessairement la capture physique des animaux. Ici, la capture consiste, comme expliqué précédemment, en la photo-identification des animaux à partir des marques présentes sur l'aileron dorsal et le dos (*Silva et al. 2009*). La recapture survient lorsque la femelle est photo-identifiée une nouvelle fois lors d'une autre occasion de capture (*Berghan et al. 2008*). C'est la succession des événements d'observation/non-observation qui constitue l'histoire de capture d'une femelle marquée. Dans le cas où l'individu n'est pas observé, donc non capturé, le chiffre "0" lui est attribué. Par exemple, si l'individu X est observé à partir de la deuxième occasion de capture, non observé au cours des deux occasions suivantes, puis observé ensuite, son histoire de capture sera notée "01001".

2.3.2 Hypothèses théoriques et conditions d'application

Pour appliquer les modèles de CMR aux paramètres de reproduction des femelles grands dauphins de la population de la Manche, l'hypothèse selon laquelle la population est "ouverte" est admise. Une population ouverte est régie par la naissance et la mort des individus qui la composent, mais aussi par des flux migratoires (immigration et émigration).

L'utilisation des modèles de CMR implique les hypothèses théoriques suivantes qui sont donc à vérifier (*Pollock et al. 1990*) :

- ✓ Le marquage ne peut être perdu et ne doit influencer, ni la survie, ni le comportement des animaux pendant toute la durée du protocole de CMR.
- ✓ L'échantillonnage est instantané, c'est-à-dire que l'animal est relâché immédiatement.
- ✓ Tout animal marqué dans la population à l'instant t a la même probabilité de capture.
- ✓ Tout animal dans la population a la même probabilité de survie entre t et $t+1$.

Les deux premières hypothèses sont respectées. *Well et al. (1987)* ont déterminé que les marques des grands dauphins côtiers de Californie varient peu au cours du temps et permettent une identification facile et fiable des individus pendant 18 ans. Quant à l'échantillonnage, il est bien instantané puisque la « capture » correspond à la photo-identification de la femelle.

Concernant les deux dernières hypothèses, la probabilité de capture et la survie, elles vont être intégrées explicitement dans les modèles afin de gérer des différences entre individus.

2.3.3 Les femelles : reproductrices et marquées

Le choix a été fait de ne prendre en compte dans le jeu de données que les femelles reproductrices et marquées, c'est-à-dire avec des encoches sur l'aileron dorsal. Les femelles immatures et celles présentant des ailerons lisses ont été exclues.

Concernant les grands dauphins immatures, il n'est pas possible, grâce à la méthode du GECC, de les sexer de manière certaine puisqu'ils ne se sont pas encore reproduits. La présence de ces derniers dans le jeu de données biaiserait alors l'estimation des probabilités de reproduction puisque ces mâles ne sont jamais vus avec les jeunes.

Les femelles lisses sont aussi exclues du jeu de données car elles sont très difficilement reconnaissables en raison de l'absence de marque sur leurs ailerons. L'effort nécessaire pour identifier les individus lisses est trop important pour être régulier, ce qui implique que ces femelles ne peuvent pas être suivies sur le long terme. Elles sont identifiables seulement lorsqu'elles sont vues avec des individus très jeunes. La présence de ces femelles dans les données aurait pour conséquence d'augmenter artificiellement le taux de reproduction et de biaiser les probabilités de capture.

2.4 Modèles multi-événements

2.4.1 Présentation générale : états, événements et histoires de captures

Les modèles multi-événements sont une catégorie de modèles de CMR basés sur les histoires de capture. Ils sont élaborés au travers de deux éléments : les "événements" de capture qui sont les observations faites sur le terrain (par exemple : observé ou non observé) ; et les "états" qui reflètent la condition de chaque animal (par exemple : reproducteur ou non reproducteur) (Pradel 2005).

Sur le terrain il n'est pas toujours évident d'identifier l'état d'un individu. Par exemple, une femelle peut avoir un jeune mais celui-ci peut ne pas avoir été observé. Il est donc crucial de gérer cette incertitude inhérente au processus d'observation. Les modèles multi-événements sont construits explicitement à cette fin et permettent notamment de relier, en utilisant les probabilités, les événements et les états (Pradel 2005).

Pour construire le modèle, plusieurs états ont été déterminés. Tout d'abord, les femelles non reproductrices (notées NR) et celles reproductrices (notées R) ont été différenciées. Parmi ces dernières, les états possibles sont : accompagnée d'un jeune de l'année (Ra), ou d'un juvénile (Rjuv). Pour les femelles Rjuv, trois états possibles ont été définis en fonction de l'âge des juvéniles : Rjuv1, Rjuv2 et Rjuv3. Au-delà de trois ans, le jeune est considéré sevré et se sépare de la mère. Celle-ci est alors en succès de reproduction (Henderson et al .2014, Currey et al .2009, Fortuna 2007). Enfin, la mort des jeunes est explicitement incluse dans le modèle via des états où la femelle a perdu celui-ci. L'ensemble des états définis dans le cadre de ce travail est disponible dans l'annexe 2.

Dans le modèle construit pour cette étude, une femelle ne peut donner naissance à un nouveau jeune seulement si le précédent atteint sa deuxième année ou s'il est mort (Grellier et al. 2003). C'est pourquoi dans ce modèle, l'état reproductrice avec un jeune de l'année et un juvénile âgé de 1 an, n'existe pas.

La modélisation multi-événements nécessite de disposer d'un jeu de données composé des histoires de capture des animaux. Ces histoires de capture sont propres à chaque individu et ont été définies à l'aide d'indices de 1 à 5. Chaque numéro reflète une situation de capture, donc un événement. Les indices 1 à 4 symbolisent des événements certains tandis que l'indice 5 représente l'incertitude d'observation.

- L'indice 0 est attribué lorsque la femelle n'est pas vue, autrement dit non capturée.
- L'indice 1 est attribué aux femelles vues seules ou en compagnie d'adultes ou de sub-adultes.
- L'indice 2 correspond aux femelles vues avec un jeune de l'année, c'est-à-dire un nouveau-né ou un juvénile âgé de moins d'un an.
- L'indice 3 est attribué aux individus associés à des juvéniles de 1 à 3 ans.
- L'indice 4 reflète une situation peu courante. Il arrive en effet que certaines femelles soient observées associées avec un jeune de l'année et un juvénile. Certains animaux peuvent produire un nouveau petit avant que le précédent soit sevré (Grellier et al. 2003).

- L'indice 5 reflète un lien de parenté incertain. Sur certaines images, la distance entre le jeune et la femelle adulte peut être trop importante pour conclure à une association. Les jeunes ont en effet beaucoup d'interactions avec les autres animaux qui composent les groupes dans lesquels ils évoluent (*Stanton et al 2001*). Il est donc courant qu'un jeune se trouve à proximité d'une femelle qui n'est pas sa mère. Sur d'autres photos, le jeune se trouve entre plusieurs individus adultes, il ne peut donc pas être attribué de manière certaine à la femelle.

Afin d'obtenir l'histoire de capture de chaque femelle selon les années, il convient de préserver l'indice le plus informatif sur leur statut de reproduction lorsque plusieurs photos sont disponibles. Les chiffres ont donc été conservés dans l'ordre d'importance suivant : 2, 4, 3, 5, 1. L'indice 2 se réfère à une nouvelle reproduction. L'indice 4 est particulièrement informatif car il reflète une nouvelle naissance en ayant connaissance de la survie du jeune précédent. L'indice 3 indique la survie du jeune à sa première année. L'indice 5 symbolise un lien de parenté incertain, par conséquent une hypothétique reproduction.

Pour tenir compte du pic de reproduction observé (voir partie 3.1 résultat : observation des nouveau-nés), les histoires de captures ont été découpées selon des années débutant au mois de juin et se terminant au mois de mai. Avec ce découpage, un petit né au mois d'août atteint sa première année, s'il survit, au mois d'août suivant, donc 12 mois plus tard, il est alors âgé de 1 an.

Chaque état peut être associé à un ou plusieurs événements. Une femelle NR peut être associée soit à l'événement 1, soit à l'événement 5 puisqu'il peut exister un lien de parenté incertain avec un juvénile (soit à l'événement 0 si elle n'est pas du tout observée). Une femelle Ra, lorsqu'elle est vue avec son jeune de l'année correspond à l'événement 2 ou l'événement 1 (lorsqu'elle est vue sans son jeune de l'année). Elle peut aussi être définie par l'événement 5 si le lien de parenté avec son petit n'est pas avéré. Une femelle Rjuv, lorsqu'elle est vue de manière certaine avec son petit est définie par l'événement 3. Elle peut aussi être notée 5 si le lien de parenté entre les deux dauphins est incertain. Un animal Rjuv, qui peut aussi être observé sans son juvénile, sera alors catégorisé dans l'événement 1. Une femelle Ra/juv, peut être observée seulement avec son jeune de l'année, l'événement 2 lui sera alors attribué. Elle peut aussi être vue uniquement en compagnie de son juvénile de manière certaine (événement 4) ou incertaine (événement 5). Lorsqu'elle est observée avec ses deux petits, l'événement 3 lui est attribué. Cette femelle peut aussi être observée seule. Elle sera alors définie par l'événement 1. Une femelle ayant l'état Rjuv/juv lorsqu'elle est observée avec un ou deux jeunes, constitue l'événement 3 ou l'événement 5 si le lien de parenté avec le petit est incertain. Cette femelle peut aussi être observée seule, l'événement 1 lui sera attribué. Une femelle RjuvS ne peut être observée avec son juvénile puisque celui-ci est sevré. Elle ne peut être observée que via l'événement 1.

2.4.2 Paramètres du modèle multi-événements

Le modèle multi-événements construit dans le cadre de ce travail repose sur les quatre paramètres biologiques suivants : la survie des femelles ; la survie des jeunes de l'année ; celle des juvéniles ; et le paramètre "nouvelle reproduction".

La survie d'une femelle est la probabilité qu'elle a de survivre à l'année t , donc d'être toujours vivante à $t+1$. La survie d'un jeune de l'année est la probabilité qu'il a d'atteindre la fin de sa première année, donc de devenir un juvénile. La survie d'un juvénile est la probabilité qu'un jeune âgé entre 1 et 3 ans, vivant à l'année t , atteigne l'année $t+1$. Le paramètre "nouvelle reproduction" est la probabilité qu'une femelle produise un jeune à $t+1$.

Ce modèle prend en compte les traits biologiques des femelles grands dauphins. L'intervalle de naissance chez les femelles étant de deux ans au minimum (*Grellier et al. 2003*), une femelle ne peut donner naissance à un nouveau jeune seulement si le précédent atteint sa deuxième année ou s'il est mort.

Le modèle est aussi basé sur le succès ou l'échec de reproduction. Le succès de reproduction est admis lorsque le jeune de l'année devient un juvénile âgé de 1 an (juv1), et que ce dernier survit durant trois années consécutives aux côtés de sa mère (*Mann et al. 2000, Grellier et al. 2003*). Si le jeune atteint sa quatrième année, il change de classe d'âge et devient alors sub-adulte et n'est plus observable avec sa mère (*Stanton et al. 2011, Feingold et Evans 2012*). L'échec de reproduction survient lorsque le premier jeune ou le second meurent quand la femelle en élève deux simultanément.

L'état d'une femelle peut changer d'une année sur l'autre (passer de reproductrice à non reproductrice, et inversement par exemple). En effet, celle-ci peut avoir donné naissance à un petit, avoir perdu son jeune ou ne pas s'être reproduite. L'estimation des paramètres de survie des femelles, des jeunes de l'année et des juvéniles, ainsi que les probabilités de reproduction des individus adultes et leurs taux de capture, repose sur des matrices de transition. Chaque paramètre biologique est défini par une matrice de transition entre les états décrits ci-dessus. Les matrices construites sont des tableaux constitués de lignes qui représentent les états de départ des femelles au temps t et de colonnes représentant les états d'arrivée de celles-ci au temps $t+1$. Leur utilisation permet d'estimer les probabilités de transition entre les états de t à $t+1$ à partir du maximum de vraisemblance. Par ailleurs, en forçant certaines transitions à avoir les mêmes valeurs ou au contraire à présenter des valeurs différentes, il est possible de tester un ensemble d'hypothèses biologiques intéressantes comme, par exemple, si la probabilité de se reproduire pour une femelle dépend de la présence d'un juvénile ou pas. Les matrices de transition sont détaillées dans l'annexe 3.

2.5 Hypothèses testées et sélection des modèles

2.5.1 Hypothèses testées

Les différentes hypothèses testées pour chaque paramètre sont présentées ci-dessous, de la plus complexe (toutes les transitions possibles sont différentes) à la plus simple (toutes les transitions possibles sont regroupées en une).

→ **Probabilité de capture**

D'après *Stanton et al. (2011)*, *Constantine (2001)*, *Gibson et Mann (2008)*, la présence de petits peut induire des comportements différents par rapport au bateau d'observation. Afin de prendre en considération ces traits de comportement, le taux de capture est examiné selon les quatre hypothèses suivantes :

La première induit que la probabilité de capture est propre à chaque transition. Ainsi, les femelles composent chacune une catégorie selon leurs états. De cette manière, 11 transitions sont estimées.

La deuxième est fondée sur le fait que le taux de capture est différent si la femelle est non reproductrice ou reproductrice. Les femelles non reproductrices (NR) forment un premier groupe. Les femelles reproductrices sont distinguées selon deux catégories : celle où elles sont accompagnées d'un jeune de l'année, et celle où elles sont accompagnées de juvéniles. Ces trois catégories sont les suivantes :

- non reproductrice
- reproductrice accompagnée d'un jeune de l'année
- reproductrice accompagnée de juvéniles

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

La troisième hypothèse est aussi basée sur la supposition que la probabilité de capture varie si la femelle est reproductrice ou non. Deux groupes sont considérés : le premier contient l'ensemble des transitions, à l'exception de celle relative à l'état non reproducteur qui représente à lui seul le second groupe. Ces deux catégories sont donc les suivantes :

- reproductrice
- non reproductrice

Tous les états qui composent une même catégorie ont alors une probabilité de survie identique.

La quatrième et dernière hypothèse soutient l'idée qu'il n'existe pas de différences de taux de capture entre les états. Par conséquent, l'ensemble des transitions sont groupées au sein d'une catégorie unique et un seul paramètre de capture est estimé.

→ **Probabilité de nouvelle reproduction :**

Henderson et al. (2014) a démontré dans son travail que la probabilité de se reproduire des femelles variait en fonction de la survie ou de la mort de leurs jeunes. Il a aussi mis en évidence que le succès de reproduction variait selon les femelles. *Currey et al. (2009)* constate aussi que certaines femelles ne se reproduisent jamais. Dans ce travail, la probabilité de nouvelle reproduction a été étudiée selon quatre hypothèses.

La première induit une probabilité de reproduction propre à chaque état. Cela représente 24 transitions possibles visibles dans la matrice de transition de l'annexe 2.

La deuxième suppose que la probabilité de produire un jeune varie si la femelle est non reproductrice ; si elle est en échec de reproduction ; ou si elle est en état reproducteur, c'est-à-dire qu'un jeune est déjà présent à ses côtés ou qu'elle est en succès de reproduction. Ces trois catégories permettant de grouper les transitions de la manière suivante :

- non reproductrice
- reproductrice en échec
- reproductrice

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

La troisième hypothèse est basée sur le fait que la probabilité de se reproduire peut être différente si la femelle est seule ou si elle est déjà avec un jeune. Dans ce cas, il n'existe donc pas de différence entre être non reproductrice et avoir subi la mort du jeune de l'année précédente. Les femelles non reproductrices et les femelles seules après un échec de reproduction sont groupées ensemble. Les grands dauphins ayant une progéniture ou ayant eu un succès reproducteur composent la catégorie reproductrice. Afin de définir chacune de ces deux catégories, les transitions sont groupées de la façon suivante :

- non reproductrice
- reproductrice

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

Enfin, la dernière hypothèse considère qu'il n'existe pas de différence entre les transitions. Celles-ci sont donc regroupées en une seule catégorie.

→ **Probabilité de survie des juvéniles :**

Il a été démontré par *Barlow et Boveng (1991)* que chez les mammifères marins, la survie des juvéniles de 1 à 3 ans augmentait en fonction de leur âge. De plus, *Mann et al. (2000)* ainsi que *Haase et Schneider (2001)* ont défini que le taux de survie des jeunes pouvait aussi dépendre de la présence d'un autre jeune aux côtés du couple femelle/juvénile. C'est pourquoi, dans cette étude, l'estimation de la survie d'un juvénile repose sur les cinq hypothèses suivantes.

La première suppose que la survie du jeune est propre à chaque état. De ce fait, chaque transition représente une catégorie .

La deuxième suppose que la survie du juvénile varie selon son âge. Dans ce cas, les transitions sont groupées en fonction de l'âge du jeune individu, sans considérer la présence ou l'absence d'un autre jeune. Les transitions sont alors groupées comme suit :

- femelle avec un juvénile de 1 an
- femelle avec un juvénile de 2 ans
- femelle avec un juvénile de 3 ans

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

La troisième hypothèse est fondée sur l'idée que la survie des juvéniles de 1 an diffère de celle des autres. Les transitions comportant un juvénile de 1 an sont isolées des autres, tandis que ces dernières sont groupées ensemble. Les deux catégories sont alors :

- femelle avec un juvénile de 1 an
- femelle avec un juvénile de 2 ou 3 ans

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

La quatrième hypothèse repose sur l'idée que la survie des juvéniles varie si un jeune de l'année est présent ou absent aux côtés de la femelle. Les transitions entre les états qui présentent un juvénile seul, sont associées entre elles tandis que les transitions entre les états où la femelle possède deux petits forment un autre groupe. Les deux catégories suivantes sont alors obtenues :

- femelle seule avec un juvénile
- femelle avec deux jeunes

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

→ **Probabilité de survie du jeune de l'année :**

Le travail de *Mann et al (2012)* a montré que la survie d'un jeune de moins d'un an varie en fonction de la présence d'un juvénile aux côtés du couple femelle/jeune de l'année. Toujours d'après cette étude, la survie du jeune de l'année peut aussi varier si le juvénile est âgé de 2 ou 3 ans. De ce fait, l'estimation de la survie d'un jeune de l'année est basée sur les trois hypothèses suivantes :

La première admet le principe que la survie du jeune de l'année diffère selon l'état de sa mère. Cette hypothèse repose sur les 3 catégories suivantes :

- jeune de l'année seul aux côtés de la femelle
- un juvénile de 2 ans est présent, avec le jeune de l'année, aux côtés de la femelle
- un juvénile de 3 ans est présent, avec le jeune de l'année, aux côtés de la femelle

A chaque catégorie correspond une probabilité de transition différente.

La deuxième hypothèse estime que la probabilité du jeune à survivre à sa première année dépend du fait qu'il soit seul, ou non, avec la femelle. Elle est basée sur deux catégories et les transitions possibles sont séparées de la manière suivante :

- jeune de l'année seul
- un juvénile de 2 ou 3 ans est présent avec le jeune de l'année aux côtés de la femelle

Tous les états qui composent une même catégorie ont alors une probabilité de survie identique.

La troisième hypothèse suppose que la survie du petit de l'année n'est pas influencée par la présence d'un juvénile. Les états, sont regroupés ensemble, ce qui représente une unique probabilité de transition.

Enfin, la dernière hypothèse suppose que la survie du juvénile ne varie pas selon l'état de sa mère. L'ensemble des transitions entre les états forme donc une seule et même catégorie donnant lieu à l'estimation d'un seul paramètre.

→ **Probabilité de survie des femelles :**

Chez les mammifères, se reproduire représente un coût énergétique qui se répercute sur la survie (*Beauplet et al. 2010, Hamel et al. 2010 a et b*). Chez les femelles, le coût est relatif à la gestation, l'allaitement des jeunes, ainsi qu'à leur éducation (apprentissage de la chasse, protection contre les prédateurs)(*Mann et Watson-Capps 2005*). Dans ce travail, l'estimation de la survie des femelles est de ce fait basée sur quatre hypothèses.

Bien qu'elle soit peu crédible car très complexe, la première suppose que cette probabilité est propre à chaque état.

La deuxième hypothèse réunit, pour la probabilité de survie, les transitions possibles en trois catégories regroupées de la façon suivante :

- non reproducteur
- reproducteur avec un jeune de l'année
- reproducteur avec un juvénile ou un succès de reproduction

Tous les états qui composent une même catégorie ont alors une probabilité de survie identique.

La troisième hypothèse formule l'idée que la survie dépend uniquement du fait que les femelles soient reproductrices ou non. Cette hypothèse repose alors sur deux catégories de transition. L'état non reproducteur et l'ensemble des autres états regroupés en :

- non reproducteur
- reproducteur

Tous les états qui composent une même catégorie ont une probabilité de survie identique.

Enfin, la dernière supposition est régie par le fait qu'il n'existe pas de différence de survie entre les états. Ils forment une seule et même catégorie.

L'ensemble de ces hypothèses ont été transcrites dans la partie Gemaco du logiciel E-SURGE, un logiciel dédié à l'estimation des paramètres pour des modèles CMR multi-événements (*Choquet et al 2009*). Ces transcriptions sont disponibles dans l'annexe 4.

2.5.2 Sélection des modèles

Afin d'estimer le taux de capture, les probabilités de nouvelle reproduction, celles de survie des juvéniles, des jeunes de l'année, ainsi que celles de la survie des femelles, 20 modèles ont été construits. La démarche pour identifier le meilleur modèle est la suivante : en partant du modèle le plus complexe - c'est-à-dire celui qui inclut les hypothèses les plus complexes pour chaque paramètre- des hypothèses de plus en plus simples ont été progressivement utilisées afin de sélectionner les plus pertinentes pour chaque paramètre. Concrètement, des hypothèses de plus en plus simples ont commencé par être testées sur les probabilités de capture, en maintenant les hypothèses les plus complexes sur les autres paramètres. Une fois que l'hypothèse s'ajustant le mieux aux données pour le paramètre de capture a été identifiée, le processus de simplification recommence sur le paramètre suivant, à savoir la probabilité de nouvelle reproduction. A cette étape, les hypothèses liées à ce paramètre sont donc testées, tout en gardant dans la configuration des modèles, la meilleure hypothèse identifiée à l'étape précédente pour le taux de capture et les hypothèses les plus complexes pour les autres paramètres. Ce processus est réitéré pour l'ensemble des paramètres. Le premier paramètre à être modélisé est donc le taux de capture. Viennent ensuite la probabilité de nouvelle reproduction, la survie des juvéniles, celle des jeunes de l'année et enfin la survie des femelles.

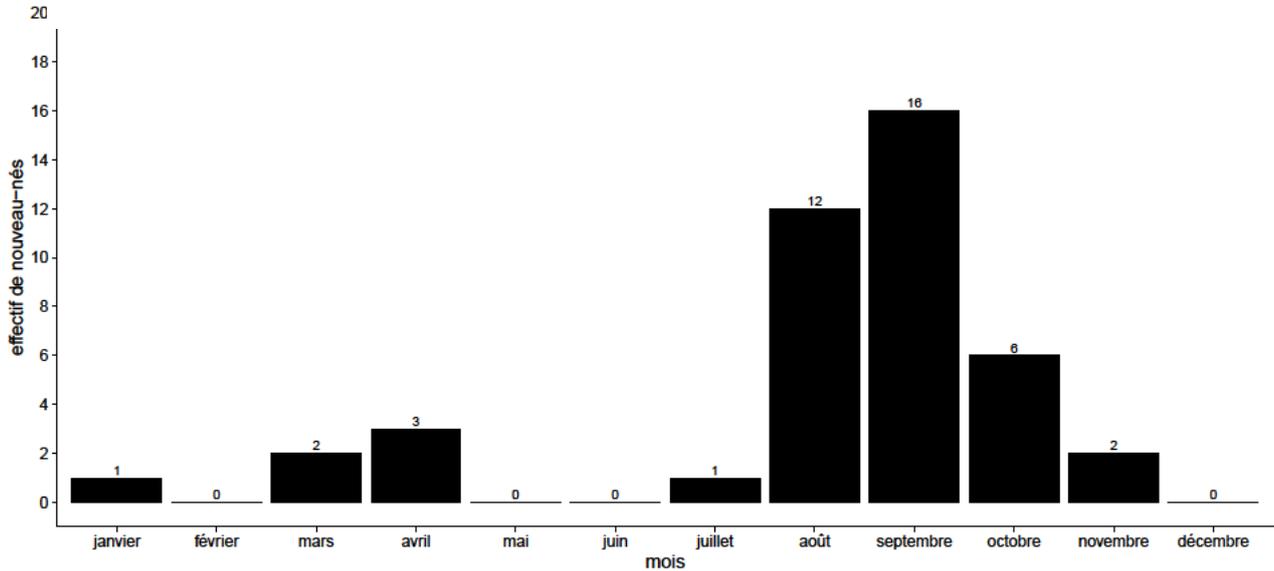
Le meilleur modèle est sélectionné à l'aide du critère de parcimonie nommé Aikake's Information Criterion (AIC) (*Burnham et Anderson 2004*). L'AIC permet de sélectionner le modèle qui décrit le mieux les données avec le moins de paramètres possibles (*Anderson et Burnham 2002*). Deux modèles sont équivalents lorsque la différence de QAIC est inférieure à 2 (*Anderson et Burnham 2002*). Dans le cas où les modèles ne peuvent pas être différenciés, celui présentant des estimations avec les plus petits intervalles de confiance (IC) sera conservé (*Hamel et al. 2010*). Il arrive aussi que le modèle avec le meilleur QAIC fournisse des estimations incohérentes, autrement dit des valeurs égales soit à 0 ou 1, ou présentant des IC centrés sur 0 ou 1. Lorsque ce cas se produit, le modèle concerné n'est alors pas retenu et le deuxième meilleur est pris en considération. Si ce dernier présente les mêmes problèmes, c'est alors le troisième modèle qui sera retenu, et ainsi de suite si les estimations qu'il propose ne sont pas fiables. Ce type de résultat est souvent lié au fait que le modèle est trop complexe pour le nombre de données disponibles. Notons qu'il existe plusieurs dizaines de paramètres à estimer dans les modèles complexes pour 108 histoires de capture disponibles.

3 Résultats

3.1 Observation des nouveau-nés

Les observations des 43 nouveau-nés composant le jeu de données sont représentées dans la figure 2. Le pic d'observation des nouveau-nés débute au mois de juillet, donc durant la saison chaude. Cependant, quelques nouveau-nés ont été observés durant les mois de janvier à avril, alors en marge du pic d'observation.

Figure 2 : Observations de nouveau-nés au sein de la population de grands dauphins en Manche selon les mois, entre 2004 et 2016



3.2 Sélection du modèle

Le tableau 1 présente les valeurs de QAIC des modèles testés. Les modèles 1 à 4 sont relatifs aux estimations du taux de capture, et les modèles 5 à 8 sont relatifs aux estimations de la probabilité de nouvelle reproduction. Chacun de ces modèles supporte sa propre hypothèse détaillée plus haut dans la partie "matériel et méthodes".

<i>Modèle</i>	<i>Hypothèses</i>	<i>Nombre de paramètres mathématiques</i>	<i>QAIC</i>
<i>Taux de capture</i>			
Modèle 1	Hypothèse 1 : la probabilité de capture est propre à chaque état.	74	3 138,26
Modèle 2	Hypothèse 2 : la probabilité de capture varie si la femelle est, soit NR, soit Ra, soit Rjuv.	66	3 136,29
Modèle 3	<i>Hypothèse 3 : la probabilité de capture varie si la femelle est soit NR, soit R.</i>	64	3 146,64
Modèle 4	<i>Hypothèse 4 : la probabilité de capture est constante.</i>	63	3154,82
<i>Nouvelle reproduction</i>			
Modèle 5	Hypothèse 1 : la probabilité de nouvelle reproduction est propre à chaque état.	64	3146,64
Modèle 6	Hypothèse 2 : la probabilité de nouvelle reproduction varie si la femelle est, soit NR, soit RD ou R.	52	3137,57
Modèle 7	<i>Hypothèse 3 : la probabilité de nouvelle reproduction varie si la femelle est, soit NR, soit R.</i>	51	3136,38
Modèle 8	Hypothèse 4 : la probabilité de nouvelle reproduction est constante.	50	3135,55

Tableau 1 : Présentation des modèles CMR multi-événements relatifs au taux de capture et à la nouvelle reproduction des femelles selon les hypothèses basées sur les catégories d'états suivantes : NR regroupe les femelles non reproductrices, Ra regroupe les femelles avec un jeune de l'année, Rjuv regroupe les femelles avec 1 ou 2 juvéniles et R regroupe l'ensemble des femelles avec des jeunes, RD regroupe les femelles en échec de reproduction (leur jeune est mort). La ligne en italique gras correspond au modèle sélectionné

Les modèles 1 et 2 sont ceux qui présentent les plus faibles valeurs de QAIC. La différence entre ces deux valeurs étant inférieure à 2, ces modèles sont donc équivalents en termes de QAIC. Toutefois, ces deux modèles ne parviennent pas à estimer les paramètres qui les définissent, il est donc préférable de prendre en considération les modèles 3 et 4. Ces derniers sont différents l'un de l'autre en termes de QAIC (différence supérieure à 2). Avec son QAIC de 3 146,64, le modèle 3 semble plus pertinent que le modèle 4 qui présente un QAIC de 3 154,82. C'est donc celui qui est retenu dans le cas du taux de capture. L'hypothèse selon laquelle le taux de capture est différent pour les femelle non reproductrices (NR) et celles reproductrices (R) est retenue dans cette étude.

Les modèles 5 à 8 sont relatifs à la probabilité de nouvelle reproduction. Le QAIC du modèle 7 est de 3136,38, tandis que le QAIC du modèle 8 atteint une valeur de 3135,55, ils ne sont donc pas différents (différence inférieure à 2). Bien que le modèle 8 affiche un QAIC plus faible, il est moins informatif. En effet, la probabilité de nouvelle reproduction qu'il fournit est constante, c'est-à-dire qu'elle est la même pour une femelle reproductrice ou non. Le modèle n'est donc pas retenu. Le modèle 7 indique que la probabilité pour une femelle non reproductrice (NR) d'avoir un petit, est de 0,22 [0,26-0,31], tandis que celle de se reproduire

une nouvelle fois pour une femelle reproductrice (R) est de 0,34 [0,49-0,64]. Les intervalles de confiance ne se chevauchant pas, la différence entre ces estimations est significative. C'est la raison pour laquelle le modèle 7 est conservé aux dépens du modèle 8. Avec le modèle 7, c'est l'hypothèse selon laquelle la probabilité de reproduction d'une femelle varie, si elle est reproductrice ou non, qui est retenue.

Le tableau 2 présente les valeurs de vraisemblance (QAIC) des modèles 9 à 13 relatifs aux estimations de la survie des juvéniles, des modèles 14 à 16 relatifs à la survie des jeunes de l'année, et des modèles 17 à 20 relatifs à la survie des femelles. Chacun de ces modèles supporte sa propre hypothèse. Celles-ci sont détaillées plus haut dans la partie "matériel et méthodes".

Modèle	Hypothèses	Nombre de paramètres mathématiques	QAIC
<i>Survie des juvéniles</i>			
<i>Modèle 9</i>	Hypothèse 1 : la probabilité de survie du juvénile est propre à chaque état.	51	3136,38
<i>Modèle 10</i>	Hypothèse 2 : la probabilité de survie du juvénile varie selon son âge. Elle est différente entre les individus de 1, 2 ou 3 ans.	47	3130,54
<i>Modèle 11</i>	Hypothèse 3 : la probabilité de survie du juvénile de 1 an est différente des autres (2 et 3 ans confondus).	46	3131,24
<i>Modèle 12</i>	Hypothèse 4 : la probabilité de survie du juvénile varie si un autre jeune est présent.	45	3134,61
Modèle 13	Hypothèse 5 : la probabilité de survie du juvénile est constante.	44	3136,66
<i>Survie des jeunes de l'année</i>			
<i>Modèle 14</i>	Hypothèse 1 : la probabilité de survie du jeune de l'année est propre à chaque état.	44	3136,64
<i>Modèle 15</i>	Hypothèse 2 : la probabilité de survie du jeune de l'année varie s'il est le seul jeune ou non avec sa mère.	43	3135,07
Modèle 16	Hypothèse 3 : la probabilité de survie du jeune de l'année est constante.	42	3133,00
<i>Survie des femelles</i>			
<i>Modèle 17</i>	Hypothèse 1 : la probabilité de survie des femelles est propre à chaque état.	42	3133,00
<i>Modèle 18</i>	Hypothèse 2 : la probabilité de survie de la femelle varie si elle est soit NR, soit Ra, soit Rjuv+RjuvS.	32	3117,09
<i>Modèle 19</i>	Hypothèse 3 : la probabilité de survie de la femelle varie si elle est NR ou R.	29	3112,71
Modèle 20	Hypothèse 4 : la probabilité de survie de la femelle est constante.	28	3110,87

Tableau 2 : Présentation des modèles CMR multi-événements relatifs à la survie des juvéniles, à celle des jeunes de l'année et à celle des femelles selon les hypothèses basées sur les catégories d'états suivantes : NR regroupe les femelles non reproductrices, Ra regroupe les femelles avec un jeune de l'année, Rjuv regroupe les femelles avec 1 ou 2 juvéniles et R regroupe l'ensemble des femelles avec des jeunes, RjuvS regroupe les femelles en succès de reproduction (leur jeune a survécu jusqu'à l'âge de 4 ans). La ligne en italique gras correspond au modèle sélectionné

Les modèles 9 à 13 concernent l'estimation de survie des juvéniles. Le modèle 10 ne parvient pas à estimer la survie des juvéniles âgés de 3 ans (0,00 [1,00-1,00]). Le 11 ne parvient pas à fournir l'estimation de survie d'un juvénile lorsqu'un autre est présent (0,00 [0,00-0,00]). Ces deux modèles ne sont donc pas conservés.

Le modèle 12 n'est pas retenu car l'estimation qu'il fournit manque de cohérence du fait d'un intervalle de confiance trop grand. Le modèle 13 qui estime que la survie des juvéniles est constante, présente une estimation plus précise car son intervalle de confiance est plus restreint. C'est donc celui qui est conservé et, par conséquent, c'est l'hypothèse selon laquelle la survie des juvéniles est constante qui sera utilisée dans la suite de ce travail.

Les modèles 14 à 16 ont pour objectif de définir les estimations de survie des jeunes de l'année. Les modèles 14 et 15, qui présentent des QAIC, élevés ne sont pas différents l'un de l'autre (différence des QAIC inférieure à 2). En revanche, le modèle 16 se distingue car son QAIC est plus faible. Grâce au critère de parcimonie de *Burhnam et Anderson (2002)*, c'est celui-ci qui est choisi. L'hypothèse selon laquelle la survie des jeunes de l'année est constante, sans distinction de l'état de la femelle, est sélectionnée.

Les modèles 17 à 20 sont définis par les hypothèses relatives à la survie des femelles. Les modèles 17 et 18 qui présentent les QAIC les plus importants, ne sont pas retenus. Bien que les modèles 19 et 20 soient semblables en termes de QAIC (différence inférieure à 2), c'est le 20 qui est sélectionné car son QAIC est plus faible que celui du modèle 19 (3110,87 contre 3112,71). L'hypothèse selon laquelle la survie de la femelle n'est pas impactée par la reproduction est alors acceptée.

3.3 Résultats du modèle retenu

La figure 3 présente les résultats obtenus par le modèle regroupant l'ensemble des hypothèses retenues précédemment, à savoir que la survie des femelles, celle des jeunes de l'année et celle des juvéniles ne dépendent pas de l'état des femelles. L'estimation de la probabilité de survie des femelles est de 0,96 [0,94-0,97], quel que soit leur état. La survie des jeunes de l'année est estimée à 0,45 [0,34-0,57], tandis que celle des juvéniles est estimée à 0,62 [0,49-0,74] sans distinction des différents états attribués aux femelles.

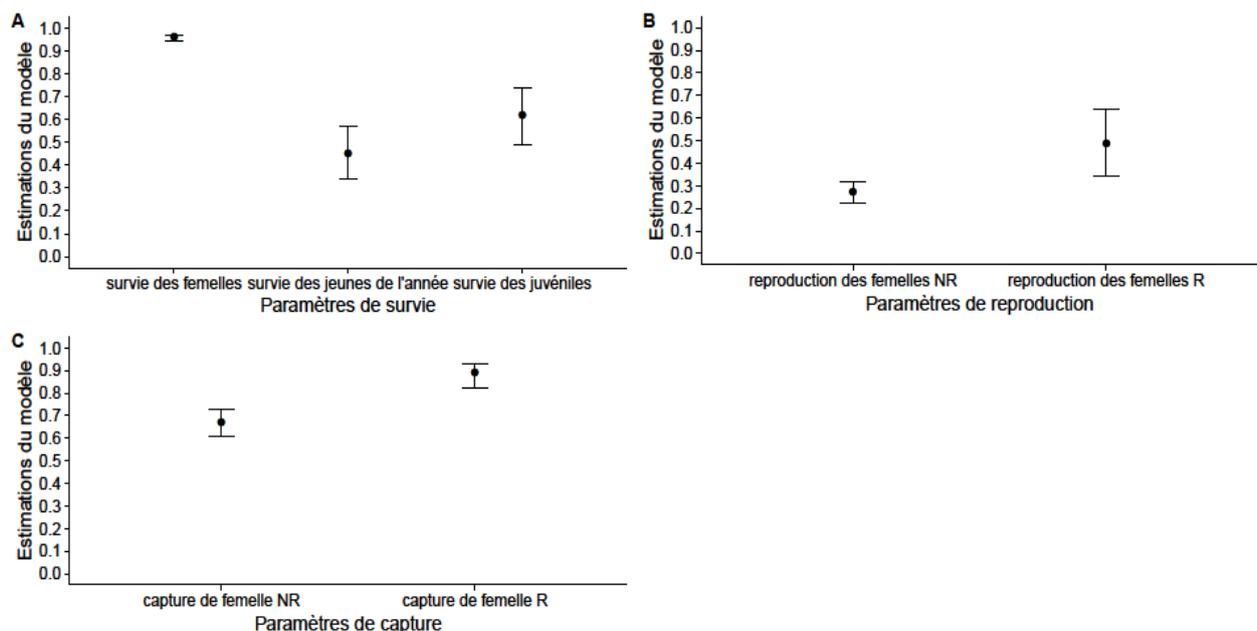


Figure 3 : Graphique présentant les hypothèses retenues afin d'estimer la survie des femelles, la survie des jeunes de l'année, la survie des juvéniles, les probabilités de reproduction lorsque la femelle est non reproductrice (reproduction de femelle NR) ou reproductrice (reproduction de femelle R) et le taux de capture lorsque la femelle est non reproductrice (capture de femelle NR) ou reproductrice (capture de femelle R).

Dans le cas de la probabilité de reproduction, celle-ci diffère si la femelle est non reproductrice ou si celle-ci est reproductrice. La probabilité pour une femelle non reproductrice d'avoir un petit est de 0,27 [0,22-0,32], et donc plus faible que celle de se reproduire une nouvelle fois pour une femelle reproductrice qui est de 0,49 [0,34-0,64].

En ce qui concerne le taux de capture, celui-ci varie là encore en fonction de l'état non reproducteur ou reproducteur de la femelle. Le taux de capture estimé pour les femelles non reproductrices est de 0,67 [0,61-0,73]. Il est plus faible que celui des femelles reproductrices estimé à 0,89 [0,82-0,93].

4 Discussion

4.1 Pic d'observation des nouveau-nés et saisonnalité

D'après le jeu de données de cette étude, 43 nouveau-nés ont été observés en mer de la Manche entre 2004 et 2016. Ces observations font apparaître un pic des naissances qui débute au mois de juillet et s'étend jusqu' en septembre. Bien que cette saisonnalité de reproduction n'ait jamais été démontrée en mer de la Manche, il a été décidé d'en tenir compte dans la modélisation. Toutes les espèces longévives en milieu tempéré présentent en effet un patron saisonnier de reproduction, qui laisse le temps aux femelles de reconstituer leurs réserves corporelles après la fin de la lactation et avant de se reproduire à nouveau lors de la saison suivante (*Clutton-Brock et al. 1982, Moyes et al 2006*). Faire abstraction du pic de reproduction de la population de la Manche aurait eu pour conséquence de biaiser les estimations de survie des jeunes. En tenant compte de la saison de reproduction, un petit né au mois d'août atteint sa première année, s'il survit, au mois d'août suivant, donc 12 mois plus tard. Si l'on choisit d'ignorer cette saisonnalité, ce même jeune est considéré comme ayant atteint sa première année au mois de janvier suivant, alors que, dans la réalité, il est âgé seulement de 5 mois. C'est pourquoi, j'ai choisi de faire débiter chaque année le jeu de données au mois de juin, afin d'englober le pic de reproduction, et non au mois de janvier.

Précisons que l'objectif de cette étude ne porte pas sur la démonstration d'une saison de reproduction pour cette population. En conséquence, la corrélation entre l'observation des nouveau-nés et l'effort de recherche n'a pas été testée sur le jeu de données. Toutefois, ce schéma de reproduction est corroboré par la littérature existante sur l'espèce (*Mann et al. 2000, Haas et Scheinder 2001, Grellier et al. 2003, Tahyer et al. 2003, Currey et al. 2007, Fortuna 2007, Carzon 2017*).

Ajoutons que le jeu de données montre la présence de nouveau-nés entre janvier et avril. Des naissances hors pic de reproduction sont aussi observées par *Haase et Schneider (2001)*, ainsi que par *Henderson et al. (2000)* dans leurs travaux sur la population des grands dauphins en Nouvelle-Zélande. La thèse de *Fortuna (2007)* met également en évidence ce mécanisme au sein de la population de la mer Adriatique.

Les auteurs expliquent que ce décalage relève de la perte précoce d'un nouveau-né : les femelles sont alors fécondées une nouvelle fois et donnent naissance à un petit en dehors

de la période classique de reproduction, la gestation de cette espèce étant de douze mois (Urian et al. 1996, Crockett et Ross 1990).

4.2 Taux de capture

Le modèle retenu dans cette étude fournit un taux de capture estimé pour les femelles non reproductrices de la mer de la Manche de 0,67 [0,61-0,73] et pour les femelles reproductrices de 0,89 [0,82-0,93]. Cette différence significative démontre l'existence d'une hétérogénéité qui peut s'expliquer par le comportement des individus. Nous l'avons dit, les jeunes grands dauphins sont d'un naturel curieux et n'hésitent pas à s'approcher des embarcations (Gibson et Mann 2008). Cela pourrait expliquer les taux de capture élevés pour les femelles accompagnées de petits.

Le taux de capture plus élevé des femelles avec des jeunes doit être toutefois nuancé. En effet, la catégorie femelle reproductrice comprend des femelles accompagnées de nouveau-nés et de juvéniles. Or, ce sont essentiellement les femelles avec des juvéniles qui contribuent à ce taux de capture élevé (elles sont bien plus nombreuses dans le jeu de données). Les femelles avec des nouveau-nés ont davantage tendance à rester à bonne distance des bateaux au sein de groupes importants, pour optimiser les chances de survie de leurs petits (Mann et al. 2000). Le meilleur modèle ne détectant pas de différence entre ces deux catégories, on peut en conclure que cette différence potentielle est sans doute faible et ne biaise donc pas les estimations.

La prise en compte par les modèles CMR multi-événements de l'hétérogénéité du taux de capture a permis d'estimer des paramètres de reproduction non biaisés. Ne pas prendre en compte cette hétérogénéité, c'est-à-dire ne pas considérer le fait que les individus non reproducteurs sont plus difficiles à observer que les reproducteurs - comme c'est le cas dans les statistiques descriptives - aurait eu pour conséquence de surestimer la probabilité de reproduction.

4.3 Probabilité de reproduction

Selon le modèle CMR multi-événements retenu, la probabilité pour une femelle non reproductrice d'avoir un petit est de 0,22 [0,26-0,31], tandis que celle de se reproduire une nouvelle fois pour une femelle reproductrice est de 0,49 [0,34-0,64]. Les intervalles de confiance non chevauchants démontrent que la différence est significative entre ces deux catégories. La catégorie non reproductrice est composée de femelles en échec de reproduction (décès d'un ou de plusieurs petits) ou non reproductrices (sans jeune). La catégorie reproductrice est composée de femelles ayant un ou plusieurs jeunes ou en succès de reproduction. Les résultats de ce travail montrent que les femelles reproductrices à l'année t ont plus de chances de donner naissance à un nouveau petit à l'année $t+1$ que celles qui sont non reproductrices à l'année t .

Il y aurait donc deux catégories de femelles: les "bonnes" reproductrices qui se reproduisent plus fréquemment avec succès et les "mauvaises" qui enchaînent soit des années

sans reproduction soit des échecs de reproduction. Ces résultats permettent de mettre en évidence, pour la première fois, l'existence de ces deux catégories d'individus chez les cétacés

L'existence de ces deux groupes d'individus et leurs caractéristiques concorde avec les résultats obtenus par *Harris and Wanless (1995)*, *Cam et al. (1998)*, *Andersen et al. (2000)*, *Georges et Guinet (2000)* et *Hewison et Gaillard (2001)* dans leurs travaux respectifs sur le mouton de Saoy (*Ovaris ovaris*), le guillemot de Troïl (*Uria aalge*), le bouquetin de Canada (*Ovis canadensis*), l'otarie à fourrure (*Arctocephalus tropicalis*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). D'après ces auteurs, ces deux catégories d'animaux s'expliquent grâce à leur génotype et leur phénotype.

Chez les organismes, la qualité est un trait individuel défini en partie par des gènes sélectionnés via l'environnement. Mieux adaptés à l'environnement, les "bons" individus (génétiquement parlant) ont alors plus de chances de survivre et de se reproduire (*Wilson et Nussey 2010*).

L'hétérogénéité individuelle de reproduction des femelles peut s'expliquer par un effet de la cohorte de naissance (*Gaillard et al. 2003*). Chez les vertébrés, les femelles nées pendant une bonne année sont en effet souvent meilleures reproductrices que celles nées au cours d'une mauvaise année (*Fray et al 2017*). L'abondance de ressources leur a permis d'acquérir une bonne condition physique. Elles sont donc plus robustes et le resteront tout au long de leur vie. Avec un meilleur phénotype, elles auront alors une probabilité de survie et de reproduction plus élevée (*Hammel et al. 2009*).

Pour *Beauplet et al. (2006)* et *Mann et Watson-Capps (2005)*, l'hétérogénéité entre les femelles peut aussi s'expliquer par le fait que certaines fréquentent en petits groupes des zones abondantes en nourriture pour limiter la compétition intra et inter spécifique. Le poids des animaux est un facteur déterminant pour le succès reproducteur (*Moyes et al. 2009*). Les femelles les plus lourdes ont plus d'énergie à allouer à la reproduction, c'est pourquoi elles se reproduisent plus souvent. Ces femelles consacrent aussi plus d'énergie à la recherche de nourriture. En effet, mieux se nourrir leur permet de mieux alimenter et protéger leurs petits. Ces derniers auront donc plus de chances de survie : ils grandissent et prennent du poids plus rapidement que les autres, ce qui signifie aussi qu'ils ont plus de chances de survivre au sevrage (*Georges et Guinet 2000, Beauplet et al. 2006*).

L'âge est également un facteur déterminant pour le succès reproducteur : chez les grands mammifères, les jeunes femelles sont généralement plus fécondes que les plus âgées (*Hewison et Gaillard. 2001*). *Gaillard et al. (2000)* ont démontré que, chez les grands herbivores, l'effort de reproduction augmentait avec l'âge, puis diminuait chez les femelles plus âgées. En revanche, la sénescence reproductive n'est toujours pas statistiquement mise en évidence chez les mammifères marins (*Pistorius et Bester 2002, Beauplet et al. 2006*). *Mann et Watson-Capps (2005)* montrent, par exemple, que chez les grands dauphins les jeunes femelles ayant moins d'expérience perdent plus rapidement leurs jeunes que les autres.

Dans le cadre de ce travail, nous ne disposons pas de données relatives à l'âge des animaux pour tester ces hypothèses. Il est cependant possible de supposer que la catégorie des femelles se reproduisant moins fréquemment soit composée à la fois de femelles jeunes et âgées, tandis que la catégorie reproductrice regrouperait des femelles d'âge moyen.

Il faut néanmoins relativiser les résultats concernant la probabilité de reproduction obtenus dans ce travail car le jeu de données utilisé ne comprend que treize années. Or, ce laps de temps est court au regard de l'espérance de vie (entre 40 et 50 ans) de cette espèce et de sa maturité sexuelle tardive (9 ans en moyenne)(*Stolen et Barlow 2003*). Au cours de leur existence, les femelles peuvent devenir "bonnes" ou "mauvaises" reproductrices suivant l'évolution de leur âge et de leur condition physique. En conséquence, il serait intéressant de disposer d'un jeu de données sur une période plus longue, afin de constituer des histoires de vie plus complètes des femelles et de disposer d'informations supplémentaires sur leur condition physique. Enfin, en corrélant par exemple l'âge des femelles avec les catégories de "bonnes" et "mauvaises" reproductrices, il serait peut-être possible d'expliquer l'hétérogénéité de reproduction.

4.4 Probabilité de survie des jeunes

Les estimations obtenues dans ce travail avec le modèle retenu, (voir figure 4), sont de 0,45 [0,34-0,57] dans le cas des jeunes de l'année et de 0,62 [0,49-0,74] pour les juvéniles (jeunes âgés de 1 à 3 ans). *Lebrun (2014)* estime un taux de survie de 0,61 pour les jeunes de moins de 1 an et de 0,74 pour les juvéniles de 2 et 3 ans. Les travaux réalisés par *Currey et al. (2007) et (2009)* estiment que, au sein de la population de grands dauphins de Doubtfull en Nouvelle Zélande, la probabilité de survie d'un jeune de l'année est de 0,38 [0,21–0,58] et que celle d'un juvénile est de 0,44 [0,43–0,45]. L'étude de *Barlow et Boveng (1991)* chez les mammifères marins, donne, quant à elle, considère un taux de survie d'un jeune mammifère marin de l'année à 0,54 et celui d'un juvénile entre 0,70 et 0,89.

Nos estimations sont plus basses que celles de *Lebrun (2014) et de Barlow et Boveng (1991)*, mais plus élevées que celles de *Currey et al. (2009)* qui démontre toutefois dans leur étude le déclin de la population de Doubtfull. Nos estimations de survie supérieures aux leurs sont cohérentes avec le fait qu'au contraire de la population de Doubtfull, la population de la Manche est stable (*Gally 2014*). *Lebrun (2014)* comme *Barlow et Boveng (1991)* ont estimé la survie des petits via des statistiques descriptives. Ils ne prennent donc pas en compte l'hétérogénéité de capture ou l'incertitude des liens de parenté et le manque de détection des jeunes, ce qui peut fortement impacter les estimations des paramètres de reproduction. Dans ce travail, parce que ces biais sont gérés par le modèle CMR multi-événements, les estimations obtenues ici sont plus fiables que les résultats proposés antérieurement (*Pradel 2005, Garnier et al. 2016*).

L'estimation du taux de survie des jeunes de l'année plus faible que celle des juvéniles est cohérente avec les travaux cités ci-dessus ainsi qu'avec ceux de *Mann et al. (2000)* et de *Fortuna (2007)* sur la population de grands dauphins de Shark Bay en Australie, et sur celle de la mer Adriatique.

De plus, chez la plupart des mammifères, les études démontrent que la probabilité de survie des jeunes augmente avec leur âge (*Barlow et Boveng 1991, Promislow 1991, Loison et al. 1999*). D'après *Mann et Watson-Capps (2005)*, la différence de taux de survie entre les

jeunes de moins de 1 an et les plus âgés, est avant tout liée à la condition physique des plus jeunes et non à la prédation.

Les jeunes de l'année étant plus fragiles physiquement que les juvéniles, ils sont moins enclins à survivre aux aléas climatiques (*Henderson et al. 2014*). En outre, les jeunes de l'année dépendent totalement de l'allaitement maternel pour se nourrir. Lorsqu'ils sont séparés de la femelle, leur situation devient rapidement critique et ils ne survivent pas longtemps (*Mann et al. 2000, Henderson et al. 2014*). Or, il est courant que les petits soient séparés de leurs mères par les mâles qui souhaitent rendre la femelle de nouveau disponible à la reproduction (*Mann et al. 2000*). Les jeunes de l'année sont ainsi fréquemment tués par des mâles (*Scott et al. 2004*).

La probabilité de survie des juvéniles, supérieure à celle des jeunes de l'année, est due au fait qu'ils sont plus indépendants des femelles. Plus les juvéniles tendent vers l'âge de 3 ans, plus ils acquièrent la capacité de chasser et de s'alimenter en nourriture solide (*Mann et al. 2000, Currey et al. 2007, Edwards 2000*). Cependant, certains juvéniles sevrés trop tôt se retrouvent dans l'incapacité de se nourrir et meurent (*Stolen et Barlow 2003*). *Cockcroft et al. (1989)* et *Stolen et Barlow (2003)* supposent que les contaminants chimiques transmis par la femelle à son jeune via la gestation et l'allaitement, peuvent également expliquer la mortalité de ce dernier. Les jeunes présentant de forts taux de polluants sont plus sensibles aux maladies et donc plus susceptibles de mourir (*Stolen and Barlow 2003*). L'étude de *Zanuttini (2016)* a démontré que la contamination chimique est bien présente en quantité non négligeable dans la population de la Manche. L'ensemble de ces éléments contribuent à expliquer un taux de survie des jeunes plus faible que celui des femelles adultes.

Les résultats obtenus fournissent une survie différentielle cohérente entre les jeunes de l'année et les juvéniles, en accord avec les études précédemment citées. Néanmoins, ils n'estiment pas finement le taux de survie des jeunes. Par exemple, dans la littérature, la survie des jeunes de l'année est impactée par la présence d'un juvénile (*Mann et al. 2000, Mann et Watson-Capps 2005, Fortuna 2007, Henderson et al. 2014*). Or, dans le cas de la population de la Manche, cette hypothèse n'a pu être démontrée.

Ces limites s'expliquent par le manque de données. Pour ne pas être contraint de laisser constants les paramètres de survie des jeunes, il serait nécessaire de disposer d'un jeu de données plus conséquent (plus de femelles et plus d'années). Mais les sorties en mer sont coûteuses et l'observation des animaux est non garantie. De plus, il faut pouvoir, au sein d'un groupe, repérer les femelles et prendre des clichés exploitables de leurs associations avec les jeunes.

4.5 Probabilité de survie des femelles

La probabilité de survie d'une femelle en Manche est estimée dans cette étude à 0,96 [0,94-0,97], qu'elle soit ou non en reproduction. Les estimations obtenues dans le cadre de ce travail sont justes et cohérentes. En Nouvelle Zélande, la probabilité de survie d'une femelle grand dauphin adulte est ainsi estimée à 0,94 [0,92-0,97] (*Currey et al. 2009*), tandis que celle d'une femelle en mer Adriatique est de 0,99 [0,70-1,00] (*Fortuna 2007*). Ce résultat était attendu puisque le dauphin possède une grande espérance de vie et qu'il est un prédateur supérieur (*Fowler 1981, Mann et al. 2000, Fortuna 2007*).

Bien que ce travail de modélisation fournisse un taux de survie précis des femelles grands dauphins, rappelons qu'il avait aussi pour ambition de mettre en lumière le coût de la reproduction sur leur survie. Chez les mammifères, ce coût est lié principalement à la gestation et à la lactation, mais il est très difficile à mettre en évidence car il est souvent masqué par de multiples facteurs (*Gaillard et al. 2000, Tavecchia et al. 2005, Beauplet et al. 2006, Moyes et al. 2006, Richard et al. 2017*). Ces derniers peuvent avoir des causes environnementales ou être liés à la densité de population (*Festa-Bianchet et al. 2003, Lambin et Yoccoz 2001, Pilastro et al. 2003*). Ici, notre incapacité à mettre en évidence le coût de reproduction peut être due à l'hétérogénéité de la qualité individuelle. En effet, les meilleures reproductrices ont, en général, une meilleure survie en raison de leur meilleure condition physique (*Hamel et al. 2009*).

Cette absence de mise en évidence d'un coût de reproduction en mer de la Manche s'explique aussi peut-être par le faible nombre d'années qui compose le jeu de données. Le grand dauphin possède une espérance de vie de 40 à 50 ans (*Stolen et Barlow 2003*) et son cycle biologique est régi par des intervalles de naissances variant de deux à quatre ans (*Mann et al. 2000, Kogi et al. 2004, Haase et Schneider 2001*). Ces éléments représentent un intervalle de temps important au regard de celle du jeu de données. Renouveler la modélisation du taux de survie des femelles avec un jeu de données s'étalant sur une plus longue période, pourrait peut-être mettre en lumière une survie différentielle entre les femelles reproductrices et celles qui ne le sont pas.

5 Conclusion

Les modèles CMR multi-événements livrent des résultats novateurs et jamais obtenus jusqu'ici pour l'étude des petits cétacés. Grâce à cette modélisation, l'hétérogénéité du taux de capture entre les femelles seules et celles accompagnées de jeunes a été détectée et prise en compte pour l'estimation des paramètres de reproduction (*Pradel 2005*). Cette prise en compte permet d'estimer de manière fiable, la survie des femelles, celle des jeunes de l'année ainsi que celle des juvéniles. De plus, l'estimation de la probabilité de nouvelle reproduction a permis d'identifier deux catégories de femelles, les "bonnes" et les "mauvaises" reproductrices. Les femelles de la première catégorie ont ainsi environ 2,2 fois plus de chances de se reproduire que celles de la seconde. L'existence de ces deux catégories n'avait, jusqu'ici, jamais été démontrée chez les petits cétacés.

Ajoutons que les résultats relatifs à la survie des femelles ou de leurs jeunes sont plus pertinents que ceux obtenus via les statistiques descriptives. En effet, les modèles CMR multi-événements gèrent les biais liés à la détection imparfaite des événements de naissance et de mort des jeunes ainsi que ceux liés à l'incertitude des liens de parenté (*Pradel 2005*). Ce qui permet d'obtenir des estimations non biaisées au contraire des statistiques descriptives (*Garnier et al. 2016*).

Afin d'approfondir cette étude, il serait intéressant de prendre en compte l'hétérogénéité interindividuelle de capture en se basant sur les modèles déjà construits. Cette démarche permettrait d'affiner les estimations obtenues dans ce travail. Ajuster les modèles CMR multi-événements pour autoriser des variations interannuelles des paramètres, permettrait aussi d'obtenir des estimations de paramètres de reproduction et leur évolution au fil des années, ce qui est particulièrement important dans le cadre d'un suivi à long terme de la population. Généraliser le modèle annuel développé ici pour le construire sur une approche saisonnière, offrirait aussi la possibilité de suivre les changements d'états des animaux au cours d'une même année. Et permettrait un examen plus approfondi des traits démographiques chez cette espèce (différence de survie entre saisons, par exemple).

Il n'en demeure pas moins que l'approche mise en œuvre ici apparaît d'une grande flexibilité qui la rend adaptable à tous les mammifères longévives et donc d'une portée générale. C'est pourquoi, cette méthode a tout son sens pour l'étude de la reproduction des cétacés.

6 Bibliographie

Andersen, R., Gaillard, J. M., Linnell, J. D., & Duncan, P. (2000). Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 69(4), 672-682.

Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*, 912-918.

Armstrong, D. P., & Ewen, J. G. (2001). Testing for food limitation in reintroduced populations: contrasting results for two islands. *Pacific Conservation Biology*, 7(2), 87-92.

Barbara, J. M. (1999). Behavioral development in wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops* sp.). *Behaviour*, 136(5), 529-566.

Barlow, J., & Boveng, P. (1991). Modeling age-specific mortality for marine mammal populations. *Marine Mammal Science*, 7(1), 50-65.

Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Küssener, C., & Guinet, C. (2006). Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos*, 112(2), 430-441.

Berghan, J., Algie, K. D., Stockin, K. A., Wiseman, N., Constantine, R., Tezanos-Pinto, G., & Mourao, F. (2008). A preliminary photo-identification study of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in Hauraki Gulf, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 42(4), 465-472.

Bowen, W. D. (1997). Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 267-274.

Boyd, I. L., Croxall, J. P., Lunn, N. J., & Reid, K. (1995). Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *Journal of Animal Ecology*, 505-518.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, 33(2), 261-304.

Cam, E., Hines, J. E., Monnat, J. Y., Nichols, J. D., & Danchin, E. (1998). Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology*, 79(8), 2917-2930.

Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), E6089-E6096.

Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071-1074.

- Clutton-Brock, T. H., Stevenson, I. R., Marrow, P., MacColl, A. D., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1996). Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 675-689.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1982). *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago press.
- Cody, M. L. (1966). A general theory of clutch size. *Evolution*, 20(2), 174-184.
- Cockcroft, V. G. & Ross, G. J. B., 1990. Observations on the early development of a captive bottlenose dolphin calf. *The bottlenose dolphin*, 461-478.
- Constantine, R. (2001). Increased avoidance of swimmers by wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) due to long-term exposure to swim-with-dolphin tourism. *Marine Mammal Science*, 17(4), 689-702.
- Crone, E. E. (2001). Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity?. *Evolution*, 55(12), 2611-2614.
- Currey, R. J., Dawson, S. M., & Slooten, E. (2007). New abundance estimates suggest Doubtful Sound bottlenose dolphins are declining. *Pacific Conservation Biology*, 13(4), 274-282.
- Currey, R. J., Dawson, S. M., Slooten, E., Schneider, K., Lusseau, D., Boisseau, O. J., & 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(6), 658-670.
- Daan, S., Tinbergen, J. (1997). Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, 385(6616), 522-525
- Dearolf, J. L., McLellan, W. A., Dillaman, R. M., Frierson, D., & Pabst, D. A. (2000). Precocial development of axial locomotor muscle in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Morphology*, 244(3), 203-215.
- Doxford, S. W., & Freckleton, R. P. (2012). Changes in the large-scale distribution of plants: extinction, colonisation and the effects of climate. *Journal of Ecology*, 100(2), 519-529.
- Edwards, E. F. (2002). Behavioral contributions to separation and subsequent mortality of dolphin calves chased by tuna purse-seiners in the eastern tropical Pacific Ocean. Southwest Fisheries Center Administrative Report LJ-02, 28.
- Evans, P. G., & Hammond, P. S. (2004). Monitoring cetaceans in European waters. *Mammal review*, 34(1-2), 131-156.
- Feingold, D., & Evans, P. G. (2012). Bottlenose dolphin and harbour porpoise monitoring in Cardigan Bay and Pen Llŷn a'r Sarnau Special Areas of Conservation. Interim Report, February.

Félix, F. (1997). Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf de Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Mammals*, 23(1), 1-16.

Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., & Côté, S. D. (2003). Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of animal ecology*, 72(4), 640-649.

Fletcher, D., Lebreton, J. D., Marescot, L., Schaub, M., Gimenez, O., Dawson, S., & 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(1), 206-216.

Forslund, P., & Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(9), 374-378.

Fowler, C. W. (1981). Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*, 62(3), 602-610.

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

Fox, C. W., Roff, D. A., & Fairbairn, D. J. (Eds.). (2001). *Evolutionary ecology: concepts and case studies*. Oxford University Press.

Fay, R., Barbraud, C., Delord, K., & Weimerskirch, H. (2017). From early-life to senescence: individual heterogeneity in a long-lived seabird. *Ecological Monographs*.

Jean, C., Ciccione, S., Ballorain, K., Georges, J. Y., & Bourjea, J. (2010). Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. *Oryx*, 44(2), 223-229.

Jefferson, T. A., Webber, M. A., & Pitman, R. L. (2011). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Academic Press. 592p.

Gaillard, J. M., Loison, A., Toïgo, C., Delorme, D., & Van Laere, G. (2003). Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, 10(4), 412-420.

Gaillard, J. M., & Yoccoz, N. G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, 84(12), 3294-3306.

Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of ecology and Systematics*, 31(1), 367-393

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. Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, 88p.

- Garnier, A., Gaillard, J. M., Gauthier, D., & Besnard, A. (2016). What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecology*, 97(1), 205-214.
- Georges, J. Y., & Guinet, C. (2000). Maternal care in the subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *Ecology*, 81(2), 295-308.
- Gibson, Q. A., & Mann, J. (2008)a. Early social development in wild bottlenose dolphins: sex differences, individual variation and maternal influence. *Animal Behaviour*, 76(2), 375-387.
- Gibson, Q. A., & Mann, J. (2008)b. The size, composition and function of wild bottlenose dolphin (*Tursiops sp.*) mother–calf groups in Shark Bay, Australia. *Animal Behaviour*, 76(2), 389-405.
- Giraud L. , 2011. Analyse des paramètres démographiques d'une population de craves à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) de l'île d'Ouessant. Unité de conservation des espèces, suivi et restauration des populations UMR 5173 MNHN - CNR
- Grellier, K., Hammond, P. S., Wilson, B., Sanders-Reed, C. A., & Thompson, P. M. (2003). Use of photo-identification data to quantify mother calf association patterns in bottlenose dolphins. *Canadian Journal of Zoology*, 81(8), 1421-1427.
- Haase, P. A., & Schneider, K. (2001). Birth demographics of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Doubtful Sound, Fiordland, New Zealand—preliminary findings.
- Harris, M. P., & Wanless, S. (1995). Survival and non-breeding of adult Common Guillemots *Una aalge*. *Ibis*, 137(2), 192-197.
- Harshman, L. G., & Zera, A. J. (2007). The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 80-86.
- Hamel, S., Côté, S. D., & Festa-Bianchet, M. (2010). Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology*, 91(7), 2034-2043.
- Hamel, S., Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., & CÔTE, S. D. (2009). Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology*, 90(7), 1981-1995.
- Henderson, S. D., Dawson, S. M., Currey, R. J., Lusseau, D., & Schneider, K. (2014). Reproduction, birth seasonality, and calf survival of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand. *Marine Mammal Science*, 30(3), 1067-1080.
- 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.

Hewison, A. J. M., & Gaillard, J. M. (2001). Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 70(4), 600-608.

Highfill, L. E., & Kuczaj II, S. A. (2007). Do bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) have distinct and stable personalities?. *Aquatic Mammals*, 33(3), 380.

Hooker, S. K., & Gerber, L. R. (2004). Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: the potential importance of megafauna. *AIBS Bulletin*, 54(1), 27-39.

Kasuya, T. (1997). Life history parameters of bottlenose dolphins off Japan. *IBI reports*, 7, 71-107.

Kendall, W. L., Langtimm, C. A., Beck, C. A., & Runge, M. C. (2004). Capture-Recapture-Analysis for estimating manatee reproductive rates. *Marine Mammal Science*, 20(3), 424-437.

Kogi, K., Hishii, T., Imamura, A., Iwatani, T., & Dudzinski, K. M. (2004). Demographic parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura Island, Japan. *Marine Mammal Science*, 20(3), 510-526.

Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., ... & Pöyry, J. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters*, 13(5), 597-605.

Lambin, X., & Yoccoz, N. G. (2001). Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 191-200.

Lebreton, J. D., & Cefe, R. P. (2002). Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29(1-4), 353-369.

Lebrun, S. 2014. Suivi des naissances au sein de la population de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) sédentaires du golfe normand-breton. Licence professionnelle, Université de Caen, 36 p.

Manlik, O., McDonald, J. A., Mann, J., Raudino, H. C., Bejder, L., Krützen, M., ... & Sherwin, W. B. (2016). The relative importance of reproduction and survival for the conservation of two dolphin populations. *Ecology and Evolution*, 6(11), 3496-3512.

Mann, J., Connor, R. C., Barre, L. M., & Heithaus, M. R. (2000). Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*): life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behavioral Ecology*, 11(2), 210-219.

Mann, J., & Watson-Capps, J. J. (2005). Surviving at sea: ecological and behavioural predictors of calf mortality in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops sp.* *Animal Behaviour*, 69(4), 899-909.

Markowitz, T. M., Harlin, A. D., & Wursig, B. (2003). Digital photography improves efficiency of individual dolphin identification. *Marine Mammal Science*, 19(1), 217-223.

Moyes, K., Morgan, B., Morris, A., Morris, S., Clutton-Brock, T., & Coulson, T. (2011). Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. *Journal of Animal Ecology*, 80(2), 456-465.

Moyes, K., Morgan, B. J., Morris, A., Morris, S. J., Clutton-Brock, T. H., & Coulson, T. (2009). Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 406-413.

Moyes, K., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Donald, A., Morris, S.J. & Clutton-Brock, T.H. (2006) Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos*, 115, 241–252

Nevoux, M. (2008) Réponses démographiques des populations longévives aux changements climatiques: importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle, Université de la Rochelle

Newton, I. (1998). Population limitation in birds. Academic press.

Oli, M. K., & Dobson, F. S. (2003). The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *The American Naturalist*, 161(3), 422-440.

Pilastro, A., Tavecchia, G., & Marin, G. (2003). Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology*, 84(7), 1784-1792.

Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., ... & Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 1246752.

Pistorius, P. A., & Bester, M. N. (2002). A longitudinal study of senescence in a pinniped. *Canadian Journal of Zoology*, 80(3), 395-401.

Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife monographs*, 3-97.

Pradel, R., & Sanz-Aguilar, A. (2012). Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PloS one*, 7(3), e32666.

Pradel, R. (2005). Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61(2), 442-447.

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

Promislow, D. E. (1991). Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. *Evolution*, 45(8), 1869-1887.

Reeves , R. D., Stewart , B. S., C Lapham , P. J. & Powell , J. A. , 2002. Guide to Marine Mammals of the World. National Audubon Society/Alfred A. Knopf, Inc., New York , 528 p .

Reynolds , III, J., Wells , R. & E ide , S. , 2000. The Bottlenose Dolphin. University Press of Florida , Gainesville, 328 p

Reynolds, J. E., & Wells, R. S. (2003). Dolphins, whales, and manatees of Florida. University press of Florida.

Richard, Q., Toïgo, C., Appolinaire, J., Loison, A., & Garel, M. (2017). From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*.

Roberts, C. M. (2000). Selecting marine reserve locations: optimality versus opportunism. *Bulletin of marine science*, 66(3), 581-592.

Robinson, J. G. (2006). Conservation biology and real-world conservation. *Conservation Biology*, 20(3), 658-669.

Roff, D. A., Mostowy, S., & Fairbairn, D. J. (2002). The evolution of trade-offs: testing predictions on response to selection and environmental variation. *Evolution*, 56(1), 84-95.

Rowe, L. E., & Dawson, S. M. (2009). Determining the sex of bottlenose dolphins from Doubtful Sound using dorsal fin photographs. *Marine Mammal Science*, 25(1), 19-34.

Scott, E. M., Mann, J., Watson-Capps, J. J., Sargeant, B. L., & Connor, R. C. (2005). Aggression in bottlenose dolphins: evidence for sexual coercion, male-male competition, and female tolerance through analysis of tooth-rake marks and behaviour. *Behaviour*, 142(1), 21-44.

Sæther, B. E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(4), 143-149.

Sedinger, J. S., Lindberg, M. S., & Chelgren, N. D. (2001). Age-specific breeding probability in black brant: effects of population density. *Journal of Animal Ecology*, 70(5), 798-807.

Siciliano, S., Ramos, R. M. A., Di Benedetto, A. P. M., Santos, M. C. O., Fragoso, A. B., Brito, J. L., ... & Barbosa, L. (2007). Age and growth of some delphinids in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(1), 293-303.

Silva, M. A., Magalhães, S., Prieto, R., Santos, R. S., & Hammond, P. S. (2009). Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration. *Marine Ecology Progress Series*, 392, 263-276.

Sinclair, A. R. E., & Pech, R. P. (1996). Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos*, 164-173.

- Stanton, M. A., Gibson, Q. A., & Mann, J. (2011). When mum's away: a study of mother and calf ego networks during separations in wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Animal behaviour*, 82(2), 405-412.
- Stearns, S. C., & Kawecki, T. J. (1994). Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. *Evolution*, 48(5), 1438-1450.
- Stolen, M. K., & Barlow, J. (2003). A model life table for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Indian River Lagoon System, Florida, USA. *Marine mammal science*, 19(4), 630-649.
- Tatar, M., Carey, J. R., & Vaupel, J. W. (1993). Long-term cost of reproduction with and without accelerated senescence in *Callosobruchus maculatus*: analysis of age-specific mortality. *Evolution*, 47(5), 1302-1312.
- Tavecchia, G., Coulson, T., Morgan, B. J., Pemberton, J. M., Pilkington, J. C., Gulland, F. M. D., & Clutton-Brock, T. H. (2005). Predictors of reproductive cost in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 74(2), 201-213.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A. R., & Cézilly, F. (2001). Sex-and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology*, 82(1), 165-174.
- Tolley, K. A., Read, A. J., Wells, R. S., Urrian, K. W., Scott, M. D., Irvine, A. B., & Hohn, A. A. (1995). Sexual dimorphism in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from Sarasota, Florida. *Journal of Mammalogy*, 76(4), 1190-1198.
- Urrian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R. S., Berggren, P., & Hammond, P. S. (2015). Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans. *Marine Mammal Science*, 31(1), 298-321.
- Urrian, K. W., Duffield, D. A., Read, A. J., Wells, R. S., & Shell, E. D. (1996). Seasonality of reproduction in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Mammalogy*, 77(2), 394-403.
- Weladji, R. B., Loison, A., Gaillard, J. M., Holand, Ø., Myrnerud, A., Yoccoz, N. G., ... & Stenseth, N. C. (2008). Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female reindeer. *Oecologia*, 156(1), 237-247.
- Wells, R. S., Rhinehart, H. L., Hansen, L. J., Sweeney, J. C., Townsend, F. I., Stone, R., ... & Rowles, T. K. (2004). Bottlenose dolphins as marine ecosystem sentinels: developing a health monitoring system. *EcoHealth*, 1(3), 246-254.
- Wells, R. S., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In *Current mammalogy* (pp. 247-305). Springer US.

Wilson, B., Hammond, P. S., & Thompson, P. M. (1999). Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological applications*, 9(1), 288-300.

Wilson, A. J., & Nussey, D. H. (2010). What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(4), 207-214.

Woodroffe, R., & Macdonald, D. W. (1995). Costs of breeding status in the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology*, 235(2), 237-245.

Williams, G. C. (2001). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Science's SAGE KE*, 2001(1), 13.

Würsig, B., & Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. Individual recognition of cetaceans: Use of photo identification and other techniques to estimate population parameters, 43-51.

Young, K. E., & Keith, E. O. (2011). A comparative analysis of cetacean vital rates using matrix population modeling analysis of cetacean vital rates. *International Journal of Applied*, 1(6).

Zanuttini, C. (2016) Evaluation de la contamination chimique chez les grands dauphins (*Tursiops truncatus*) du golfe normand-breton : Analyses et résultats obtenus à partir d'individus échoués entre 1999 et 2015. Rapport réalisé par le GECC et financé par l'AESN et la Fondation d'entreprise Total, 125 p.

7 Annexes

Annexe 1 : Méthode de sexage utilisée par le GECC

Lorsque les animaux sautent, il est parfois possible de déterminer leur genre de manière directe sur les photographies. Cependant, les images où le sexe des dauphins est visible, sont rares. Certains animaux ont alors été sexés à l'aide de prélèvements génétiques, grâce à la comparaison des sexes "moléculaires" et "prédits", la méthode décrite ci-dessous a été validée.

Cette méthode de sexage mise au point par le GECC s'appuie sur trois indicateurs : l'association réelle avec un jeune, le pourcentage d'association partielle et le niveau de marquage.

- Association réelle avec un nouveau-né ou un juvénile

C'est l'association entre la mère et son jeune qui définit cet indice. Sont considérés comme associés, deux individus qui se touchent ou distants de moins d'une demi-longueur. Ces derniers doivent aussi nager dans la même direction. Pour être identifié comme femelle, l'animal adulte doit être associé à un nouveau-né ou un juvénile sur deux photos ne se suivant pas.

- Pourcentage d'association partielle

Ce pourcentage est défini par le rapport entre le nombre de photos où le cétacé apparaît avec un jeune et le nombre de photos où il est en compagnie d'au moins un autre dauphin. Pour appliquer ce calcul à un individu, ce dernier doit satisfaire les trois conditions suivantes :

- ✓ l'animal concerné doit avoir été identifié au cours de deux années au minimum
- ✓ le dauphin à sexer doit être vu lors de trois sorties différentes
- ✓ le nombre de photographies sur lesquelles il figure, doit être supérieur à 15

Remplir l'ensemble de ces conditions définies de manière arbitraire permet d'augmenter la fiabilité des résultats.

- Indice de niveau de marquage

Ce dernier indicateur repose sur la caractérisation du niveau d'encoches et de griffures des ailerons dorsaux. Pour ces deux facteurs, quatre catégories ont été définies selon l'importance des marques (Tableau 4.) Les critères d'encoches et de griffures sont respectivement notés, et leur moyenne révèle l'indice de niveau de marquage.

	Niveau d'encoches	Niveau de griffures
1	Pas d'encoches	Moins de deux griffures
2	Une ou deux encoches	Quelques griffures bien visibles
3	Quelques encoches bien visibles	Beaucoup de griffures mais l'aileron n'a pas perdu sa pigmentation pour devenir blanc
4	Beaucoup d'encoches	Beaucoup de griffures. Le haut de l'aileron a perdu sa pigmentation. Il est devenu blanc

- Combinaison des indices

Les trois indices exposés précédemment sont combinés, le sexe attribué est le dominant. Autrement dit, si un individu est défini comme femelle par deux indicateurs et comme mâle par le troisième, le sexe "prédit" sera féminin.

Annexe 2 : Etats du modèle multi-événements

Pour construire ce modèle, les états ont été codés de la manière suivante : les lettres "NR" concernent une femelle non reproductrice, la lettre "R" fait référence à une femelle reproductrice. Si la femelle est accompagnée d'un jeune de l'année, la lettre "a" suivra le "R". Si c'est un juvénile qui est présent aux côtés de la femelle le suffixe « juv1 », "juv2" ou juv3" suivra le "R". Les chiffres dans le code des juvéniles font référence à l'âge du jeune. La lettre "S" après le suffixe "juv" caractérise une femelle ayant un succès de reproduction. Celle-ci est en succès de reproduction lorsque son juvénile a atteint sa quatrième année. La lettre "D" devant la lettre "a" ou le suffixe "juv", symbolise la mort du jeune donc un échec de reproduction

Les états définis dans le cadre de ce travail et sur lesquels le modèle repose sont donc les suivants:

- ✓ NR : la femelle est non reproductrice durant l'année considérée.
- ✓ NRjuvS : la femelle est non reproductrice durant l'année considérée mais a eu un succès de reproduction l'année précédente. Le juvénile est devenu un sub-adulte.
- ✓ Ra : la femelle est avec un jeune de l'année (moins d'1 an) et donc reproductrice durant l'année considérée.
- ✓ RDa : la femelle a perdu son jeune de l'année durant l'année considérée.
- ✓ Rjuv1 : la femelle est avec un juvénile de 1 an durant l'année considérée. Cet état induit que le jeune de l'année a survécu et qu'il est devenu un juvénile de 1 an.
- ✓ RDjuv1 : la femelle a perdu son jeune de 1 an durant l'année considérée.
- ✓ Rjuv2 : la femelle est avec un jeune âgé de 2 ans durant l'année considérée.
- ✓ RDjuv2 : la femelle a perdu son juvénile de 2 ans durant l'année considérée
- ✓ Rjuv3 : la femelle est accompagnée d'un juvénile âgé de 3 ans durant l'année considérée Celui-ci a donc survécu à sa deuxième année.
- ✓ RDjuv3 : le juvénile de 3 ans qui accompagnait la femelle est mort durant l'année considérée.
- ✓ Ra/juv2 : la femelle est avec un jeune de l'année ainsi qu'un juvénile de 2 ans durant l'année considérée.
- ✓ RDa/juv2 : La femelle a perdu son jeune de l'année mais le juvénile a survécu durant l'année considérée.
- ✓ Ra/Djuv2 : le juvénile de 2 ans est mort mais la femelle est accompagnée d'un jeune de l'année durant l'année considérée.
- ✓ RDa/Djuv2 : la femelle a perdu à la fois le jeune de l'année et le juvénile de 2 ans durant l'année considérée.
- ✓ Ra/juv3 : la femelle est accompagnée d'un jeune de l'année ainsi que d'un juvénile de 3 ans durant l'année considérée.
- ✓ RDa/juv3 : La femelle a perdu son jeune de l'année mais le juvénile a survécu durant l'année considérée.
- ✓ Ra/Djuv3 : le juvénile de 3 ans est mort mais la femelle est accompagnée d'un jeune de l'année durant l'année considérée.
- ✓ RDa/Djuv3 : la femelle a perdu à la fois le jeune de l'année et le juvénile de 3 ans durant l'année considérée.
- ✓ Rjuv1/juv3 : la femelle est avec un juvénile de 1 an et à un autre de 3 ans durant l'année considérée.

- ✓ RDjuv1/juv3 : la femelle a perdu son juvénile de 1 an mais celui de 3 ans a survécu durant l'année considérée
- ✓ Rjuv1/Djuv3 : le juvénile de 3 ans est mort mais celui de 1 an a survécu durant l'année considérée
- ✓ RDjuv/Djuv3 : les deux juvéniles sont morts, la femelle est donc seule durant l'année considérée.
- ✓ RjuvS : la femelle est seule car son jeune a atteint sa quatrième année, il est donc sevré. La femelle est alors en succès de reproduction durant l'année considérée.
- ✓ Ra/juvS : la femelle en succès reproducteur produit un nouveau jeune dans l'année durant l'année considérée.
- ✓ RDa/juvS : la femelle a perdu son jeune de l'année mais est en succès de reproduction puisque son jeune précédent a atteint ses quatre ans durant l'année considérée.
- ✓ Rjuv1/juvS : la femelle est en succès de reproduction et est accompagnée d'un jeune de 1 an durant l'année considérée.
- ✓ RDjuv1/juvS : la femelle est en succès de reproduction mais son juvénile de 1 an est mort durant l'année considérée.
- ✓ Rjuv2/juvS : la femelle est en succès de reproduction et est accompagnée d'un jeune de 2 ans.
- ✓ RDjuv2/juvS : la femelle est en succès de reproduction mais son juvénile de 2 ans est mort durant l'année considérée.
- ✓ Ra/juv2/juvS : après un succès reproducteur, la femelle a produit un jeune qui est âgé de 2 ans, et s'est reproduite une nouvelle fois durant l'année considérée.
- ✓ D : la femelle est morte durant l'année considérée.

Les événements suivants ont été définis :

- ✓ 0 : la femelle n'est pas vue
- ✓ 1 : la femelle est vue, seule
- ✓ 2 : la femelle est vue, associée à un jeune de l'année
- ✓ 3 : la femelle est vue, associée à un juvénile
- ✓ 4 : la femelle est vue, associée à un jeune de l'année et à un juvénile
- ✓ 5 : la femelle est vue, avec un juvénile, mais le lien de parenté n'est pas certain.

Annexe 3: Matrices du modèle

Les matrices construites sont des tableaux constitués de lignes qui représentent les états des femelles au temps t et de colonnes représentant les états de celles-ci au temps t+1. Leur utilisation permet d'estimer les probabilités de transition notées "p" entre les états de t à t+1 à partir du maximum de vraisemblance. Pour chaque matrice, la somme des paramètres présents sur chaque ligne doit être égale à 1. C'est pourquoi, chaque ligne intègre un « paramètre complémentaire », noté 1-p, qui équivaut à la somme des autres paramètres à estimer. "*" symbolise une valeur nulle non estimée.

		Matrice de survie des femelles									
		NR	NRjuvS	Ra	Rjuv1	Rjuv2	Rjuv3	Ra/juv2	Ra/juv3	Rjuv1/juv3	D
1	NR	p	-	-	-	-	-	-	-	-	1-p
2	Ra	-	-	p	-	-	-	-	-	-	1-p
3	Rjuv1	-	-	-	p	-	-	-	-	-	1-p
4	Rjuv2	-	-	-	-	p	-	-	-	-	1-p
5	Rjuv3	-	-	-	-	-	p	-	-	-	1-p
6	Ra/juv2	-	-	-	-	-	-	p	-	-	1-p
7	Ra/juv3	-	-	-	-	-	-	-	p	-	1-p
8	Rjuv1/juv3	-	-	-	-	-	-	-	-	p	1-p
9	RjuvS	-	p	-	-	-	-	-	-	-	1-p
10	Ra/juvS	-	-	p	-	-	-	-	-	-	1-p
11	Rjuv1/juvS	-	-	-	p	-	-	-	-	-	1-p
12	Rjuv2/juvS	-	-	-	-	p	-	-	-	-	1-p
13	Ra/juv2/juvS	-	-	-	-	-	-	p	-	-	1-p
14	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

		Matrice de survie des jeunes de l'année												
		NR	NR/juvS	RDa	Ra	Rjuv1	Rjuv2	Rjuv3	Rda/juv2	Ra/juv2	Rda/juv3	Ra/juv3	Rjuv1/juv3	D
1	NR	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	NRjuvS	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	Ra	-	-	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	Rjuv1	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
5	Rjuv2	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
6	Rjuv3	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-
7	Ra/juv2	-	-	-	-	-	-	-	1-p	p	-	-	-	-
8	Ra/juv3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1-p	p	-	-
9	Rjuv1/juv3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-
10	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13

		Matrice de survie des juvéniles																						
		NR	NR/juvS	RDa	Ra	Rjuv1	RDjuv1	Rjuv2	RDjuv2	Rjuv3	RDjuv3	Rda/juv2	Rda/Djuv2	Ra/juv2	Ra/Djuv2	RDa/juv3	RDa/Djuv3	Ra/juv3	Ra/Djuv3	Rjuv1/juv3	RDjuv1/juv3	Rjuv1/Djuv3	RDjuv1/Djuv3	D
1	NR	*																						
2	NRjuvS		*																					
3	RDa			*																				
4	Ra				*																			
5	Rjuv1					p	1-p																	
6	Rjuv2							p	1-p															
7	Rjuv3									p	1-p													
8	Rda/juv2											p	1-p											
9	Ra/juv2													p	1-p									
10	Rda/juv3															p	1-p							
11	Ra/juv3																	p	1-p					
12	Rjuv1/juv3																			p	p	p	1-3p	
13	D																							*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23

		Matrice de changement d'âge des jeunes																							
		NR	NRjuvS	RDa	Rnewjuv	RDjuv1	Rjuv2	R_Djuv2	Rjuv3	RDjuv3	RDa/Djuv2	RDa/juv3	RDa/Djuv3	Rjuv1/juv3	RDjuv1/juv3	Rjuv1/Djuv3	RDjuv1/Djuv3	Rjuv1/Djuv2	Rjuv1/juvS	RDa/juvS	RjuvS	Rjuv2/juvS	RDjuv1/juvS	Rjuv2/Djuv3	D
NR	*																								
NRjuvS		*																							
RDa			*																						
Ra				*																					
R_uv1						*																			
RDjuv1							*																		
Rjuv2								*																	
RDjuv2									*																
Rjuv3																					*				
RDjuv3										*															
RDa/uv2											*														
RDa/Djuv2												*													
Ra/juv2													*												
Ra/Djuv2														*											
RDa/juv3															*						*				
RDa/Djuv3													*												
Ra/juv3																*									
Ra/Djuv3																	*								
Rjuv1/juv3																		*					*		
RDjuv1/juv3																							*		
Rjuv1/Djuv3																								*	
RDjuv1/Djuv3																*									
D																									*

		Matrice de probabilité de reproduction													
		NR	Ra	Rjuv1	Rjuv2	Rjuv3	Ra/juv2	Ra/juv3	Rjuv1/juv3	RjuvS	Rjuv1/juvS	Rjuv2/juvS	Ra/juv2/juvS	Ra/juvS	D
1	NR	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	NRjuvS	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	RDa	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	Rjuv1	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	RDjuv1	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	Rjuv2	-	-	-	1-p	-	p	-	-	-	-	-	-	-	-
7	RDjuv2	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	R_juv3	-	-	-	-	1-p	-	p	-	-	-	-	-	-	-
9	R_Djuv3	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	RDa/Djuv2	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	RDa/juv3	-	-	-	-	1-p	-	p	-	-	-	-	-	-	-
12	RDa/Djuv3	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	Rjuv1/juv3	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-
14	RDjuv1/juv3	-	-	-	-	1-p	-	p	-	-	-	-	-	-	-
15	Rjuv1/Djuv3	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	RDjuv1/Djuv3	1-p	p	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	Rjuv1/Djuv2	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	Rjuv1/juvS	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
19	RDa/juvS	-	-	-	-	-	-	-	-	1-p	-	-	-	p	-
20	RjuvS	-	-	-	-	-	-	-	-	1-p	-	-	-	p	-
21	Rjuv2/juvS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1-p	p	-	-	-
22	RDjuv1/juvS	-	-	-	-	-	-	-	-	1-p	-	-	-	p	-
23	Rjuv2/Djuv3	-	-	-	1-p	-	p	-	-	-	-	-	-	-	-
24	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
		Matrice du taux de capture													
		N-cap	Cap-NR	cap-RA	cap-Rjuv	cap-RjuvS	cap-Rajuv	cap-Rjuvjuv							
1	NR	1-p	p	-	-	-	-	-							
2	Ra	1-p	-	p	-	-	-	-							
3	Rjuv1	1-p	-	-	p	-	-	-							
4	Rjuv2	1-p	-	-	p	-	-	-							
5	Rjuv3	1-p	-	-	p	-	-	-							
6	Ra/juv2	1-p	-	-	-	-	p	-							
7	Ra/juv3	1-p	-	-	-	-	p	-							
8	Rjuv1/juv3	1-p	-	-	-	-	-	p							
9	RjuvS	*	-	-	-	-	-	-							
10	Ra/juvS	1-p	-	p	-	-	-	-							
11	Rjuv1/juvS	1-p	-	-	p	-	-	-							
12	Rjuv2/juvS	1-p	-	-	p	-	-	-							
13	Ra/juv2/juvS	1-p	-	-	-	-	p	-							
14	D	1-p	-	-	-	-	-	-							
		1	2	3	4	5	6	7							

		Matrice des événements					
		0	1	2	3	4	5
1	N-cap	*	-	-	-	-	-
2	Cap-NR	-	p	-	-	-	1-p
3	cap-Ra	-	p	p	-	-	1-2p
4	cap-Rjuv	-	p	-	p	-	1-2p
5	cap-RjuvS	*	-	-	-	-	-
6	cap-Ra/juv	-	p	p	p	p	1-4p
7	cap-Rjuv/juv	-	p	p	p	p	1-4p
		1	2	3	4	5	6

Annexe 4 : Transcription des différentes hypothèses dans la partie Gemaco du logiciel E-SURGE

Le tableau ci-dessous récapitule les hypothèses formulées dans la partie Gemaco. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux lignes des matrices. La lettre "f" induit que toutes les lignes des matrices sont différentes. Pour grouper, par exemple, les ligne 1 et 2 d'une matrice on écrira f(1)&f(2). Pour signifier que la ligne 1 et 2 sont semblables, mais différente de la ligne 3, on codera de la manière suivante f(1)&f(2)+f(3).

Modèle	Survie des femelles	Survie des jeunes de l'année	Survie des juvéniles	Probabilité de reproduction	Taux de capture	Evénements	Hypothèses
Modèle 1	f	f	f	f	firste+nexte.f	f.to	Hypothèse 1
Modèle 2	f	f	f	f	firste+nexte.[f(1)+f(2)&f(6:7)&f(10)&f(13)+f(3:5)&f(8)&f(11:12)]	f.to	Hypothèse 2
Modèle 3	f	f	f	f	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 3
Modèle 4	f	f	f	f	firste+nexte.i	f.to	Hypothèse 4
Modèle 5	f	f	f	f	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 5
Modèle 6	f	f	f	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 6
Modèle 7	f	f	f	f(1)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)+f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 7
Modèle 8	f	f	f	constante	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 8
Modèle 9	f	f	f	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 9
Modèle 10	f	f	f(5)&f(12).to(21)+f(6)&f(8:9)+f(7)&f(10:11)&f(12).to(20)+f(12).to(19)	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 10
Modèle 11	f	f	f(5)&f(12).to(21)+f(6:11)&f(12).to(20)+f(12).to(19)	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 11
Modèle 12	f	f	f(5:8)&f(10)&f(12).to(20)&f(12).to(21)+f(9)&f(11)&f(12).to(19)	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 12
Modèle 13	f	f	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 13
Modèle 14	f	f	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 14
Modèle 15	f	f(3)+f(7:8)	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 15
Modèle 16	f	constante	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 16
Modèle 17	f	constante	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 17
Modèle 18	f(1)+f(2)&f(6)&f(7)&f(10)&f(13)+f(3:5)&f(8:9)&f(11:12)	constante	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 18
Modèle 19	f(1)+f(2:13)	constante	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 19
Modèle 20	constante	constante	constante	f(1)&f(3)&f(5)&f(7)&f(9:10)&f(12)&f(16)+f(2)&f(6)&f(8)&f(11)&f(14)&f(19:23)	firste+nexte.[f(1)+f(2:13)]	f.to	Hypothèse 20

Annexe 5 : Calendrier et Tableau des tâches

Calendrier																								
Mois	Mars				Avril				Mai				Juin				Juillet				Août			
Semaine	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Bibliographie																								
Composition du jeu de données																								
Construction des modèles et analyse des résultats																								
Rédaction du rapport																								

	Tableau des tâches			
	Bibliographie	Composition du jeu de données	Construction des modèles et analyses des résultats	Rédaction du rapport de stage
Principal (s)	MD	MD	MD-PC-AB	MD
Intervenants (s)				PC-AB-FG

MD : Morgane Declerck : Stagiaire

PC : Pauline Couet : Doctorante au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive au CNRS de Montpellier

AB : Aurélien Besnard : Chercheur Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive au CNRS de Montpellier

FG : François Gally : Directeur du GECC

