







Rapport de stage de Master 2 Biodiversité, Ecologie, Evolution Parcours « Préservation et gestion conservatoire des systèmes écologiques » Août 2017

#### Valentine ANDRE

Les grands dauphins (*Tursiops truncatus*) de la chaussée de Sein et de l'archipel de Molène : Estimation des paramètres démographiques à partir de modèles de Capture-Marquage-Recapture et recommandations pour une optimisation du protocole de suivi



# Maître de stage: François GALLY, Directeur du GECC, Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin

#### **Co-encadrement**:

Aurélien BESNARD, Maître de conférences au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier, Pauline COUET, doctorante









# **Abstract**

Marine mammals are considered as bio-indicator species and reflect the ecosystem health. Nevertheless they are currently threatened by various anthropic and climate change impacts. In order to develop appropriate management and conservation measures, knowledge on these populations need to be improved with a long term monitoring. This study focuses on settled bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) inhabiting the Iroise marine natural Park (PNMI), with two distinct populations: one is found on the Molène archipelago while the other is seen around Sein island. First, this work presents an overview of the available photo-identification data. Secondly, this study provides demographic parameters using Mark and Recapture models, namely population size and survival rate. The results are consistent with those of studies previously conducted and with the bottlenose dolphin biology. Nevertheless, this report highlights some biases related to the protocol for the data collection and processing, and it suggests concrete solutions to improve the bottlenose dolphins monitoring in the PNMI.

# Résumé

Les mammifères marins sont des espèces « sentinelles », bio-indicatrices de l'état de santé d'un écosystème donné. Ils sont aujourd'hui menacés par les impacts des changements environnementaux et anthropiques. Afin de mettre en place des mesures de gestion-conservation adaptées, il est nécessaire d'améliorer les connaissances sur les populations à l'aide d'un suivi sur le long terme. Dans cet objectif, ce travail porte sur les grands dauphins (*Tursiops truncatus*) sédentaires présents dans le Parc naturel marin d'Iroise (PNMI) qui forment deux populations distinctes, celle de l'archipel de Molène et celle de la chaussée de Sein. Cette étude présente la synthèse de la photo-identification effectuée pour ces deux populations, ainsi que le calcul des paramètres démographiques estimés à l'aide de modèles de Capture-Marquage-Recapture, à savoir les tailles de population et les taux de survie. Les résultats obtenus sont cohérents avec la bibliographie et la biologie de l'espèce. Toutefois, ce travail met en évidence des biais liés au protocole de collecte et au traitement des données. Il s'attache alors à proposer des solutions concrètes pour améliorer le suivi des grands dauphins au sein du PNMI.

## Remerciements

Je remercie tout d'abord François Gally, directeur du Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin, pour m'avoir accueillie et accompagnée dans ce travail. Il a su rendre ce stage enrichissant, et je garde des souvenirs inoubliables sur le terrain. Merci à Louiselle de Riedmatten pour son implication et ses précieux conseils dans la rédaction de ce rapport.

Cette étude a nécessité un déplacement de plusieurs semaines au sein du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CNRS). Merci à Pauline Couet, doctorante, pour son accueil, sa patience et sa gentillesse qui m'ont permis de travailler dans les meilleures conditions possibles à Montpellier. Je tiens à exprimer ma gratitude à Aurélien Besnard, maître de conférences au CEFE; son appui et ses connaissances ont été essentiels pour le bon déroulement de ce stage et l'obtention de résultats rigoureux. Merci également à toute l'équipe du CEFE, thésards et stagiaires, qui ont partagé avec moi leur expérience et leur bonne humeur.

Je remercie également chaleureusement Morgane Declerck et Julie Falampin pour leur amitié et leur soutien. Elles ont rendu ce stage agréable et joyeux.

Mon travail a porté sur les grands dauphins du Parc Naturel Marin d'Iroise (PNMI). Merci à toute l'équipe du PNMI impliquée dans le suivi des populations de grands dauphins, et tout particulièrement à Cécile Lefeuvre, Yannis Turpin et Mickael Buanic, qui ont contribué à la collecte de données. J'adresse également mes remerciements à Philippe Bordes, Dinan Schlumberger et Lucky Peron qui ont partagé leurs données et enrichi, ainsi, cette étude.

D'autres rencontres ont ponctué ce stage de bons moments. Merci à Gérard Mauger, Rémy Lebourgeois et Jean-Marie Déant pour leur bonne humeur lors des sorties sur le terrain.

Ma reconnaissance va également à l'Agence française pour la Biodiversité et à MAAF Assurances SA qui, par leur soutien financier, ont permis la réalisation de cette étude.

Enfin, je tiens à remercier tous mes proches et amis qui m'ont soutenue lors de ce travail et qui ont rendu ces six mois agréables, enrichissants et mémorables.

# Présentation du Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin

Le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (GECC) est une association loi 1901 qui a pour vocation l'étude et la préservation des mammifères marins en mer de la Manche. Créée en 1995, l'association se spécialise depuis 2007 dans l'étude des grands dauphins sédentaires de cette zone, vraisemblablement l'une des plus grandes populations sédentaires étudiées d'Europe. Le GECC effectue des observations en mer régulières pour suivre les individus via la photo-identification. Cette méthode est incontournable pour l'étude des grands dauphins car elle permet leur suivi sur le long terme. Une base de données en ligne intitulée *Tursiops* sauvegarde les informations collectées, facilite leur tri et comporte un volet dédié à la photo-identification.

Le GECC participe également à des études scientifiques sur d'autres populations de grands dauphins comme celles de mer d'Iroise, en collaboration avec le Parc Naturel Marin d'Iroise (PNMI). Son travail avec différentes universités et centres de recherche, notamment avec le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CNRS-CEFE), permet d'approfondir les connaissances scientifiques sur ces populations de cétacés.

Le GECC réalise encore des rapports de synthèse et des bilans annuels qui sont mis en ligne pour diffuser et partager l'information. L'association contribue à sensibiliser le grand public à la protection des mammifères marins en France par la vulgarisation scientifique et l'action pédagogique.

Enfin, le GECC a initié un programme de sciences participatives appelé OBSenMER qui vise à faciliter la saisie, le partage et l'analyse des observations en mer.

# **Sommaire**

1	Intro	oduction	7
2	Mat	ériels et méthodes	9
	2.1	La zone d'étude	9
	2.2 2.2.1 2.2.2		10
	2.3 2.3.1 2.3.2		12
	2.4 2.4.1 2.4.2		15
	2.5 2.5.1 2.5.2 2.5.3	2 Estimation de la taille des populations	18 19
3	Résu	ultats	25
	3.1.1 3.1.2		25
	3.2 3.2.1 3.2.2 3.2.3 3.3 3.3.1 3.3.2	Probabilités de recapture  Taux de survie apparent  Résultats fournis par les données des agents du PNMI  Taille des populations	30 31 32 32
4	Disc	ussion	35
	4.1 4.2 4.3	Estimation de la taille des populations  Estimation du taux de survie apparent  Obstacles rencontrés	35
5	Reco	ommandations pour l'optimisation du suivi sur le long terme	40
	5.1	Rythme des sessions de terrain	40
	5.2 5.3	Prise de données sur le terrain et analyse des photographies	
6		clusions et perspectives	
		es bibliographiques	
A	nnexes		48

# Table des figures

FIGURE 1: Localisation de la zone d'étude : le Parc Naturel Marin d'Iroise (source: PNMI 2011)	9
FIGURE 2: Carte de l'aire de répartition du grand dauphin (source : IUCN 2012)	11
FIGURE 3: Nombre de jours d'observation avec photographies d'individus pris en compte et ajoutés à la base de donr	iées en
fonction des années pour Molène et pour Sein	12
FIGURE 4: Part des contributions aux observations de 2006 à 2017 pour l'archipel de Molène et de 2009 à 2016 pour	la chaussée
de Sein, toutes années confondues	13
FIGURE 5: Evolution du nombre d'observations pour chacun des contributeurs pour Molène et pour Sein	14
FIGURE 6: Nombre moyen de photographies par observation de 2006 à 2016 pour l'archipel de Molène et de 2009 à 2	2016 pour la
chaussée de Sein	14
FIGURE 7 : Les différents niveaux de marquage à partir d'exemples d'individus de grands dauphins de l'archipel de M	Molène et de
la chaussée de Sein	15
FIGURE 8 : Nombre cumulé d'individus ajoutés au catalogue de Molène de juillet 2006 à mars 2017 et au catalogue de	le Sein de
juillet 2009 à décembre 2016	17
FIGURE 9: Nombre d'individus total identifiés par année sur Molène et sur Sein	25
FIGURE 10 : Nombre d'individus total identifiés par mois de 2014 à 2016 sur Molène et sur Sein	26
FIGURE 11 : Estimations de la taille totale des populations de Molène et de Sein pour les années 2014, 2015 et 2016,	calculées à
l'aide du logiciel MARK et corrigées par le ratio annuel $\theta$ d'individus marqués	29
FIGURE 12: Estimations des probabilités de capture annuelles calculées à partir du modèle choisi et pour un taux de s	urvie
constant dans le temps, de 2006 à 2016 pour Molène et de 2009 à 2016 pour Sein (intervalle de confiance à 95%)	)32
FIGURE 13 : Nombre d'individus total identifiés par année sur Molène et sur Sein par les agents du PNMI	32
FIGURE 14 : Estimations de la taille totale annuelle des populations de Molène et de Sein de 2014 à 2016. Comparais	on entre les
résultats obtenus avec les données tous contributeurs confondus et les résultats fournis via les données collectées	par les
agents du PNMI uniquement.	33

# Table des tableaux

TABLEAU 1 : Effectifs des individus identifiés chaque année dans l'archipel de Molène et la chaussée de Sein
TABLEAU 2 : p-values obtenues avec les « close tests » de Stanley et Burnham (1999) et Otis et al (1978), pour les populations
de Molène et Sein et pour chaque année (tests non significatifs si p-value >0.05)
TABLEAU 3: Synthèse des valeurs AIC obtenues avec les différentes « Design Matrice » pour les jeux de données de Molène et
de Sein pour les années 2014, 2015 et 2016. Les AIC correspondants aux 6 modèles finalement choisis sont mis en valeur
dans les cases de couleur
TABLEAU 4 : Estimations et intervalles de confiance à 95% des effectifs d'individus marqués pour Molène et Sein calculés par
année sous MARK à l'aide des « Design Matrice ». Comparaison avec le nombre d'individus effectivement vus chaque
année24
TABLEAU 5 : Estimations du ratio annuel $\theta$ d'individus marqués (M2 M3 et M4) sur l'ensemble des individus à partir des
photographies de groupe, de 2014 à 2016 pour Molène et Sein
TABLEAU 6 : Synthèse des résultats obtenus pour Molène de 2006 à 2016 à partir du modèle simplifié en testant différentes
hypothèses sur le taux de survie Φ et la probabilité de capture p via le logiciel E-SURGE (QAIC = AIC modifié pour
s'adapter au jeu de données)
TABLEAU 7 : Synthèse des résultats obtenus pour Sein de 2009 à 2016 à partir du modèle simplifié en testant différentes
hypothèses sur le taux de survie Φ et la probabilité de capture p via le logiciel E-SURGE (QAIC = AIC modifié pour
s'adapter au jeu de données)
TABLEAU 8: Estimations et intervalles de confiance à 95% des effectifs annuels d'individus marqués pour Molène et Sein à
partir des données provenant du PNMI uniquement, estimés sous MARK à l'aide des « Design Matrice ». Comparaison avec
le nombre d'individus effectivement observés chaque année à partir des données de l'ensemble des contributeurs33
TABLEAU 9 : Estimation et intervalle de confiance à 95% du taux de survie apparent Φ calculé à partir du modèle retenu pour
Molène et pour Sein. Φ et la probabilité de capture sont constants dans le temps. Comparaison des résultats obtenus avec les
données des agents du PNMI avec ceux obtenus à partir de la totalité du jeu de données
TABLEAU 10: Estimations et intervalles de confiance à 95% de la taille totale des populations de Molène et de Sein, calculés par
année à l'aide du logiciel MARK et corrigés par le ratio annuel θ d'individus marqués. Comparaison des résultats obtenus
avec les données des agents du PNMI avec ceux obtenus à partir de la totalité du jeu de données

# 1 Introduction

La prise de conscience d'une érosion de la biodiversité à l'échelle mondiale amène de plus en plus de scientifiques à s'intéresser au fonctionnement des écosystèmes et au moyen de les conserver ou de les restaurer. Au sein de ces écosystèmes, de nombreuses espèces font face à des menaces variées dues principalement à la dégradation de leur habitat, à une pression anthropique croissante et au réchauffement climatique, conduisant aujourd'hui à la « 6ème extinction de masse des animaux » (Ceballos et al. 2015). Chez les mammifères, certaines espèces ont déjà disparu car elles n'ont pas su s'adapter et résister à ces changements (Turvey et al. 2007), tandis que d'autres sont aujourd'hui gravement menacées d'extinction (Ceballos et al. 2002). Par ailleurs, la connaissance et l'état de conservation de nombreux taxons échappent encore aux biologistes, ce qui laisse à penser que le nombre d'espèces déjà éteintes ou menacées d'extinction sur la liste rouge de l'IUCN est bien plus important que les chiffres effectivement constatés (Schipper et al. 2008). Au regard de cette situation, le développement de stratégies de conservation s'impose. Ces dernières nécessitent néanmoins de connaître le fonctionnement des écosystèmes et des espèces et de comprendre les mécanismes qui les menacent.

En réponse à ce constat préoccupant, la biologie de la conservation est un champ scientifique pluridisciplinaire récent qui vise à développer les connaissances et les outils nécessaires pour restaurer la biodiversité et éviter l'extinction d'espèces ou de populations (ensemble d'individus d'une même espèce occupant une aire géographique donnée à un moment donné). Elle permet l'identification d'espèces-clés dans le processus de conservation, telles que des espèces « parapluies », des espèces « clés de voûte » ou des espèces « sentinelles ». Concernant les espèces « parapluies », leur domaine vital est assez vaste pour que leur protection assure celle d'autres espèces appartenant à la même communauté (Roberge 2004). Quant aux espèces « clés de voûte », leur présence est indispensable pour assurer l'intégrité d'un écosystème par l'action qu'elles exercent sur les comportements et/ou effectifs des autres espèces (Mills et al. 1993, Simberloff 1998). Enfin, les espèces « sentinelles » sont bio-indicatrices de l'état de santé d'un écosystème donné (Zacharias et al. 2001). Les mammifères marins appartiennent à ces trois catégories, et en particulier les cétacés à dents qui sont des prédateurs supérieurs dans les écosystèmes marins (Bossart 2011, Hooker et Gerber 2004): leur présence et la fluctuation de leurs effectifs reflètent des variations environnementales locales ou des variations d'effectifs d'autres espèces de l'écosystème, et déterminent l'intégrité et la stabilité de la communauté.

La dynamique de population est une discipline essentielle en biologie de la conservation. Elle a pour objectif de livrer des informations sur les paramètres démographiques d'une population (Turchin 2003). Ces derniers sont des indicateurs qui décrivent l'abondance, le fonctionnement et les flux d'individus (naissance, mort, émigration, immigration). En s'intéressant aux mécanismes biologiques et environnementaux à l'origine de ces variations, cette discipline permet de mettre en place des stratégies de gestion et de conservation des populations et d'en mesurer l'efficacité dans le temps. Pour l'étude des cétacés, deux

méthodes prévalent : le suivi par comptage et le suivi individuel. La première se limite à l'estimation de taille de groupes d'individus ou de populations, par contrôle aérien par exemple (de Segura et al. 2006, Panigada et al. 2011), alors que la deuxième permet une analyse plus fine de la dynamique de population et des paramètres démographiques. C'est le cas de la photo-identification qui est aujourd'hui largement utilisée dans l'étude des populations de cétacés (Würsig et Jefferson 1990, Urian et al. 2015). Cette méthode repose sur l'analyse des marques naturelles présentes sur le corps des animaux (entailles, griffures, décoloration, cicatrices,...). Ces informations permettent de reconnaître les individus au cours du temps et donc de suivre leur histoire de vie. Elles informent ainsi sur les structures de groupe, les mouvements et les fidélités à un site (Fletcher et al. 2012). Couplées à des modèles spécifiques qui prennent en compte le fait que tous les individus ne sont pas vus à chaque relevé de terrain (appelés modèles de « Capture-Marquage-Recapture »), ces données permettent aussi d'estimer sans biais les tailles de population, ainsi que les paramètres démographiques comme les probabilités de survie âge-spécifique. Ce sont des informations cruciales pour comprendre le fonctionnement des populations.

Ce rapport de stage s'intéresse aux populations sédentaires de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) de l'archipel de Molène et la chaussée de Sein, situés dans le Parc Naturel Marin d'Iroise (PNMI) en Bretagne. Il s'agit de l'espèce de cétacé à dents la plus étudiée à l'échelle internationale. Les suivis individuels via la photo-identification s'adaptent bien à ces animaux en raison des marques naturelles présentes sur leur aileron (Gally, 2014). Depuis 2014, le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (GECC) accompagne le PNMI dans la photo-identification des individus présents sur cette zone, afin de fournir des données suffisantes pour étudier les paramètres démographiques et la dynamique de ces populations. Le suivi de l'espèce par les agents du PNMI a débuté en 2009 sur Molène et en 2010 sur Sein.

La littérature relative à l'étude des grands dauphins comprend, pour Molène, le rapport de maîtrise de Le Berre avec l'Université de Bretagne occidentale (2000). Pour Sein, la bibliographie est plus abondante, avec la thèse de Liret d'Océanopolis (2001), les travaux de Louis et Ridoux de l'observatoire PELAGIS (2015), la note de Louis publiée dans *Marine Mammal Science* (2017), ainsi que les différents bilans annuels du PNMI. Notons que seule la taille de la population de Sein a été estimée par la méthode CMR en 2014 (Louis et Ridoux 2015). Quant au taux de survie des individus, il n'a jamais été estimé pour ces deux populations.

L'objectif de ce stage est d'estimer les paramètres démographiques des populations de grands dauphins de l'archipel de Molène et de la chaussée de Sein, et d'apporter des recommandations au Parc Naturel Marin d'Iroise pour une optimisation du protocole de suivi sur le long terme. Les paramètres démographiques étudiés ici sont au nombre de deux, à savoir : la taille de la population et la probabilité de survie inter-annuelle des adultes. La taille de la population est un paramètre essentiel en gestion-conservation car il représente le bilan des flux d'individus. Son estimation au cours des années permet ainsi de calculer des taux de croissance de la population et de déclencher la mise en œuvre de mesures de

conservation si nécessaires. En ce qui concerne la probabilité de survie des adultes, il s'agit, d'après la littérature sur le sujet, du paramètre démographique dont l'altération influence le plus fortement la dynamique de population des espèces longévives comme le grand dauphin (Heppell et al. 2000, Nevoux 2008).

Dans une première partie, ce rapport rassemble les données de photo-identification exploitables recueillies dans l'archipel de Molène et la chaussée de Sein depuis 2006. Les données sont sauvegardées dans la base de données du GECC, appelée *Tursiops*, et dédiée aux grands dauphins. L'analyse de ces données, grâce à un travail méticuleux de photo-identification de trois mois, livre un premier bilan sur les populations de grands dauphins.

Dans une seconde partie, cette étude présente des modèles de Capture-Marquage-Recapture ajustés aux données de photo-identification, afin d'estimer les effectifs de population, leur évolution et d'accéder ainsi aux taux de survie inter-annuels. Les résultats obtenus mettent en évidence l'apport du travail de suivi et d'échantillonnage des agents de terrain du PNMI dans l'estimation des paramètres démographiques de ces populations.

Enfin, ce travail propose une discussion des résultats fournis par les modèles, une comparaison avec les travaux antérieurs déjà conduits sur ces populations, et des solutions concrètes pour améliorer le suivi des grands dauphins sur le long terme.

# 2 Matériels et méthodes

# 2.1 La zone d'étude



La zone d'étude se situe sur les côtes bretonnes au niveau du département du Finistère et à proximité de la ville de Brest (Figure 1).

FIGURE 1: Localisation de la zone d'étude : le Parc Naturel Marin d'Iroise

(source: PNMI 2011)

Cet espace maritime appartient au Parc naturel marin d'Iroise (PNMI), premier parc naturel marin français créé en septembre 2007 et qui comprend l'île de Sein au sud, Ouessant au nord et les limites de la mer territoriale à l'ouest (zone maritime adjacente au territoire sur laquelle s'étend la souveraineté de l'Etat). Le PNMI a pour mission d'apporter une protection efficace et une meilleure connaissance du milieu marin dans cette zone, et de développer de manière durable les activités qui y sont liées. Le « maintien en bon état de conservation des populations des espèces protégées, rares ou menacées, et de leurs habitats » est une des dix orientations de gestion fixées par le PNMI dans son décret de création (source : PNMI 2012). Cela concerne donc directement le grand dauphin qui est une espèce protégée à l'échelle nationale.

Les populations de grands dauphins sédentaires de cette zone sont présentes sur deux sites espacés d'environ 30 km : l'archipel de Molène, situé dans la partie nord du PNMI, et la chaussée de Sein à l'extrême sud (Figure 1). L'Annexe 1 présente une carte de localisation de rencontres avec les individus de Molène et de Sein entre 2012 et 2016 à l'aide de QGIS.

L'archipel de Molène est constitué de 9 îlots principaux et de 9 îlots annexés, ainsi que de platiers (affleurement d'une surface plane rocheuse sur l'estran ou la zone côtière). Ces parties émergées représentent une superficie d'environ 20 000 ha et appartiennent à un vaste plateau sous-marin qui n'excède que rarement 20 m de profondeur (Liret 2001). Ce site est très exposé à l'action de la houle, des vagues et des vents dominants, et les courants de marée y sont importants. Distante d'environ 15 km de la côte ouest du Finistère, l'île de Molène est l'île principale (1,2 km sur 800 m) et se situe plutôt au centre de l'archipel.

L'île de Sein est longue de 2 km et large de 30 à 800 m selon les marées (Liret 2001). Elle est située à environ 7 km du continuent au niveau de la pointe du Raz. A l'Ouest de l'île, la chaussée de Sein s'étend sur environ 9 km. Les fonds de cette plateforme sous-marine sont rocheux avec une profondeur de 0 à 10 m. Les courants de marée y sont forts et le site est aussi très exposé à la houle et à l'action des vagues.

# 2.2 Présentation du grand dauphin

# 2.2.1 Description, écologie et répartition

Le grand dauphin, *Tursiops truncatus* (Montagu 1821), est un cétacé à dents (odontocètes) appartenant à la famille des delphinidés, de couleur gris foncé avec une coloration gris clair sur les flancs, voire presque blanche sur le ventre. On le distingue grâce à son front bombé (melon) prolongé par un rostre court et épais (Annexe 2). Il mesure entre 0,8 et 1,4 m à la naissance et atteint en général une longueur de 2,3 à 4 m (GECC 2014). Le poids d'un adulte peut dépasser 300 kg. La femelle atteint la maturité sexuelle entre 7 et 11 ans, 2 à 3 ans plus tôt que le mâle, et elle se reproduit en moyenne tous les 2 à 3 ans. La gestation est estimée à 12 mois et la période de lactation à 18 mois. La femelle garde un lien très étroit avec le nouveau-né. L'espérance de vie du grand dauphin est comprise entre 30 et 50 ans (INPN-MNHN 2017).



Le grand dauphin occupe une large aire de répartition à l'échelle mondiale puisqu'il est présent dans les milieux tropicaux et tempérés (Figure 2), à la fois sur les zones côtières et pélagiques (Wells et Scott 1999).

Aire de répartition

FIGURE 2: Carte de l'aire de répartition du grand dauphin (source : IUCN 2012)

La répartition du grand dauphin dans l'Atlantique nord-est est structurée, avec une forte différenciation génétique entre les populations côtières et pélagiques. Au sein des populations côtières, on distingue des populations du Nord (Irlande-Angleterre-Ecosse) bien différenciées de celles situées plus au Sud (France-Espagne), avec de faibles taux de dispersion entre les populations (GECC 2013). Certains individus adoptent un mode de vie nomade, mais la plupart sont sédentaires. Les études montrent que les communautés côtières sédentaires sont de petites tailles, d'une dizaine d'individus (Ferrey et al. 1993) à quelques centaines (Cheney et al. 2012, Gally 2014).

#### 2.2.2 Menaces et statut de conservation

Comme de nombreuses espèces de cétacés, les grands dauphins sont victimes de la chasse – pour servir d'appâts, pour la consommation humaine ou pour empêcher leur concurrence avec la pêche (Wells et Scott 1999) – et de captures accidentelles. A cela s'ajoute un nombre indéterminé de capture d'individus vivants à des fins récréatives, militaires ou scientifiques.

Les grands dauphins sont aussi exposés à des menaces indirectes dont les impacts sont plus difficiles à identifier, telles que la dégradation de leur habitat et la surpêche qui réduisent les stocks de poissons qu'ils consomment (Bearzi et al. 2004), les dérangements liés aux activités anthropiques (constructions, tourisme, circulation de bateaux,...), la contamination chimique (Zanuttini 2016), les pollutions et pièges accidentels (Wells and Scott 1999). Ces nuisances et menaces peuvent avoir un effet cumulatif qu'il est difficile d'évaluer. Le manque de données historiques représente également un obstacle à la compréhension de leurs conséquences sur les populations.

Espèce emblématique dont les populations et les habitats sont touchés par les changements environnementaux et les activités anthropiques, le grand dauphin est protégé par plusieurs conventions européennes et internationales. N'étant pas en déclin à l'échelle mondiale, il est classé en « préoccupation mineure » sur la liste rouge de l'Union internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN 2012). Il figure en Annexe II de la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES 2017) : même si l'espèce n'est pas directement en danger d'extinction, elle pourrait le devenir sans contrôle sur le commerce de ses spécimens. A l'échelle européenne, le grand dauphin est cité dans les annexes II et IV de la directive européenne Habitats-Faune-Flore (92/43/CEE) qui a pour but « d'assurer le rétablissement ou le maintien dans un état de conservation favorable des espèces de grande importance écologique ». La pérennité d'une espèce dépend aussi bien de

sa protection au sens strict que de sa capacité à se développer, à se nourrir et à se reproduire dans son habitat. En contribuant à la connaissance, au maintien en bon état des écosystèmes et au développement durable des activités, les aires marines protégées sont un outil de gestion et conservation du patrimoine naturel, et donc des espèces protégées comme le grand dauphin.

#### 2.3 Présentation des données

Le jeu de données sur lequel repose cette étude consiste en 6544 photographies : 3936 ont été collectées dans l'archipel de Molène de juillet 2006 à mars 2017, et 2608 ont été collectées dans la chaussée de Sein de juillet 2009 à décembre 2016. Le jeu de données a été constitué par différents contributeurs : les agents du PNMI, le GECC, Océanopolis, un guide naturaliste (Lucky Peron), et deux particuliers (Philippe Bordes et Dinan Schlumberger).

Précisons que toutes les données du PNMI n'ont pas été transmises et n'apparaissent donc pas dans le jeu de données traité ici. Cela concerne des données de 2009 à 2013 inclus pour Molène, et de 2010 à 2013 inclus pour Sein. On appelle « observation » un groupe social observé à un endroit et à un moment donné formant un ensemble d'individus séparés par moins de 500 m.

## 2.3.1 Les observations et les photographies du jeu de données

368 observations ont été intégrées à la base de données du GECC, *Tursiops*, datées du 17 juillet 2006 au 15 mars 2017 : 141 concernent l'archipel de Molène (du 17 juillet 2006 au 15 mars 2017) et 227 concernent la chaussée de Sein (du 12 juillet 2009 au 6 décembre 2016) (Annexe 3). Ces chiffres ne prennent pas en compte les sorties où il n'y a pas eu d'observation et donc de photographies d'individus.

Sachant que plusieurs observations peuvent avoir lieu au cours d'une même journée, le nombre de jours d'observation est de 106 pour Molène et 148 pour Sein (254 au total de 2006 à 2017). Le graphique cidessous (Figure 3) permet de visualiser la répartition des jours d'observation suivant les années pour chaque zone. On note une évidente augmentation du nombre de jours d'observation à partir de 2014 sur les deux zones.

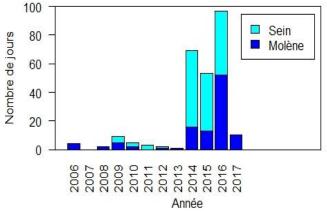


FIGURE 3: Nombre de jours d'observation avec photographies d'individus pris en compte et ajoutés à la base de données en fonction des années pour Molène et pour Sein

Le nombre total de photographies correspondant aux observations utilisées dans le cadre de cette étude s'élève à 6544: 3936 ont été prises dans l'archipel de Molène et 2608 dans la chaussée de Sein. En raison de sorties en mer plus nombreuses à partir de 2014, le nombre de photographies analysées pour Molène et pour Sein augmente lui aussi considérablement. Il est particulièrement élevé en saison estivale.

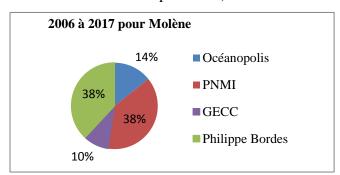
Une fois rassemblées, les photographies des deux zones ont été triées et recadrées. Il est nécessaire de garder un maximum d'information concernant les groupes d'individus et de privilégier la qualité de la photographie (angle, luminosité etc.). Les photographies répétitives ont été supprimées (même aileron ou groupe d'individus photographié plusieurs fois de suite au cours d'une observation), ainsi que les photographies inutilisables car de faible qualité.

Soulignons encore que la qualité des photographies au sein du jeu de données est très variable selon les années, les conditions météorologiques et les contributeurs, même si cette dernière s'améliore avec le temps.

## 2.3.2 Les différents contributeurs du jeu de données

Les photographies prises dans l'archipel de Molène proviennent d'Océanopolis, centre de culture scientifique et technique consacré aux océans, des agents de terrain du Parc naturel marin d'Iroise, et de Philippe Bordes, particulier familier du site de Molène. A cela s'ajoutent des observations collectées par le GECC qui, dans le cadre de sa collaboration avec le PNMI, participe au suivi des grands dauphins sur cette zone.

Les photographies concernant les individus de la chaussée de Sein ont été collectées par Océanopolis, par les agents de terrain du PNMI, et par Dinan Schlumberger, particulier familier de la zone et de la population des grands dauphins. La figure 4 illustre la part des contributions à la collecte de données, toutes années confondues pour chacun des deux secteurs (de 2006 à mars 2017 pour Molène et de 2009 à décembre 2016 pour Sein).



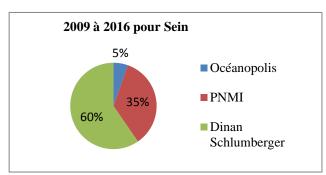


FIGURE 4: Part des contributions aux observations de 2006 à 2017 pour l'archipel de Molène et de 2009 à 2016 pour la chaussée de Sein, toutes années confondues

Le nombre d'observations provenant des particuliers Philippe Bordes sur Molène et Dinan Schlumberger sur Sein est important sur l'ensemble du jeu de données. Cependant, la part des contributeurs varie selon les années comme le montrent les graphiques de la figure 5. Notons que les observations de 2017 sur l'archipel de Molène n'ont pas été utilisées dans la réalisation de ces graphiques car elles étaient incomplètes. Les observations provenant des particuliers Philippe Bordes et Dinan Schlumberger ne sont collectées qu'à partir de 2016 pour Molène et de 2014 pour Sein. A partir de 2014, le nombre d'observations du PNMI est relativement constant sur Molène et en augmentation légère et régulière sur Sein.

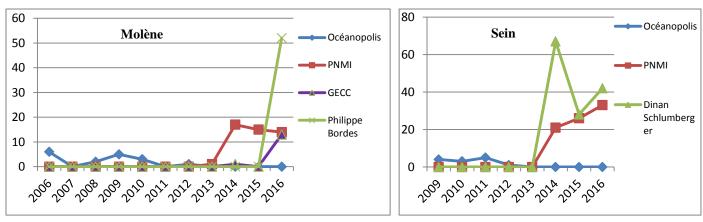


FIGURE 5: Evolution du nombre d'observations pour chacun des contributeurs pour Molène et pour Sein

Par ailleurs, les graphiques de la figure 6 détaillent le nombre moyen de photographies par observation selon les contributeurs, pour Molène et Sein. Cette moyenne varie considérablement selon les contributeurs. Sur Molène, les observations du GECC fournissent en moyenne 3 fois plus de photographies que celles du PNMI (88 photographies par observation contre 36), et 6 fois plus de photographies que celles de Philippe Bordes (88 photographies par observation contre 13). Sur Sein, les observations du PNMI fournissent en moyenne 4 fois plus de photographies que celles de Dinan Schlumberger (23 photographies par observation contre 6). Pour Molène comme pour Sein, le nombre de photographies par observation provenant d'Océanopolis reste relativement faible, de l'ordre de celui obtenu par Philippe Bordes et Dinan Schlumberger.

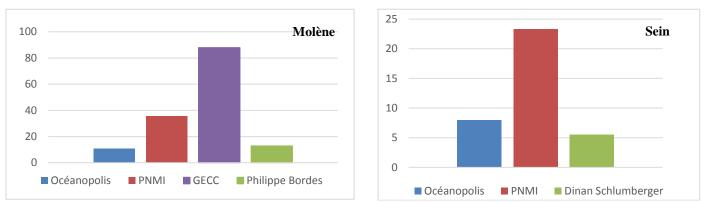


FIGURE 6: Nombre moyen de photographies par observation de 2006 à 2016 pour l'archipel de Molène et de 2009 à 2016 pour la chaussée de Sein

Pour conclure, ce jeu de données est caractérisé par une forte hétérogénéité due à :

- l'existence de deux zones d'étude différentes, Molène et Sein ;
- la présence de nombreux contributeurs sur les zones équipés de matériel de différente qualité ;
- une collecte de données irrégulière au fil des ans, accentuée par le fait que toutes les observations du PNMI pour les années 2010 à 2013 comprise n'ont pas été transmises dans le cadre de ce travail.

# 2.4 La photo-identification

## 2.4.1 Principes et méthodologie

La photo-identification permet de suivre les grands dauphins sur le long terme. Cette méthode consiste en l'identification des individus à partir de leur aileron dorsal qui comporte de nombreux éléments pour distinguer les individus les uns des autres : les encoches (entailles sur le bord de fuite) et les griffures, marques naturelles liées aux interactions sociales, mais aussi la forme de l'aileron et sa pigmentation (Würsig et Jefferson 1990). Certaines particularités du corps des individus telles que les griffures sur le dos peuvent aussi aider à l'identification.

La photo-identification est donc un outil qui nécessite la collecte de photographies de qualité suffisante pour distinguer les ailerons. Le GECC a construit une base de données appelée *Tursiops* qui comporte une interface dédiée à la photo-identification, afin de faciliter la gestion, la sauvegarde et l'analyse ultérieure des données collectées en mer (Annexe 4). Les observations de grands dauphins recueillies par le GECC pour l'archipel de Molène et la chaussée de Sein ont été ajoutées sur cette base de données, avec la possibilité d'y associer une trace GPS du bateau. Pour chaque photographie, diverses informations peuvent être précisées comme le nombre d'ailerons, les associations entre les animaux, l'angle de prise de vue et le numéro d'identification des individus.

Afin d'attribuer un identifiant unique à chaque animal observé, les ailerons photographiés à Molène et dans la chaussée de Sein ont été rassemblés dans deux catalogues distincts. Tout nouvel aileron a systématiquement été comparé au catalogue : s'il y figurait déjà, il a reçu le même identifiant, sinon, il s'est vu attribué un nouvel identifiant et l'aileron a été ajouté au catalogue concerné. Précisons qu'un niveau de marquage est systématiquement attribué à chaque individu entrant dans le catalogue :

- M1 : absence d'encoches sur l'aileron mais présence possible de traces comme des griffures ou des pigmentations. L'animal classé comme « lisse » est très difficilement identifiable.
- M2 : l'aileron comporte une ou plusieurs petites encoches. Il est donc identifiable mais avec un risque d'erreur assez élevé (Figure 7.a).
- M3 : l'aileron présente des encoches de taille moyenne. L'individu est facilement reconnaissable (Figure 7.b).
- M4 : l'aileron possède des encoches de grande taille qui le rende très facilement reconnaissable (Figure 7.c).







Individu M2

b) Individu M3

c) Individu M4

FIGURE 7 : Les différents niveaux de marquage à partir d'exemples d'individus de grands dauphins de l'archipel de Molène et de la chaussée de Sein

La photo-identification devient plus difficile lorsque la qualité des photographies n'est pas bonne (due, par exemple, au matériel utilisé, aux conditions météorologiques, à la luminosité ou au photographe). Un aileron est considéré comme identifié seulement lorsqu'on est sûr de l'identité de l'individu. L'évolution des marques naturelles des ailerons peut compliquer le suivi d'un même individu dans le temps, ce qui nécessite une grande attention lorsqu'on ajoute un aileron au catalogue. De plus, certains individus ne peuvent être identifiés que d'un côté lorsqu'ils sont lisses, ce qui est susceptible d'entraîner la présence de deux identifiants pour un même animal. C'est pour cette raison que les analyses des données de photo-identification se focalisent généralement sur les individus marqués.

# 2.4.2 Deux populations de taille contrastée

Les effectifs non cumulatifs d'individus identifiés chaque année dans l'archipel de Molène et la chaussée de Sein sont présentés dans le tableau 1. Au total, 78 individus ont été ajoutés au catalogue de Molène de 2006 à 2016, dont 18 lisses (individus M1), et 37 individus ont été ajoutés au catalogue de Sein de 2009 à 2016, dont 10 lisses.

TABLEAU 1 : Effectifs des individus identifiés chaque année dans l'archipel de Molène et la chaussée de Sein

		2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Molène	marqués	5	/	16	25	4	/	1	5	47	50	49
	lisses	/	/	10	1	/	/	/	/	11	7	12
Sein	marqués	/	/	/	10	16	14	4	/	26	24	24
	lisses	/	/	/	/	/	1	/	/	4	5	8

A ce jour, aucune étude n'a pu déterminer l'isolement démographique ou génétique des populations de Molène et de Sein. Autrement dit, on ne sait pas si les individus observés sur Molène forment une seule et unique population avec ceux de Sein. Pour répondre à cette question, les catalogues des individus de Molène et de Sein ont été comparés. Il ressort de cette confrontation qu'aucun des grands dauphins de Molène n'a été observé sur Sein et vice versa, ce qui tend à prouver l'isolement démographique de ces deux populations. La présente étude repose sur l'hypothèse que cette séparation des populations s'applique aussi aux individus lisses non identifiés dans les catalogues. La seule exception concerne un animal très marqué et communément appelé Randy. Il s'agit d'un grand dauphin solitaire habitué à la présence de l'homme et observé sur différentes zones des côtes bretonnes et normandes. Cet individu apparaît à plusieurs reprises dans le jeu de données de Sein, c'est pourquoi nous avons décidé de le conserver dans le catalogue de Sein pour nos analyses. Un animal pouvant correspondre à Randy a aussi été observé une fois dans les photographies de Molène. Néanmoins, il a été enlevé du catalogue de Molène car sa présence n'est pas confirmée en raison de la qualité médiocre de la photographie.

Les graphiques ci-dessous, réalisés à partir des dates de première observation des individus ajoutés aux catalogues, renseignent sur l'évolution du nombre cumulé d'individus identifiés (Figure 8). Les dernières observations recueillies, début 2017 pour Molène et fin 2016 pour Sein, ont été prises en compte afin de visualiser les tendances actuelles des courbes. Notons tout d'abord que l'évolution du nombre cumulé de grands dauphins identifiés atteint un plateau pour les individus lisses du catalogue comme pour les marqués, et pour chacune des deux zones prospectées. Cela prouve que les observations récentes ne permettent pas l'identification de nouveaux animaux, malgré une collecte de données constante, voire même en augmentation depuis 2014. Les individus identifiables parmi les deux populations sont donc connus dans leur totalité ou presque.

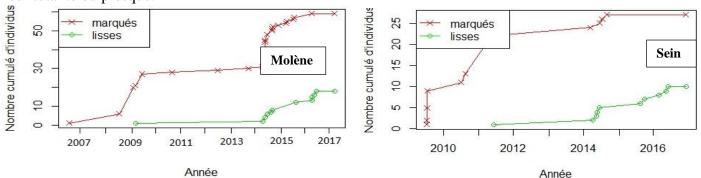


FIGURE 8 : Nombre cumulé d'individus ajoutés au catalogue de Molène de juillet 2006 à mars 2017 et au catalogue de Sein de juillet 2009 à décembre 2016

De plus, on note une nette augmentation du nombre de grands dauphins nouvellement identifiés à partir de 2014, période où le nombre de données a considérablement augmenté, permettant probablement l'identification d'individus pas ou peu observés auparavant. En effet, certains animaux sont difficilement observables sur un petit jeu de données en raison d'un comportement d'évitement du bateau ou d'un niveau de marquage faible. La qualité des photographies analysées étant meilleure dès 2014, il a été possible d'identifier des grands dauphins restant à l'écart du bateau, ou bien des individus peu marqués voire lisses. Le fait que le plateau du graphique 9 correspondant à la population de Sein ait été atteint avant celui de Molène (fin 2014 contre 2016) pourrait s'expliquer par la superficie réduite de la chaussée de Sein qui facilite les rencontres avec les animaux, et par la petite taille de sa population qui simplifie la connaissance de tous les individus.

# 2.5 Calcul des paramètres démographiques

Cette partie présente l'analyse des données pour l'estimation de deux paramètres démographiques importants dans la stratégie de conservation du grand dauphin, à savoir : la taille de la population et le taux de survie des adultes. Les grands dauphins de Molène et de Sein formant deux populations distinctes, comme explicité plus haut, les paramètres démographiques sont calculés séparément pour chacune de ces deux populations. L'année 2017 n'est pas prise en compte car trop de données sont incomplètes.

Tout d'abord, il convient de détailler la méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR). Puis, la taille des populations est estimée à partir de la CMR pour chaque année séparément sous l'hypothèse de

populations fermées afin de simplifier les modèles (Besnard et Salles 2000). On parle de population fermée si les phénomènes de natalité, mortalité, immigration ou émigration sont négligeables : autrement dit, s'il n'y a pas de recrutement ou de perte d'individus à prendre en compte sur la période étudiée. Enfin, les taux de survie sont calculés à l'aide de la CMR sur l'ensemble des années en considérant les populations ouvertes puisque la mortalité doit de toute évidence être prise en compte dans les modèles.

## 2.5.1 La méthode 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 et les taches des guépards (Jean et al 2010, Kelly 2001). La photo-identification est utilisée pour le suivi individuel des populations de grands dauphins grâce aux particularités présentes sur l'aileron dorsal et visibles sur les photographies.

Afin d'effectuer un suivi individuel des individus marqués, plusieurs sessions de terrains successives sont nécessaires. Elles sont qualifiées d'« occasions de capture ». Le terme « capture » ne désigne pas nécessairement une capture physique des animaux mais peut consister, comme dans le cas des grands dauphins, en la simple « réobservation » de marques. Pour chaque individu marqué, les évènements d'observation/non-observation constituent son « histoire de capture » qui est un code sous la forme d'une succession binaire : à chaque occasion de capture, on note «1» si l'individu est observé et «0» s'il ne l'est pas. Par exemple, si l'individu X est observé à partir de la seconde occasion de capture, non observé au cours des deux occasions suivantes, puis observé ensuite, son histoire de capture sera « 01001 ». L'Annexe 5 présente un exemple des histoires de capture obtenues pour la population de Sein.

Les analyses de CMR partent du principe que tous les animaux ne sont pas observés/détectés à chaque occasion de capture. Elles se basent donc sur des modèles dont le principe est d'utiliser les histoires de capture individuelles pour estimer la probabilité de détection des individus à chaque session de terrain. Ces modèles permettent alors l'estimation du nombre de grands dauphins présents susceptibles d'avoir été systématiquement non-détectés lors des occasions de capture. Cette méthode permet dès lors d'évaluer des paramètres démographiques comme la taille des populations, mais aussi les taux de survie en tenant compte du fait que tous les individus ne sont pas observés. En jouant sur la modélisation de la probabilité de capture, il est possible de tenir compte d'éventuelles variations de l'effort de recherche entre les sessions, d'une hétérogénéité de détection entre les animaux (par exemple entre les individus M2 et M4), ou de comportement de fuite après une première capture par exemple (un phénomène classique en CMR appelé « trap-dépendance »).

Les ailerons des individus lisses étant plus difficilement identifiables sur les deux côtés, le travail présenté ici ne s'appuie que sur les animaux marqués (M2 à M4), identifiables avec certitude, afin de ne pas biaiser les résultats.

Notons que les modèles de CMR se focalisent sur les grands dauphins marqués de la population, mais il est nécessaire de considérer le reste des individus si on souhaite estimer un effectif de la population totale.

## 2.5.2 Estimation de la taille des populations

Dans le cadre de cette étude, pour estimer la taille d'une population à l'aide de la CMR, deux conditions préalables sont essentielles : les marques naturelles ne disparaissent pas dans le temps et les individus sont correctement identifiés par l'observateur. Parce que l'échelle de temps considérée est relativement courte et que les deux populations étudiées ici sont d'un faible effectif, il apparaît que ces deux conditions sont respectées.

De plus, au vu des données disponibles et dans l'idée de simplifier les modèles de CMR relatifs à l'estimation de la taille des populations (Besnard et Salles 2000), il a été décidé de se baser sur la condition que les populations de Molène et de Sein sont démographiquement fermées à l'échelle de quelques mois. Cela signifie que les phénomènes de recrutement ou de perte d'individus sont considérés comme inexistants.

Une fois cette dernière condition validée, les estimations d'effectif pour les populations de Molène et de Sein sont faites à l'aide du logiciel MARK (White et Burnham 1999) pour chaque année séparément.

Les estimations de la taille totale des populations comprennent quatre étapes. Premièrement, la condition de fermeture des populations est testée à l'aide du logiciel CloseTest (Stanley et Richards 2005). Deuxièmement, si cette condition est respectée, la taille des populations est estimée en ajustant les modèles dits en population fermée (« closed population ») sous MARK (White et Burnham 1999). Troisièmement, on note que les effectifs obtenus concernent les individus qu'on peut suivre par CMR, soit les animaux marqués. L'estimation d'un ratio  $\theta$  d'individus marqués sur le nombre total d'individus est alors nécessaire. Quatrièmement, et pour finir, en corrigeant l'estimation fournie par MARK, le ratio  $\theta$  donne accès à la taille totale de la population.

#### Test de population fermée pour chaque population et chaque année (CloseTest) :

La condition de population fermée est un critère qui permet d'utiliser des modèles dits « en population fermée » pour estimer la taille de la population sur une période donnée. Le grand dauphin étant une espèce longévive avec un taux de reproduction lent et une forte survie inter-annuelle, cette condition est probablement validée en définissant une période d'échantillonnage de quelques mois pour chaque année. Cette période annuelle, appelée « saison de capture », comprend plusieurs occasions de capture selon la méthode CMR. Elle est donc choisie en fonction de la quantité de données collectées en mer, qui doit être suffisante pour construire des histoires de capture. Néanmoins, plus la saison choisie est longue, moins les potentiels évènements de perte et de recrutement d'individus au sein des populations de Molène et de Sein sont négligeables. Il s'agit donc de garder un maximum de données tout en confortant l'hypothèse de population fermée.

Afin de définir la saison de capture sur laquelle travailler en considérant les populations fermées, des histoires de capture sont construites sur des périodes plus ou moins longues pour chaque année et chaque population. Chaque mois de la saison de capture sélectionnée correspond à une « occasion de capture ». Par exemple, si la saison de capture s'étend d'avril à octobre, le nombre d'occasions de capture au cours de l'année sera de 7, correspondant chacune à un mois compris entre avril et octobre. La saison de capture testée en premier est la plus longue. Pour Molène comme pour Sein, si le jeu de données sur une des 3 années ne respecte pas la condition de fermeture, la saison de capture est diminuée et la condition de fermeture testée à nouveau.

Pour chaque année et chaque population, la condition de fermeture est testée par l'intermédiaire du « close test » développé par Stanley et Burnham (1999), appliqué à l'aide du logiciel CloseTest. Cet outil teste l'hypothèse nulle du modèle de population fermée en la confrontant au modèle de population ouverte de Jolly-Seber. Il est recommandé d'utiliser les résultats du test de Stanley et Burnham (1999) en conjonction avec ceux du test antérieur d'Otis *et al* (1978). Le premier permet de détecter des variations dans le temps mais pas de variations dans les comportements (« trap-dépendance ») et d'hétérogénéité dans les probabilités de capture. Le test d'Otis *et al* (1998) autorise, quant à lui, de l'hétérogénéité dans les probabilités de capture mais reste sensible aux variations dans le temps et dans les comportements (Williams et al. 2002). La valeur seuil *p* choisie de rejet de l'hypothèse nulle, parmi celles rencontrées dans la littérature pour le test statistique, est de 0.05 : si la valeur *p* obtenue par le modèle est supérieure à 0.05 on accepte l'hypothèse de population fermée.

#### Effectif d'individus marqués avec le logiciel MARK:

Le programme CAPTURE implémenté dans le logiciel MARK pourrait être utilisé pour estimer la taille des populations (White et al. 1982). Néanmoins, certaines contraintes liées à l'échantillonnage ne sont pas prises en compte et sont pourtant intéressantes dans notre étude. Par exemple, les modèles prédéfinis dans le programme CAPTURE ne permettent pas de lier le taux de capture et le taux de recapture par une relation additive avec le temps (Cooch et White 2012). Or, c'est une réalité du terrain susceptible d'apporter plus de fiabilité au modèle, telle p(t)=c(t)+b avec p la probabilité de capture, c la probabilité de recapture et c une constante. c le peuvent varier selon les occasions de capture, mais diffèrent l'un de l'autre d'une valeur constante dans le temps. Concrètement, si à une occasion de capture c le taux de capture est faible, alors le taux de recapture sera faible aussi, même si ils sont en moyenne différents. En outre, le programme CAPTURE n'utilise pas le critère AIC (Akaike Information Criterion ; Anderson et Burnham 1998) pour comparer les modèles. Or, cette méthode est aujourd'hui privilégiée puisqu'elle représente un compromis entre l'ajustement optimal aux données et le nombre de paramètres nécessaires. Le meilleur modèle choisi est alors celui avec le plus petit AIC. De plus, l'outil CAPTURE ne fournit pas d'intervalles de confiance pour les taux de capture, qui permettent pourtant de détecter des anomalies ou des variations à discuter. Enfin, les analyses sont réalisées séparément quand il y a des groupes (par exemple en fonction du niveau de

marquage). Les hypothèses sur les différences entre ces groupes à l'aide du critère AIC ne peuvent donc être testées avec le programme CAPTURE.

Dans le cadre de ce travail, des modèles dits en population fermée ont été ajustés sous MARK et codés à l'aide de l'outil « Design Matrix » (DM). Afin d'estimer la taille des populations, ces modèles se basent sur les trois conditions définies précédemment, à savoir : les marques naturelles ne disparaissent pas dans le temps, les individus sont correctement identifiés par l'observateur, et la fermeture des populations est vérifiée. En travaillant sur la saison de capture sélectionnée plus haut pour respecter cette dernière condition, les modèles sont testés pour Molène et pour Sein chaque année séparément. Ils sont listés cidessous avec leurs paramètres :

- Mod1: modèle initial, avec hétérogénéités temporelle et inter-individuelle (pi), et réponse comportementale des animaux après la première capture. L'Annexe 6 détaille la DM construite pour coder ce modèle,
- Mod2: identique à M1 mais avec p et c additives,
- Mod3: identique à M2 mais p et c identiques (pas de réponse comportementale),
- Mod4: hétérogénéité individuelle mais pas temporelle et p et c confondues (pas de réponse comportementale),

Les modèles suivants ne prennent pas en compte l'hétérogénéité inter-individuelle :

- *Mod5* : hétérogénéité temporelle et réponse comportementale, p et c non additives,
- Mod6 : hétérogénéité temporelle et réponse comportementale, p et c additives,
- *Mod7* : hétérogénéité temporelle mais p et c identiques (pas de réponse comportementale).

L'hétérogénéité inter-individuelle mentionnée, pi, est une caractéristique non systématiquement observable sur le terrain puisqu'elle peut être liée au comportement des individus par exemple. Deux sous-groupes distinguent les « facilement capturables » des « difficilement capturables ». Le paramètre pi représente la probabilité pour qu'un individu de la population appartienne à l'un des deux sous-groupes. Ce paramètre est supposé constant dans le temps : un individu qui appartient à l'un des sous-groupes y demeure pour toute la période de l'étude.

La pertinence des différents modèles ajustés est comparée à l'aide du critère AIC (Akaike Information Criterion; Anderson et Burnham 1998). Le modèle choisi est alors celui avec le plus petit AIC. Si la différence d'AIC entre deux modèles est inférieure à 3, ces derniers sont considérés équivalents. Suivant le principe de parcimonie, le modèle nécessitant le moins de paramètres à estimer est alors retenu.

#### Calcul du ratio $\theta$ des individus marqués (coefficient de correction):

Les modèles en population fermée fournissent un effectif d'individus marqués pour les populations de Molène et de Sein avec son erreur standard associée. Cet effectif estimé doit être corrigé pour obtenir la taille de population totale en prenant en compte la présence d'individus lisses d'après une méthode décrite

par Wilson *et al.* 1999. Il s'agit donc de connaître la proportion d'individus marqués M2, M3 et M4 qui ont été pris en compte dans la construction des histoires de capture sur le total de la population.

Le ratio  $\theta$  d'individus marqués est calculé à l'aide des photographies comprenant plusieurs ailerons. Ce travail souligne l'importance des photographies de groupe et leur qualité pour distinguer les individus faiblement marqués M2 des individus lisses. Les photographies ne sont pas prises en compte si les individus M2 ne sont pas distincts des individus lisses. Ce ratio est calculé pour Molène et pour Sein chaque année séparément afin de déterminer s'il varie selon les populations et dans le temps ou si on peut se baser sur une valeur unique de  $\theta$ .

#### Effectif de population totale en intégrant le ratio $\theta$ :

Afin d'estimer la taille annuelle de la population totale pour Molène, puis pour Sein, il est donc nécessaire de corriger les estimations d'effectifs fournies par les modèles en population fermés par le ratio  $\theta$  d'individus marqués au sein de la population. Cependant, la taille de la population marquée comme le ratio de marqués dans la population sont des estimations qui sont assorties d'une erreur standard. La taille de la population totale est donc, elle aussi, une estimation dont l'erreur standard et l'intervalle de confiance à 95% doivent intégrer celle de ses deux composantes. L'intervalle de confiance à 95% de la taille de la population totale est obtenu à l'aide d'un bootstrap paramétrique basé sur la distribution de ses deux composantes : nombre d'individus marqués et ratio  $\theta$  (Davison et Hinkley 1997, Whitehead et Wimmer 2005). Cette méthode de « ré-échantillonnage » dans la distribution des paramètres estimés est utilisée avec un nombre de réplicas de ré-échantillonnage fixé à 10000. L'intervalle de confiance obtenu possède 95% de chance de contenir la vraie valeur du paramètre étudié.

Le ratio  $\theta$  et son erreur standard sont obtenus à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) basé sur une distribution binomiale des données pour chaque photographie de groupe. Le GLM du ratio, ainsi que le bootstrap, sont réalisés sous R (Team 2016). Le script est détaillé en Annexe 7.

#### 2.5.3 Estimation des taux de survie avec des modèles CJS

Une fois la taille de population obtenue, il convient de se pencher sur un autre paramètre démographique des populations de Molène et de Sein, à savoir le taux de survie inter-annuel. Il s'agit de la probabilité qu'un animal vivant à l'année N soit toujours vivant à l'année N+1 (Olesiuk et al. 2005).

Dans le cadre de cette étude, les analyses CMR se font sous l'hypothèse de populations ouvertes d'une année sur l'autre puisque le calcul d'un taux de survie nécessite la prise en compte du phénomène de mortalité. Les modèles intègrent les phénomènes de recrutement et de perte d'individus. Ils donnent accès à un taux de survie « apparent », combinaison entre le taux de survie réel et les phénomènes d'émigration (Nicholson et al. 2012). Il s'agit à la fois de la probabilité de survivre et de rester dans la zone d'étude (fidélité au site) car les modèles utilisés ici ne permettent pas de distinguer la mortalité de l'émigration

permanente. Les modèles développés pour obtenir ces estimations sont nommés les modèles CJS, pour Cormack-Jolly-Seber (Lebreton 1992).

Le logiciel E-SURGE permet d'ajuster ce type de modèle pour réaliser une analyse du jeu de données dans son ensemble, c'est-à-dire sur plusieurs années malgré l'hétérogénéité des données (Choquet et al. 2009). Il est pertinent de travailler sur un nombre suffisant d'années lorsqu'on s'intéresse au taux de survie d'une espèce longévive comme le grand dauphin. Les données de CMR utilisées ici comprennent donc les photographies depuis 2006 pour Molène et depuis 2009 pour Sein. Les histoires de capture sont construites de manière à ce qu'une occasion de capture corresponde à une année, en regroupant les sorties effectuées sur le terrain entre le 1<sup>er</sup> avril et le 31 octobre. Il y a 11 occasions de capture pour Molène, de 2006 à 2016, et 8 occasions de capture pour Sein, de 2009 à 2016. Le jeu de données est vide pour les années 2007 à 2011 pour Molène et 2012 à 2013 pour Sein, mais il est possible de pallier ce manque en attribuant à ces années un taux de capture nul.

Il est à souligner que les histoires de capture construites à partir des individus marqués uniquement donnent accès à un taux de survie annuel ciblé sur les adultes. En effet, les individus naissent avec un aileron lisse et leur niveau de marquage évolue au cours des années (Couet 2015).

#### **Analyse « Goodness of Fit » (GOF):**

Afin de pouvoir utiliser des modèles CMR de type CJS, il convient de s'assurer préalablement que les hypothèses posées par ces modèles sont vérifiées. Un test d'adéquation appelé « Goodness of Fit » est effectué sur le jeu de données pour Molène et pour Sein séparément. Il permet de détecter des biais non négligeables vis-à-vis des hypothèses qui peuvent être dus à la présence d'individus transients (de passage dans la zone d'étude) ou au phénomène de trap-dépendance (comportement de fuite ou d'approche délibérée du bateau). Les analyses GOF sont effectuées à l'aide du logiciel U-CARE sur les histoires de capture de 2006 à 2016 pour Molène et de 2009 à 2016 pour Sein.

#### Construction des matrices pour chaque modèle :

#### - Etats et évènements

La construction des modèles nécessite de distinguer l'« état », condition réelle dans laquelle se trouve l'individu sur le terrain, de l'« évènement », qui correspond à ce qui est observé sur le terrain pour le grand dauphin en question. L'évènement peut donc refléter avec plus ou moins de fiabilité l'état de l'animal. L'état est une caractéristique distinguant les individus et qui peut varier au cours du temps. Dans E-SURGE le changement d'état est modélisé à partir d'une matrice de transition entre état décrivant le changement entre deux sessions de terrain. Cette matrice inclut des paramètres qui sont les paramètres d'intérêt et sont estimés par maximum de vraisemblance à partir des histoires de capture. Par exemple, la transition entre deux états, d'un état « vivant » à un état « mort », correspond à la probabilité de mortalité, soit au complémentaire de la probabilité de survie qui nous intéresse ici. Si le modèle simple se contente des

états « vivant » et « mort », le niveau de marquage et l'éventuelle hétérogénéité de la probabilité de capture entre les individus sont testés à l'aide de modèles plus complexes. Le faible effectif des populations de Molène et de Sein est un facteur limitant dans la complexité des modèles à utiliser, car les jeux de données ne permettent pas forcément d'estimer des probabilités de transition différentes pour plusieurs états. Ce travail propose donc l'analyse du modèle prenant en compte le plus d'états, et, s'il ne convient pas au jeu de données, sa simplification progressive. Le modèle initial considère le niveau de marquage des individus en établissant une distinction entre les groupes M2 à M4 prédéfinis. Pour chaque niveau de marquage, deux sous-groupes distinguent les individus facilement capturables de ceux difficilement capturables, c'est à dire de l'hétérogénéité inter-individuelle du taux de capture (comportement d'approche ou de fuite par exemple). Les états qui sont ainsi intégrés dans ce modèle sont les suivants :

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

Contrairement au niveau de marquage, les états «+» et «-» ne sont pas observables sur le terrain. Le logiciel E-SURGE s'affranchit de cette difficulté en créant deux sous-groupes pour chaque niveau de marquage observé auxquels les individus sont attribués de manière probabiliste.

Quant aux « évènements » intégrés dans ce modèle, ils sont les suivants : « 0 », individu non vu, « 1 », individu vu avec niveau de marquage M2, « 2 », individu vu avec niveau de marquage M3, « 3 », individu vu avec niveau de marquage M4.

#### - Paramètres biologiques :

Après avoir défini les états et les évènements qui structurent les modèles, il convient de déterminer quels sont les paramètres biologiques à prendre en compte pour s'adapter au mieux à la réalité tout en minimisant le nombre de paramètres nécessaires. Dans le cadre de ce travail, les modèles intègrent le taux de survie des individus que l'on souhaite obtenir d'une année à l'autre. A cela s'ajoute la probabilité de transition entre les états « difficilement capturable » et « facilement capturable » entre deux années (des individus pouvant changer de comportement par exemple, ou de zone). La probabilité de transition entre les niveaux de marquage entre années, ainsi que la probabilité de capture sont également considérés.

Différentes hypothèses sont ensuite testées concernant les paramètres biologiques et leurs variations : par exemple, un taux de survie différent ou non suivant les niveaux de marquage, une probabilité de transition entre les états « + » et « - » différente ou non selon les niveaux de marquage, une probabilité de capture différente ou non pour chaque état. Par ailleurs, chaque paramètre est susceptible de varier ou non en fonction des années.

La pertinence des modèles selon les hypothèses testées est comparée à l'aide du critère AIC présenté plus haut. Le modèle testé en premier est le plus complexe. Il est simplifié ensuite : dans un premier temps, en enlevant la distinction des individus en fonction de leur niveau de marquage, dans un second temps, en rassemblant les animaux « facilement » et « difficilement » capturables au sein d'un état unique « vivant ». Les modèles simplifiés sont testés en appliquant de nouveau diverses hypothèses sur les paramètres biologiques.

L'Annexe 7 présente les différentes matrices d'« états » et d'« évènements » construites pour chacun des modèles, allant du plus complexe (qui distingue le niveau de marquage et une hétérogénéité non observable au cours des sessions de terrain) au plus simple.

# 3 Résultats

Cette partie présente tout d'abord les paramètres démographiques estimés à partir de la totalité du jeu de données sans distinguer les contributeurs, à savoir la taille des populations et le taux de survie. Puis, afin de mettre en évidence l'apport du travail de suivi et d'échantillonnage des agents de terrain du PNMI, les mêmes paramètres démographiques sont évalués à partir des données collectées par les seuls agents du PNMI.

# 3.1 Estimation de la taille des populations

#### 3.1.1 Choix des années et des sessions

#### Choix des années :

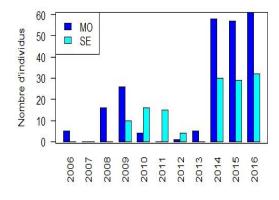


FIGURE 9: Nombre d'individus total identifiés par année sur Molène et sur Sein

Il s'agit de choisir les années sur lesquelles les données collectées sont suffisantes pour calculer les effectifs des populations. Pour cela, les dates d'observation des individus ont été extraites de la base de données pour chaque année (Annexe 9). Le nombre d'individus marqués et lisses identifiés par année jusqu'à fin 2016 est représenté sur la figure 9. Au regard du nombre d'individus capturés par année, les estimations d'effectif de population proposées se focalisent sur les années 2014, 2015 et 2016.

#### Choix des sessions pour chaque année :

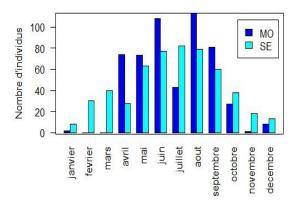


FIGURE 10 : Nombre d'individus total identifiés par mois de 2014 à 2016 sur Molène et sur Sein

En travaillant sur ces trois années pour chacune des populations, la figure 10 nous indique le nombre d'individus total identifiés en fonction des mois. Chaque barre correspond au cumul des identifications sur les trois années, pour le mois concerné et la population considérée. Ce graphique prouve l'intérêt de partir d'un jeu de données d'avril à octobre, saison de capture au cours de laquelle les observations d'individus sont les plus importantes. Notons que le nombre d'identification d'animaux est plus faible qu'attendu sur Molène au mois de juillet.

#### <u>Test de population fermée avec le logiciel CloseTest :</u>

L'objectif de ce test est de sélectionner la saison de capture qui conserve un maximum de données collectées tout en vérifiant l'hypothèse de population fermée pour Molène et pour Sein chaque année. Au regard du nombre d'individus identifiés par mois, les saisons de capture résumées dans le tableau 2 sont testées une par une. La plus longue, d'avril à octobre, se compose de 7 sessions de capture qui conservent un maximum de données mais augmentent le risque de ne pas valider l'hypothèse de population fermée. L'un des deux tests de Stanley et Burnham (1999) et Otis *et al* (1978) doit avoir une p-value > 0.05 pour les deux sites et pour les trois années. Si ce n'est pas le cas, la condition de fermeture de population n'est pas respectée, et le nombre de sessions est diminué.

TABLEAU 2 : p-values obtenues avec les « close tests » de Stanley et Burnham (1999) et Otis et al (1978), pour les populations de Molène et Sein et pour chaque année (tests non significatifs si p-value >0.05)

		2014		2015		2016	
		Stanley&Burnham	Otis et al.	Stanley&Burnham	Otis et al.	Stanley&Burnham	Otis et al.
7 sessions	Molène	< 0.01	0.93	0.08	0.37	0	0
(avr-oct)	Sein	0	< 0.01	0.28	< 0.01	<-0.99	0.02
6 sessions	Molène	< 0.01	0.93	0.08	0.37	< 0.01	< 0.01
(avr-sept)	Sein	0	> 0.99	0.18	0.38	<-0.99	0.02
6 sessions	Molène	< 0.01	> 0.99	0.66	< 0.01	0.07	0
(mai-oct)	Sein	0	0.02	0.18	0.38	<-0.99	0.02
5 sessions	Molène	< 0.01	> 0.99	0.66	< 0.01	0.72	< 0.01
(mai-sept)	Sein	0	> 0.99	> 0.99	0.03	<-0.99	0.01

La condition de fermeture des populations est donc rejetée pour les saisons de capture comprenant 7 et 6 sessions comme le montre le tableau 2. En revanche, si la saison de capture choisie comprend 5 occasions de capture entre mai et septembre, la condition de fermeture des populations est acceptée pour les

deux zones en 2014, 2015 et 2016. En effet, avec une p-value de 0.05 les tests de Stanley et Burnham (1999) et/ou Otis *et al* (1978) ne sont pas significatifs.

Pour résumer, les effectifs de population de Molène et Sein vont être estimés à partir du jeu de données de 2014 à 2016 et sur les mois de mai à septembre uniquement. Il y a 5 occasions de capture par saison de capture, correspondant chacune à un mois. La saison de capture ainsi délimitée exclut 56 observations collectées sur les années 2014 à 2016 sur les 328 observations au total.

## 3.1.2 Taille des populations sous condition de populations fermées

#### Choix des modèles codés à l'aide de la « Design Matrice » sous MARK :

Le tableau 3 rassemble les valeurs des AIC obtenues pour chaque modèle appliqué aux jeux de données de Molène et de Sein pour les années 2014, 2015 et 2016. Comme évoqué précédemment, le choix du modèle s'est d'abord fait selon le critère de plus faible valeur de l'AIC. Les modèles 3 et 4 n'ont pas systématiquement été testés étant donné qu'ils intègrent l'hétérogénéité individuelle comme les modèles 1 et 2, et que cette hypothèse est souvent réfutée.

TABLEAU 3: Synthèse des valeurs AIC obtenues avec les différentes « Design Matrice » pour les jeux de données de Molène et de Sein pour les années 2014, 2015 et 2016. Les AIC correspondants aux 6 modèles finalement choisis sont mis en valeur dans les cases de couleur.

		Molène			Sein		
		2014	2015	2016	2014	2015	2016
AIC	Mod1 (20 paramètres)	-64.21	-20.89	-134.26	-5.77	-4.82	17.40
avec hétérogénéité	Mod2 (9 paramètres)	-74.14	-35.16	-156.62	-27.36	-21.86	-11.83
individuelle	Mod3 (8 paramètres)	-74.67	/	/	/	/	/
marviauche	Mod4 (4 paramètres)	49.27	/	/	/	/	/
AIC	Mod5 (10 paramètres)	-76.34	-41.20	-157.14	-16.46	-31.29	-7.75
sans hétérogénéité	Mod6 (7 paramètres)	-78.46	-39.41	-160.92	-16.67	-26.50	-14.82
individuelle	Mod7 (6 paramètres)	-54.09	-41.49	-161.31	-7.83	-19.56	-17.09

Pour Molène, les résultats suggèrent que le meilleur modèle pour estimer l'effectif de la population pour l'année 2014 est le modèle construit avec une variation temporelle des taux de capture et une réponse comportementale, p et c additives. Concernant les années 2015 et 2016, le modèle 7 semble le plus approprié selon le critère AIC : seules les variations temporelles importent car p et c sont identiques. La probabilité de capture en mai 2015 a été fixée à 0 puisque qu'il n'y a pas eu de sortie terrain. Il est à souligner que le modèle 6 aurait pu être retenu pour chacune de ces deux années puisque la différence d'AIC est inférieure à 3. Néanmoins, le modèle 7 est plus intéressant car il comporte moins de paramètres à estimer. Au final, l'hétérogénéité inter-individuelle pi n'est pas prise en compte dans les calculs d'effectif de population de Molène. Cette hétérogénéité inter-individuelle représente la probabilité qu'un individu de la population appartienne à un des deux groupes « facilement capturable » et « difficilement capturable ».

Constant sur chaque saison de capture, pi est estimé à partir du modèle 1 à 0.98 en 2014, à 0.81 en 2015 puis à 1 en 2016 (Annexe 10). Au vu du faible effectif de la population, ces valeurs suggèrent que la distinction de deux sous-groupes n'est pas adaptée ici.

Pour Sein, le choix du modèle le plus approprié pour le jeu de données de l'année 2014 est plus complexe. En effet, à partir du modèle 1 on obtient pi= 0.73 ce qui suggère la présence d'une hétérogénéité inter-individuelle du taux de capture. Cependant, cette population est plus petite encore que celle de Molène, ce qui rend une distinction entre deux groupes peu crédible : les valeurs des paramètres risquent d'être biaisés du fait du petit jeu de données. En conséquence, le modèle 6 a été choisi : selon le critère AIC, c'est le plus adéquat si on ne prend pas en compte l'hétérogénéité inter-individuelle du taux de capture. Pour l'année 2014, on considère donc une hétérogénéité temporelle et une réponse comportementale des individus, avec p et c additives. L'hypothèse d'une hétérogénéité inter-individuelle sur Sein pour 2015 et 2016 est rejetée avec pi= 0.96 dans le modèle 1. Concernant l'année 2015, le modèle 6 semble être le plus approprié pour le jeu de données selon le critère AIC avec une hétérogénéité temporelle et une réponse comportementale des individus, p et c additives. Pour l'année 2016, le modèle 7 avec une hétérogénéité temporelle dans les probabilités de capture paraît le plus adapté (le modèle 6 aurait cependant pu être retenu avec une différence d'AIC inférieure à 3).

En conclusion, les 6 modèles sélectionnés pour Molène et Sein de 2014 à 2016 n'intègrent pas d'hétérogénéité inter-individuelle. Parmi les modèles testés pour le jeu de données de Sein en 2016, aucun n'a pu donner d'intervalle de confiance.

#### Synthèse des estimations des effectifs d'individus marqués :

Cette partie résume les résultats obtenus par les modèles choisis sous MARK à l'aide des « Design Matrix » (DM). Le tableau 4 détaille les estimations d'effectif d'individus marqués et les intervalles de confiance correspondants pour Molène et pour Sein, de 2014 à 2016. Il permet la comparaison avec le nombre d'individus marqués (M2 à M4) effectivement observés chaque année sur Molène et Sein.

TABLEAU 4 : Estimations et intervalles de confiance à 95% des effectifs d'individus marqués pour Molène et Sein calculés par année sous MARK à l'aide des « Design Matrice ». Comparaison avec le nombre d'individus effectivement vus chaque année.

In	dividus marqués	2014	2015	2016
	Estimation	47.97 [46.10 - 83.05]	47.76 [47.08 - 54.51]	48.00 [48.00 - 48.00]
Molène	vus*	47	50	49
	Estimation	26.00 [26.00 - 26.00]	24.00 [24.00 - 24.00]	23.00 [23.00 - 23.00]
Sein	vus*	26	24	24

*Vus\** = individus marqués observés au cours de l'année entière (estimation visuelle d'après le catalogue)

Pour Molène en 2014, l'effectif estimé est de 48 individus, valeur proche des 47 individus marqués effectivement observés sur le terrain. L'intervalle de confiance de [46 – 83] comprend les 47 animaux marqués réellement vus, mais il est démesurément élevé étant donné la petite taille de population.

Concernant l'année 2015, l'effectif des individus marqués est estimé à 48 pour 50 animaux rencontrés en mer. L'intervalle de confiance de [47 - 54] englobe ces 50 individus. Quant à l'année 2016, 48 individus marqués sont estimés, soit un de moins que les 49 animaux identifiés sur le terrain. L'intervalle de confiance est nul. Ces différences sont explicitées dans la partie 4.1.

Pour Sein, les estimations fournies pour 2014 et 2015, respectivement de 26 et 24 individus marqués, correspondent exactement au nombre d'individus effectivement observés sur le terrain ces années-là. Concernant 2016, l'effectif estimé omet un individu par rapport aux 24 animaux vus sur le terrain. Les intervalles de confiance obtenus sont nuls pour les 3 années.

#### Estimation des effectifs de population totale en corrigeant par le ratio $\theta$ :

Le ratio  $\theta$  d'individus marqués sur le nombre total d'individus, calculé pour chacune des années sur Molène et sur Sein, est présenté dans le tableau 5. Les résultats indiquent une différence entre les deux zones, avec par exemple +6% d'individus marqués estimés sur Sein en 2014 par rapport à Molène en 2014. Ce ratio  $\theta$  varie également selon les années pour une même zone : +8% d'individus marqués estimés sur Sein en 2016 par rapport à l'année 2014. Au regard de ces fluctuations, il est pertinent de travailler sur un ratio calculé par zone et par année.

TABLEAU 5 : Estimations du ratio annuel  $\theta$  d'individus marqués (M2 M3 et M4) sur l'ensemble des individus à partir des photographies de groupe, de 2014 à 2016 pour Molène et Sein

	2014	2015	2016
Molène	0.75	0.74	0.74
Sein	0.81	0.81	0.73

Après correction de l'effectif des individus marqués à l'aide du ratio annuel  $\theta$ , les estimations annuelles de la taille totale des populations et leur intervalle de confiance sont présentés par la figure 11 (détails Annexe 11).

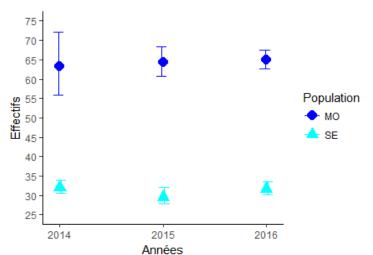


FIGURE 11 : Estimations de la taille totale des populations de Molène et de Sein pour les années 2014, 2015 et 2016, calculées à l'aide du logiciel MARK et corrigées par le ratio annuel  $\theta$  d'individus maraués

La population de Molène est estimée à 63 [56–72] individus au total en 2014, 64 [61-68] en 2015 et 65 [63-68] en 2016. L'intervalle de confiance autour de la valeur estimée s'affine d'année en année puisqu'il est divisé par deux entre 2014 et 2015 et divisé par 4 entre 2014 et 2016. Il donne une précision de plus ou moins 8 individus autour de la valeur estimée en 2014 contre une précision de plus ou moins deux individus en 2016. Au regard des intervalles de confiance qui se chevauchent, la population semble stable. La population de Sein est estimée à

32 [30-34] individus au total en 2014, 30 [28-32] en 2015 puis de nouveau 32 [30-34] en 2016. Les intervalles de confiance sont relativement constants et donnent une marge de plus ou moins deux individus autour de la valeur estimée pour chaque année. Pour Sein aussi la population semble donc stable.

# 3.2 Estimation du taux de survie apparent

## 3.2.1 Choix des modèles et des matrices

Afin de calculer des taux de survie en considérant les populations ouvertes de 2006 à 2016 pour Molène et de 2009 à 2016 pour Sein, il convient d'effectuer au préalable les tests de « Goodness of Fit » (GOF). Dans le cadre de ce travail, les analyses GOF concernent d'éventuels biais dus à des individus transients (test de transience) ou à un effet de trap-dépendance. Les p-valeurs obtenues à l'aide du logiciel U-CARE pour les populations de Molène de 2006 à 2016 et de Sein de 2009 à 2016 sont non significatives (p-value > 0.05). Par conséquent, les individus transients ou l'effet de trap-dépendance sont négligeables sur les jeux de données considérés.

L'utilisation de E-SURGE pour l'analyse du modèle complet (Annexe 8) qui distingue les niveaux de marquage et une hétérogénéité non observable au cours des sessions de terrain ne fournit pas de résultats cohérents ni d'intervalle de confiance fiables pour les estimations de taux de survie et les probabilités de taux de capture. Ce modèle ne paraît pas adapté aux jeux de données provenant de petites populations, et ce, quelles que soient les hypothèses testées concernant les paramètres biologiques considérés (constants, égaux, etc). En effet, les données ne sont pas suffisantes pour distinguer les niveaux de marquages et calculer les paramètres biologiques pour chaque niveau M2 à M4. Le modèle simplifié testé ensuite, qui ne prend pas en compte les niveaux de marquage mais seulement l'hétérogénéité individuelle non observée sur le terrain, fournit également des résultats aberrants. Une fois de plus, la distinction de deux groupes d'individus « facilement capturables » et « difficilement capturables » au sein des populations ne semble pas pertinente. Le modèle finalement choisi est le modèle le plus simple. Les individus « facilement » et « difficilement capturables » sont regroupés dans un état « vivant ».

Différentes hypothèses concernant les paramètres biologiques sont testées à partir de ce modèle simplifié : avec une survie  $\Phi$  et une probabilité de capture p constantes (Mod1), avec une survie constante et une probabilité de capture qui varie dans le temps (Mod2), avec une survie qui varie dans le temps et une probabilité de capture constante (Mod3), avec une survie et une probabilité de capture qui varient dans le temps (Mod4). Les hypothèses du modèle concernant les paramètres biologiques  $\Phi$  et p sont ensuite choisies selon le critère de plus faible valeur de l'AIC. Les résultats obtenus avec le logiciel E-SURGE sont détaillés dans le tableau 6 pour Molène et 7 pour Sein.

TABLEAU 6 : Synthèse des résultats obtenus pour Molène de 2006 à 2016 à partir du modèle simplifié en testant différentes hypothèses sur le taux de survie  $\Phi$  et la probabilité de capture p via le logiciel E-SURGE (QAIC = AIC modifié pour s'adapter au jeu de données)

	Φ	p	nombre de paramètres à estimer	déviance	QAIC
Mod1	constant	constant	2	354.54	358.54
Mod2	constant	varie	11	163.67	185.67
Mod3	varie	constant	10	346.48	366.48
Mod4	varie	varie	15	159.99	189.99
Mod5	constant	varie (fixé à 0 pour 2007 et 2011)	9	163.67	181.67

Pour Molène, la version Mod5 est privilégiée d'après le critère de plus faible valeur de l'AIC, en fixant les probabilités de capture des années 2007 et 2011 à 0 puisque le jeu de données concernant Molène est vide pour ces années-là. Le taux de survie est constant sur la période 2006-2016 et les probabilités de capture varient suivant les années.

Le tableau 7 montre que pour Sein, les hypothèses privilégiées sont les mêmes que celles choisies pour Molène d'après le tableau 7 : le taux de survie  $\Phi$  est constant sur la période 2009-2016 et les probabilités de capture p varient selon le temps. p est cependant fixé à 0 pour les années 2012 et 2013 car le jeu de données concernant Sein ne comporte pas d'observations sur ces périodes.

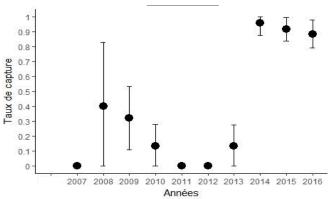
TABLEAU 7 : Synthèse des résultats obtenus pour Sein de 2009 à 2016 à partir du modèle simplifié en testant différentes hypothèses sur le taux de survie  $\Phi$  et la probabilité de capture p via le logiciel E-SURGE (QAIC = AIC modifié pour s'adapter au jeu de données)

	Φ	p	nombre de paramètres à estimer	déviance	QAIC
Mod1	constant	constant	2	211.38	215.49
Mod2	constant	varie	7	76.97	90.97
Mod3	varie	constant	7	210.60	224.60
Mod4	varie	varie	9	73.19	91.19
Mod5	constant	varie (fixé à 0 pour 2012 et 2013)	6	76.97	88.97

# 3.2.2 Probabilités de recapture

A partir du modèle retenu et en prenant un taux de survie constant dans le temps (Mod5), les probabilités de recapture estimées en fonction des années et les intervalles de confiance à 95% sont représentés dans la figure 12. Ce graphique permet de visualiser les probabilités de recapture fixées à 0 pour les années 2007 et 2011 sur Molène, et les années 2012 et 2013 sur Sein. On note des probabilités de recapture très élevées pour Molène comme pour Sein à partir de 2014, avec des intervalles de confiance faibles qui montrent que la quasi-totalité des individus sont recapturés. Les probabilités de recapture estimées en 2008, 2009 et 2010 sur Molène, et en 2010 et 2011 sur Sein sont assez faibles et les intervalles

de confiance très grands. Ces estimations peu précises peuvent être dues au fait que le jeu de données contient moins d'observations ces années-là.



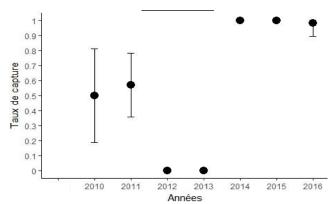


FIGURE 12: Estimations des probabilités de capture annuelles calculées à partir du modèle choisi et pour un taux de survie constant dans le temps, de 2006 à 2016 pour Molène et de 2009 à 2016 pour Sein (intervalle de confiance à 95%)

## 3.2.3 Taux de survie apparent

D'après le modèle retenu et les hypothèses sélectionnées selon le critère du plus faible AIC, le taux de survie apparent  $\Phi$  estimé pour les populations de Molène et de Sein séparément est considéré comme constant sur les périodes d'étude (de 2006 à 2016 pour Molène et de 2009 à 2016 pour Sein).

Le modèle choisi ne distingue pas les individus de niveau de marquage différent, ni une hétérogénéité individuelle dans les probabilités de capture. Ce taux de survie apparent s'applique donc à l'ensemble des individus marqués et correspond à un taux de survie adulte. Il est estimé à 98.4% [95.3% - 99.5%] pour les individus de Molène et à 97.6% [92.8% - 99.2%] pour les individus de Sein.

# 3.3 Résultats fournis par les données des agents du PNMI

Dans cette partie, les méthodes explicitées plus haut sont réutilisées mais en ne considérant que les données collectées par les agents du PNMI. Les observations disponibles sur lesquelles ce travail s'appuie concernent les années 2014, 2015 et 2016 pour Molène et pour Sein, avec une observation supplémentaire sur Molène en 2013.

# 3.3.1 Taille des populations

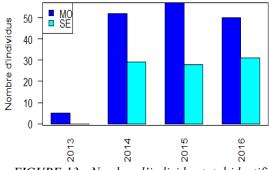


FIGURE 13 : Nombre d'individus total identifiés par année sur Molène et sur Sein par les agents du PNMI

A partir des données collectées par les agents du PNMI uniquement, la figure 13 montre le nombre d'individus marqués et lisses identifiés par année sur Molène et sur Sein.

En ne considérant que les années 2014 à 2016, la condition de fermeture des populations est testée avec le CloseTest sur les différentes saisons de capture. Cette condition

est validée pour Molène et Sein en 2014, 2015 et 2016 que si la

saison de capture comprend 5 occasions de capture (de mai et septembre). Avec une p-value de 0.05, les tests de Stanley et Burnham (1999) et/ou Otis *et al* (1978) ne sont pas significatifs.

Sous MARK, les différents modèles construits à l'aide des « Design Matrice » et explicités précédemment sont choisis selon le critère de plus faible valeur de l'AIC. Si on ne prend que les données provenant des agents du PNMI, le modèle 7 semble le plus adapté pour chacune des années sur Molène comme sur Sein : seules les variations temporelles importent.

TABLEAU 8: Estimations et intervalles de confiance à 95% des effectifs annuels d'individus marqués pour Molène et Sein à partir des données provenant du PNMI uniquement, estimés sous MARK à l'aide des « Design Matrice ». Comparaison avec le nombre d'individus effectivement observés chaque année à partir des données de l'ensemble des contributeurs.

Individus marqués PNMI		2014	2015	2016	
Molène	Estimation	44.00 [44.00 - 44.00]	47.76 [47.08 - 54.51]	38.12 [35.04 - 50.41]	
	vus*	47	50	49	
Sein	Estimation	25.00 [25.00 - 25.00]	23.00 [23.00 - 23.00]	23.00 [23.00 - 23.00]	
	vus*	26	24	24	

Vus\* = individus marqués observés au cours de l'année entière à l'aide des données collectées par tous les contributeurs

Le tableau 8 résume les résultats d'effectif annuel d'individus marqués estimées pour Molène et pour Sein sous MARK et les compare au nombre d'individus effectivement vus en mer sur l'année. Le ratio  $\theta$  calculé séparément sur Molène et sur Sein nécessite l'analyse des observations des autres contributeurs pour obtenir suffisamment de photographies de groupe sur chacune des années. En corrigeant l'effectif des individus marqués calculé sous MARK, il permet d'obtenir la taille annuelle totale des deux populations (Annexe 12).

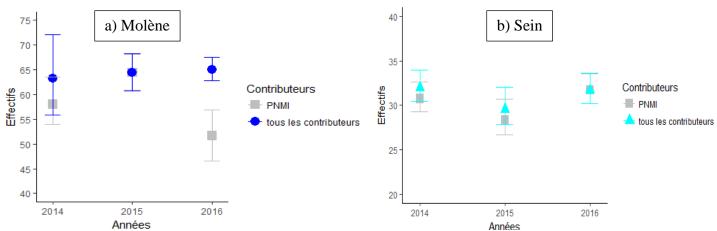


FIGURE 14 : Estimations de la taille totale annuelle des populations de Molène et de Sein de 2014 à 2016. Comparaison entre les résultats obtenus avec les données tous contributeurs confondus et les résultats fournis via les données collectées par les agents du PNMI uniquement.

La figure 14 compare les résultats obtenus avec les données des agents du PNMI avec ceux obtenus à partir de la totalité du jeu de données. On note une baisse évidente de l'effectif de population estimé pour Molène en 2016 avec les données collectées par les agents du PNMI uniquement. En outre, l'intervalle de confiance correspondant est plus grand que celui obtenu avec la totalité du jeu de données pour Molène en 2016, ce qui implique une précision plus faible de l'estimation. Les intervalles de confiance ne sont pas

imbriqués, par conséquent l'erreur est significative. En effet, le nombre d'animaux capturés au cours des 5 sessions sur Molène en 2016 est de 48 si on prend en compte tous les contributeurs, contre 38 individus avec les données provenant du PNMI uniquement.

Concernant les autres estimations, les intervalles imbriqués ne permettent pas d'identifier de différences significatives.

# 3.3.2 Taux de survie apparent

Afin de calculer des taux de survie en considérant les populations ouvertes de 2013 à 2016 pour Molène et de 2014 à 2016 pour Sein, il convient d'effectuer au préalable les tests GOF relatifs à d'éventuels biais dus à des individus transients ou à un effet de trap-dépendance. Les p-valeurs obtenues à l'aide du logiciel U-CARE pour ces deux tests sont significatives (p-value < 0.05). Par conséquent, contrairement aux analyses précédentes effectuées sur la totalité du jeu de données, les individus transients ou l'effet de trap-dépendance ne peuvent être négligés si on ne prend que les données provenant des seuls agents du PNMI.

Une fois encore, le modèle finalement retenu pour le calcul du taux de survie avec E-SURGE est le modèle le plus simple qui ne distingue que les états « vivant » et « mort ». Cela semble logique puisque le jeu de données, déjà faible pour pouvoir distinguer des groupes, s'amoindrit si seules les données provenant des agents du PNMI sont utilisées.

Pour Molène, les hypothèses privilégiées d'après le critère de plus faible valeur de l'AIC sont les mêmes que précédemment : le taux de survie est constant sur la période 2013-2016 et les probabilités de capture varient suivant les années. Pour Sein, les hypothèses retenues diffèrent : le taux de survie et la probabilité de capture sont constants de 2014 à 2016.

TABLEAU 9 : Estimation et intervalle de confiance à 95% du taux de survie apparent  $\Phi$  calculé à partir du modèle retenu pour Molène et pour Sein.  $\Phi$  et la probabilité de capture sont constants dans le temps. Comparaison des résultats obtenus avec les données des agents du PNMI avec ceux obtenus à partir de la totalité du jeu de données.

		Estimation Φ
Molène	PNMI (1)	0.986 [0.762 – 0.999]
Wiolene	tous les contributeurs (2)	0.984 [0.953 - 0.995]
Sein	PNMI (1)	0.971 [0.828 - 0.996]
23111	tous les contributeurs (2)	0.976 [0.928 - 0.992]

Le tableau 9 compare l'estimation du taux de capture  $\Phi$  et son intervalle de confiance pour les populations de Molène et de Sein en fonction du jeu de données considéré (des agents du PNMI uniquement, ou de l'ensemble des contributeurs). En ne prenant en compte que les observations faites par les agents du PNMI, les estimations de  $\Phi$  restent quasiment identiques à celles calculées à l'aide des données collectées par l'ensemble des contributeurs. En revanche, les intervalles de confiance sont nettement plus grands si les observations des autres contributeurs sont exclues du jeu de données. Cet intervalle est multiplié par 5 pour Molène et par 2.5 pour Sein.

## 4 Discussion

La discussion des résultats porte sur la taille des populations de Molène et de Sein, le taux de survie et les obstacles rencontrés au cours de ce travail.

# 4.1 Estimation de la taille des populations

Le tableau 10 résume les estimations de la taille des populations de grands dauphins de Molène et de Sein entre 2014 et 2016 obtenues avec la méthode CMR dans le cadre de ce travail. Il présente les résultats obtenus avec les données de tous les contributeurs de la zone, puis avec les données collectées par les agents du PNMI uniquement.

TABLEAU 10: Estimations et intervalles de confiance à 95% de la taille totale des populations de Molène et de Sein, calculés par année à l'aide du logiciel MARK et corrigés par le ratio annuel  $\theta$  d'individus marqués. Comparaison des résultats obtenus avec les données des agents du PNMI avec ceux obtenus à partir de la totalité du jeu de données.

	Année	Estimation pour Molène	Estimation pour Sein
Tous les contributeurs	2014	63.32 [55.70 - 72.09]	31.97 [30.48 - 33.96]
	2015	64.43 [60.81 - 68.27]	29.55 [27.84 - 32.03]
	2016	64.98 [62.80 - 67.52]	31.69 [30.18 - 33.59]
PNMI	2014	58.03 [54.01 - 63.61]	30.76 [29.28 - 32.66]
	2015	64.40 [60.83 - 68.20]	28.34 [26.67 - 30.69]
	2016	51.64 [46.51 - 56.89]	31.70 [30.21 - 33.55]

Si l'on considère les résultats obtenus à partir des données collectées par les seuls agents du PNMI, il apparaît clairement que l'estimation de la taille de population de Molène en 2016 est fausse. En effet, l'estimation de MARK donne 38 individus marqués, contre 48 individus marqués si on prend en compte les photographies des autres contributeurs (le nombre d'animaux marqués réellement vus en mer étant de 49). Les résultats d'effectifs des autres années pour Molène et pour Sein ne mettent pas en évidence de différence aussi significative. Cette confrontation des résultats justifie notre choix de conserver systématiquement les données collectées par l'ensemble des contributeurs pour estimer la taille des populations, même si les protocoles en mer ne sont pas identiques entre ces derniers.

Les résultats obtenus à partir des données collectées par l'ensemble des contributeurs indiquent que les effectifs des populations de Molène et de Sein sont stables entre 2014 et 2016. La population est estimée, pour ces 3 années, à une soixantaine d'individus sur Molène et à une trentaine sur Sein. Ces effectifs sont relativement faibles mais ils sont courants dans la littérature qui traite des populations sédentaires en milieu côtier et insulaire océanique (Furry et Harrison 2008, Carzon 2017). Les populations de Molène et de Sein sont toutefois bien moins importantes que d'autres populations de grands dauphins côtiers de l'Atlantique nord-est : Cheney et al (2013) estiment la population en Ecosse à 227 [175–384] individus en 2007, et la population de grands dauphins de la mer de la Manche est évaluée à 571 [538 – 640] individus en 2015 (Gally 2016).

A titre de comparaison, les travaux de Le Berre (2000) estiment la population de grands dauphins de Molène à 50 individus. Cette estimation se base sur une méthode de « capture-recapture » non explicitée à partir de 24 individus photo-identifiés. Pour Sein, d'après le comptage de 1997, la population comprend alors 17 individus (Liret 2001). Bien que la comparaison demeure difficile puisque les méthodes d'estimation ne sont pas détaillées, ces résultats suggèrent une augmentation de la taille de population sur les 20 dernières années, quasiment multipliée par 1.3 pour Molène et par 2 pour Sein. Notons qu'il serait intéressant d'obtenir les données sur lesquelles se sont appuyés les travaux de Le Berre (2000) et Liret (2001) afin de refaire les analyses et d'estimer la survie et le recrutement.

De plus, en 2014, la méthode CMR a été utilisée afin d'estimer les effectifs de la population de Sein. Louis et Ridoux (2015) estiment sa taille totale à 29 [29 – 29] individus. Or, notre étude propose un effectif légèrement supérieur de 32 [30 - 34] individus. Les deux travaux ont été réalisés sous MARK avec des modèles en population fermée, mais l'estimation obtenue dans notre étude s'appuie sur 77 sorties en mer rassemblées en 5 occasions de capture (mai à septembre), tandis que Louis et Ridoux (2015) ont travaillé sur 6 sorties en mer correspondant à 6 occasions de capture sur un mois. La différence entre les deux estimations provient probablement de l'échelle de temps : il est possible que certains individus n'aient pas été observés entre mi-aout et mi-septembre 2014, soit au moment des travaux de Louis et Ridoux (2015). Les histoires de capture construites dans le cadre de ce travail prouvent, en effet, que des individus peuvent ne pas être vus certains mois. Il apparaît donc que notre étude se base sur un jeu de données plus important, avec plus de chances de capturer l'ensemble des individus effectivement présents cette année-là sur Sein. En outre, Louis et Ridoux (2015) ont effectué une CMR sur l'ensemble des individus observés sur Sein entre mi-aout et mi-septembre, lisses comme marqués, sans estimer un ratio θ. Or, ce dernier permet d'évaluer une part de non-détection d'individus difficilement identifiables car peu marqués, d'où l'obtention d'un intervalle de confiance non nul. Toutefois, le ratio  $\theta$  peut être biaisé si les photographies utilisées ne sont pas représentatives de l'ensemble des groupes rencontrés, ou bien si la qualité des photographies empêche de distinguer les individus lisses des faiblement marqués M2. Si le deuxième biais a pu être évité en ne prenant que les photographies de groupes de bonne qualité, le premier biais est lié à l'effort de terrain préalable et il est plus compliqué de limiter son impact.

Concernant les années 2014, 2015 et 2016 sur Sein, les bilans du PNMI indiquent que 29 individus ont été vus en 2014, 31 en 2015 et 32 en 2016. Pour les années 2015 et 2016, ces chiffres sont conformes à nos estimations en prenant en compte les intervalles de confiance, à savoir de 30 [28 - 32] individus en 2015 et 32 [30 - 34] en 2016. En revanche, concernant l'année 2014, notre estimation de 32 [30 - 34] individus est supérieure au nombre d'animaux identifiés par le PNMI.

Le CloseTest permet de vérifier la condition de fermeture d'une population afin d'utiliser les modèles en population fermée pour estimer les effectifs d'individus. Nos résultats prouvent que la population est fermée si la saison de capture est choisie chaque année entre les mois de mai et de septembre. Ces résultats concordent avec la biologie du grand dauphin, espèce longévive avec un taux de reproduction

lent et une forte survie inter-annuelle. Pour la saison de capture sélectionnée, certains biais liés à l'échantillonnage irrégulier justifient l'utilisation du test de Stanley et Burnham (1999) en conjonction avec le test d'Otis et al (1978). Par exemple, en 2014 pour Molène, le test de Stanley et Burnham est significatif (p-value < 0.05), avec un effet d'addition détaillé en Annexe 13 (nouveaux individus capturés). L'ajout d'individus entre les occasions de capture 4 et 5 coïncide avec le fait que 8 individus marqués n'ont été repérés qu'en septembre sur Molène (presque la moitié des observations collectées sur cette saison de capture sont en septembre). La fermeture de la population est validée par le test d'Otis et al. Les saisons de capture supérieures à 5 mois n'ont pas pu être retenues : il est possible que la population soit alors considérée ouverte à cause de déplacements d'individus ou de nouvel animal marqué, par exemple.

Les modèles ensuite retenus ne peuvent prendre en compte l'hétérogénéité individuelle car trop peu de données sont disponibles pour former des sous-groupes distincts et estimer les paramètres de manière fiable pour chacun d'eux.

Les intervalles de confiance pour l'effectif d'individus marqués sont obtenus avec MARK. Ils soulignent que les estimations sur Sein sont plus précises que celles sur Molène, et que cette précision augmente sur Molène entre 2014 et 2016. Or, plus le taux de capture est important, plus la précision sera grande (Besnard et Salles 2000). La chaussée de Sein étant une zone plus facile à prospecter et moins grande que Molène, avec une taille de population deux fois plus petite, les individus sont plus aisément capturés dans leur totalité. Les histoires de capture de mai à septembre 2016 sur Sein sont présentées en Annexe 5. Elles montrent une détection de quasiment tous les individus à chaque occasion de capture. Les probabilités de capture sont donc proches de 1 et l'intervalle de confiance obtenu avec MARK peut être nul. C'est pourquoi, après correction par le ratio θ, les intervalles de confiance obtenus pour la taille totale de la population de Sein sont en moyenne plus faibles que ceux de Molène (divisé par 4 en 2014). L'augmentation de la précision de l'estimation concernant Molène entre 2014 et 2016 s'explique quant à lui probablement par l'accroissement du nombre de d'observations sur la zone (multiplié par 5 entre 2015 et 2016), ce qui permet de capturer plus d'individus à chaque session. Le taux de capture s'accroit alors, ce qui en retour augmente la précision des estimations.

Notons encore que les effectifs d'individus marqués estimés sous MARK sont comparés aux individus marqués réellement observés en mer au cours de l'année. En 2015, sur Molène, les individus N0610 et N0620 n'ont été vus qu'en avril. Ils n'ont donc pas été pris en compte dans le jeu de données utilisé sous MARK puisque la saison de capture est définie de mai à septembre, d'où une différence de deux individus entre l'estimation fournie par le modèle et la réalité. L'intervalle de confiance comprend néanmoins ces deux individus en plus. Même chose en 2016 sur Molène et en 2014 sur Sein : dans le jeu de données complet, l'individu N0620 n'apparaît qu'au mois d'avril 2016 sur Molène, tandis que l'individu N0778 n'est observé qu'en mars 2014 sur Sein. Ils échappent alors à la saison de capture retenue dans cette étude.

## 4.2 Estimation du taux de survie apparent

Le taux de survie apparent obtenu dans cette étude à partir des données collectées par tous les contributeurs de la zone est de 98.4% [95.3% - 99.5%] pour Molène de 2006 à 2016 et 97.6% [92.8% - 99.2%] pour Sein de 2009 à 2016.

En revanche, si l'on considère les données collectées par les seuls agents du PNMI, on observe que les estimations du taux de survie sont certes semblables à celles obtenues plus haut, mais qu'elles comportent des intervalles de confiance associés beaucoup moins précis. En effet, ils sont de [76.2% – 99.9%] pour Molène et de [82.8% - 99.6%] pour Sein, soit respectivement 5 et 2.5 fois plus grands que ceux obtenus avec l'ensemble du jeu de données. Les valeurs qu'ils englobent sont aberrantes pour une espèce longévive comme le grand dauphin ; elles n'existent pas dans la littérature, même pour des populations menacées comme celle de Doubtful Sound (Nouvelle Zélande). Ces résultats prouvent une fois de plus que les données provenant d'autres contributeurs sont importantes pour l'étude des populations de Molène et de Sein. Le jeu de données qui nous a été transmis et provenant des seuls agents du PNMI ne concerne que les années 2013 à 2016, période relativement courte pour estimer de manière fiable le taux de survie adulte d'une espèce longévive.

Les estimations du taux de survie obtenues pour Molène et pour Sein à partir de l'ensemble du jeu de données sont comparables, ce qui n'est pas surprenant au regard du faible effectif des deux populations et des conditions environnementales relativement proches entre les deux sites (température de l'eau à l'année, profondeur, courants de marée puissants, etc). De nombreuses études ont estimé le taux de survie adulte chez les populations de grands dauphins sédentaires à travers le monde. Les estimations obtenues varient entre 93.7% pour la population menacée de Doubtful Sound en Nouvelle-Zélande (Currey et al. 2009), à 99.9% pour la population de l'archipel des Açores (Silva et al. 2009). Concernant des populations plus proches, comme celle de la mer de la Manche, Louis (2010) indique dans ses travaux un taux de survie adulte de 98%. Les estimations obtenues pour les populations de Molène et de Sein sont donc en accord avec ceux de la littérature.

Le taux de survie obtenu dans ce travail correspond bien à un taux de survie apparent des adultes. En effet, le jeu de données pour les populations de Molène et de Sein ne permet pas de distinguer des groupes suivant les niveaux de marquage (M2 à M4) ou suivant des différences dans les probabilités de capture (« difficilement » ou « facilement » capturables). Cela peut s'expliquer par le faible effectif des populations et un suivi sur peu d'années, ce qui ne permet pas de fournir des estimations fiables des paramètres si ces derniers sont démultipliés en fonction du nombre de groupes d'individus. Le taux de survie obtenu concerne donc l'ensemble des individus marqués, soit les adultes puisque les animaux naissent lisses. Les modèles retenus pour chacune des deux populations indiquent qu'il est pertinent de considérer le taux de survie constant dans le temps, mais les probabilités de capture qui varient. Ce travail ne met pas en évidence de tendance concernant la survie adulte dans le temps, or c'est un paramètre qui gouverne la dynamique de

population des espèces longévives (Heppell et al. 2000). Toutefois, les populations longévives étudiées étant de faibles effectifs et suivies depuis peu d'années, il est peu crédible de détecter une évolution du taux de survie.

Les sorties terrains ayant été regroupées en une occasion de capture par année, l'estimation du taux de survie est moins sensible aux variations spatiale et temporelle de l'effort de recherche au cours d'une année. Toutefois, les probabilités de captures annuelles sont très hétérogènes : elles sont nulles en 2007 et 2011 pour Molène et en 2012 et 2013 pour Sein, relativement faibles entre 2008 et 2010 pour Molène et entre 2010 et 2011 pour Sein, et quasiment égales à 1 entre 2014 et 2016. Cette hétérogénéité est directement liée au jeu de données incomplet voire nul pour certaines années.

## 4.3 Obstacles rencontrés

Ce travail a rencontré des difficultés de différente nature.

Premièrement, un effort long et fastidieux a été nécessaire pour rassembler les données collectées, les sauvegarder dans la base de données, constituer les catalogues des populations et photo-identifier les animaux (en tenant compte de l'évolution des marques, des nouveaux individus lisses, etc). La photo-identification et les catalogues ont été mis à jour au cours des trois premiers mois de stage avec l'aide du personnel du GECC et du PNMI. Le temps aloué à la photo-identification a été beaucoup plus important que prévu.

Deuxièmement, le jeu de données mis à notre disposition montre clairement l'existence d'une hétérogénéité temporelle due au rythme des sorties, en fonction des années et des mois. Dans le cadre de ce travail, cette hétérogénéité est prise en compte dans les probabilités de capture, qui sont attribuées à chaque mois de la saison de capture pour l'estimation de la taille de population, ou bien à chaque année pour l'estimation du taux de survie inter-annuel. Les modèles CMR en population fermée et ouverte utilisés permettent donc de remédier à ces biais liés à l'échantillonnage.

Troisièmement, nous pouvons supposer qu'il existe une hétérogénéité liée à l'échantillonnage et au traitement des données. Certains individus sont plus régulièrement photographiés, de par leur comportement d'approche ou parce qu'ils sont préférentiellement ciblés lors de la collecte de données.

Enfin, un dernier biais a influencé le jeu de données. Il concerne des individus observés une seule fois et malgré tout comptabilisés dans les catalogues. Dans ce cas précis, il est difficile, voire impossible de déterminer s'il s'agit d'animaux sédentaires nouveaux dans la population, peu capturés en raison de leur comportement de fuite, ou seulement d'animaux de passage. Notons que nous avons la preuve qu'il y a eu des individus de passage dans la population de Molène en 2017. En effet, au cours d'une sortie en juillet, deux nouveaux grands dauphins ont été identifiés sur la zone, dont un très marqué qui n'est pas dans le catalogue de Molène. Nous avons retrouvé ce même individu dans des photographies opportunistes collectées au niveau de Chausey, dans le golfe normand-breton, 2 ans auparavant. Or, des individus de passage (transients) sont susceptibles de biaiser nos résultats, positivement pour l'estimation de l'effectif des populations, ou négativement pour le taux de survie.

# 5 Recommandations pour l'optimisation du suivi sur le long terme

Ce travail a montré la fiabilité des modèles CMR utilisés en population fermée et ouverte pour estimer les effectifs et le taux de survie des populations de grands dauphins de Molène et de Sein. Pour aller plus loin, c'est-à-dire affiner les résultats obtenus, utiliser des modèles plus robustes et avoir accès à d'autres indicateurs (tels que le taux de survie âge-dépendant), nous proposons quelques recommandations destinées à optimiser la collecte et l'analyse des données.

## 5.1 Rythme des sessions de terrain

Dans le cadre de ce travail, seules les sorties réalisées entre mai et septembre ont été utilisées pour l'estimation des effectifs et du taux de survie. Bien entendu, cela ne signifie nullement que les sorties effectuées hors de cette période soient inutiles : elles permettent, entre autres, de maintenir à jour les catalogues, de travailler sur la structure sociale et l'utilisation de l'habitat.

Il existe d'autres modèles CMR, à l'exemple de « Robust design » (Pollock 1982), qui donnent accès à d'autres paramètres démographiques que ceux étudiés ici (recrutement et émigration temporaire notamment). Or, l'échantillonnage adapté au « Robust design » ne s'appuie que sur une période donnée de l'année, par exemple de mai à septembre (schéma Annexe 14). Néanmoins, ce modèle demande une certaine organisation dans le rythme et le nombre des sorties.

C'est pourquoi, nous recommandons, pour adapter les sessions de terrain au modèle « Robust design », de maintenir la saison de capture de mai à septembre, en intensifiant le travail en mer sur les mois de mai, de juillet et de septembre. L'idéal étant d'avoir au moins 3 sorties dédiées au suivi des grands dauphins pour chacun de ces 3 mois.

## 5.2 Prise de données sur le terrain et analyse des photographies

Nous conseillons d'optimiser la prospection en mer, la prise et le tri des photographies pour faciliter le travail de photo-identification et l'exploitation des données.

Tout d'abord, il est nécessaire de définir une zone d'étude précise qui doit être couverte le plus largement possible lors des prospections dédiées aux grands dauphins pour éviter de générer des biais dans l'étude des paramètres démographiques (Besnard et Salles 2000).

Ensuite, il convient d'enregistrer le trajet du bateau (« tracking ») pour connaître l'effort de recherche. Il s'agit de noter l'heure de début et de fin de la prospection des animaux, les pauses, et l'heure à laquelle des individus sont rencontrés. Précisons ici que, même si les grands dauphins ne sont pas vus au cours d'une sortie, cette information reste malgré tout très importante et doit être conservée au même titre qu'une sortie au cours de laquelle ces derniers sont observés. En aucun cas cette sortie ne doit être considérée comme un échec et mise de côté car elle servira à l'étude de l'utilisation du site et de l'habitat.

Les photographies doivent être représentatives du groupe rencontré pour permettre des analyses sur la structure sociale ou le suivi des naissances, par exemple, et ne pas biaiser les estimations des paramètres démographiques comme le taux de survie. Il est important de photographier tous les individus présents sans cibler les plus marqués ou les plus proches du bateau. Il faut également photographier les individus vus ensemble et les associations mère-jeune. Les photographies de groupe sont cruciales pour estimer la proportion d'individus marqués sur l'ensemble de la population : il s'agit du ratio  $\theta$  qui permet d'estimer la taille totale de la population.

Ajoutons aussi que les sauts de grands dauphins permettent parfois de photographier les parties génitales et donc de sexer les animaux. De plus, l'estimation visuelle à partir du bateau de la taille des groupes rencontrés donne une information exploitable pour les analyses d'utilisation du site et de l'habitat.

L'angle de la prise de vue et la qualité de la photographie sont déterminants puisqu'ils permettent de distinguer les encoches et les griffures des ailerons et facilitent, ainsi, l'identification des individus. Le photographe doit être perpendiculaire à l'animal, éviter les contre-jours et, dans la mesure du possible, les photographies floues.

Pour finir, le tri des photographies permet de supprimer les photographies répétitives (même individus ou groupe photographiés à plusieurs reprises au cours d'une même observation). Néanmoins, cette opération doit être effectuée avec attention : un tri trop drastique, en effet, peut faire disparaître des données importantes sur le groupe.

#### 5.3 Gestion des données collectées

La gestion des données collectées permet de faciliter la saisie de données, de limiter les erreurs, de sauvegarder et de partager les informations, et de simplifier leur analyse ultérieure. Les recommandations formulées ici visent un gain de temps dans la collecte et le traitement des données.

L'utilisation d'une base de données partagée en ligne est fortement recommandée pour sauvegarder les photographies et les informations relatives aux sorties de terrain (observateur, zone, coordonnées GPS ou trace de bateau). Premièrement, cet outil permet de rassembler l'ensemble des observations et d'y accéder depuis n'importe quel poste informatique. Deuxièmement, une base de données partagée met en commun les données collectées par les différents contributeurs, tout en permettant de les distinguer clairement et d'effectuer des études distinctes. Troisièmement, une base de données commune permet de comparer les catalogues entre différentes populations pour observer d'éventuels déplacements d'individus entre populations. Enfin, cet outil est essentiel pour homogénéiser le format des données collectées : par exemple, les coordonnées GPS, le niveau de marquage, l'identifiant des individus. Cette standardisation rend les traitements de données et les analyses plus aisés.

Notons ici l'intérêt des outils numériques embarqués, tels que l'application Obsenmer développée par le GECC. Leur utilisation facilite le suivi en mer, sauvegarde les informations relatives à la sortie, permet d'obtenir l'effort de recherche (trace du bateau) et de partager les données en ligne. Le format des

informations est ainsi standardisé. A l'heure de la révolution numérique, ces outils informatiques apparaissent essentiels pour le suivi des grands dauphins car ils offrent un véritable gain de temps et une sécurité dans la sauvegarde immédiate des données.

Les observations doivent être régulièrement sauvegardées sur la base de données, d'une part pour ne pas perdre les photographies collectées en mer, d'autre part pour mener des études basées sur des données actualisées.

# **6** Conclusions et perspectives

Ce travail novateur a permis d'estimer au moyen de la méthode CMR la taille des populations de grands dauphins de Molène et de Sein, ainsi que leur taux de survie adulte. Ces résultats sont fiables et cohérents avec la littérature et la biologie de l'espèce.

Cette étude met également en évidence une augmentation du nombre et de la qualité des données au fil des ans, due en partie à la mise en place d'un suivi régulier par les agents du PNMI. Il apparaît, néanmoins, que les données des agents du Parc ne se suffisent pas à elles-mêmes, et qu'elles doivent encore être associées à celles d'autres contributeurs pour fournir des estimations précises et non biaisées.

Enfin, ce travail montre les limites du jeu de données actuel et propose des améliorations simples pour aller plus loin dans la connaissance de ces populations de grands dauphins.

Certes, la méthode CMR peut paraître très complexe pour l'étude d'une population aussi restreinte que celle de Sein et située sur une zone facile à prospecter. Les individus, marqués comme lisses, étant peu nombreux, il semble plus aisé de les suivre individuellement, et donc de ne pas avoir recours aux méthodes statistiques complexes utilisées ici. Si, pour l'instant, le suivi des grands dauphins sur cette zone est régulier et minutieux, comme le prouvent les catalogues annuels mis à jour et le suivi des naissances effectués par les agents du PNMI, cela ne suffit pas pour certifier qu'un suivi de qualité sera mené sur le long terme. Seule la CMR permet de sortir du champ des analyses purement descriptives et d'ouvrir l'étude de ces populations de grands dauphins à des indicateurs fiables et diversifiés, indispensables dans une démarche de conservation.

A l'avenir, de nouveaux indicateurs, tels que la fécondité, la survie selon les classes d'âge ou les sexes, l'âge-ratio (proportion entre les classes d'âge) ou le sex-ratio, devraient permettre de mener des analyses de viabilité des populations, à l'aide du logiciel ULM (Ferrière et Baron 1996) par exemple. Des modèles déterministes ou stochastiques peuvent en effet aider à comprendre l'influence relative des paramètres démographiques sur le taux de croissance de la population, ainsi que les impacts d'éventuelles menaces environnementales ou anthropiques. L'identification des indicateurs qui influencent le plus la dynamique de population permettra de cibler les efforts de conservation et donc optimiser les mesures mises en oeuvre.

## Références bibliographiques

Anderson, D. R., K. P. Burnham, and G. C. White. "Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture-recapture studies." *Journal of Applied Statistics* 25.2 (1998): 263-282.

Armstrong, D. P., and J. G. Ewen. "Estimating impacts of poison operations using mark-recapture analysis and population viability analysis: an example with New Zealand robins (Petroica australis)." *New Zealand Journal of Ecology* (2001): 29-38.

Bearzi, G., D. Holcer, and G. Notarbartolo di Sciara. "The role of historical dolphin takes and habitat degradation in shaping the present status of northern Adriatic cetaceans." *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14.4 (2004): 363-379.

Besnard, A., and J. M. Salles. "Suivi scientifique d'espèces animales. Aspects méthodologiques essentiels pour l'élaboration de protocoles de suivis. Note méthodologique à l'usage des gestionnaires de sites Natura 2000." *Rapport DREAL PACA*, *pôle Natura* 62 (2000): 169.

Bossart, G. D. "Marine mammals as sentinel species for oceans and human health." *Veterinary Pathology* 48.3 (2011): 676-690.

Carzon P. "Paramètres démographiques et organisation sociale d'une communauté de grands dauphins, tursiops truncatus, exposée au tourisme dans l'archipel des Tuamotu". Soutenance de diplôme Ecole Pratique des Hautes Etudes, le 23/06/2017 au CNRS Montpellier

Ceballos, G., and P. R. Ehrlich. "Mammal population losses and the extinction crisis." *Science* 296.5569 (2002): 904-907.

Ceballos, G., et al. "Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction." *Science advances* 1.5 (2015): e1400253.

Cheney, B., et al. "Integrating multiple data sources to assess the distribution and abundance of bottlenose dolphins Tursiops truncatus in Scottish waters." *Mammal Review* 43.1 (2013): 71-88.

Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. "Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models." *Modeling demographic processes in marked populations*. Springer US, 2009. 845-865.

CITES. *Annexes I, II et III* [en ligne]. 04/04/2017. https://cites.org/fra/app/appendices.php (Consulté le 21/06/2017)

Couet, P. "De l'identification des animaux aux modèles mathématiques: une remise en question des méthodes usuelles de suivi des populations. Le cas de la population de grands dauphins (Tursiops truncatus) en mer de la Manche". Mémoire de Master 2, Université de Nice Sophia-Antipolis, 2015, 33 p.

Currey, R. JC, S. M. Dawson, and E. Slooten. "An approach for regional threat assessment under IUCN Red List criteria that is robust to uncertainty: the Fiordland bottlenose dolphins are critically endangered." *Biological Conservation* 142.8 (2009): 1570-1579.

Currey, R. JC, et al. "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 (2009): 658-670.

Davison, A. C., and D. V. Hinkley. "Bootstrap methods and their application". Vol. 1. Cambridge university press, 1997.

de Segura, A. Gomez, et al. "Abundance of small cetaceans in waters of the central Spanish Mediterranean." *Marine Biology* 150.1 (2006): 149.

Ferrey, M., A. Collet, and C. Guinet. "Statut et comportement social du Grand Dauphin Tursiops truncatus Mont. 1821 dans le Bassin d'Arcachon." (1993).

Ferrière, R., and J. P. Baron. "Matrix population models applied to viability analysis and conservation: theory and practice using the ULM software." *Acta (Ecologica, 1996, 17 (6)* 629 (1996): 656.

Fletcher, D., et al. "Bias in estimation of adult survival and asymptotic population growth rate caused by undetected capture heterogeneity." *Methods in Ecology and Evolution* 3.1 (2012): 206-216.

Fury, C. A., and P. L. Harrison. "Abundance, site fidelity and range patterns of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Tursiops aduncus) in two Australian subtropical estuaries." *Marine and Freshwater Research* 59.11 (2008): 1015-102

Gally, F. "Les grands dauphins sédentaires Tursiops truncatus du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013". Mémoire, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 2014.

Gally, F. "Suivi de la population de grands dauphins sédentaires du golfe normand-breton et de baie de Seine". Rapport de synthèse pour l'année 2015, GECC, 2016.

GECC. *Le grand dauphin – Tursiops truncatus* [en ligne]. 2014. https://gecc-normandie.org/2014/12/12/legrand-dauphin-tursiops-truncatus (Consulté le 20/06/2017)

GECC. "Les grands dauphins en mer de la Manche : synthèse des résultats de l'étude de trois ans". Bilan d'étude, 2014.

GECC. "Structure génétique et conservation des populations de grands dauphins en Europe". Rapport d'étude, 2013.

Hackshaw, A. "Statistical formulae for calculating some 95% confidence intervals." A Concise Guide to Clinical Trials (2009): 205-207.

Heppell, S. S., H. Caswell, and L. B. Crowder. "Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data." *Ecology* 81.3 (2000): 654-665.

Hooker, S. K., and L. R. Gerber. "Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: the potential importance of megafauna." *AIBS Bulletin* 54.1 (2004): 27-39.

INPN-MNHN. *Tursiops truncatus (Montagu 1821)* [en ligne]. 2017. https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\_nom/60927 (Consulté le 20/06/2017)

INSEE. *Comparateur de territoire* – *Commune d'île-Molène* [en ligne]. 2014. https://www.insee.fr/fr/statistiques/1405599?geo=COM-29084 (Consulté le 19/07/2017)

IUCN 2012. *Tursiops truncatus. The IUCN Red List of Threatened Species* [en ligne]. 2012, Version 2017-1. http://www.iucnredlist.org/details/summary/22563/0 (Consulté le 22/06/2017)

Jean, C., S. Ciccione, et al. "Photo-identification method for green and hawksbill turtles-First results from Reunion." *Indian ocean turtle NewsLeTTER* 11 (2010): 8-13.

Kelly, M. J. "Computer-aided photograph matching in studies using individual identification: an example from Serengeti cheetahs." *Journal of Mammalogy* 82.2 (2001): 440-449.

Labach, H., F. Dhermain, and F. Dupraz. "Suivi de la population de grands dauphins Tursiops truncatus le long des côtes provençales (Méditerranée nord-occidentale)." *Scientific Reports of Port-Cros national Park* 28 (2015): 49-64.

Le Berre, N. "Estimation de la taille de la population de grands dauphins de l'archipel de Molène". Rapport de maîtrise « Biologie des populations et des écosystèmes – mention milieu marin », Université de Bretagne occidentale, Brest, 2000. 19 p

Lebreton, J. D., et al. "Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies." *Ecological monographs* 62.1 (1992): 67-118.

Liret, C. "Domaine vital, utilisation de l'espace et des ressources: Les grands dauphins, Tursiops truncatus de l'île de Sein [Home range, habitat and resource use: Bottlenose dolphins, Tursiops truncatus of l'île de Sein] ". Ph.D. dissertation, University of Bretagne Occidentale, Brest, France, 2001. 155 pp.

Louis, M. "Dynamique de population et structure sociale du grand dauphin, *Tursiops truncatus*, en Normandie". Mémoire de Master 2, Université de La Rochelle, 2010, 45 p.

Louis, M., et al. "Strong bonds and small home range in a resident bottlenose dolphin community in a Marine Protected Area (Brittany, France, Northeast Atlantic)." *Marine Mammal Science* (2017).

Louis, M. and V. Ridoux. *Suivi des grands dauphins et petits cétacés dans le parc naturel marin d'Iroise*. Analyse des données. Convention num 920/UMS 3462/PNMI. Observatoire Pelagis, La Rochelle, France, 2015. 30pp.

Mills, L. S., M. E. Soulé, and D. F. Doak. "The keystone-species concept in ecology and conservation." *BioScience* 43.4 (1993): 219-224.

Nevoux, M. "Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques: importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle". Diss. Université de La Rochelle, 2008.

Nicholson, K., et al. "Abundance, survival and temporary emigration of bottlenose dolphins (Tursiops sp.) off Useless Loop in the western gulf of Shark Bay, Western Australia." *Marine and Freshwater Research* 63.11 (2012): 1059-1068.

Olesiuk, P. F., G. M. Ellis, and J. KB Ford. "Life history and population dynamics of northern resident killer whales (Orcinus orca) in British Columbia". Canadian Science Advisory Secretariat, 2005.

Otis, D. L., et al. "Statistical inference from capture data on closed animal populations." *Wildlife monographs* 62 (1978): 3-135.

Panigada, S., et al. "Monitoring winter and summer abundance of cetaceans in the Pelagos Sanctuary (northwestern Mediterranean Sea) through aerial surveys." *PloS one* 6.7 (2011): e22878.

PNMI. *Le périmètre du Parc naturel marin d'Iroise* [en ligne]. 07/03/2011. http://www.parc-marin-iroise.fr/Le-Parc/Territoire/Le-perimetre-du-Parc (Consulté le 21/06/2017)

PNMI. *Orientations de gestion* [en ligne]. 2012. http://www.parc-marin-iroise.fr/Le-Parc/Objectifs/Orientations-de-gestion (Consulté le 22/06/2017)

- Pollock, K. H. "A capture-recapture design robust to unequal probability of capture." *The Journal of Wildlife Management* 46.3 (1982): 752-757.
- Team, R. Core. "R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2014. R Foundation for Statistical Computing." (2016).
- Roberge, JM, and P. E. R. Angelstam. "Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool." *Conservation Biology* 18.1 (2004): 76-85.
- Schipper, J., et al. "The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge." *Science* 322.5899 (2008): 225-230.
- Silva, M. A., et al. "Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration." *Marine Ecology Progress Series* 392 (2009): 263-276.
- Simberloff, D. "Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?." *Biological conservation* 83.3 (1998): 247-257.
- Smith, H. C., Pollock, K., Waples, K., Bradley, S., & Bejder, L. (2013). Use of the robust design to estimate seasonal abundance and demographic parameters of a coastal bottlenose dolphin (Tursiops aduncus) population. *PloS one*, 8(10), e76574.
- Stanley, T. R., and J. D. Richards. "Software Review: A program for testing capture–recapture data for closure." *Wildlife Society Bulletin* 33.2 (2005): 782-785.
- Stanley, T. R., and K. P. Burnham. "A closure test for time-specific capture-recapture data." *Environmental and Ecological Statistics* 6.2 (1999): 197-209.
- Turchin, P. "Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis". Vol. 35. Princeton University Press, 2003.
- Turvey, S. T., et al. "First human-caused extinction of a cetacean species?." *Biology letters* 3.5 (2007): 537-540.
- Urian, K., et al. "Recommendations for photo- identification methods used in capture- recapture models with cetaceans." *Marine Mammal Science* 31.1 (2015): 298-321.
- Wells, R. S., and M. D. Scott. "Bottlenose dolphin Tursiops truncatus (Montagu, 1821)." *Handbook of marine mammals: the second book of dolphins and porpoises* 6 (1999): 137-182.
- White, G.C., D.R Anderson., K.P. Burnham, D.L. Otis, 1982. "Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations". Report LA-8787-NERP. Los Alamos National Laboratory, 1982. 235.
- White, G. C., and K. P. Burnham. "Program MARK: survival estimation from populations of marked animals." *Bird study* 46.sup1 (1999): S120-S139.
- Whitehead, H., and T. Wimmer. "Heterogeneity and the mark recapture assessment of the Scotian Shelf population of northern bottlenose whales (Hyperoodon ampullatus)." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62.11 (2005): 2573-2585.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. "Analysis and management of animal populations". Academic Press, 2002. 306.
- Wilson, B., P. S. Hammond, and P. M. Thompson. "Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population." *Ecological applications* 9.1 (1999): 288-300.

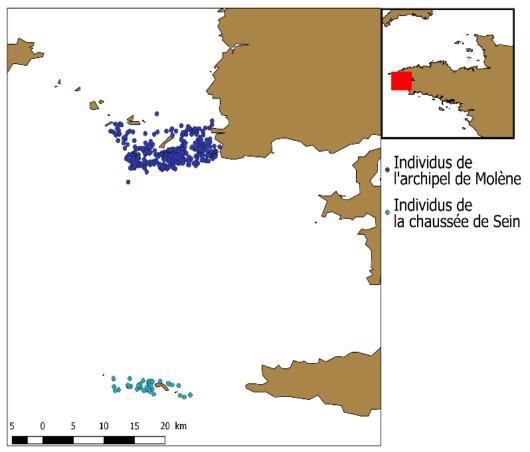
Würsig, B., and T. A. Jefferson. "Methods of photo-identification for small cetaceans." *Individual recognition of cetaceans: Use of photo identification and other techniques to estimate population parameters* (1990): 43-51.

Zacharias, M. A., and J. C. Roff. "Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique." *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11.1 (2001): 59-76.

Zanuttini C. "Evaluation de la contamination chimique chez les grands dauphins (Tursiops truncatus) du golfe normand-breton : Analyses et résultats obtenus à partir de biopsies". Rapport réalisé par le GECC et financé par l'AESN et la Fondation d'Entreprise Total, 2016. 96 p.

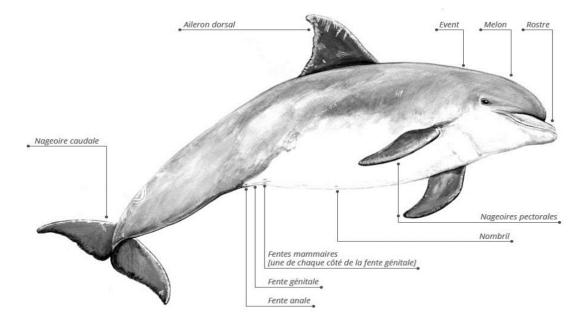
## Annexe 1

Cette carte effectuée avec QGIS situe les populations de grands dauphins du PNMI à partir de 401 positions d'individus sur Molène et 79 sur Sein, de 2012 à 2016.



## Annexe 2

Morphologie du grand dauphin (Tursiops truncatus) : dessin de Chloé Yzoard.



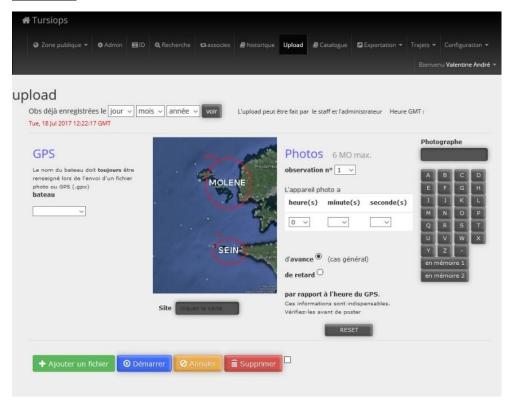
Extrait du tableau Excel regroupant toutes les observations de grands dauphins prises en compte lors de cette étude et intégrées sur la base de données *Tursiops* du Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (étude ciblée sur les zones de l'archipel de Molène et de la chaussée de Sein).

Date observat	heure de	heure de	Lieu	trace bateau	description localisation	points gps	bateau	Source	intégré à bd-tursiops	nb photos
12/05/2016	16:07	16:40	Sein					Dinan Schlumberger		5
13/05/2016	09:17	09:37	Sein					Dinan Schlumberger		5
13/05/2016	18:04	18:19	Molène					Philippe Bordes		26
14/05/2016	13:42	13:48	Molène					Philippe Bordes		18
15/05/2016	08:44	08:52	Molène					Philippe Bordes		9
16/05/2016	10:14	10:28	Molène					Philippe Bordes		9
16/05/2016	11:41	12:10	Sein					Dinan Schlumberger		4
16/05/2016	13:09	13:46	Molène					Philippe Bordes		13
16/05/2016	14:22	16:27	Sein					Dinan Schlumberger		6
17/05/2016	08:23		Sein					Dinan Schlumberger		1
26/05/2016	14:32	14:39	Molène					Yannis Turpin		19
03/06/2016	12:22	12:23	Molène					Yannis Turpin		18
04/06/2016	10:57	12:09	Molène					Philippe Bordes		30
04/06/2016	15:57	16:16	Molène					Philippe Bordes		28
05/06/2016	12:57	13:13	Molène					Philippe Bordes		44
06/06/2016	12:51	14:25	Sein			oui		Mickael Buanic		67
07/06/2016	10:57	11:13	Molène					Philippe Bordes		18
09/06/2016	09:31	09:33	Molène					Philippe Bordes		4
09/06/2016	12:22	12:53	Molène					Philippe Bordes		31
11/06/2016	10:27		Molène					Philippe Bordes		1
11/06/2016	14:29	14:31	Molène					Philippe Bordes		7
15/06/2016	14:51	15:08	Sein			oui		Mickael Buanic		8
15/06/2016			Molène					Yannis Turpin		2
16/06/2016	10:13	11:17	Sein			oui		Mickael Buanic		4
16/06/2016	11:32	12:36	Sein			oui		Mickael Buanic		9
16/06/2016	18:29	18:40	Sein					Dinan Schlumberger		2
18/06/2016			Molène					Yannis Turpin		3
19/06/2016	10:01	10:34	Molène	oui		oui	targazh	François Gally		46
19/06/2016	11:02	11:15	Molène	oui		oui	targazh	François Gally		28
21/06/2016	10:45	12:30	Molène	oui		oui	targazh	François Gally		190
21/06/2016	12:04	12:16	Sein					Dinan Schlumberger		6
21/06/2016	13:58	14:07	Molène	oui		oui	targazh	François Gally		12

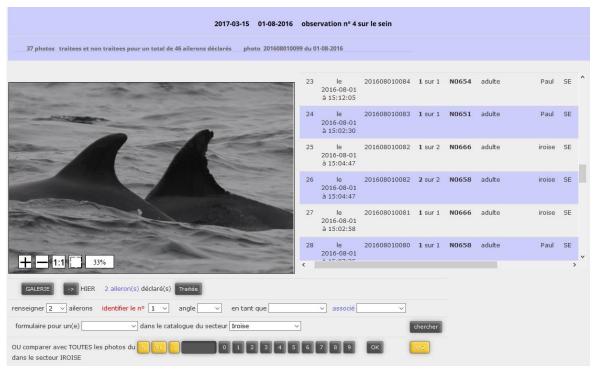
#### Annexe 4

Extrait de la base de données *Tursiops* en ligne : interface de téléchargement d'une nouvelle observation (extrait 1) et interface de photo-identification (extrait 2).

#### Extrait 1:



#### Extrait 2:



#### Annexe 5

Exemple des histoires de capture obtenues pour les individus marqués de la population de Sein de 2009 à 2016.

Chaque ligne correspond à un individu de la population qui comprend en tout 27 grands dauphins marqués ajoutés au catalogue depuis 2009. Pour chaque ligne, le code binaire correspond à l'histoire de capture de l'individu concerné. Ce code binaire comprend 8 chiffres puisque nous avons ici choisi des sessions de terrain (« occasions de capture ») qui correspondent à une année chacune, de 2009 à 2016. Le chiffre « 1 » indique que l'individu a été observé au cours de la session de capture (au cours de l'année donc, pour cet exemple). Le chiffre « 0 » signifie que l'individu n'a pas été observé. Ainsi, l'individu 1 a été vu au moins une fois en 2009, en 2010 et en 2011 mais n'apparait plus dans le jeu de données par la suite.

L'indicatif « 1 ; » à chaque fin de ligne est un code pour le format de fichier utilisé avec le logiciel MARK. Il indique le nombre de dauphins qui présentent cette histoire de capture.

Les modèles dits en population fermée ont été ajustés sous MARK pour estimer la taille des populations. Ils sont codés à l'aide de l'outil « Design Matrice » (DM). La DM initiale, la plus complète construite pour cette étude, est représentée ici et correspond au modèle 1. Elle intègre les hypothèses suivantes : hétérogénéités temporelle et individuelle et réponse comportementale des animaux après la première capture.

B1 pi	B2 int	B3 e	B4 h	B5 t1	B6 t2	B7 t3	B8 t4	B9 e1h	B10 e12	Parm	B11 e13	B12 e14	B13 h11	B14 h12	B15 h13	B16 h14	B17 e*h*t2	B18 e1h13	B19 e1h14	B20 f0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1:pi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2:p	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	3:p	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	4:p	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	5:p	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	6:р	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	7:p	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	8:p	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	9:p	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	10:p	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	11:p	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	12:c	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	13:c	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	14:c	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	15:c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	16:c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	17:c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	18:c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	19:c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20:f0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

L'hétérogénéité individuelle mentionnée dans cette étude est une caractéristique non systématiquement observable sur le terrain : deux sous-groupes distinguent les individus « facilement capturables » des individus « difficilement capturables ». Le paramètre Π (« pi », colonne B1) représente la probabilité pour qu'un individu de la population appartienne à l'un des deux sous-groupes (la probabilité pour qu'un individu soit dans le second sous-groupe étant alors de 1-Π). Ce paramètre est supposé constant dans le temps, donc il n'aura pas d'interaction avec les colonnes modélisant les différentes occasions de capture.

La DM initiale distingue également les probabilités p et c (réponse comportementale, via la colonne B3 « e »). Ensuite, l'hétérogénéité individuelle est prise en compte (via la colonne B4, « h ») : elle permet de séparer deux groupes « facilement capturable » et « difficilement capturable » pour lesquels les taux de capture peuvent être différents (M2 moins repérables ou comportement de fuite par exemple). Enfin, cette DM tient compte des 5 occasions de capture (seulement 4 colonnes t1 à t4 nécessaires), et elle permet diverses interactions entre les paramètres.

Pour chaque histoire de capture possible, le nombre d'individus concernés est connu, excepté pour la dernière histoire de capture représentée via f0. Celle-ci est calculée à partir de la taille de population moins les individus associés à toutes les autres histoires de capture.

Au total, 20 paramètres composent la DM pour coder le modèle 1.

Différentes hypothèses ont été testées à partir de cette DM initiale en la modifiant au fur et à mesure :

- Mod1 : codé par la DM initiale, avec hétérogénéités temporelle et individuelle, et réponse comportementale des animaux après la première capture
- Mod2 : identique à M1 mais avec *p* et *c* additives (on élimine pour cela les colonnes d'interactions double ou triple)
- Mod3 : identique à M2 mais *p* et *c* confondues (pas de réponse comportementale, colonne « e » supprimée)
- Mod4 : hétérogénéité individuelle mais pas temporelle, et pas de réponse comportementale (colonne t1 à t4 supprimées)

Les modèles suivants ne prennent pas en compte l'hétérogénéité individuelle (colonne « h » et interactions h\*t supprimées).

- Mod5 : hétérogénéité temporelle et réponse comportementale, p et c non additives
- Mod6 : hétérogénéité temporelle et réponse comportementale, p et c additives
- Mod7 : hétérogénéité temporelle (p et c confondues)

#### Annexe 7

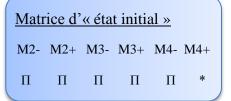
Script R permettant d'obtenir l'estimation et l'intervalle de confiance à 95% de la taille de la population totale. Ils sont obtenus à l'aide de la méthode du bootstrap paramétrique basé sur la distribution des deux composantes: nombre d'individus marqués obtenus sous MARK et ratio  $\theta$ .

```
1 setwd('H:/Valentine/taille_pop_finale2')
 3
    library(boot)
    library(MASS)
    # modélisation du ratio
 6
    ratio_data<-read.csv2('SE2016.csv',h=T) # si on s'intéresse à la population de Sein en 2016
    model_ratio<-glm(cbind(nb_marques,nb_lisses)~1,family=binomial,data=ratio_data)
                                             # récupération de la matrice de variance-covariance des estimates
    matcov<-vcov(model_ratio)</pre>
10
    beta<-coef(model_ratio)
                                            # récupération des estimates
    n<-10000
                                             # nombre de boostrap
                                            # tirage aléatoire des valeurs de beta (estimates) dans la distribution issues des betas
12 rp_ratio<-mvrnorm(n, beta, matcov)
13
    # ici les valeurs d'estimation du nombre de marqués de MO_2014_DM - décliner avec les autres fichiers
14
    N_estim<-23.000000
15
    N_se<-0.4291602E-023
16
                                            # tirage aléatoire des valeurs de beta (estimates) dans la distribution issues des betas
   rp_N<-mvrnorm(n, N_estim, N_se)
17
18
19
    # combinaison des deux
20 Ntot<-rp_N/inv.logit(rp_ratio)</pre>
    # sortie des résultats - médiane puis IC à 95%
23 quantile(Ntot, probs=c(0.5,0.025,0.975))
```

Matrices d'« état » et d'« évènements » construites pour les estimations de taux de survie en population ouverte. Les hypothèses concernant le modèle initial, le plus complet, sont progressivement simplifiées. Les jeux de données complets concernant chacune des deux populations ont été analysés séparément en utilisant les mêmes modèles, les mêmes hypothèses et la même méthodologie.

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 \*, qui équivaut à 1-somme des autres paramètres à estimer.

#### Modèle initial le plus complet : (5 matrices)



#### Matrice d'état 1 : « survie » M2-M2+M3-M3+M4-M4+mort M2-Φ Φ M2+M3-Φ Φ M3+M4-Φ M4+Φ Mort

<u>Matri</u>	ce d'éta	at 2 : « t	ransitio	on marq	uage »		
	M2-	M2+	M3-	M3+	M4-	M4+	mort
M2-	*	-	Ψ	-	Ψ	-	-
M2+	-	*	-	Ψ	-	Ψ	-
M3-	-	-	*	-	Ψ	-	-
M3+	-	-	-	*	-	Ψ	-
M4-	-	-	-	-	*	_	_
M4+	_	_	_	_	_	*	_
Mort	-	-	-	-	-	-	*

 $\Pi$ ,  $\Phi$ ,  $\Psi$ , t et p : paramètres à estimer sur lesquelles des hypothèses sont faites (égalité, etc.)

\* : paramètre complémentaire

- : valeur nulle, non estimé

#### Matrice d'état 3 : « transition facilement/difficilement capturable » M2-M2+M3-M3+M4-M4+mort M2t M2+M3t M3+t M4-M4+Mort

			t » : caj	
	non-vu	vu M2	vu M3	vu M4
M2-	*	p	-	-
M2+	*	p	-	-
M3-	*	-	p	-
M3+	*	-	p	-
M4-	*	-	-	p
M4+	*	-	-	p
<b>M</b> ort	*	-	_	_

Les hypothèses de travail invariables sont les suivantes : même taux de survie pour les individus de même niveau de marquage, possibilité de passer de l'état « + » vers l'état « - » et inversement, pas de transition possible vers un niveau de marquage inférieur, pas d'incertitude concernant l'identification du niveau de marquage.

#### Modèle finalement choisi, après simplification : (3 matrices)

Matrice d'« état initial »

vivant

\*

Matrice d'« état » : survie

vivant mort

vivant Φ \*

mort - \*

Matrice d'« évènement » : capture

non-vu (0) vu (1)

vivant \* p

mort \* -

Fichier excel extrait de la base de données Tursiops pour chaque année :

Analyse	NumSortie	Date	NumObs	NumPhoto	Heure	NbAilerons	NumAileron An	gle ID	Statut	Sexe	Marquage	Latitude	Longitude
oui	-	21/06/2016	1	2,0161E+11	11:44:49	2	1	90 NL0588	j			48,327402	-4,84063
oui		21/06/2016	1	2,0161E+11	11:44:49	2	2	90 N0685	р			48,327402	-4,84063
oui	+	21/06/2016		2,0161E+11	11:39:47	1	1	90 N0610	ad		9	48,325932	-4,841787
oui	-	21/06/2016		2,0161E+11	11:50:46	1	1	270 N0637	ad			48,327709	-4,847112
oui		21/06/2016		2,0161E+11	11:57:19	1	1	90 N0618	ad			48,329912	-4,858101
oul	-	21/06/2016		2,0161E+11	11:57:42	1	1	270 N0614	ad			48,330057	-4,858736
oui	1	21/06/2016		2,0161E+11	11:32:30	2	1	270 N0629	ad			48,32642	-4,849609
oui	-	21/06/2016	1	2,0161E+11	11:32:30	2	2	270 N0617	ad			48,32642	-4,849609
oui	+	21/06/2016	31	2,0161E+11	11:57:52	1	1	90 N0614	ad		1 3	48,330115	-4,858991
oui		21/06/2016		2,0161E+11	11:57:08	2	1	90 N0618	ad			48,329845	-4,857804
oui	1	21/06/2016		2,0161E+11	11:57:08	2	2	90 N0637	ad			48,329845	-4,857804
oui		21/06/2016	1	2,0161E+11	11:58:11	1	1	90 N0616	ad			48,330238	-4,859511
oui	1	21/06/2016	1	2,0161E+11	11:39:46	2	1	90 N0638	ad			48,325927	-4,841792

## Annexe 10

Synthèse des valeurs de pi (hétérogénéité inter-individuelle) obtenues à partir de la « Design Matrice » initiale, pour les jeux de données de Molène et de Sein sur les années 2014, 2015 et 2016

		Molène		Sein			
	2014	2015	2016	2014	2015	2016	
pi (DM initiale)	0.98	0.82	1	0.73	0.96	0.96	

## Annexe 11

Estimations et intervalles de confiance à 95% de la taille totale des populations de Molène et de Sein, calculés par année à l'aide du logiciel MARK et corrigés par le ratio annuel  $\theta$  d'individus marqués

	Année	Estimation
Molène	2014	63.32 [55.70 - 72.09]
	2015	64.43 [60.81 - 68.27]
	2016	64.98 [62.80 - 67.52]
	2014	31.97 [30.48 - 33.96]
Sein	2015	29.55 [27.84 - 32.03]
	2016	31.69 [30.18 - 33.59]

Estimations et intervalles de confiance à 95% de la taille totale des populations de Molène et de Sein. Ils sont calculés par année à l'aide du logiciel MARK en utilisant uniquement les données provenant du PNMI, et corrigés par le ratio annuel θ d'individus marqués

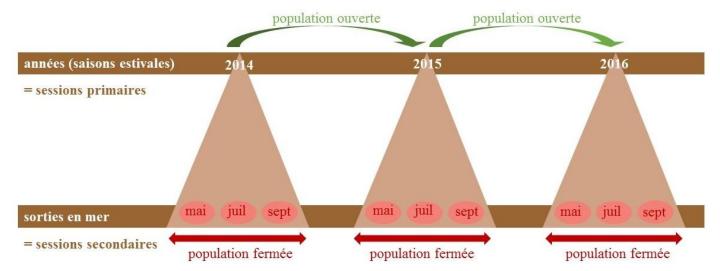
	Année	Estimation (PNMI)
	2014	58.03 [54.01 - 63.61]
Molène	2015	64.40 [60.83 - 68.20]
	2016	51.64 [46.51 - 56.89]
	2014	30.76 [29.28 - 32.66]
Sein	2015	28.34 [26.67 - 30.69]
	2016	31.70 [30.21 - 33.55]

#### Annexe 13

Résultats obtenus par le CloseTest appliqué au jeu de données de la population de Molène en 2016. Le test de Stanley et Burnham (1999) est utilisé en conjonction avec le test d'Otis et al (1978). Un effet d'addition est souligné entre les occasions de capture 4 et 5.

```
Data Input File= G:\Valentine\close test\HistoireCaptureMO 5sessions 2014 2014.txt
         N hat= 46
         M t+1= 46
      Occasions= 5
 CH Data Format= List-directed input
Stanley & Burnham Closure Test (Low p-values suggest population not closed):
 Chi-square statistic=
                        28.52406
                 df=
             p-value=
                        0.00003
Otis et al. (1978) Closure Test (Low p-values suggest population not closed):
                         4.11555
             z-value=
                        0.99998
             p-value=
Component Statistics of Stanley & Burnham Closure Test
                                  df p-value
   Component Chi-square
______
Tests for additions to population (Low p-values suggest there were additions)
             27.10116
     NR vs JS
                                    2.
                                               0.00000
               -1.00000
    M_t vs NM
                                               1.00000
Tests for losses from population (Low p-values suggest there were losses)
    M_t vs NR 1.42290
     NM vs JS
                0.00000
                                               1.00000
Subcomponent Statistics of the NR vs JS Test
(Low p-values on the j-th occasion indicates there were additions
to the population between occasions j and j+1)
     Occasion Chi-square
                                               p-value
                           1.
           2.
              20.28634
                                              0.00001
           3
                Insufficient data for test
                                               0.00904
```

Schéma de proposition du rythme des sorties pour analyser les données collectées à l'aide des modèles « Robust design » :



Afin d'utiliser les modèles « Robust design » dans les analyses CMR, on distinguera les périodes de capture « primaires » des périodes de capture « secondaires ».

Dans le suivi des grands dauphins du PNMI, les sessions primaires peuvent correspondre à la saison estivale de chaque année, par exemple de mai à septembre. En effet, la condition de fermeture de population a pu être vérifiée sur cette période-là, et les sorties en mer sont moins contraignantes pour les agents de terrain. Chaque session primaire se compose de sessions secondaires, espacées les unes des autres mais assez proches pour considérer la population fermée dans ce laps de temps. Dans le cas présent, trois sessions secondaires peuvent se détacher : les mois de mai, de juillet et de septembre.

Il s'agit ensuite de conserver un effort de terrain relativement constant pour chaque période secondaire, afin de construire des histoires de capture représentatives des populations. Dans le cas du PNMI et selon le temps qui peut être consacré au suivi des grands dauphins, on pourrait penser à 3 journées dédiées au suivi des grands dauphins pour chaque période secondaire (mai, juillet et septembre). Ces trois journées peuvent se décliner en 5 ou 6 demi-journées par exemple.