



**Rapport de stage de Master 2**  
**Biologie et Santé de l'Environnement, parcours Biologie Marine**  
Université Nice Sophia-Antipolis  
Grand Château B.P. 2135 06103 CEDEX  
28 Avenue Valrose  
06000 NICE

**STRUCTURE SOCIALE DES GRANDS DAUPHINS (*TURSIOPS TRUNCATUS*) EN  
MER DE LA MANCHE.**



**BLANDEL Laila**

Juin 2018

*Travail encadré par :*

**François Gally**

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

**Aurélien Besnard**

Maître de conférences  
Centre d'Ecologie Fonctionnelle  
et Evolutive  
1919, route de Mende  
34293 Montpellier 5

**Pauline Couet**

Doctorante GECC et  
Centre d'Ecologie Fonctionnelle  
et Evolutive  
1919, route de Mende  
34293 Montpellier 5

Rapport disponible en ligne sur le site du GECC : [www.gecc-normandie.org](http://www.gecc-normandie.org)



UMR 5175  
CENTRE D'ÉCOLOGIE  
FONCTIONNELLE  
& ÉVOLUTIVE

## SOMMAIRE

<b>Liste des figures et des tableaux .....</b>	<b>3</b>
<b>Liste des abréviations .....</b>	<b>3</b>
<b>Remerciements.....</b>	<b>4</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>5</b>
<b>Mots-clefs.....</b>	<b>5</b>
<b>1. Introduction .....</b>	<b>6</b>
1.1. <i>Etat de l'art</i> .....	6
1.2. <i>Mise en contexte</i> .....	8
1.3. <i>Hypothèses et objectifs</i> .....	9
<b>2. Matériel et Méthodes.....</b>	<b>10</b>
2.1. <i>Présentation de l'espèce</i> .....	10
2.2. <i>Présentation de la zone d'étude</i> .....	10
2.3. <i>Les données</i> .....	11
2.3.1. La collecte des données .....	11
2.3.2. L'analyse des photographies collectées .....	11
2.4. <i>Construction de la structure sociale</i> .....	13
2.4.1. Choix de l'échantillon .....	13
2.4.2. Présentation de la SNA – Social Network Analysis .....	13
2.4.3. Indice d'associations .....	14
2.5. <i>Caractéristiques annexes de la structure sociale</i> .....	15
2.5.1. Associations préférentielles .....	15
2.5.2. Détection de communautés .....	15
2.5.3. Variables sociales .....	16
<b>3. Résultats .....</b>	<b>17</b>
3.1. <i>L'échantillon sélectionné</i> .....	17
3.2. <i>Structure sociale des grands dauphins de 2008 à 2016</i> .....	17
3.3. <i>Caractérisation de la structure sociale</i> .....	19
3.3.1. Associations préférentielles .....	19
3.3.2. Détection de communautés .....	20
3.3.3. Analyse spatiale.....	22
3.3.4. Identification des individus clés .....	23
<b>4. Discussion.....</b>	<b>24</b>
4.1. <i>Amélioration et actualisation des méthodes</i> .....	24
4.2. <i>Analyse de la structure sociale</i> .....	25
4.3. <i>Les limites de l'étude</i> .....	26
4.4. <i>Recommandations et perspectives</i> .....	27
<b>Références.....</b>	<b>30</b>
<b>ANNEXE 1 – Individus clés par variables sociales .....</b>	<b>32</b>
<b>ANNEXE 2 – Caractéristiques des individus de l'échantillon.....</b>	<b>33</b>

## Liste des figures et des tableaux

Figure 1 : Carte de la zone d'étude prospectée par le GECC de 2008 à 2016 (p.10).

Figure 2 : Niveaux de marquage des grands dauphins (p.12).

Figure 3 : Sociogramme des grands dauphins de 2008 à 2016 (p.17).

Figure 4 : Distribution des indices d'associations SRI (p.18).

Figure 5 : Test de permutations des associations préférentielles (p.19).

Figure 6 : Sociogramme des grands dauphins de 2008 à 2016 représenté en fonction des différentes communautés (p.20).

Tableau 1 : Composition des groupes sociaux définis par l'analyse du coefficient de modularité en fonction du sexe (p.21).

Tableau 2 : Tableau 2 : Composition des groupes sociaux définis par l'analyse du coefficient de modularité en fonction du niveau de marquage (p.21).

Figure 9 : Répartition géographique des individus composant les trois communautés (p.22)

Figure 10 : Distribution des individus pour chaque variable sociale (p.23)

## Liste des abréviations

GECC : Groupe d'Etudes des Cétacés du Cotentin

CEFE : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

SNA : Social network Analysis

CMR : Capture-Marquage-Recapture

HWI : Half-Weight Index

SRI : Simple Ratio Index

SD : Standard deviation ou écart-type

CV : Coefficient de variation

## Remerciements

Je tiens à exprimer mes vifs remerciements à François Gally pour m'avoir permis de réaliser ce stage en biologie marine que je n'espérais plus et pour sa bienveillance tout au long de mon stage.

Je remercie Aurélien Besnard du CEFE pour sa supervision, ses remarques et ses directives visant à orienter mon stage. Merci, aussi à Pauline Couet, en thèse au GECC et au CEFE, pour son aide, sa disponibilité et ses réponses à mes nombreuses questions. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma sincère gratitude.

Merci à Richard Joffre, directeur du CEFE, de m'avoir ouvert les portes de son laboratoire de recherche, ainsi qu'à tous les membres de l'équipe BEV pour leur accueil chaleureux, la bonne humeur générale et les bons moments passés en leur compagnie.

Merci également à l'ensemble des enseignants de la licence « Bio-informatique et Mathématiques », ainsi qu'à ceux du Master « Biologie et Santé de l'Environnement » de Nice qui ont su me transmettre la passion et l'envie d'en apprendre toujours d'avantage.

Je remercie toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à l'avancement de ce stage. Je pense notamment aux adhérents du GECC, ainsi qu'aux bénévoles qui, avec leur soutien et leur motivation, contribuent chaque jours aux avancées du GECC.

Je tiens à remercier également Louiselle Riedmatten pour les relectures de ce rapport.

Merci, bien évidemment, à l'AESN ainsi qu'à MAAF assurances SA pour leur financement qui a rendu ce travail possible.

Une pensée à ma famille, à mes amis et à mon compagnon, qui ont toujours cru en moi et m'ont poussée à atteindre mes objectifs. Une pensée particulière à mon père qui m'a transmis le goût des sciences.

## Abstract

The description of the organization of animal populations and the evolution of their demography represents a complex issue. To improve its precision, the description of their social structure is often used. It is in that purpose that the GECC, Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin, aims at defining the characteristics of the social structure of the Bottlenose Dolphins, populations that they have been studying since 2007. The work presented in this manuscript focuses on two objectives. First, to establish the social structure of English Channel's bottlenose dolphins using transparent and up-to-date methods, and secondly, to extract information on the specificities of their functioning. With regard to this first objective, a program was developed on R, taking into account the various stakes, advantages and disadvantages of the statistical models used in the field, and statistical analyzes of observation's data were conducted. Then, the social structure established by these methods was represented and analyzed. Results describe a social structure that is characteristic of this species with dynamic associations and varying in time. Similarly, the results indicate a presence of a unique population, but divided into three communities of similar composition, which are distributed in different parts of the area of study. Finally, the results made it possible to identify the key individuals, having a particular importance in the structure of this population. This work permitted to increase the adaptability of the methods used by GECC to establish the social structure of bottlenose dolphins, improve their knowledge, and lay foundations for long-term monitoring.

## Mots-clefs

Grand dauphin (*Tursiops truncatus*), structure sociale, social network analysis, animaux sociaux, comportement animal

# 1. Introduction

## 1.1. Etat de l'art

La structure sociale se définit comme l'ensemble des relations sociales liant les membres d'une même population animale (Hinde, 1976), ainsi que les variations de ces liens au cours du temps (Whitehead, 2008). Elle s'étudie à travers l'analyse des réseaux sociaux (Sueur, 2015). Hinde (1976) définit une relation sociale comme étant l'ensemble des interactions et des associations entre deux individus. Une interaction est un comportement par lequel les individus agissent et s'influencent. Les interactions sociales peuvent être de diverses natures : il peut s'agir d'agression, de coopération, de communication etc. Une association, quant à elle, se définit par la fréquence de temps où deux individus sont vus ensemble. Plusieurs critères peuvent influencer les associations entre individus, tels que l'âge, le sexe, les liens de parenté, le comportement, les préférences, la personnalité, les régimes alimentaires, etc (Whitehead, 2008). Chez les éléphants de savane d'Afrique (*Loxodonta africana*), par exemple, les associations sont favorisées par les liens de parenté (Archie et al., 2006).

Cette capacité à interagir avec les membres de sa propre espèce est particulièrement développée chez les animaux dits « sociaux ». On constate que ces comportements sociaux évoluent lorsque les bénéfices liés à la vie en groupe (coopération, diminution du risque de prédation, partage d'informations) sont supérieurs aux coûts (compétition, transfert de pathogènes) (Majolo et Huang, 2018). Selon les caractéristiques de l'espèce et le contexte environnemental, des compromis entre ces bénéfices et ces coûts apparaissent et constituent la base des stratégies sociales employées par les animaux pour améliorer leur valeur sélective (Shane et al., 1986). Grâce à l'étude de la structure sociale, ces stratégies peuvent-être identifiées et comprises, au niveau de l'espèce, de la population ou de l'individu (Sueur, 2015). Cette compréhension, permet en retour, de mieux connaître le fonctionnement des populations et donc de définir des mesures de conservation adaptées pour les protéger (Sueur, 2015).

Les caractéristiques générales propres à une espèce vont favoriser l'adoption de stratégies sociales et donc une certaine structuration sociale. On parle de différents niveaux de socialité : des espèces sont par exemple plutôt solitaires, d'autres vivent en meutes ou en petits groupes stables variant peu dans le temps, et d'autres encore vivent dans des groupes variant beaucoup en taille et en composition dans le temps et dans l'espace (Majolo et Huang, 2018). Chez le dauphin de Risso (*Grampus griseus*) (Harteman et al., 2008), les groupes d'individus sont stables et varient peu. Chez le dauphin obscur (*Lagenorhynchus obscurus*), les groupes se forment (fusion) et se scindent (fission) très

régulièrement au cours du temps (Pearson et al., 2016). Ce niveau de socialité est qualifié de société à haut degré de fusion-fission (Aureli et al., 2008).

Au sein d'une même espèce, on peut aussi observer une grande variabilité de la structure sociale qui peut s'expliquer par la diversité des conditions environnementales dans lesquelles évoluent chaque population. Les facteurs écologiques, comme la complexité de l'environnement, les variations climatiques, la disponibilité en ressources, sont autant de paramètres qui influencent le choix des stratégies sociales et donc la structure sociale d'une population. En effet, chez le grand dauphin (*Tursiops truncatus*), la structure sociale est généralement caractérisée par des associations fluides et dynamiques, variant au cours du temps (Connor et al., 2000). Cependant, dans une population de grands dauphins vivant dans l'estuaire du Doubtful Sound, en Nouvelle-Zélande, l'environnement restreint et la faible disponibilité des ressources alimentaires ont favorisé l'évolution de la coopération conduisant à des associations fortes et stables dans le temps entre les individus (Lusseau et al., 2003).

Les compromis qui régissent les stratégies sociales existent aussi au niveau individuel et peuvent pousser un individu à interagir, ou à ne pas interagir, avec un autre individu selon le contexte. Certains individus iront même plus loin, en adoptant une position centrale, c'est-à-dire en ayant de nombreux liens et reliant plusieurs individus au sein de la population. Ces individus font un compromis entre les avantages et les inconvénients liés à cette position centrale. A titre d'exemple, les femelles macaque japonais (*Macaca fuscata*), ayant une position centrale ont aussi plus de parasites intestinaux (MacIntosh et al., 2012). Chez les mâles grands dauphins, une position centrale dans la structure sociale peut favoriser la longévité (Stanton et Mann, 2012).

Les choix individuels peuvent modifier la structure du réseau social qui, à son tour, peut influencer le comportement ainsi que la valeur sélective de l'individu, tel que sa survie (Stanton et Mann, 2012) ou son succès reproducteur (Shane et al., 1986), à travers la transmission d'informations essentielles à la survie (Whitehead, 2010) ou la transmission de maladies (MacIntosh et al., 2012). L'apparition de changements naturels ou anthropiques peut altérer la structure sociale et tous les paramètres qui en dépendent. Ansmann et al., (2012) montrent à travers l'étude de la structure sociale que les actions humaines, comme la pêche, peuvent influencer la division d'une population en sous populations (communautés), partageant des caractéristiques et des décisions communes. La structure sociale apparaît donc comme un système adaptatif complexe influencé à la fois par les caractéristiques de l'espèce, de l'environnement, les choix individuels. L'ensemble de ces paramètres s'influencent et influence la structure sociale.

Le grand dauphin a une structure sociale à haut degré de fission-fusion caractérisée par des associations fluides et dynamiques, variant dans le temps (Connor et al., 2000). D'après Connor et al., (2000), les associations chez les grands dauphins ont tendance à s'organiser autour des classes d'âge ou du sexe. Ainsi, durant les trois premières années de leur vie, les jeunes passent plus de 50% de leur temps en association proche avec leur mère (Gibson et Mann, 2008). Les femelles semblent avoir aussi plus d'interactions sociales avec les groupes mères-jeunes (Smolker et al., 1992) et ces groupes sont plus grands lorsque les jeunes sont des nouveau-nés (Mann, 2000). Les associations femelles-femelles semblent d'ailleurs plus fortes lorsqu'elles partagent un état reproductif similaire (Moller et Harcourt, 2008) ou en période de vèlage (Smith et al., 2016). Dans certaines populations, enfin, les mâles formeraient même de petits groupes de deux à quinze individus en moyenne pour coopérer et augmenter leurs chances de se reproduire (Shane et al., 1986).

Le grand dauphin est une espèce d'une importance écologique majeure. Il fait partie des espèces bio-indicatrice (DCSMM, 2008). Sa présence, mais aussi son absence, ainsi que les variations de ses paramètres démographiques donnent des indications sur l'état de santé général de l'environnement. En tant que prédateur supérieur, il exerce un rôle régulateur sur toute la chaîne trophique inférieure. L'altération de l'habitat peut de ce fait non seulement avoir de lourdes conséquences pour l'espèce, mais aussi pour l'ensemble de la faune et de la flore de son écosystème. En France, plusieurs mesures législatives ont été mises en œuvre pour protéger les mammifères marins et, par conséquent, le grand dauphin, comme la directive habitats faune flore (1992) et la directive cadre stratégie en milieu marin (DCSMM, 2008). Ces accords et conventions ont pour objectif de mettre en place des programmes de surveillance des populations afin de caractériser leur état de conservation et de déterminer si les mesures de gestions employées sont efficaces.

## 1.2. Mise en contexte

Le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (GECC), fondé en 1997, a pour mission l'étude et la préservation des mammifères marins en mer de la Manche. En 2007, cette association s'est spécialisée dans le suivi des grands dauphins de la zone. Il s'agit d'une population importante et stable. En 2016, sa taille a été estimée à 426 individus. Sédentaires et côtiers, les grands dauphins de cette population évoluent dans des eaux peu profondes et occupent une vaste zone allant de la baie de seine à la baie de Saint-Brieuc. Cette zone suscite un grand intérêt pour les activités humaines : la pêche côtière, le trafic maritime, ainsi que l'énergie nucléaire y sont très développés. Plus récemment, dans le cadre de la transition écologique, l'installation de parcs éoliens et de fermes hydroliennes sont en projet.

Dans ce contexte, le GECC souhaite améliorer les connaissances sur la population et l'estimation de ses paramètres démographiques. C'est pourquoi, il a initié en 2016, en collaboration avec Aurélien Besnard du CEFE de Montpellier, une thèse qui a pour but de développer de nouvelles méthodes et de nouveaux outils pour estimer et prédire plus précisément les variations démographiques chez les petits cétacés. Dans cet objectif, l'étude simultanée de la structure sociale et de la dynamique des populations est un enjeu majeur pour perfectionner le suivi chez les petits cétacés. En effet, plusieurs études montrent que la structure sociale permet de mieux comprendre les processus sociaux et leur influence sur les paramètres démographiques (Stanton et Mann, 2012 ; Shane et al., 1986). Cependant, le lien entre structure sociale et dynamique des populations est complexe et peu documenté car cette axe de recherches est très récent et en constante évolution (Gupta et al., 2017).

### 1.3. Hypothèses et objectifs

Dans ce cadre, le GECC souhaite comprendre comment la structure sociale peut contribuer à l'amélioration du suivi chez les petits cétacés. Intégré dans ce vaste projet, ce stage a pour but de mettre en évidence ce que l'étude de la structure sociale apporte comme informations sur le fonctionnement de la population des grands dauphins de la mer de la Manche. Dans un premier temps, ce travail s'attache à actualiser et à améliorer les méthodes utilisées jusqu'ici par le GECC pour effectuer la structure sociale de cette population. Dans un second temps, il décrit et identifie les caractéristiques de la structure sociale de la population des grands dauphins de la mer de la Manche sur un échantillon couvrant une grande période allant de 2008 à 2016. Pour ce faire, le matériel et les méthodes utilisées pour cette étude seront présentés. Les résultats obtenus seront finalement discutés avant d'émettre des propositions pour les recherches avenir.

## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1. Présentation de l'espèce

Le grand dauphin, (Montagu 1821), est un petit cétacé à dent (odontocète) de la famille des delphinidés. Il mesure de 2 à 4 mètres et peut peser plus de 300 Kg. C'est une espèce longévive pouvant atteindre une cinquantaine d'années. Le grand dauphin atteint sa majorité sexuelle entre 7 et 10 ans pour les femelles et 10 à 13 ans pour les mâles. On le retrouve dans tous les océans du monde, généralement en zones tempérées et tropicales. Il peut être nomade, sédentaire ou migrateur, vivre près des côtes ou en pleine mer selon les populations (Connor et al., 2000).

### 2.2. Présentation de la zone d'étude

**Carte de la zone d'étude prospectée par le GECC de 2008 à 2016 :**



*Figure 1 : Carte de la zone d'étude (en rouge) prospectée par le GECC pour l'étude des grands dauphins entre 2008 et 2016. Les îles d'Aurigny, Sercq et Guernesey ne sont pas prises en compte dans cette zone, car peu de grands dauphins y ont été observés.*

La zone prospectée par le GECC entre 2008 et 2016, et donc la zone d'où proviennent les données collectées pour ce travail, s'étend de la baie de Saint-Brieuc à la baie de Seine (figure 1). Elle correspond à une surface d'environ 7000 km<sup>2</sup>. Cette zone d'étude a été délimitée en fonction des observations régulières de grands dauphins appartenant à la population de la mer de la Manche faites par le GECC. Elle englobe l'île anglo-normande de Jersey et les archipels des Minquiers, des Ecréhous et de Chausey. Les îles d'Aurigny, Sercq et Guernesey ne sont pas prises en compte dans cette zone, car peu de grands dauphins y ont été observés.

## 2.3. Les données

### 2.3.1. La collecte des données

Le jeu de données utilisé dans cette étude se compose de photographies d'ailerons de grands dauphins de la mer de la Manche prises entre 2008 et 2016. Ces données ont été collectées par le GECC, lors de sorties en mer dédiées au suivi de la population. Lorsque le GECC repère un groupe de grands dauphins, la procédure pour la collecte des données est la suivante : le bateau s'approche lentement et s'adapte à leur vitesse tout en conservant une distance de sécurité d'environ 20 m, afin de diminuer le dérangement occasionné. Débute alors le travail d'observation et la photographie des ailerons de grands dauphins. Nous entendons ici par groupe un ensemble d'individus séparés par moins de 500 m. Lorsque l'ensemble des animaux semble avoir été photographié, le bateau reprend sa prospection. Ces sorties ont lieu lorsque les conditions météorologiques offrent une bonne visibilité pour l'observation, soit, par beau temps, sans pluie et avec peu de vent (< 3 sur l'échelle de Beaufort).

Pour cette étude, l'échantillon de départ comporte 309 sorties ce qui correspond à plus de 2235 heures de prospection réalisées entre 2008 et 2016. Au cours de cette période, 30 sorties ont été réalisées en moyenne chaque année. Durant ces sorties, 601 groupes ont été inventoriés. Au total, le jeu de données contient 55 654 photographies d'ailerons de grands dauphins.

### 2.3.2. L'analyse des photographies collectées

Les photographies d'ailerons collectées entre 2008 et 2016 ont été analysées par photo-identification. Cette méthode permet d'identifier les individus d'une population animale à partir de photographies prises sur le terrain. Elle repose sur la présence de marques naturelles permettant de distinguer les individus. Chez les dauphins, les marques prennent la forme de griffures, de cicatrices, de décoloration, de pigmentation ou d'encoches dues à des morsures, etc. Elles apparaissent lors d'interactions sociales entre les animaux. L'aileron et la partie supérieure du corps du grand dauphin sont des zones visibles et souvent marquées. C'est pourquoi, la photo-identification repose, pour ces animaux, sur des photographies d'ailerons. Ces marques évoluent tout au long de la vie des individus. Ainsi, lorsque le grand dauphin est jeune, son aileron est sans marque : on dit qu'il est lisse. Avec le temps, son aileron se couvre de marques et devient identifiable. Cette évolution est relativement lente et l'on peut reconnaître les individus d'une année sur l'autre grâce à un travail de suivi régulier. Plus l'aileron est marqué, plus il est unique et donc facilement identifiable, sans risque d'erreur (figure 2). Un niveau de marquage peut être attribué à chaque aileron photographié sur une échelle allant de 1 à 4 :

- M1 : Aileron sans encoche, « lisse ».
- M2 : Aileron avec de petites encoches. Identifiable, mais erreur possible.
- M3 : Aileron avec des encoches de taille moyenne. Facilement identifiable.
- M4 : Aileron avec de grandes encoches. Très facilement identifiable.

### Niveaux de marquage des grands dauphins :



Figure 2 : Niveaux de marquage des grands dauphins du moins marqué (M1) au plus marqué (M4). Photographies du GECC.

Les photographies de bonne qualité collectées au cours des sorties en mer sont versées dans la base de données OBSenMER. Il s'agit d'une plateforme collaborative qui facilite la saisie et l'analyse des observations en mer. Chaque cliché d'aileron est ensuite comparé au catalogue de référence de la base de données. Soit l'aileron correspond à un individu déjà identifié et on lui attribue le même numéro d'identification, soit il s'agit d'un nouvel aileron et on lui donne un nouvel identifiant. Seuls les individus pour lesquels l'identification est possible (présence de marques ou de signes distinctifs) sont ajoutés à la base de données. Au final, grâce à la photo-identification, 738 individus différents ont été identifiés à partir des photographies collectées entre 2008 et 2016.

Hormis la description de l'aileron et de son niveau de marquage, la photo-identification fournit des informations supplémentaires sur les individus de la population, tels que le sexe des individus obtenu par sexage moléculaire ou par la méthode de sexage développée par le GECC. Ainsi, parmi les 738 individus identifiés, 167 sont des mâles, 169 des femelles et 402 sont des individus dont le sexe n'a pu être déterminé par manque d'information. Concernant le niveau de marquage, cet échantillon de 738 individus comprend 230 individus M1, 301 individus M2, 124 individus M3 et 83 individus M4.

## 2.4. Construction de la structure sociale

### 2.4.1. Choix de l'échantillon

Pour construire une structure sociale fiable et robuste, les données utilisées doivent posséder plusieurs critères. Premièrement, elles doivent être issues d'un échantillonnage spatio-temporel homogène. Dans ce contexte, seules les données collectées de 2008 à 2016 et durant les mois de juin, juillet, août et septembre ont été conservées. La période estivale, en effet, est la plus propice aux sorties en mer, ce qui favorise un échantillonnage régulier et homogène de la zone d'étude, contrairement aux autres saisons où les sorties sont plus disparates et moins nombreuses. Le choix de la période estivale permet aussi de supprimer d'éventuels biais dans la structure sociale liés à son évolution possible au cours des saisons. Deuxièmement, les individus M1, à savoir ceux avec un niveau de marquage très faible (aileron lisse), ont été retirés de l'échantillon car ils ne peuvent être identifiés avec certitude. Quatrièmement, lorsqu'un groupe de dauphins n'a pas été entièrement photographié, l'observation a été considérée comme inutilisable pour la structure sociale et donc exclue de l'échantillon. Dans ce cas de figure précis, en effet, il est impossible de savoir si un individu est associé, ou pas, à un autre. Pour terminer, un seuil minimum de 5 identifications par individu a été requis (Whitehead, 2008) afin d'éviter les biais induits par un faible nombre d'observations et d'éliminer les individus de passage. Ces critères très restrictifs diminuent drastiquement l'échantillon de départ mais sont nécessaires pour construire la structure sociale.

### 2.4.2. Présentation de la SNA – Social Network Analysis

L'analyse des réseaux sociaux (SNA) est une approche d'étude sociologique basée sur la théorie des réseaux (Sueur, 2015). Elle permet de représenter la structure sociale d'un ensemble d'individus sous forme de réseau : les individus sont des points, dit « nœuds », et les connexions entre deux individus sont des traits, dit « liens ». Cette représentation en réseau permet de comprendre et d'identifier les différentes stratégies sociales employées par les individus, et ce, à plusieurs niveaux : au niveau de l'individu, de la paire d'individus (dyade) et de la population (Sueur, 2015). A travers la SNA, il est possible de donner une valeur à chaque lien du réseau. On parle alors de réseau pondéré. Dans notre cas, un « lien » représente une association entre deux individus. Cette association peut être plus ou moins forte. L'indice d'associations permet de caractériser « le lien » entre chaque paire d'individus et de lui donner une valeur.

### 2.4.3. Indice d'associations

Les indices d'associations comme le Simple Ratio Index (SRI) (Ginsberg et Young, 1992) et le Half Weighted Index (HWI) (Cairns et Schwager, 1987) permettent de calculer la fréquence d'associations entre deux individus (Whitehead 2008). Dans le cas précis de la structure sociale, deux individus sont considérés comme associés lorsqu'ils sont vus au sein d'un même groupe. Le HWI est l'indice le plus souvent utilisé chez les cétacés car il permet de réduire le biais des individus manqués sur le terrain (présent, mais non-observé), ce qui est fréquent avec les animaux évoluant sous l'eau (Whitehead, 2008). En effet, le HWI considère que la moitié des individus vus seuls sont en réalité associés avec un individu sous l'eau non observé. Mais la manière de réduire ce biais est arbitraire et controversée au sein de la communauté scientifique (Hoppitt et Farine, 2017). Ginsberg et Young (1992) argumentent que l'emploi du SRI doit être généralisé car si les indices d'associations sont comparés entre les paires d'individus ou au sein des populations, il est moins préoccupant d'avoir un biais similaire, même grand, pour toutes les paires (le cas du SRI), plutôt qu'un biais réduit, estimé de façon arbitraire (le cas du HWI). Pour cette raison, dans cette étude, le SRI a été retenu pour calculer la fréquence d'associations pour chaque paire d'individus. La formule du SRI est la suivante :

$$SRI = \frac{X}{X + YA + YB}$$

Où X est le nombre de fois où A et B sont vus ensemble, dans un même groupe, YA le nombre de fois où l'individu A est observé sans B, YB le nombre de fois où B est vu sans A. L'indice d'associations est compris entre 0 (jamais vus ensemble) et 1 (toujours vus ensemble). Si l'indice est proche de 1, les deux individus sont considérés comme fortement associés et, inversement, s'il est proche de 0, les deux individus sont considérés comme faiblement associés (Whitehead, 2008). La racine carrée de la variance des indices d'associations de la population, soit l'écart-type (SD) et l'écart-type divisé par la moyenne, soit le coefficient de variation (CV), sont aussi calculés. Cela permet d'avoir une idée de la dispersion des valeurs par rapport à la moyenne des indices d'associations dans la population. Les indices d'associations calculés pour chaque paire possible d'individus au sein de la population donnent une indication sur la force de l'association entre deux individus. Ces indices d'associations sont regroupés dans une matrice, dite matrice d'associations, qui est à la base de la construction du réseau social. Cette matrice peut être visualisée en sociogramme, aussi appelé diagramme de réseau social, et permet de tester l'unité de la population (Whitehead, 2008).

## 2.5. Caractéristiques annexes de la structure sociale

A partir des indices d'associations regroupés dans la matrice d'associations, il est possible d'effectuer différents tests et calculs donnant des informations sur les caractéristiques de la structure sociale, au niveau de la population, de la paire d'individus ou de l'individu.

### 2.5.1. Associations préférentielles

Une première condition lorsqu'on étudie la structure sociale est de vérifier l'existence d'associations préférentielles au sein de la population Bejder et al., (1998). Pour cela, un test de permutation est effectué suivant la méthode de Monte-Carlo, soit 10 000 permutations qui ont été générées en suivant les recommandations de Bejder et al., (1998) et celles de Whitehead (2008). Le test est répété trois fois pour s'assurer de la stabilité de la significativité du résultat (Whitehead, 2008). Si la distribution des indices de la matrice d'associations calculés précédemment est plus grande que les 10 000 distributions des indices des matrices d'associations permutées selon un modèle aléatoire, alors il y a bien présence d'associations préférentielles.

### 2.5.2. Détection de communautés

Une communauté, ou encore une sous-population, ou plus simplement un groupe, comme on l'entend ici, est un ensemble d'individus partageant plus de liens entre eux qu'avec les autres individus de la population. L'identification de communautés permet d'améliorer la compréhension du fonctionnement de la population. Plusieurs techniques ont été développées pour détecter des communautés au sein d'une population. L'une des techniques les plus utilisées consiste à mesurer la modularité du réseau (mesure de la qualité d'un partitionnement de nœuds d'un réseau). Le coefficient de modularité peut se calculer à partir des indices d'associations et de la formule suivante:

$$Q = \frac{\sum_{I,J} \alpha_{IJ} \delta(c_I, c_J)}{\sum_{I,J} \alpha_{IJ}} - \frac{\sum_{I,J} \hat{\alpha}_{IJ} \delta(c_I, c_J)}{\sum_{I,J} \hat{\alpha}_{IJ}}$$

Où  $\alpha_{IJ}$  est l'indice d'associations des individus I et J,  $\hat{\alpha}_{IJ}$  est la valeur attendue de  $\alpha_{IJ}$  si les individus s'associent de manière aléatoire,  $\delta(c_i, c_j) = 1$  si I et J appartiennent au même groupe et  $\delta(c_i, c_j) = 0$  si I et J appartiennent à des groupes différents (Newman et Girvan, 2004 ; Whitehead, 2008). Q est compris entre 1 et -1. Si Q est égal à zéro, les liens sont équitablement répartis à l'intérieur et entre les groupes. Si Q est négatif, cela suppose une absence de structure de groupe (les liens partagés sont plus importants entre les individus de groupes différents que ceux du même groupe). Si le résultat est

supérieur ou égal à 0,3 alors la division des groupes est robuste. Les liens sont plus nombreux entre les individus d'un même groupe (Newman et Girvan, 2004). Ce coefficient de modularité a été optimisé par l'algorithme de Newman (2006) pour avoir le meilleur partitionnement de la population. Cet algorithme a été choisi car il est non seulement précis, mais aussi parce qu'il est le mieux adapté aux grandes populations comme celle que nous étudions ici.

Des tests ont été effectués pour avoir des précisions sur ces communautés. Tout d'abord, un test de Mantel a été réalisé sur 10 000 permutations afin de vérifier si les indices d'associations sont plus forts à l'intérieur des communautés qu'entre les communautés. Puis, un test du khi-deux a été utilisé pour regarder si les proportions en sexe et en niveau de marquage sont similaires d'une communauté à l'autre.

### 2.5.3. Variables sociales

A partir des indices d'associations, il est possible de calculer différentes variables sociales caractérisant le degré de connectivité d'un individu au sein de la structure sociale :

*Strength* correspond à la somme des indices d'associations d'un individu. Plus l'individu a des associations fortes avec d'autres individus, plus il aura un *strength* élevé et plus il sera grégaire (Whitehead, 2008).

*Eigenvector centrality* correspond à la force d'associations globale d'un individu, c'est-à-dire à la force de l'individu et à la force de tous ceux à qui il est associé. Plus l'*Eigenvector centrality* est élevé, plus les associations de l'individu et de ses associés sont fortes et plus l'individu a une position centrale dans le réseau (Whitehead, 2008).

*Betweenness* est égal au nombre de fois où l'individu est sur le chemin le plus court entre deux autres individus quelconques du réseau. Plus le *betweenness* d'un individu est élevé, plus il fait le lien entre d'autres individus et plus il est garant de la cohésion de la population (Whitehead, 2008).

Après le calcul des variables sociales pour chaque individu, on sélectionne ceux ayant le nombre le plus élevé de liens (*Strength*), les positions les plus centrales (*Eigenvector centrality*) ou les capacités les plus élevées à maintenir la cohésion dans la population (*Betweenness*). Dans ce travail, nous avons choisi de prendre les valeurs extrêmes au-dessus de 96,5% de la distribution de chaque variable sociale pour identifier les individus clés de la population.

Toutes les analyses ont été effectuées sous R 3.5.0 à l'aide des packages : Igraph visualisation de la structure sociale, calcul de la modularité et des variables sociales, ade4 pour le test de Mantel et Asnipe pour le calcul des indices d'associations et du test de permutations.

### 3. Résultats

#### 3.1. L'échantillon sélectionné

L'échantillon final comprend 279 observations et 235 individus identifiés, parmi lesquels figurent 106 femelles, 106 mâles et 23 individus dont le sexe n'est pas connu. Les individus avec un niveau de marquages M2 sont au nombre de 97, les M3 sont au nombre de 76 et les M4 au nombre de 62.

#### 3.2. Structure sociale des grands dauphins de 2008 à 2016

**Sociogramme des grands dauphins de 2008 à 2016 :**

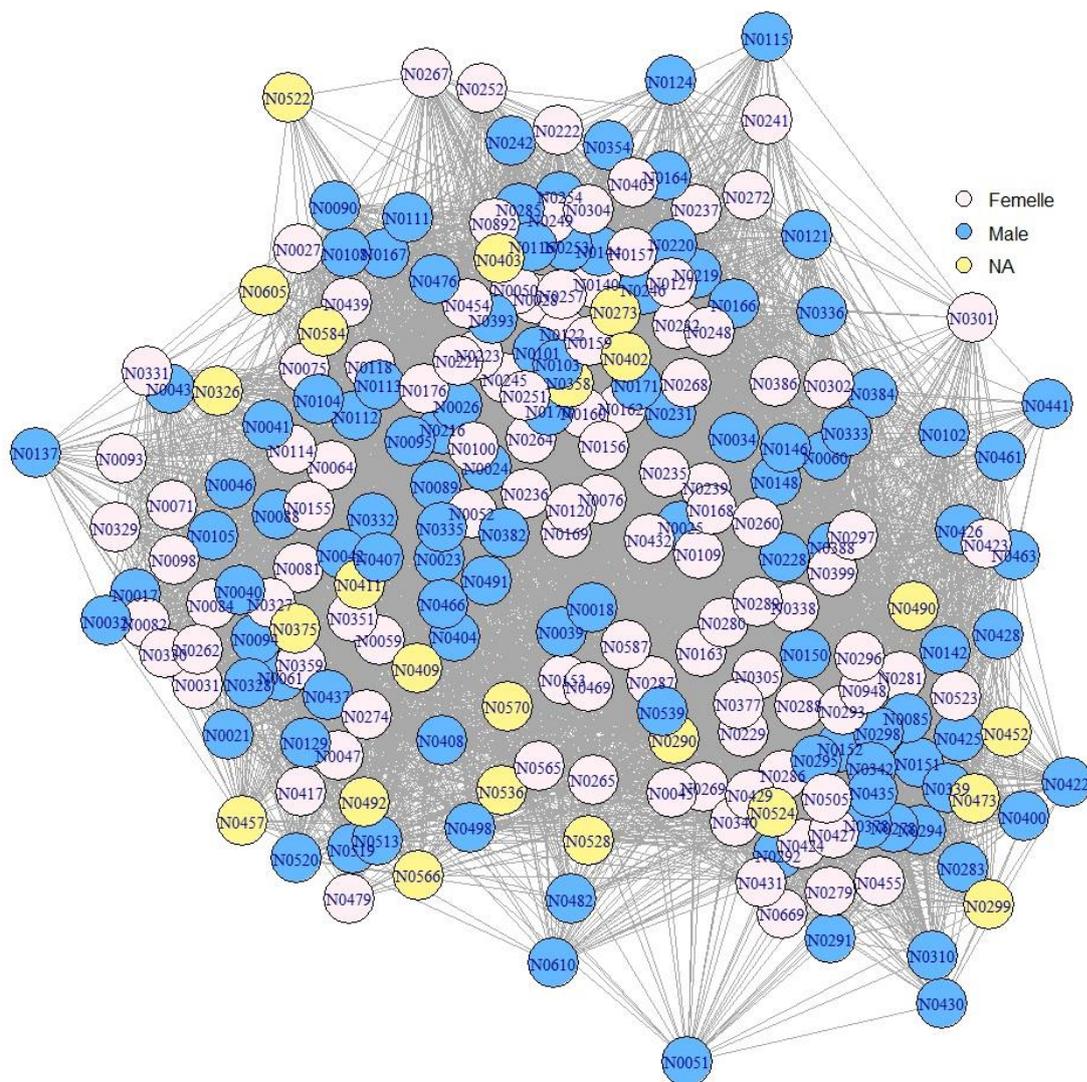


Figure 3 : Sociogramme ou diagramme de réseau social représenté à partir de l'indice d'associations SRI pour la période estivale (juin-sept) et sur les données issues des années 2008 à 2016. Chaque cercle est un dauphin et chaque trait est un lien entre deux individus. Les cercles roses représentent les individus femelles, les bleus, les individus mâles et les jaunes, les individus dont le sexe n'est pas déterminé. Plus l'individu aura des liens forts et nombreux avec les autres membres de la population, plus il sera placé près des autres et inversement. Fait à partir du package Igraph sous R 3.5.0.

un dauphin et chaque trait réuni deux dauphins associés. Plus l'individu aura des liens forts et nombreux avec les autres membres de la population, plus il sera placé près des autres et inversement. Cette représentation montre que pour l'échantillon sélectionné, aucun individu ou groupe d'individus n'est à l'écart. La population est unie, les individus sont interconnectés et certains forment des noyaux denses d'individus. Les mâles et les femelles se mélangent socialement régulièrement.

### Distribution des indices d'associations SRI :

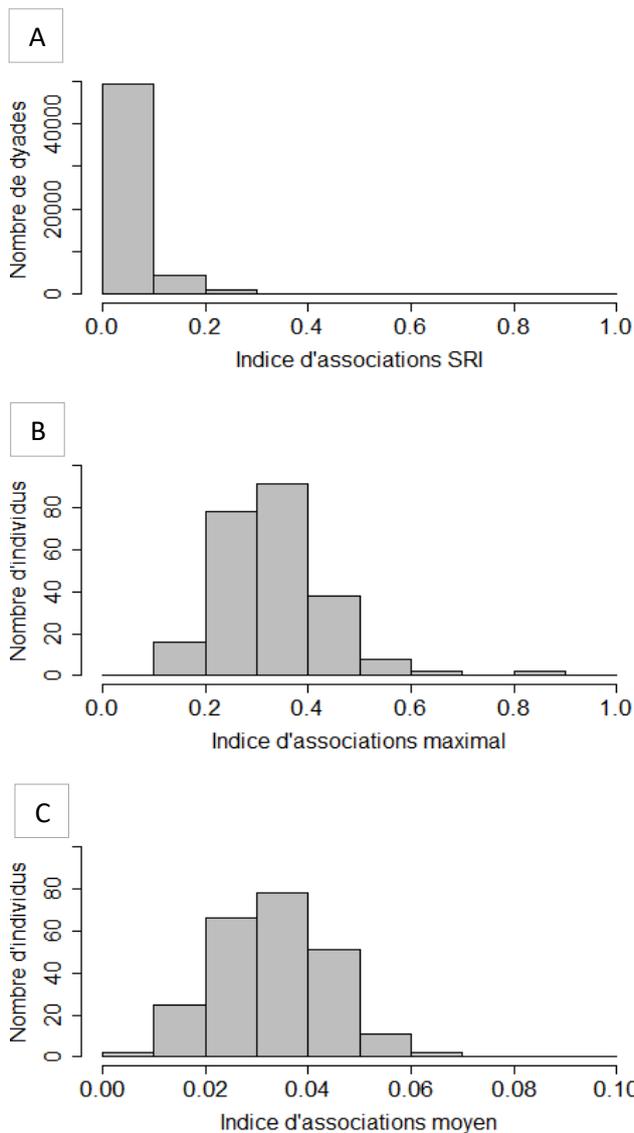


Figure 4 : Distribution des indices d'associations de toutes les paires d'individus de la population (A). Distribution de l'indice d'associations maximal (B) et moyen (C) par individus.

La moyenne des indices d'associations SRI calculée est de 0,033 (SD = 0,060 ; CV = 1,802). La figure 4A montre la distribution de tous les indices d'associations calculés pour chaque dyade (paire d'individus) de la population. On peut voir que la majorité des indices d'associations sont faibles (<0,1). La figure 4B correspond à la distribution de l'indice d'associations maximal obtenu pour chaque individu. On constate que plus de la moitié des individus ont un indice d'associations maximal compris entre 0,2 et 0,4. Certains individus possèdent un indice maximal très faible (<0,1). Pour d'autres, en revanche, il est très fort (>0,8). La figure 4C illustre la distribution de l'indice d'associations moyen calculé pour chaque individu, elle est comprise entre 0 et 0,07. Les individus de cette population partagent de nombreuses associations faibles (< 0,1). Certains individus, très peu, ne partagent que des associations faibles mais en moyenne les individus ont des associations plus élevées à très élevées.

### 3.3. Caractérisation de la structure sociale

#### 3.3.1. Associations préférentielles

Le test de permutations montre que l'écart type de la matrice d'indices d'associations observées (SD = 0,0599) est significativement supérieur aux écarts-types des 10 000 matrices d'indices d'associations permutées (compris entre 0,0396 et 0,0592) suivant un modèle aléatoire. Le test a été répété trois fois pour s'assurer de la stabilité de la significativité qui est systématiquement inférieure à 0,001. Les résultats obtenus confirment que les associations formées par les grands dauphins de la population de la mer de la Manche ne sont pas dues au hasard : il y a bien présence d'associations préférentielles.

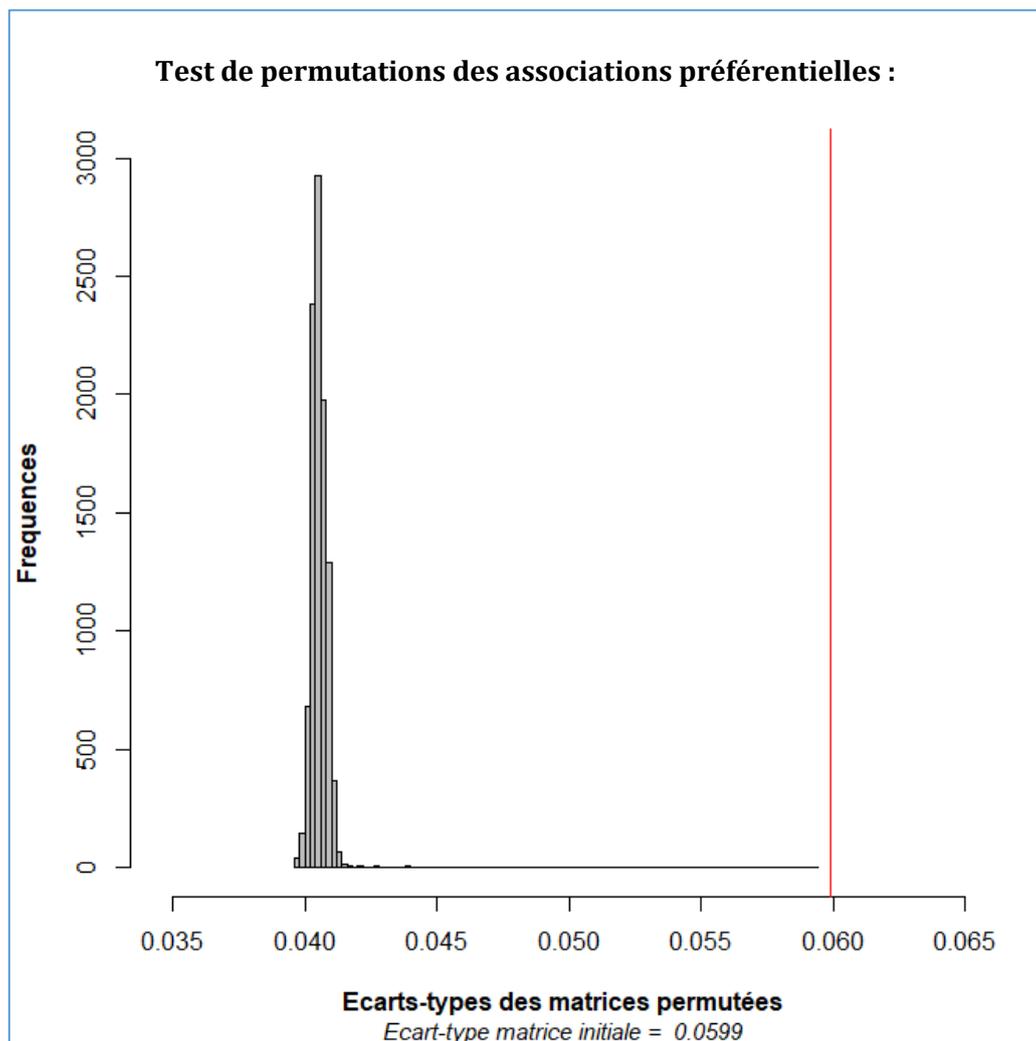


Figure 5 : Résultats des tests de permutations pour savoir si les associations sont préférentielles. L'écart-type de la matrice d'associations (en rouge) est supérieur aux 10 000 écart-types des matrices d'associations permutées suivant un modèle aléatoire (en gris,  $p$ -value < 0.001). Fait à partir du package *Asnipe* sous R 3.5.0.

### 3.3.2. Détection de communautés

D'après le calcul du coefficient de modularité on obtient trois communautés au sein de la population de la mer de la Manche. Ces trois communautés sont composées de : 93 individus pour la communauté 1, de 67 individus pour la communauté 2 et de 75 individus pour la communauté 3 (figure 6). Le coefficient est égale à  $Q = 0,40$ , il est donc bien supérieur à  $Q < 0,30$  ce qui indique que la structuration de la population en trois groupes est robuste. De plus, le test de Mantel effectué confirme que les indices d'associations sont plus élevés intra-groupes qu'intergroupes ( $p < 0,001$ ).

#### Sociogramme des grands dauphins de 2008 à 2016 représenté en fonction des différentes communautés :

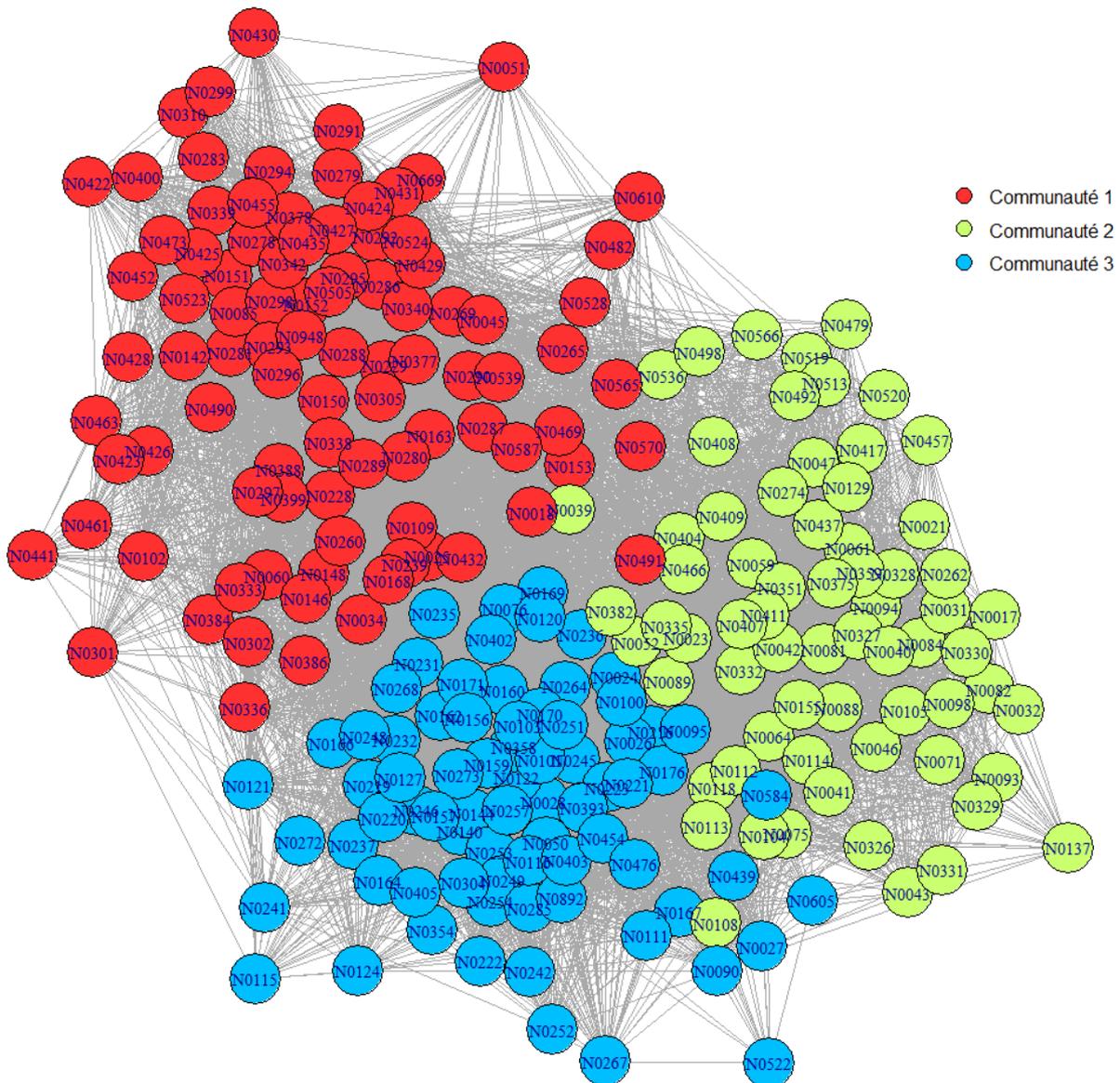


Figure 6 : Sociogramme représenté en fonction des différentes communautés : groupe 1 (orange), groupe 2 (vert) et groupe 3 (bleu) pour la période estivale (juin-sept) et sur les données issues des années 2008 à 2016. Chaque cercle est un dauphin et chaque trait est un lien entre deux individus. Division obtenue grâce à l'algorithme de Newman (2006). Sociogramme fait à partir du package Igraph sous R 3.5.0.

Les informations concernant la composition de ces groupes sont reportées dans les tableaux 1 et 2. Le tableau 1 nous renseigne sur la composition en genre des groupes, alors que le tableau 2 nous renseigne sur la composition des groupes selon le niveau de marquage des individus.

La proportion des différentes catégories de sexes (femelle, mâle et indéfini) indiquée dans le tableau 1 montre que les communautés sont équilibrées avec en moyenne 44,8% de femelles, 45,2% de mâles et 10,0% d'individus de sexe inconnu. Il n'y a pas de différence dans la proportion en genre d'un groupe à un autre ( $\chi^2 = 3.35$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0.76$ ). Un test du khi-deux a également été effectué pour la composition du groupe selon le niveau de marquage et le résultat montre, ici encore, qu'il n'existe pas de différence dans la proportion des différentes catégories de marquages entre les communautés ( $\chi^2 = 1.27$ ,  $df = 6$ ,  $p\text{-value} = 0.97$ ). Les groupes sont donc équilibrés en genre et aussi en marquage.

**Tableau 1 : Composition des groupes sociaux définis par l'analyse du coefficient de modularité en fonction du sexe.**

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Total
<b>Femelles</b>	42	25	39	106
%	45,2	37,3	52	-
<b>Mâles</b>	43	34	29	106
%	46,2	50,8	38,7	-
<b>NA</b>	8	8	7	23
%	8,6	11,9	9,3	-
<b>Total</b>	93	67	75	235

**Tableau 2 : Composition des groupes sociaux définis par l'analyse du coefficient de modularité en fonction du niveau de marquage.**

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Total
<b>M2</b>	41	25	31	97
%	44,1	37,3	41,3	-
<b>M3</b>	28	25	23	76
%	30,1	37,3	30,7	-
<b>M4</b>	24	17	21	62
%	25,8	25,4	28,0	-
<b>Total</b>	93	67	75	235

### 3.3.3. Analyse spatiale

Pour savoir si les communautés partagent les mêmes zones spatiales, ou si, au contraire, elles occupent des zones différentes, les positions GPS de chaque individu ont été reportées sur une carte. La figure 7A présente la répartition géographique de l'ensemble des positions connues de chaque individu composant les trois communautés : la communauté 1 est en rouge, la communauté 2 est en vert et la communauté 3 est en bleu. Pour une meilleure visualisation des résultats, les positions géographiques des individus sont affichées communauté par communauté. La figure 7B représente les localisations des individus de la communauté 1. Elle montre que les individus de cette communauté fréquentent principalement le nord de la zone et très peu le sud. Pour les individus de la communauté 2, c'est l'inverse (figure 7C). Les individus de la communauté 3, quant à eux, utilisent l'ensemble de la zone (figure 7D). Enfin, il existe une forte concentration d'observations toutes communautés confondues autour de l'archipel des Minquiers (pointé par la flèche).

#### Répartition géographique des individus composant les trois communautés :

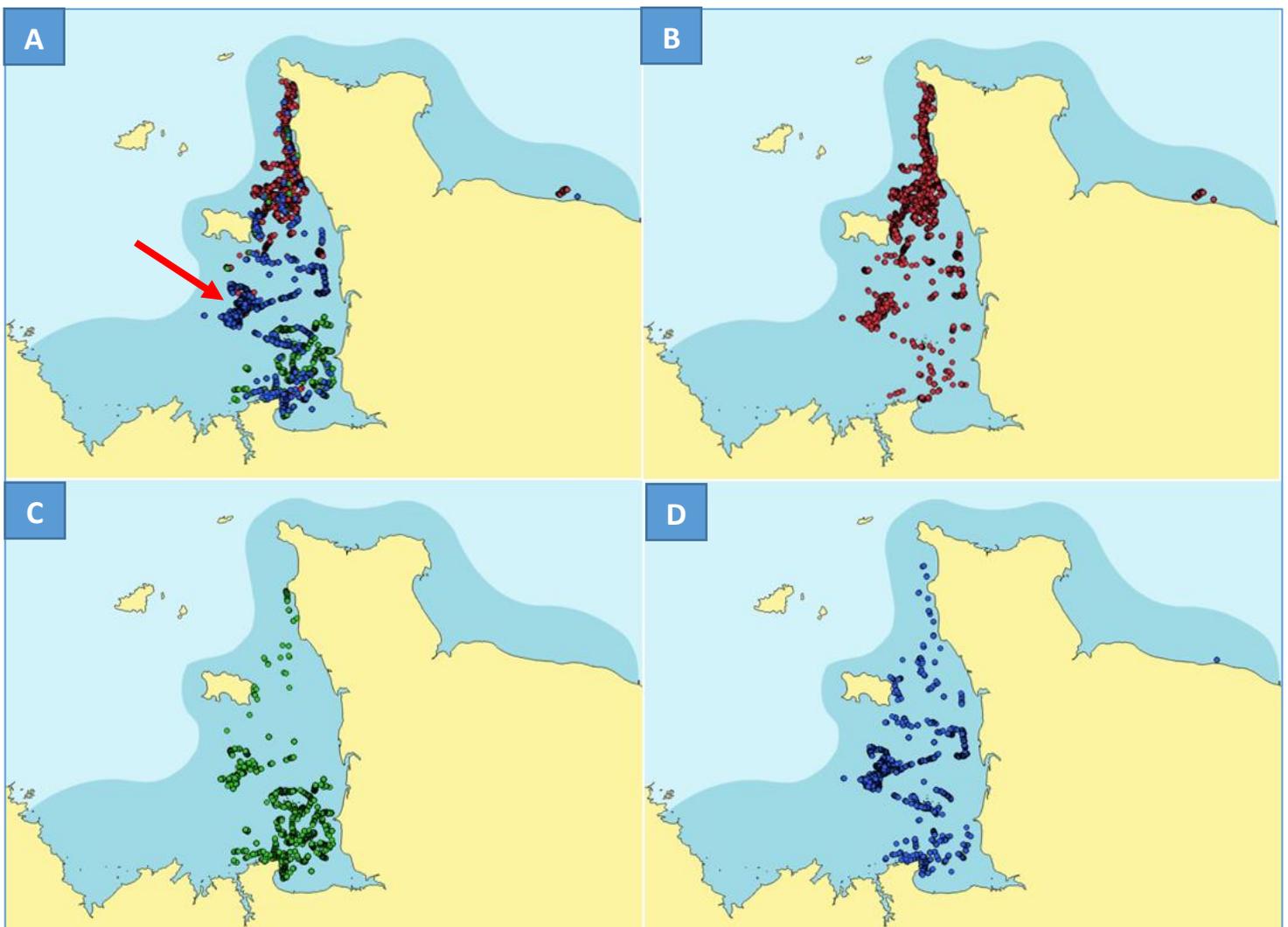


Figure 7 : Répartition géographique des individus composant les trois communautés (A) : la communauté 1 en rouge (B), la communauté 2 en vert (C) et la communauté 3 en bleu (D). Flèche pointant sur la zone des Minquiers. Fait à partir de QGIS version 2.18.

### 3.3.4. Identification des individus clés

La figure 8 représente la distribution des valeurs de chaque variable sociale, strength, eigenvector centrality et betweenness, par individu. Le seuil correspondant à 96,5% de la distribution de chaque variable sociale est représenté par la ligne rouge. Ce critère a été choisi arbitrairement. Il permet d'identifier les individus avec les valeurs des variables sociales les plus élevées (au-dessus de la ligne rouge). On considère ces individus comme des individus clés de la population. Pour chaque variable sociale, neuf individus se trouvent au-dessus de la ligne rouge. La liste de ces individus et de leurs caractéristiques (sexe, niveau de marquage, valeur de leurs variables sociales) se trouve en annexe 1. A titre informatif, la liste de tous les individus de l'échantillon et de leurs caractéristiques est disponible en annexe 2.

#### Distribution des individus pour chaque variable sociale :

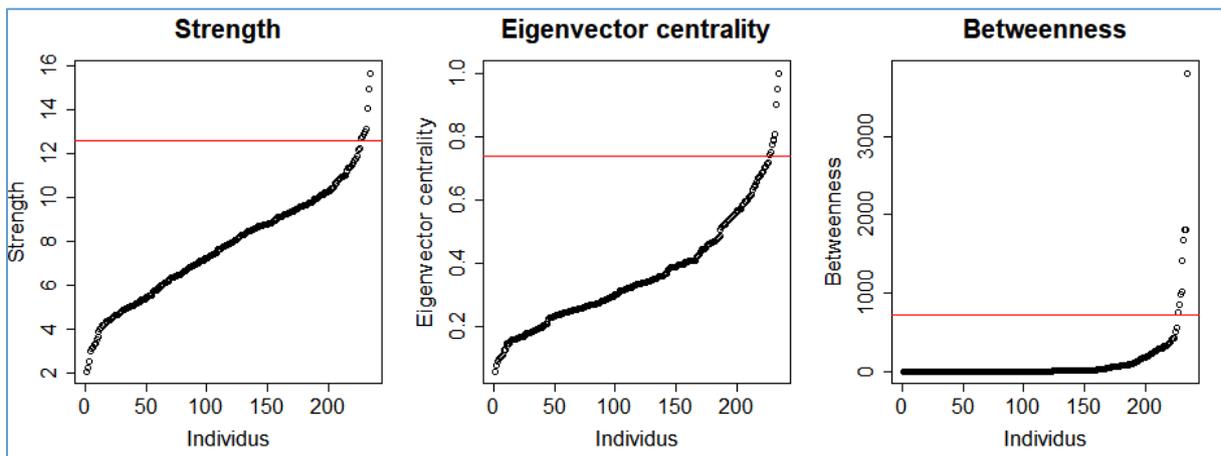


Figure 8 : Représentation de la distribution des individus selon la valeur obtenue pour chaque variable sociale, betweenness (cohésion), strength (grégarisme), eigenvector centrality (centralité). La ligne rouge correspond au seuil de 96,5% de la distribution des valeurs et permet de sélectionner les individus ayant les valeurs les plus élevées, soit les individus clés.

Au total, dix-sept individus clés ont été sélectionnés : neuf femelles, sept mâles et un individu de sexe indéterminé. Onze de ces individus sont dans la communauté 3, quatre sont dans la communauté 1 et deux dans la communauté 2. Ils ont un nombre élevé de liens avec le reste de la population (*Strength*), ils ont une position centrale importante au sein du réseau social (*Eigenvector centrality*) et de fortes propriétés cohésives, faisant les liens entre des parties moins connectées de la population (*Betweenness*).

## 4. Discussion

### 4.1. Amélioration et actualisation des méthodes

La structure sociale des grands dauphins de la population de la mer de la Manche a fait l'objet de deux précédentes études initiées par le GECC. L'étude de Gally (2014) portait sur 154 individus répartis dans 130 groupes sur 3 ans (de 2009 à 2011) et celle de Louis (2015) a été effectuée avec un jeu de données de 206 individus et 191 groupes sur 5 ans (de 2006 à 2010). Ces précédents travaux ont été réalisés à partir du logiciel SOCPROG très utilisé par la communauté scientifique car il permet d'effectuer facilement la structure sociale, ainsi que diverses analyses annexes. Ajoutons qu'ils ont tous deux été faits à partir de l'indice d'associations HWI. Concernant leur échantillonnage, il ne répondait pas à l'ensemble des critères imposés par les méthodes d'étude de la structure sociale. Par exemple, Louis (2014) a utilisé des données provenant d'années (2006 et 2007) pour lesquelles la couverture de la zone n'était ni régulière ni homogène dans l'espace (ce qui explique qu'elles ne font pas partie de la présente étude).

Il est apparu intéressant, dans le contexte de l'étude présentée ici, de proposer une amélioration et une actualisation des méthodes pour faire la structure sociale. Ainsi, le logiciel SOCPROG bien que très utilisé pour la structure sociale, n'en demeure pas moins limitant. De plus, il ne permet pas de saisir les processus sous-jacents des analyses et agit comme une véritable boîte noire. C'est pourquoi, dans le cadre de cette étude, nous avons préféré créer un programme à partir du logiciel R pour faire la structure sociale plutôt qu'utiliser SOCPROG. Le logiciel R permet en effet une meilleure compréhension et transparence dans les analyses. Il permet également d'automatiser les procédures de calcul afin de les reproduire à l'avenir. De plus, il facilite l'accès aux techniques les plus récentes et le passage aux nouveaux indices d'associations comme le CECI, en cours développement par la communauté scientifique afin d'estimer les biais d'échantillonnage avec plus de précision (Hoppitt et Farine, 2017). Rappelons que, le HWI est de moins en moins utilisé car il est imprécis et tend à surestimer les associations. Le SRI a été choisi pour faire la structure sociale de cette étude car il est plus adéquat. Enfin, concernant l'échantillonnage, une sélection plus stricte, correspondant mieux aux critères imposés pour faire la structure sociale a été faite.

L'amélioration et l'actualisation des méthodes développées durant ce travail permettent d'établir une structure sociale plus fiable et plus robuste sur un nombre d'années plus grand (9 ans) que celle des études antérieures.

## 4.2. Analyse de la structure sociale

La structure sociale caractérisée de 2008 à 2016 sur la période estivale (juin à septembre) à partir de l'indice d'association SRI (figure 3) montre que la population des grands dauphins de la mer de la Manche est unie ou, en d'autres termes, socialement soudée. Même si la plupart des indices d'associations au sein de la population sont faibles ( $< 0,1$ , figure 4A), aucun individu, ni groupe d'individus, n'est isolé des autres. La distribution des moyennes par individus d'indices associations montre que la grande majorité des individus partagent des liens avec un indice d'associations supérieur à  $0,2$  (figure 4C). Cependant, certains individus sont très faiblement reliés au reste de la population, avec un indice d'associations maximal en dessous de  $0,1$ . Inversement, d'autres individus présentent des associations fortes, avec un indice maximal au-dessus de  $0,8$  (figure 4B). Ce premier résultat montre une diversité du comportement social au sein de la population, avec des individus peu sociables et d'autres qui le sont plus, ainsi que des associations plus ou moins fortes en fonction des couples d'individus. La population obtient un indice d'associations moyen SRI de  $0,033$ , un écart-type de  $0,060$  et un coefficient de variation de  $1,802$ . Ces valeurs sont représentatives de ce qu'on attend d'une société à haut degré de fusion-fission, caractérisée par des associations fluides et dynamiques, variant au cours du temps (Connor et al., 2000).

Si tous les individus de la population sont liés entre eux, cela n'exclut pas l'existence de communautés au sein de la population. Comme le montre la figure 6, une fois l'algorithme de division appliqué, il existe trois communautés dans la population. Les individus issus de la même communauté partagent des liens plus forts et plus nombreux qu'avec ceux des autres communautés, comme le prouve le test de Mantel ( $p < 0,001$ ). Ces communautés peuvent avoir des caractéristiques et des décisions communes différentes, les unes par rapport aux autres (Ansmann et al., 2012). Ces résultats montrent que même si la population est unie, il convient de la considérer non pas comme une mais comme plusieurs entités.

D'après les tests du chi-deux, la proportion en genre est similaire entre les communautés (tableau 1). Elle est équilibrée, avec en moyenne 45% de mâles, 45% de femelles et 10% d'individus de sexe non-connus. Ce résultat est également visible sur le sociogramme (figure 3), où l'on constate que les mâles, les femelles et les individus dont le sexe n'est pas connu se répartissent de manière homogène. Toujours d'après les tests du khi-deux, la proportion en niveau de marquage (tableau 2) est aussi similaire d'une communauté à l'autre. Le niveau de marquage peut refléter une certaine classe d'âge, car plus un individu est jeune, moins il est marqué et inversement. Cela semble indiquer que ni le sexe, ni le niveau de marquage (indirectement l'âge) ne conduisent à la formation de ces trois communautés.

Pour rappel, ces sous-populations ne sont pas distinctes les unes des autres : de nombreux liens existent entre les individus de ces différentes communautés. Elles sont interconnectées.

Les cartes (figure 7) montrent que ces trois communautés se répartissent différemment dans la zone d'étude. La communauté 1 fréquente principalement le nord de la zone et la communauté 2 le sud. Quant aux individus de la communauté 3, ils utilisent de manière homogène l'ensemble de la zone. Les associations sont donc en partie liées à l'utilisation des mêmes zones par les individus. Cependant, une communauté n'est jamais totalement seule dans sa zone préférentielle. Dans certaines zones deux, voire les trois communautés, sont présentes. Il est ainsi difficile d'interpréter cette structuration en trois sous-populations comme étant le fait d'une simple préférence géographique. Ajoutons que les cartes identifient la zone des Minquiers comme une zone où les trois communautés sont présentes de manière fréquente. Il pourrait s'agir d'une zone importante d'échanges et d'interactions sociales entre les individus de la population. Ces préférences indiquent que si la zone n'est pas prospectée de façon uniforme, le risque de favoriser l'observation de certains individus plus que d'autres est grand. Ce risque pourrait ainsi générer des biais dans les estimations de la taille de la population et dans celles des paramètres démographiques (Gupta et al., 2017).

Les variables sociales, enfin, permettent d'identifier des individus importants dans la structuration sociale de la population de la mer de la Manche (annexe 1), soit par leur nombre élevé de liens (*Strength*), soit par leur position centrale (*Eigenvector centrality*) ou encore par leur grande capacité à maintenir la cohésion dans la population (*Betweenness*). Selon la variable sociale utilisée, on sélectionne des individus clés ayant des propriétés différentes. C'est pourquoi, il est préférable d'en calculer plusieurs pour obtenir des individus clés avec une diversité de rôle important. On remarque que la plupart des individus clés identifiés se trouvent dans la communauté 3, celle qui occupe préférentiellement l'ensemble de la zone, soit autant la zone sud où se trouve la communauté 2 que la zone nord où se trouve la communauté 1. Cette communauté 3 semble, par sa répartition géographique et ses individus clés, tenir un rôle majeur dans la connectivité de la population.

### 4.3. Les limites de l'étude

La première limite de cette étude réside dans un échantillonnage compliqué par le fait que la population de la mer de la Manche est une population importante, occupant une vaste zone, difficile à couvrir, avec des conditions météorologiques difficiles.

A cela s'ajoutent des critères extrêmement restrictifs induits par la structure sociale (utilisation des données issus d'un échantillonnage spatio-temporel homogène, des individus identifiables avec

certitude et observés au minimum 5 fois, etc.). Au regard de ces éléments, l'échantillon de départ a subi une diminution drastique passant de 738 individus et de 601 observations à 235 individus et 279 observations. Notons toutefois que même après cette réduction conséquente, cet échantillon reste important pour construire une structure sociale, comme l'atteste la bibliographie sur le sujet (Whitehead, 2008). Au final, la structure sociale décrite dans ce travail a été établie sur une petite partie de la population de la mer de la Manche. Elle ne comprend pas les nouveau-nés, certains jeunes et les individus lisses en général.

Une autre limite de la structure sociale se trouve dans les nombreuses hypothèses qu'elle admet. Ainsi, dans cette étude mais aussi dans d'autres travaux similaires chez le grand dauphin (Whitehead, 2008), on considère qu'un individu est associé à un autre individu dès qu'ils sont observés dans le même groupe. Or, il est possible qu'un individu entretienne une association seulement avec un seul individu et non l'ensemble du groupe. Cette hypothèse s'avère donc trop restrictive et favorise une surestimation des associations. A contrario, la certitude d'avoir photographiés tous les dauphins d'un groupe est, par ailleurs, difficile à obtenir car les individus sont principalement sous l'eau et en mouvement. Sans oublier que les groupes sont grands et avec beaucoup d'agitation. Cette situation induit une sous-estimation des associations. Ajoutons encore que la réaction comportementale du dauphin par rapport à la présence du bateau est également source de biais car elle avantage l'observation de certains individus.

Les méthodes conduisant à la structure sociale sont en constante évolution et tendent à devenir de plus en plus précises. Les indices d'associations sont en cours de révision par la communauté scientifique pour mieux prendre en compte les biais liés à l'échantillonnage et l'interdépendance des données (Hoppitt et Farine, 2017). Des méthodes pour estimer un pourcentage de confiance sur la structure sociale obtenue sont également à l'étude. Toujours est-il que la structure sociale demeure, en l'état actuel, une méthode intéressante et une étape nécessaire pour appréhender le fonctionnement d'une population animale.

#### 4.4. Recommandations et perspectives

Au terme de ce travail, quelques recommandations pour les travaux suivants sur la structure sociale peuvent être proposées.

Tout d'abord, développer un travail de terrain plus homogène et régulier sur la zone d'étude permettrait d'augmenter la probabilité de capture pour chaque individu et, ainsi, de diminuer les données non-utilisables. On pourrait alors envisager une structure sociale dynamique, c'est-à-dire sur

plusieurs périodes de temps donnés (par année, par saison, etc.). Cela n'a pas pu être fait durant cette étude car les données collectées n'étaient pas suffisantes. Pourtant, établir une structure sociale dynamique favoriserait la perception des changements au sein de la population.

Ensuite, et toujours dans le but d'augmenter les données utilisables pour la structure sociale, on pourrait envisager de concentrer le travail de terrain sur la période estivale principalement. Le travail de terrain n'est pas favorisé en hiver car les conditions météorologiques sont moins favorables aux sorties en mer.

Puis, en plus de la photo-identification, l'utilisation d'un drone pourrait favoriser une meilleure estimation de la taille des groupes (enregistrement) et de la réaction comportementale des grands dauphins, afin de mieux cibler et estimer les biais induits lors de la collecte de donnée.

D'une manière générale, il serait utile d'acquérir des informations complémentaires sur le comportement des individus lors de la collecte des données. Cela donnerait une meilleure compréhension de la formation des associations, des sous-populations et du fonctionnement de la population. De futures recherches pourraient s'attacher à comprendre les différences d'occupation de la zone et les facteurs qui favorisent les liens dans ces communautés. Là aussi, il serait intéressant de comprendre en quoi la zone des Minquier est attractive. De plus, même si leur rôle n'a pas pu être mis en évidence dans la présente étude et les études antérieures, la présence ou l'absence de ces individus est susceptible de modifier fortement la connectivité de la structure sociale en changeant le nombre de liens entre les individus, voire un ensemble d'individus. Cela peut avoir un impact sur la reproduction, la survie, ou les valeurs sélectives de l'ensemble des individus de la population. C'est pourquoi, les individus clés méritent d'être suivis avec une attention toute particulière. Enfin, accumuler des connaissances sur les individus clés permettrait d'anticiper des changements majeurs au sein de la population et de prendre des mesures de gestion adaptées (Snijders et al., 2017).

Cette étude a permis d'actualiser les méthodes et de caractériser la structure sociale de la population de grands dauphins de la mer de la Manche sur un échantillon plus grand et précis allant de 2008 à 2016 (9 ans sur la période estivale) que les précédentes études. Elle a mis en évidence plusieurs caractéristiques de la population, comme la présence d'une structuration en trois sous-populations plus soudées socialement et d'individus pouvant avoir un rôle majeur au sein de la population.

Ces informations contribuent à améliorer la connaissance sur le fonctionnement de la population de grands dauphins de la mer de la Manche. Elles permettent d'adapter le suivi de terrain actuel en accentuant l'intérêt porté à certains individus ou à certaines zones. De plus, cette structure sociale définit un point de référence pour de prochaines études afin d'identifier des changements majeurs au sein de la population et leurs causes. Rappelons, en effet, que l'installation de parcs éoliens et de fermes hydroliennes sont en projet dans la zone.

Ces résultats contribuent non seulement à améliorer le suivi de terrain et la connaissance du fonctionnement de la population, mais aussi à améliorer les estimations démographiques de celle-ci. Les caractéristiques de la structure sociale définies ici vont être intégrées dans les nouveaux modèles d'estimation de la taille de la population actuellement en cours de développement par le GECC et le CEFÉ. Cette intégration pourra grandement améliorer les estimations et les prédictions des modèles de dynamique des populations. Ajoutons que la structure sociale et ses changements pourraient à terme être utilisés comme un indicateur précurseur des variations démographiques et de l'état de la population (Snijders et al., 2017). Ceci permettra de déployer rapidement les mesures de gestion en cas de déclin de la population.

## Références

1. Ansmann, I.C., Parra, G.J., Chilvers, B.L., and Lanyon, J.M. (2012). Dolphins restructure social system after reduction of commercial fisheries. *Animal Behaviour* 84, 575–581.
2. Archie, E.A., Moss, C.J., and Alberts, S.C. (2006). The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 513–522.
3. Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., Chapman, C.A., Connor, R., Fiore, A.D., Dunbar, R.I.M., Henzi, S.P., et al. (2008). Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology* 49, 627–654.
4. Bejder, L., Fletcher, D., and BräGer, S. (1998). A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* 56, 719–725.
5. Cairns, S. J., & Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35(5), 1454-1469.
6. Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J. A. N. E. T., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin. *Cetacean societies*, 91-125.
7. Gally, F (2014). Les Grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013. 88.
8. Gibson, Q.A., and Mann, J. (2008). The size, composition and function of wild bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) mother–calf groups in Shark Bay, Australia. *Animal Behaviour* 76, 389–405.
9. Ginsberg, J. R., & Young, T. P. (1992). Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Animal Behaviour*, 44(1), 377-379.
10. Gupta, M., Joshi, A., and Vidya, T.N.C. (2017). Effects of social organization, trap arrangement and density, sampling scale, and population density on bias in population size estimation using some common mark-recapture estimators. *PLOS ONE* 12, e0173609.
11. Hartman, K.L., Visser, F., and Hendriks, A.J.E. (2008). Social structure of Risso’s dolphins (*Grampus griseus*) at the Azores: a stratified community based on highly associated social units. *Canadian Journal of Zoology* 86, 294–306.
12. Hinde, R.A. (1976). *Interactions, Relationships and Social Structure*. *Man* 11, 1.
13. Hoppitt, W.J.E., and Farine, D.R. (2018). Association indices for quantifying social relationships: how to deal with missing observations of individuals or groups. *Animal Behaviour* 136, 227–238.
14. Louis, M., Gally, F., Barbraud, C., Béésau, J., Tixier, P., Simon-Bouhet, B., Le Rest, K., and Guinet, C. (2015). Social structure and abundance of coastal bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel. *Journal of Mammalogy* 96, 481–493.
15. Lusseau, D., Schneider, K., Boisseau, O.J., Haase, P., Slooten, E., and Dawson, S.M. (2003). The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54, 396–405.
16. MacIntosh, A.J.J., Jacobs, A., Garcia, C., Shimizu, K., Mouri, K., Huffman, M.A., and Hernandez, A.D. (2012). Monkeys in the Middle: Parasite Transmission through the Social Network of a Wild Primate. *PLoS ONE* 7, e51144.

17. Majolo, B., and Huang, P. (2018). Group Living. In *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*, J. Vonk, and T. Shackelford, eds. (Cham: Springer International Publishing), pp. 1–12.
18. Mann, J. (2000). Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behavioral Ecology* *11*, 210–219.
19. Möller, L.M., and Harcourt, R.G. (2008). Shared Reproductive State Enhances Female Associations in Dolphins. *Research Letters in Ecology* *2008*, 1–5.
20. Newman, M.E.J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *103*, 8577–8582.
21. Newman, M.E.J., and Girvan, M. (2004). Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E* *69*.
22. Pearson, H.C., Markowitz, T.M., Weir, J.S., and Würsig, B. (2017). Dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) social structure characterized by social fluidity and preferred companions. *Marine Mammal Science* *33*, 251–276.
23. Shane, S.H., Wells, R.S., and Würsig, B. (1986). ECOLOGY, BEHAVIOR AND SOCIAL ORGANIZATION OF THE BOTTLENOSE DOLPHIN: A REVIEW. *Marine Mammal Science* *2*, 34–63.
24. Smith, H., Frère, C., Kobryn, H., and Bejder, L. (2016). Dolphin sociality, distribution and calving as important behavioural patterns informing management. *Animal Conservation* *19*, 462–471.
25. Smolker, R. A., Richards, A. F., Connor, R. C., & Pepper, J. W. (1992). Sex differences in patterns of association among Indian Ocean bottlenose dolphins. *Behaviour*, *123*(1), 38–69.
26. Snijders, L., Blumstein, D.T., Stanley, C.R., and Franks, D.W. (2017). Animal Social Network Theory Can Help Wildlife Conservation. *Trends in Ecology & Evolution* *32*, 567–577.
27. Stanton, M.A., and Mann, J. (2012). Early Social Networks Predict Survival in Wild Bottlenose Dolphins. *PLoS ONE* *7*, e47508.
28. Sueur, C. (Ed.). (2015). *Analyse des réseaux sociaux appliquée à l'éthologie et l'écologie*. Éditions Matériologiques.
29. Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press.
30. Whitehead, H. (2010). Conserving and managing animals that learn socially and share cultures. *Learning & Behavior* *38*, 329–336.

## ANNEXE 1 – Individus clés par variables sociales

Les 9 individus ayant les valeurs de *Strength* les plus élevées :

Identifiant	Sexe	Niveau de marquage	Communauté	Strength	Eigenvector centrality	Betweenness
N0358	NI	M2	3	15,64	1,00	3,00
N0159	F	M3	3	14,95	0,95	0,00
N0101	M	M3	3	14,04	0,90	758,75
N0335	M	M3	2	13,08	0,68	135,42
N0103	M	M3	3	12,99	0,79	4,00
N0289	F	M3	1	12,97	0,57	976,50
N0122	F	M3	3	12,89	0,81	0,00
N0251	F	M3	3	12,74	0,79	0,00
N0170	M	M2	3	12,68	0,75	846,25

Les 9 individus ayant les valeurs d'*Eigenvector centrality* les plus élevées :

Identifiant	Sexe	Niveau de marquage	Communauté	Strength	Eigenvector centrality	Betweenness
N0358	NI	M2	3	15,64	1,00	3,00
N0159	F	M3	3	14,95	0,95	0,00
N0101	M	M3	3	14,04	0,90	758,75
N0122	F	M3	3	12,89	0,81	0,00
N0103	M	M3	3	12,99	0,79	4,00
N0251	F	M3	3	12,74	0,79	0,00
N0254	M	M3	3	11,58	0,78	0,00
N0170	M	M2	3	12,68	0,75	846,25
N0257	F	M2	3	11,37	0,74	10,08

Les 9 individus ayant les valeurs de *Betweenness* les plus élevées :

Identifiant	Sexe	Niveau de marquage	Communauté	Strength	Eigenvector centrality	Betweenness
N0176	F	M3	3	10,98	0,61	3805,33
N0150	M	M4	1	10,06	0,40	1808,75
N0377	F	M2	1	10,65	0,45	1802,42
N0269	F	M3	1	8,29	0,32	1670,50
N0245	F	M2	3	11,89	0,71	1405,50
N0089	M	M4	2	9,10	0,46	1012,50
N0289	F	M3	1	12,97	0,57	976,50
N0170	M	M2	3	12,68	0,75	846,25
N0101	M	M3	3	14,04	0,90	758,75

## ANNEXE 2 – Caractéristiques des individus de l'échantillon

Identifiant	Sexe	Niveau de marquage	Communauté	Strength	Eigenvector centrality	Betweenness
N0150	M	M4	1	10,06	0,40	1808,75
N0377	F	M2	1	10,65	0,45	1802,42
N0269	F	M3	1	8,29	0,32	1670,50
N0289	F	M3	1	12,97	0,57	976,50
N0287	F	M2	1	9,64	0,41	415,00
N0298	M	M2	1	9,08	0,34	408,83
N0151	M	M4	1	8,50	0,32	352,00
N0265	F	M3	1	4,92	0,19	329,42
N0228	M	M4	1	12,15	0,56	329,00
N0305	F	M2	1	8,94	0,34	316,75
N0290	Ni	M2	1	8,80	0,34	316,67
N0163	F	M2	1	7,22	0,33	295,17
N0045	F	M2	1	4,59	0,19	290,25
N0339	M	M3	1	7,92	0,28	253,00
N0152	M	M4	1	11,17	0,42	238,50
N0288	F	M3	1	10,41	0,41	191,00
N0025	M	M4	1	11,70	0,59	184,67
N0338	F	M2	1	6,46	0,28	174,08
N0229	F	M3	1	7,76	0,32	173,50
N0342	M	M3	1	10,92	0,40	113,50
N0286	F	M2	1	9,42	0,37	106,00
N0293	F	M2	1	9,24	0,35	99,83
N0435	M	M2	1	9,43	0,34	99,17
N0378	M	M4	1	9,77	0,36	89,33
N0469	F	M2	1	5,63	0,23	79,83
N0295	M	M4	1	8,77	0,33	79,17
N0085	M	M4	1	9,71	0,37	72,67
N0297	F	M2	1	9,25	0,38	72,58
N0142	M	M4	1	6,86	0,25	69,08
N0292	M	M4	1	7,96	0,31	68,00
N0278	M	M4	1	9,33	0,36	65,67
N0153	F	M2	1	8,19	0,34	56,58
N0425	M	M2	1	7,00	0,25	55,67
N0431	F	M2	1	8,07	0,32	50,50
N0386	F	M3	1	11,41	0,55	42,67
N0428	M	M4	1	6,92	0,24	41,25
N0146	M	M3	1	8,66	0,46	28,83
N0400	M	M2	1	6,09	0,19	24,08
N0294	M	M4	1	7,39	0,26	23,50
N0281	F	M2	1	7,41	0,27	22,67
N0296	F	M3	1	10,24	0,40	18,50
N0168	F	M2	1	8,90	0,44	18,42
N0333	M	M4	1	9,60	0,43	17,17
N0060	M	M4	1	8,49	0,40	16,75
N0340	F	M2	1	5,87	0,21	10,25
N0399	F	M2	1	6,81	0,29	9,50
N0018	M	M4	1	11,34	0,54	9,25
N0948	F	M2	1	7,47	0,29	9,17
N0455	F	M3	1	5,23	0,18	8,50
N0427	F	M3	1	7,65	0,29	5,50
N0102	M	M4	1	6,74	0,26	5,33
N0310	M	M4	1	3,18	0,11	4,33
N0260	F	M2	1	5,10	0,25	4,00
N0384	M	M2	1	9,36	0,41	3,50
N0429	F	M2	1	8,02	0,32	3,50
N0148	M	M4	1	8,57	0,44	3,00
N0491	M	M3	1	5,08	0,17	3,00
N0388	M	M4	1	10,44	0,44	2,67
N0424	F	M2	1	6,19	0,24	2,50
N0490	Ni	M3	1	4,69	0,19	2,50
N0291	M	M3	1	5,36	0,19	2,17

N0587	F	M3	1	6,14	0,24	2,00
N0299	NI	M2	1	5,36	0,18	2,00
N0473	NI	M2	1	5,13	0,17	2,00
N0279	F	M3	1	7,39	0,27	1,83
N0426	M	M3	1	6,41	0,23	1,67
N0461	M	M3	1	6,62	0,25	0,83
N0669	F	M2	1	5,47	0,21	0,67
N0034	M	M4	1	8,73	0,48	0,50
N0423	F	M3	1	7,25	0,27	0,50
N0239	F	M3	1	9,91	0,52	0,00
N0565	F	M2	1	8,93	0,36	0,00
N0280	F	M3	1	8,46	0,36	0,00
N0524	NI	M2	1	8,31	0,33	0,00
N0505	F	M2	1	7,78	0,29	0,00
N0570	NI	M2	1	7,13	0,28	0,00
N0336	M	M3	1	6,67	0,35	0,00
N0432	F	M2	1	6,50	0,33	0,00
N0539	M	M3	1	6,29	0,29	0,00
N0528	NI	M3	1	6,20	0,25	0,00
N0463	M	M4	1	5,99	0,20	0,00
N0109	F	M2	1	5,56	0,27	0,00
N0283	M	M4	1	5,51	0,20	0,00
N0302	F	M2	1	5,19	0,23	0,00
N0422	M	M2	1	4,94	0,16	0,00
N0523	F	M3	1	4,85	0,18	0,00
N0452	NI	M2	1	4,76	0,16	0,00
N0301	F	M2	1	4,65	0,17	0,00
N0441	M	M2	1	4,40	0,17	0,00
N0430	M	M2	1	4,20	0,15	0,00
N0610	M	M3	1	3,13	0,11	0,00
N0482	M	M3	1	2,27	0,09	0,00
N0051	M	M4	1	2,11	0,06	0,00
N0089	M	M4	2	9,10	0,46	1012,50
N0088	M	M3	2	8,78	0,34	425,17
N0040	M	M4	2	9,48	0,35	266,50
N0094	M	M4	2	9,14	0,34	228,50
N0039	M	M3	2	8,34	0,39	176,58
N0075	F	M2	2	7,14	0,29	159,70
N0335	M	M3	2	13,08	0,68	135,42
N0114	F	M2	2	8,70	0,35	128,37
N0081	F	M3	2	9,17	0,34	96,53
N0023	M	M4	2	8,27	0,38	77,08
N0359	F	M4	2	10,27	0,39	73,17
N0105	M	M3	2	7,24	0,27	61,00
N0112	M	M3	2	8,73	0,40	54,83
N0084	F	M3	2	8,39	0,30	49,00
N0408	M	M3	2	7,12	0,29	35,17
N0113	M	M4	2	7,76	0,36	9,67
N0059	F	M3	2	6,96	0,26	9,00
N0071	F	M3	2	6,98	0,24	8,50
N0498	M	M3	2	8,22	0,30	6,00
N0052	F	M2	2	9,11	0,43	4,50
N0021	M	M4	2	6,67	0,25	3,58
N0332	M	M3	2	8,80	0,40	3,50
N0061	M	M3	2	10,12	0,37	2,50
N0328	M	M4	2	8,22	0,30	2,50
N0098	F	M2	2	6,72	0,24	2,33
N0042	M	M4	2	9,56	0,41	2,00
N0327	F	M3	2	9,27	0,34	1,00
N0330	F	M2	2	7,64	0,26	1,00
N0457	NI	M2	2	4,28	0,16	1,00
N0031	F	M2	2	7,85	0,28	0,50
N0041	M	M3	2	7,84	0,34	0,50
N0064	F	M2	2	7,43	0,32	0,33
N0411	NI	M2	2	11,48	0,49	0,00
N0437	M	M2	2	10,22	0,40	0,00
N0274	F	M2	2	9,60	0,39	0,00
N0536	NI	M2	2	8,84	0,33	0,00

N0407	M	M4	2	8,69	0,39	0,00
N0382	M	M3	2	8,61	0,45	0,00
N0404	M	M3	2	8,53	0,41	0,00
N0118	F	M2	2	8,07	0,41	0,00
N0129	M	M4	2	7,94	0,32	0,00
N0513	M	M4	2	7,28	0,27	0,00
N0519	M	M4	2	7,13	0,26	0,00
N0351	F	M3	2	6,87	0,26	0,00
N0262	F	M2	2	6,50	0,24	0,00
N0046	M	M3	2	6,41	0,25	0,00
N0466	M	M4	2	6,38	0,29	0,00
N0417	F	M3	2	6,33	0,25	0,00
N0409	NI	M2	2	6,15	0,27	0,00
N0104	M	M3	2	6,00	0,26	0,00
N0566	NI	M3	2	5,89	0,23	0,00
N0108	M	M4	2	5,81	0,27	0,00
N0375	NI	M2	2	5,80	0,23	0,00
N0047	F	M3	2	5,69	0,24	0,00
N0155	F	M2	2	5,53	0,20	0,00
N0492	NI	M2	2	5,24	0,18	0,00
N0082	F	M2	2	5,10	0,16	0,00
N0043	M	M4	2	5,00	0,17	0,00
N0520	M	M3	2	4,99	0,19	0,00
N0326	NI	M2	2	4,74	0,17	0,00
N0017	M	M4	2	4,66	0,15	0,00
N0093	F	M2	2	4,55	0,16	0,00
N0331	F	M2	2	4,37	0,14	0,00
N0032	M	M3	2	3,91	0,15	0,00
N0329	F	M2	2	3,57	0,13	0,00
N0137	M	M2	2	3,39	0,10	0,00
N0479	F	M2	2	3,01	0,13	0,00
N0176	F	M3	3	10,98	0,61	3805,33
N0245	F	M2	3	11,89	0,71	1405,50
N0170	M	M2	3	12,68	0,75	846,25
N0101	M	M3	3	14,04	0,90	758,75
N0026	M	M4	3	10,32	0,58	546,42
N0024	M	M4	3	9,76	0,51	506,92
N0171	M	M4	3	7,92	0,47	377,53
N0162	F	M3	3	9,02	0,52	334,20
N0050	F	M2	3	10,63	0,65	298,50
N0169	F	M2	3	10,32	0,52	288,25
N0028	F	M3	3	10,13	0,60	251,00
N0160	F	M2	3	9,66	0,53	221,08
N0236	F	M3	3	8,79	0,39	209,67
N0216	M	M4	3	9,97	0,55	182,75
N0235	F	M3	3	12,20	0,67	158,42
N0076	F	M4	3	10,85	0,55	117,75
N0393	M	M3	3	9,76	0,61	64,50
N0095	M	M4	3	9,09	0,47	35,42
N0231	M	M4	3	11,75	0,69	24,92
N0221	F	M4	3	9,92	0,54	20,42
N0249	F	M2	3	9,28	0,57	18,25
N0257	F	M2	3	11,37	0,74	10,08
N0223	F	M3	3	11,23	0,64	6,42
N0219	M	M3	3	9,53	0,57	5,67
N0103	M	M3	3	12,99	0,79	4,00
N0358	NI	M2	3	15,64	1,00	3,00
N0476	M	M3	3	5,79	0,35	2,67
N0116	M	M4	3	9,35	0,56	1,50
N0157	F	M4	3	10,91	0,67	0,50
N0246	M	M4	3	9,45	0,63	0,50
N0166	M	M4	3	8,67	0,47	0,50
N0159	F	M3	3	14,95	0,95	0,00
N0122	F	M3	3	12,89	0,81	0,00
N0251	F	M3	3	12,74	0,79	0,00
N0254	M	M3	3	11,58	0,78	0,00
N0454	F	M3	3	11,01	0,71	0,00
N0273	NI	M2	3	10,82	0,66	0,00

N0304	F	M2	3	10,76	0,72	0,00
N0144	M	M3	3	10,49	0,70	0,00
N0253	M	M4	3	10,23	0,69	0,00
N0232	F	M2	3	10,13	0,62	0,00
N0140	F	M2	3	9,97	0,60	0,00
N0100	F	M3	3	9,79	0,54	0,00
N0285	M	M4	3	9,77	0,64	0,00
N0220	M	M4	3	9,65	0,57	0,00
N0268	F	M2	3	9,21	0,52	0,00
N0403	NI	M2	3	8,76	0,59	0,00
N0120	F	M2	3	8,55	0,46	0,00
N0892	F	M2	3	8,10	0,48	0,00
N0164	M	M4	3	7,69	0,47	0,00
N0237	F	M2	3	7,68	0,46	0,00
N0272	F	M3	3	7,49	0,40	0,00
N0264	F	M2	3	7,19	0,39	0,00
N0354	M	M4	3	6,88	0,45	0,00
N0222	F	M2	3	6,76	0,41	0,00
N0156	F	M2	3	6,52	0,36	0,00
N0127	F	M3	3	6,39	0,35	0,00
N0121	M	M4	3	6,34	0,34	0,00
N0242	M	M4	3	5,55	0,32	0,00
N0167	M	M2	3	5,37	0,24	0,00
N0111	M	M4	3	5,36	0,30	0,00
N0252	F	M2	3	5,18	0,33	0,00
N0439	F	M2	3	5,14	0,26	0,00
N0402	NI	M2	3	4,93	0,27	0,00
N0090	M	M4	3	4,92	0,26	0,00
N0248	F	M2	3	4,65	0,27	0,00
N0405	F	M2	3	4,50	0,25	0,00
N0267	F	M2	3	4,40	0,27	0,00
N0124	M	M3	3	4,37	0,20	0,00
N0584	NI	M2	3	4,17	0,17	0,00
N0027	F	M3	3	4,11	0,20	0,00
N0241	F	M2	3	4,03	0,21	0,00
N0115	M	M3	3	3,66	0,18	0,00
N0605	NI	M2	3	3,31	0,10	0,00
N0522	NI	M2	3	2,55	0,08	0,00