



HAL
open science

Distribution, abondance et stratégie de recherche alimentaire chez les prédateurs supérieurs du Golfe de Gascogne: une étude spatialisée.

Grégoire Certain

► **To cite this version:**

Grégoire Certain. Distribution, abondance et stratégie de recherche alimentaire chez les prédateurs supérieurs du Golfe de Gascogne: une étude spatialisée.. domain_other. Université de La Rochelle, 2007. Français. NNT: . tel-00261859

HAL Id: tel-00261859

<https://theses.hal.science/tel-00261859>

Submitted on 10 Mar 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université de La Rochelle, CRELA.
Thèse de Doctorat d'Écologie Marine
Présentée par M. Grégoire Certain

**Distribution, abondance et stratégie de recherche alimentaire
chez les prédateurs supérieurs du Golfe de Gascogne :
une étude spatialisée.**

Réalisée sous la direction de :
Vincent Bretagnolle (CEBC-CNRS Chizé)
Vincent Ridoux (CRELA Université de La Rochelle)

Soutenue le 11/09/2007 devant un jury composé de Messieurs :
Thierry Boulinier (CEFE-CNRS Université de Montpellier)
Philip Hammond (SMRU University of St Andrews)
Philippe Cury (CRH-IRD Sète)
Pierre Petitgas (EHM-IFREMER Nantes)

Remerciements :

Le présent travail de thèse a été nourri par de nombreuses personnes, discussions, échanges, et je tiens à leur rendre hommage. Je tiens à remercier mes deux directeurs de thèse, Vincent et Vincent, pour m'avoir supporté (dans tous les sens du terme) durant ces 4 années. Merci pour leurs conseils, leur soutien, leur disponibilité et également parfois leur indisponibilité qui m'a permis de gagner en autonomie.

Je tiens également à remercier les statisticiens de l'unité de Biostatistique et Processus Spatiaux de l'INRA d'Avignon, qui m'ont ouvert l'accès de leur unité et de leur savoir ces deux dernières années, en particulier mon camarade Joel Chadoeuf qui s'est décarcassé pour terminer à temps le travail que nous avons engagé, ainsi bien sur que Pascal Monestiez dont les compétences en géostatistiques nous ont ouvert des perspectives nouvelles.

Je remercie toute l'équipe du CNRS de Chizé qui m'a ouvert ses portes durant trois ans, en particulier Patrick Duncan et Pablo Inchausti qui m'ont souvent aidé et encouragé durant mes travaux.

Je remercie l'Université de La Rochelle pour avoir su parier sur un outsider en m'octroyant cette bourse de thèse. Je remercie les membres de l'équipe AMARE, en particulier Cécile Vincent pour ses conseils et ses coups de pouces, d'autant plus qu'elle a subi dans le même bureau le caractère d'un thésard en pleine rédaction sans jamais broncher. Merci également à Florence Caurant et Paco Bustamante pour leurs encouragements.

Un grand merci également à toute l'équipe du CRMM, Olivier Van Canneyt avec qui se fut un véritable plaisir de travailler durant les aventures PELGAS et IBTS, merci également à Jérôme Spitz et à Willy Dabin pour nos discussions, pour leur patience et leur bonne humeur.

Un grand merci à l'équipe EMH de l'IFREMER de Nantes, en particulier Jacques Massé qui m'a permis de participer à cette aventure formidable que sont les campagnes d'échantillonnage PELGAS, et Benjamin Planque qui a bien voulu prendre de son temps pour que nous puissions travailler ensemble et dont les critiques constructives sont (et seront) toujours les bienvenues. Merci également à Pierre Petitgas pour ses conseils avisés, et à Jean Charles Poulard pour nous avoir gentiment fourni les données de proies collectées durant les campagnes EVOHE.

Je remercie également les « thésards aînés » qui m'ont montré le chemin, notamment au début du travail de thèse, je pense à Thomas de Cornulier, Loic Hardouin, Alexandre Millon, Virginie Lahaye et Claire Pusineri.

Merci enfin à ma famille, à ma mère qui a financé cette 4ème année de thèse et sans laquelle ce mémoire n'aurait pas pu voir le jour, à mon père dont l'extraordinaire capacité à ne jamais

remettre ses choix en question m'aura finalement servi d'exemple, à ma sœur dont vous pourrez admirer le travail tout au long de ce mémoire, à Guéguée dont la bonne humeur et le portefeuille ont également servi à financer la recherche française, enfin et surtout à Edwige, pour ce qu'elle est, et car elle sait comment lever les doutes et les angoisses qui, parfois, obscurcissent l'esprit d'un thésard anxieux.

Merci à tous !



Table des matières :

<i>Remerciements</i> :	2
<i>Préambule</i>	8
Première partie. Introduction à l'étude spatialisée des prédateurs supérieurs dans le golfe de Gascogne.	9
<i>1- de la recherche de patrons spatiaux en écologie, et de leur importance dans la résolution de problématiques écologiques.</i>	10
1.1- Démarche scientifique des analyses « patron-processus ».....	10
1.1.1- La notion de patron.	10
1.1.2- La notion de processus.....	11
1.1.3- Du patron au processus : « pattern-oriented modelling ».	12
1.2- Les propriétés des structures spatiales.	13
1.2.1- L'autocorrélation.....	13
1.2.2- L'hétérogénéité spatiale.	14
1.2.3- La stationnarité.....	15
1.2.4- L'échelle-dépendance.	16
1.3- Outils de caractérisation des structures spatiales.	18
1.3.1- L'échantillonnage des patrons spatiaux.	18
1.3.2- L'analyse des patrons spatiaux.	22
1.4- Synthèse.	23
2- Objectifs et contexte de la thèse.	24
2.1- Objectifs de la thèse.....	24
2.1.1- Des questions écologiques.	24
2.1.2- Des réponses spatialisées.	25
2.2- Contexte.	27
2.2.1- Contexte historique.	27
2.2.2- Naissance des campagnes d'échantillonnage.....	28
3- Modèle et site d'étude.	29
3.1- Aspects spatiaux de l'écologie des prédateurs marins.	29
3.1.1- Les prédateurs marins dans leur milieu : une question d'échelle.	29
3.1.2- Distribution spatiale et stratégie de recherche alimentaire.	30
3.2- Les prédateurs marins : des enjeux de gestion et de conservation.....	31
3.2.1- Les prédateurs marins et les activités humaines.	32
3.2.2- Les prédateurs marins comme outil de surveillance des écosystèmes.....	33
3.3- Site d'étude : le plateau continental golfe de Gascogne.....	34
3.3.1- Circulation générale.	35
3.3.2- Productivité et structures océanographiques.....	36
3.3.3- Distribution des proies potentielles des oiseaux et mammifères marins.	38
3.3.4- Exploitation du golfe de Gascogne.	38
3.3.5- Le golfe de Gascogne : zone atelier pour l'étude des prédateurs marins.....	39
Deuxième partie. Distribution, abondance, variabilité.	41
4- Etude méthodologique de l'échantillonnage aérien.	42

4.1- <i>Les biais associés à l'échantillonnage aérien.</i>	42
4.1.1- Utilisation des échantillonnages aériens.	42
4.1.2- Limites des échantillonnages aériens.	42
4.1.3- Biais de disponibilité.	42
4.1.3- Biais de visibilité.	43
4.2- <i>Protocole d'échantillonnage en avion.</i>	44
4.2.1- Plan d'échantillonnage.	44
4.2.2- Conditions de vol.	44
4.2.3- Dates d'échantillonnage.	46
4.3- <i>Validation de l'échantillonnage aérien comme outil de monitoring des populations d'oiseaux marins en mer.</i>	46
4.3.1- Objectif de l'étude.	46
4.3.2- Publication.	47
4.4- <i>Conclusion sur l'analyse des biais.</i>	64
5- <i>Caractérisation des patrons de distributions et d'abondances des prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne.</i>	65
5.1- <i>Distribution et abondance des populations de mammifères marins.</i>	65
5.1.1- Contexte.	65
5.1.2- Echantillonnages en bateau: les campagnes PELGAS.	65
5.1.3- Objectifs.	67
5.1.4- Publication.	67
5.2- <i>Distribution spatiale et variabilité temporelle des oiseaux marins.</i>	86
5.2.1- Contexte.	86
5.2.2- Loi de Taylor.	86
5.2.3- Objectifs.	88
5.2.4- Publication.	88
5.3- <i>Synthèse.</i>	106
5.3.1- Distribution des prédateurs supérieurs.	106
5.3.2- Variabilité temporelle.	108
Troisième partie. De ce qu'ils consomment, en quelle quantité et comment ils le trouvent.	110
6- <i>Analyse proie/prédateur : relations spatiales et biomasses consommées.</i>	111
6.1- <i>Distributions spatiale des proies potentielles.</i>	111
6.1.1- Les campagnes EVOHE.	111
6.1.2- Procédure de sélection des proies potentielles des prédateurs supérieurs.	112
6.1.3- Cartographie des proies potentielles des prédateurs supérieurs.	113
6.2- <i>Relation spatiale entre distribution des proies et des prédateurs.</i>	116
6.2.1- Objectifs.	116
6.2.2- Préparation des données de proies et de prédateurs.	116
6.2.3- Analyse des relations proie-prédateur.	116
6.2.4- Limites de l'étude.	120
6.3- <i>Evaluation de la pression de prédation exercée par la communauté de prédateurs supérieurs dans le golfe de Gascogne.</i>	121
6.3.1- Objectif.	121
6.3.2- Démarche de l'analyse.	121

6.3.3- Besoin énergétiques et régime alimentaire des oiseaux marins.....	122
6.3.4- Composition spécifique des groupes taxonomiques d'oiseaux.	123
6.3.5- Besoin énergétiques et régime alimentaire des mammifères marins.	124
6.3.6- Composition spécifique des groupes de mammifères marins.....	125
6.3.7- Estimations d'abondance des oiseaux et mammifères marins.	126
6.3.8- Calcul des biomasses de proies consommées.	128
6.3.9- Résultats : estimations des biomasses de proies consommées.....	129
6.3.10- Synthèse.	132
6.4- Conclusion sur l'étude proie-prédateur.....	133
7- Distribution spatiale et stratégie de recherche alimentaire.....	135
7.1- Vivre en groupe.....	135
7.1.1- Ce qui définit un groupe.	135
7.1.2- Partage de l'information au sein d'un groupe.....	136
7.1.3- Différents types d'information.....	136
7.2- Etude des stratégies de recherche alimentaires sociales.....	137
7.2.1- Le modèle « producteur/profiteur ».	137
7.2.2- Le modèle « partage de l'information ».....	138
7.2.3- Du modèle à la réalité.	139
7.3 Modèle et site d'étude.	139
7.3.1- Rechercher sa nourriture en milieu marin.....	139
7.3.2- Le fou de Bassan comme modèle d'étude.	140
7.3.3- Démarche de l'étude.	141
7.4- Définition des groupes.	141
7.4.1- Problématique.	141
7.4.2- Détermination de la distance d'interaction maximale entre fous de Bassan. ..	142
7.5- Caractérisation des stratégies de recherche alimentaire.	146
7.5.1- Problématique.	146
7.5.2- Publication.	147
7.6- Synthèse.	169
Dernière partie. Ce que nous pouvons retenir.....	170
8- Conclusion	171
8.1- Que sont les prédateurs supérieurs dans l'écosystème « golfe de Gascogne».....	171
8.1.1- Des consommateurs significatifs mais raisonnables.....	171
8.1.2- Des outils de gestion.	173
8.1.3- Des enjeux de conservation.	175
8.2- Apports des analyses spatialisées dans l'étude de la communauté de prédateur supérieurs du golfe de Gascogne.	176
8.2.1- Définition des habitats.	176
8.2.2- Relations proie-prédateur.....	177
8.2.3- Etude des stratégies de recherche alimentaire.	178
8.3- Quelles sont les perspectives ouvertes par ce travail de thèse ?	178
8.3.1- Réalisation d'un modèle décrivant le fonctionnement du réseau trophique pélagique.	178
8.3.2 Apports à la réflexion sur la formation d'aires marines protégées.	180

8.3.3 Mise en place de programmes de surveillance et de monitoring : définition de zones ateliers.	181
8.3.4 Etude des stratégies de recherche alimentaires.	181
Références	183
<i>Annexe 1 :.....</i>	<i>203</i>
<i>Annexe 2:.....</i>	<i>211</i>
<i>Annexe 3 :.....</i>	<i>212</i>

Préambule.

Le travail de thèse que nous présentons est avant tout un travail d'interface entre l'écologie marine et les analyses spatialisées. Nous nous intéressons à une communauté d'organismes peu décrite, les prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne, alors même que cet écosystème a fait l'objet d'une intense activité de recherche depuis la deuxième moitié du XX^{ème} siècle. Jusqu'en 1990, la plupart des travaux concernaient sa structure océanographique et ses communautés planctoniques et benthiques (Pingree 1969, Belderson & Kenyon 1976, Sibuet 1977, Treguer *et al.* 1979, Cornet *et al.* 1983 Pingree *et al.* 1986, Garcia-Soto *et al.* 1990, New & Pingree 1990, Pingree & Le Cann 1992). L'activité de recherche s'est ensuite diversifiée vers d'autres composantes de l'écosystème et notamment les populations de poissons pélagiques, en particulier à travers le prisme de l'exploitation du golfe par la pêche (Dorel *et al.* 1991, Koutsikopoulos & Lacroix 1992, Blanchard & Boucher 2001, Poulard 2001, Petitgas *et al.* 2003). L'objectif premier de ce travail de thèse est de poursuivre cet effort et d'étendre les connaissances sur l'écosystème « Golfe de Gascogne » en fournissant à la communauté scientifique une information précise sur la communauté des prédateurs supérieurs, tant sur le plan descriptif que sur le plan fonctionnel. Dans ce but, la prise en compte de la dimension spatiale est indispensable, car elle permet au-delà de l'outil de représentation cartographique de comprendre les interactions que ces organismes entretiennent entre eux et avec leur environnement.

Notre travail est inter-disciplinaire et fait appel à la fois aux connaissances accumulées sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème du golfe de Gascogne, aux outils d'analyse spatiale développés récemment et aux concepts d'écologie comportementale qui ont émergés ces dernières années. Ce travail utilise les concepts et les méthodes de l'analyse spatiale pour apporter une information écologique aussi bien aux scientifiques qu'aux gestionnaires dans des domaines variés allant de la description de la communauté des prédateurs supérieurs (distribution, abondance, habitat, variabilité), de son intégration en tant qu'élément constitutif du réseau trophique, de son utilité en tant qu'indicateur biologique et enfin de sa contribution à une réflexion générale sur les processus comportementaux impliqués dans la vie et la recherche de nourriture en groupe.

Nous nous sommes donc attachés à utiliser les méthodes spatiales pour répondre à des questions écologiques posées par la communauté de prédateurs supérieurs. Nous espérons que notre travail servira de point de repère dans le futur pour les prochaines études concernant les prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne.

Première partie. Introduction à l'étude spatialisée des prédateurs supérieurs dans le golfe de Gascogne.



1- de la recherche de patrons spatiaux en écologie, et de leur importance dans la résolution de problématiques écologiques.

Les paragraphes suivants ont pour but de familiariser le lecteur avec les principaux concepts utilisés en écologie spatialisée. Le but n'est pas de proposer un catalogue exhaustif des méthodes d'analyse mais plutôt de décrire la démarche des analyses spatialisées, de souligner comment la prise en compte explicite de l'espace offre un moyen efficace de répondre à des questions et des problématiques écologiques, de définir les concepts majeurs qui ont été développés suite à l'incorporation de la dimension spatiale dans la réflexion menée par les écologues. Nous évoquerons dans un premier temps l'utilité de la démarche des analyses « patron-processus » pour montrer par quels mécanismes et dans quelles conditions l'étude d'un patron (une réalisation possible d'un processus) permet d'établir un lien d'inférence vers le processus écologique qui a généré ce patron. Nous définirons donc les notions de patron et de processus dans un contexte spatial, puis nous présenterons la démarche de l'analyse patron-processus. Nous entrerons ensuite dans le « cœur théorique » de l'écologie spatialisée, en évoquant ses concepts de base: autocorrélation, hétérogénéité, stationnarité puis échelle dépendance. Nous terminerons sur une brève description des aspects méthodologiques de l'écologie spatiale, en évoquant l'échantillonnage et l'analyse de données spatialisées.

1.1- Démarche scientifique des analyses « patron-processus ».

Les analyses dites « *pattern-process* », en français « patron-processus » cherchent à caractériser l'interconnexion qui existe entre les patrons, c'est-à-dire les structures caractéristiques observées dans les données, et les processus écologiques qui les génèrent (Schröder & Seppelt 2006). Dans un grand nombre de cas, ces patrons présentent des structures spatio-temporelles (abondance d'une espèce, richesse spécifique d'une communauté, structure d'un paysage). De nombreux processus écologiques sont susceptibles de former des patrons particuliers de distribution, qui se caractérisent par leur structure dans l'espace et le temps. Ces structures peuvent être très diverses et peuvent varier selon les échelles d'espace et de temps considérées. Cette première section introductive présente la démarche scientifique des analyses «patron-processus».

1.1.1- La notion de patron.

En écologie, la notion de patron fait référence à des observations qui ont une structure significativement différente d'une distribution aléatoire où la position de chaque objet (organisme, communauté, paysage...) serait indépendante de celle des autres. Les

caractéristiques de ces structures sont fonction du type de mécanismes à l'origine de leur émergence (Grimm *et al.* 2005). Les patrons peuvent être structurés dans l'espace et le temps, et ces structures spatio-temporelles peuvent être analysées séparément ou conjointement. La caractérisation de la structure des patrons peut conduire l'écologue à lever le voile sur les processus d'interactions que les organismes entretiennent entre eux et avec leur environnement, ou bien à formuler des hypothèses sur ces processus. Ainsi, des patrons particuliers ont attiré l'attention de nombreux chercheurs, par exemple les patrons de formation de végétation (Lefever & Tlidi 1999), les cycles de population (Stenseth *et al.* 1998, Bjornstad 2000), les fluctuations synchrones de populations éloignées (Liebholdt *et al.* 2004), les « patches » hiérarchiques imbriqués (Wiens 1989, Fauchald 1999) et les « travelling waves » (ou « vagues de propagation ») (Kaitala & Ranta 1998, Grenfell *et al.* 2001).

1.1.2- La notion de processus.

Les processus écologiques peuvent être définis comme les mécanismes permettant des interactions existant entre différents objets au sein d'un environnement. Ces interactions sont multiples et peuvent impliquer des individus homo ou hétéro-spécifiques, des populations, des communautés d'organismes. Nous citerons par exemple les processus de dispersion des populations (Taylor 1990), les processus dirigeant les mouvements d'un individu au sein de son environnement (Morales *et al.* 2004, Pinaud & Weimerskirch 2005) ou les processus de compétition inter et intra-spécifique (Reineking *et al.* 2006, Tietjen & Huth 2006, Leitao *et al.* 2006). D'un côté, les processus dépendent des patrons (des gradients de densité par exemple dans le cas de processus densité-dépendants) et de l'autre, ils génèrent ces patrons (par exemple l'agrégation d'animaux autour d'une ressource commune).

Les principaux objectifs des analyses « patron – processus » sont de caractériser les patrons, d'identifier les processus et enfin de comprendre comment patron et processus interagissent de manière à pouvoir prédire l'évolution d'un tel système. Selon l'objet étudié et les limites du système à l'intérieur duquel il s'insère, les processus peuvent être exogènes comme l'influence du climat ou des concentrations de proies sur l'abondance d'une espèce, ou endogènes comme l'influence de la démographie ou du niveau de compétition intra-spécifique sur cette même abondance (Bolliger 2005).

1.1.3- Du patron au processus : « pattern-oriented modelling ».

Un des buts principaux des études écologiques est de définir, de comprendre et de modéliser un processus de manière à en dériver des prédictions sur l'évolution du système étudié. Cette démarche peut se décliner de deux façons, qui se distinguent par le degré de prise en compte des patterns observés (Wiegand *et al.* 2003, fig 1). Dans le premier cas (fig 1A), les observations faites sur le terrain conduisent l'écologue à formuler un modèle théorique, contenant un certain nombre de paramètres, puis à en dériver des prédictions. Ce type de démarche linéaire ne permet aucun contrôle rétro-actif de la qualité et de la précision du modèle, et peut conduire à des erreurs ayant eu lieu lors de la récolte de données à se répercuter tout au long de la démarche d'analyse et de modélisation. Pour éviter ce type de problème, la démarche de : « pattern-oriented modelling » (Wiegand *et al.* 2003, Grimm *et al.* 2005, fig 1B) propose d'intégrer les caractéristiques des patrons observés pour choisir et orienter la construction et l'utilisation des modèles permettant de simuler le fonctionnement du système « patron-processus ». Pour cette deuxième approche, la collecte de données empiriques puis la détection et l'analyse des patrons qu'elles contiennent constituent une étape d'autant plus importante de l'étude des relations « patron-processus », puisque la caractérisation des patrons servira non seulement à formuler le modèle mais aussi à contraindre sa paramétrisation.

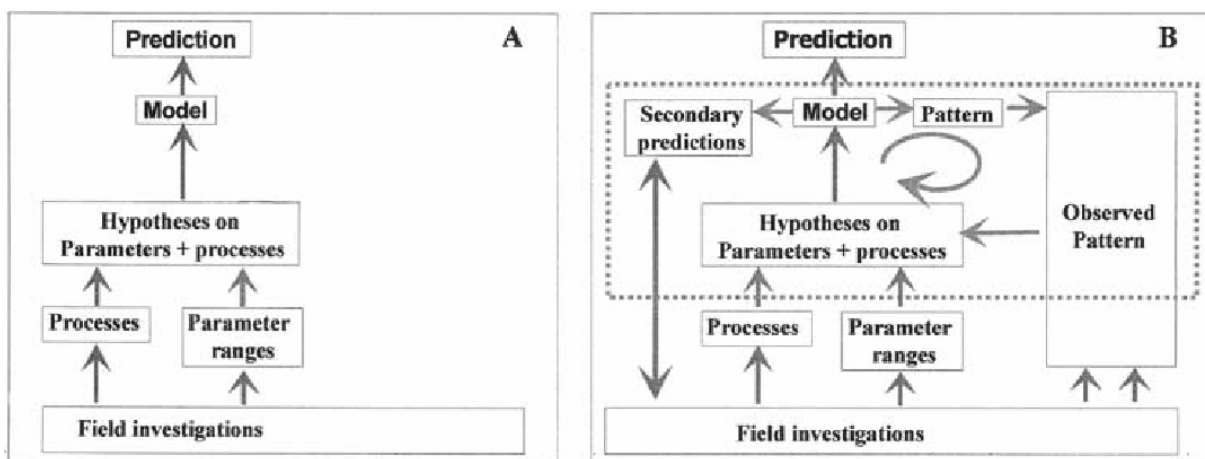


Fig 1. extraite de Wiegand *et al.* (2003). « non Pattern-oriented modeling » (A) : propagation des erreurs. Modèle établi sur la base d'expériences sur le terrain et d'informations issues de la littérature. Des paramètres mal connus entrent dans le modèle à un niveau hiérarchique bas et la propagation des erreurs jusqu'aux prédictions est inévitable. « Pattern-oriented modeling » (B). Les hypothèses faites sur les paramètres et les processus sont contraintes par les patterns observés. La comparaison entre pattern observé et pattern produit restreint le champ d'incertitude des paramètres et peut être utilisé pour détecter les processus sous-jacents produisant les patterns observés. Les patterns observés sont comparés aux patterns produits au travers de plusieurs hypothèses alternatives sur les processus et/ou grâce à un grand nombre de combinaisons de paramètres plausibles. La comparaison constante entre pattern produit et observé limite la propagation des erreurs. Les relations internes du modèle peuvent être utilisées pour dériver des prédictions secondaires qui pourront être comparées à des données de terrain indépendantes.

1.2- Les propriétés des structures spatiales.

Au sein du contexte vaste des analyses « patron-processus », ce présent travail de thèse concerne plus spécifiquement l'analyse des patrons spatiaux. L'espace fut défini comme « la frontière finale en écologie » (Tilman & Kareiva 1997). Les patrons de distribution spatiale sont en effet caractérisés par différentes propriétés qu'il est important de connaître et de comprendre avant de procéder à leur analyse. Les sections suivantes exposent, avec le regard de l'écologue, les principaux concepts utilisés lors de la résolution de problématiques ayant une dimension explicitement « spatiale ». Nous évoquerons donc les notions d'autocorrélation, d'hétérogénéité spatiale, de stationnarité et enfin d'échelle-dépendance.

1.2.1- L'autocorrélation.

L'autocorrélation implique que deux réalisations (mesures) d'un même processus auront plus de chance de se ressembler sur deux sites proches spatialement et/ou temporellement. Autrement dit, la variance existant entre ces deux réalisations est dépendante de la distance qui les sépare. Cette distance peut s'exprimer dans l'espace, le temps ou les deux. La caractérisation de l'autocorrélation présente dans les patrons écologiques a été l'objet d'une intense activité de recherche depuis sa mise en évidence par l'intermédiaire de tests statistiques (indice de Moran (Moran 1950), test de Mantel (Mantel 1967, Legendre 2000)) à sa modélisation explicite notamment par les méthodes variographiques (Rossi *et al.* 1992, Cressie 1993, Wackernagel 2002). La modélisation permet non seulement de détecter l'autocorrélation, mais aussi de préciser ses caractéristiques : quelle est son intensité, jusqu'où s'étend-elle, comment évolue-t-elle avec la distance, quelle est sa forme ?

En écologie, l'autocorrélation spatiale est un concept central de nombreux domaines (Koenig 1999), notamment la caractérisation des habitats (Austin 2002, Lichstein *et al.* 2002) et l'étude des populations présentant des fluctuations synchrones (Bjornstadt *et al.* 1999). L'autocorrélation spatiale mesurée dans la distribution d'un organisme peut avoir deux sources. L'une, que Fortin & Dale (2005) nomment « dépendance spatiale » est issue de processus écologiques exogènes : c'est l'action, à large échelle, d'un ou plusieurs paramètres environnementaux (conditions climatiques favorables, présence de ressources) qui se répercute sur la distribution de l'organisme. L'autre est issue de processus endogènes, par exemple phénomènes de compétition intraspécifique ou au contraire agrégation d'individus qui tirent chacun un bénéfice de ce type de regroupement (succès de recherche alimentaire, vigilance anti-prédateur, succès reproducteur, voir pour exemples Krause & Ruxton 2002).

L'autocorrélation issue de ces mécanismes endogènes s'exprime en général à des échelles de temps et d'espace plus fine.

Outre l'autocorrélation qui, littéralement, désigne la corrélation d'une variable avec elle-même, nous évoquerons pour finir la «*cross-correlation*», en français «*corrélation croisée* » qui désigne non plus la structure de la variance d'une variable dans l'espace mais la structure de la covariance, dans l'espace, entre deux variables. La mesure de cette covariance permet de quantifier l'influence de telle variable environnementale sur la distribution de tel organisme (Monestiez *et al.* 2006), par exemple le lien de dépendance spatiale qui existe entre la distribution d'un prédateur et sa proie (Fauchald & Erikstaad 2002). L'étude de la covariance entre deux variables permet de détecter, chez une variable, quelle est la part d'autocorrélation due à de la dépendance spatiale (i.e. induite par un processus exogène). La mise en relation de la distribution d'un organisme avec une ou plusieurs covariables environnementales est un des points clef de la modélisation des habitats (Guisan & Zimmermann 2000, Thogmartin *et al.* 2004) et permet également d'identifier les facteurs externes participant à la fluctuation synchrone des populations (Bjornstad & Bascompte 2001).

1.2.2- L'hétérogénéité spatiale.

La reconnaissance de l'hétérogénéité en tant qu'élément fondamental de la compréhension des processus naturels fut un changement de paradigme majeur en écologie qui a remplacé l'hypothèse d'homogénéité (Wiens 1989). Cette reconnaissance se fit au travers de la prise en compte explicite de la dimension spatiale, qui ouvrit une voie nouvelle dans la compréhension des processus écologiques (Allen & Hoekstra 1992). En effet, la plupart de ces processus sont intrinsèquement spatiaux puisqu'ils s'expriment entre unités voisines (Levin 1992). Ces mêmes processus sont influencés par les conditions environnementales et par de nombreuses interactions locales avec d'autres processus. Cette hétérogénéité rend la description et la caractérisation d'un processus très difficile car il est nécessaire pour cela de séparer et de différencier les influences externes au processus étudié mais qui interagissent avec lui. Ainsi les facteurs complexifiant les processus, comme l'hétérogénéité spatiale, furent en premier lieu exclus des concepts analytiques (McIntosh 1991). Ces derniers évoluèrent, permettant de prendre en compte de manière explicite l'influence de l'hétérogénéité spatiale (et également temporelle) dans les analyses. Nous définirons l'hétérogénéité spatiale comme la variabilité structurée dans l'espace d'une propriété, qui peut être une variable catégorielle ou quantitative (Wagner & Fortin 2005). Autrement dit, n'importe quel patron structuré dans l'espace ou le temps est hétérogène, et par contraste la notion d'homogénéité fait référence à une

distribution complètement aléatoire dépourvue de structure. Nous voyons ici qu'il existe un lien très étroit entre le concept d'hétérogénéité et l'autocorrélation spatiale, qui est en fait un des symptômes de l'hétérogénéité sur le plan statistique.

1.2.3- La stationnarité.

Un patron spatial observé dans une zone donnée est une réalisation du processus écologique dynamique qui s'exprime dans cette zone. Certaines hypothèses de travail sont nécessaires pour établir une inférence depuis l'observation du patron vers le processus sous-jacent dont il est une des réalisations possibles. L'hypothèse de stationnarité des processus est très fréquemment utilisée dans le domaine des statistiques spatiales : un processus est dit stationnaire lorsque ces propriétés sont indépendantes de sa localisation ou de sa direction (Burrough 1987, Haining 1990). Prenons comme exemple un processus écologique simple, la distribution d'un prédateur dans l'espace. L'abondance de ce prédateur à un endroit précis est une réalisation possible d'un processus sous-jacent, par exemple l'influence de la distribution des proies. L'hypothèse de stationnarité implique que ce processus écologique s'exprime de la même manière en tous points de l'espace étudié, et dans toutes les directions. Si cette hypothèse est justifiée nous pourrions caractériser le processus proie/prédateur à partir de l'analyse jointe des patrons de distribution du prédateur et de sa proie.

Dans un contexte statistique, les paramètres de ce processus doivent être les mêmes en tout point de l'espace étudié, et quelle que soit la direction. L'hypothèse de stationnarité a donc deux composantes qui correspondent respectivement aux effets de premier ordre (variation de l'espérance du processus dans l'espace) et aux effets de second ordre (variations de la variance du processus dans l'espace). Un écart à l'hypothèse de stationnarité peut être dû à des effets de premier et/ou de second ordre. Poursuivons le raisonnement à partir de notre exemple. On peut imaginer que la distribution spatiale des proies soit influencée par l'effet d'un gradient, attribué à une variation à large échelle, des conditions environnementales (température, humidité...). Dans ce cas l'espérance du processus déterminant l'abondance des prédateurs en fonction de la quantité de proies variera le long de ce gradient. L'écart à l'hypothèse de stationnarité sera donc dû à un effet de premier ordre. Supposons maintenant que notre prédateur réponde également à la présence, locale, d'autres individus conspécifiques, par des mécanismes d'agrégation ou de répulsion. Dans ce cas le processus proie/prédateur ne variera pas en moyenne, mais en variance : des mécanismes d'agrégation augmenteront la variance du processus tandis que des mécanismes de répulsion la diminueront. Dans ce cas l'écart à l'hypothèse de stationnarité est dû à un effet de second

ordre, car dans certaines zones la variance du processus sera modifiée du fait de la présence de congénères.

On voit bien à travers cet exemple comment d'une part l'hétérogénéité spatiale de la distribution de la proie et du prédateur peuvent influencer le processus écologique étudié, et peuvent dans certaines conditions violer l'hypothèse de stationnarité. On voit aussi et surtout à quel point il est important de tenir compte de cette même hétérogénéité pour comprendre le fonctionnement du processus. Le concept de stationnarité est une abstraction, une simplification issue des statistiques spatiales dont l'observation en écologie est rarissime. Un grand nombre d'effets différents peut conduire un processus à être non-stationnaire. L'hypothèse de stationnarité telle que décrite plus haut est difficilement soutenable et les méthodes d'analyse spatiale qui requièrent cette hypothèse sont difficilement applicables, que ce soit en écologie ou dans d'autres domaines. L'hypothèse de stationnarité a donc été assouplie en hypothèse de stationnarité intrinsèque qui stipule que la différence espérée entre des valeurs à deux sites d'échantillonnages dépend uniquement de la distance qui les sépare (Fortin & Dale 2005). L'hypothèse de stationnarité intrinsèque ne porte donc plus que sur les effets de second ordre. Enfin l'hypothèse de stationnarité faible requiert que les effets d'ordre 1 (espérance) et 2 (variance) d'un processus soient stationnaires dans un voisinage immédiat (au sein d'une fenêtre mobile par exemple) (Fortin & Dale 2005). Ces adaptations de l'hypothèse de stationnarité la rendent plus souple et plus applicable. Toutefois l'existence de valeurs extrêmes ou de gradients au sein des patrons reste une cause de non-stationnarité. Un autre écart à la stationnarité s'observe dans le cas de données anisotropiques (ou le processus change en fonction de la direction, par opposition à un processus isotropique qui ne varie pas selon la direction). Avant d'utiliser des outils d'analyse spatiale qui requièrent cette hypothèse, il est donc important de s'assurer que les données récoltées ne comportent pas de composante fortement non-stationnaire. Il peut être utile de modéliser puis d'enlever une tendance spatiale pour s'affranchir de l'effet d'un gradient, ou d'éliminer quelques valeurs extrêmes qui ne sont pas représentatives du processus étudié.

1.2.4- L'échelle-dépendance.

En écologie, la notion d'échelle peut s'appliquer à différentes dimensions : la dimension spatiale, la dimension temporelle et le niveau d'organisation d'un système (Levin 1992). Le caractère ubiquiste de cette notion d'échelle en fait une notion d'interface entre plusieurs disciplines, comme la biologie des populations (Lakin & Van den Driesche 1977, Fahrig 1992), l'étude de la biodiversité (Turner and Tjorve 2005), l'étude des réseaux trophiques

(Van den Koppel 2005), l'écologie des paysages (Fortin & Dale 2005), l'étude des trajectoires et des stratégies de recherche alimentaire (Morales & Ellner 2002).

Un processus est dit « échelle-dépendant » lorsque son expression varie en fonction de l'échelle considérée. Par exemple Cadotte & Fukami (2005) montrèrent que l'effet du processus de dispersion sur la biodiversité d'une communauté microbienne différait selon la distance à laquelle les organismes étaient capables de disperser, en d'autres termes selon l'échelle à laquelle opérait le processus de dispersion. En écologie spatiale, la notion d'échelle dépendance peut être illustrée par les processus d'association d'un prédateur et d'une proie: dans le cas du milieu marin, très dynamique, les prédateurs et leurs proies seront associés à certaines échelles d'espace en deçà desquelles on ne pourra pas identifier de lien clair (Fauchald & Erikstaad 2002, Davoren *et al.* 2003).

Plus généralement, chaque processus structurant la distribution des organismes s'exprime à une échelle particulière. Les processus liés à l'influence des facteurs environnementaux s'exprimeront à des échelles d'espaces larges tandis que les processus d'interactions plus directs (relations avec les proies, ou interactions entre individus) s'exprimeront à des échelles plus fines. Par exemple Birkhofer *et al.* (2006) étudièrent la distribution d'une espèce d'araignée territoriale (*Leucorchestris arenicola*) qui montrait à des échelles fines des patrons réguliers imputés à des mécanismes de compétition intra-spécifique tandis qu'à des échelles plus larges leur distribution était agrégée du fait de l'influence de facteurs externes environnementaux (ces araignées montrent une préférence claire pour certaines structures de végétation, peut être à cause des ressources alimentaires qui y sont associées). On voit bien dans cet exemple que la distribution échelle-dépendante des arénicoles est due à l'influence de deux processus distincts, chacun opérant à une échelle caractéristique. Austin (2002) distingue les processus distaux (qui impliquent un certain nombre d'intermédiaires), des processus proximaux (ou l'influence d'un facteur sur un organisme est directe, sans intermédiaires). Lorsqu'on étudie un processus écologique, il est primordial d'identifier l'échelle à laquelle son étude est la plus pertinente (Carlile *et al.* 1989, Bradshaw *et al.* 2002). Le concept d'organisation en « patchs hiérarchiques » (Wiens 1989, Kotliar & Wiens 1990) est un des concepts écologiques majeur explicitant les phénomènes d'échelle-dépendance. Plutôt que de considérer une organisation en patchs simples (une entité discrète et homogène, très rarement observée dans la nature), le concept de patchs hiérarchiques définit une mosaïque de patchs imbriqués les uns dans les autres, ce phénomène se produisant au travers d'une grande étendue d'échelles (Wiens 1976, Senft *et al.* 1987). Ce modèle conceptuel a en particulier été appliqué aux oiseaux marins pour décrire leur distribution spatiale (Fauchald &

Erikstaad 2002) et leurs mouvements (Pinaud & Weimerskirch 2005), sous l'hypothèse que ces structures étaient induites par le fait de vivre au sein d'un milieu marin hétérogène lui-même organisé en patches hiérarchiques (Fauchald 1999).

1.3- Outils de caractérisation des structures spatiales.

Après avoir exposé les concepts majeurs utilisés dans le contexte de l'écologie spatialisée, nous allons maintenant présenter brièvement les outils permettant de les mettre en évidence. Nous évoquerons dans un premier temps les techniques d'échantillonnages permettant de collecter des données spatialisées, puis nous parlerons des méthodes analytiques permettant de mettre en évidence les caractéristiques des patrons qu'ils contiennent. Bien que nous ayons construit cette présentation en deux parties distinctes, nous insistons sur le fait que l'échantillonnage et l'analyse des données sont intimement liés. L'établissement d'un protocole d'échantillonnage et le choix de l'analyse des données se fait généralement en trois étapes (Dungan *et al.* 2002): (1) la définition explicite de l'étendue spatio-temporelle du processus étudié ; (2) la détermination de la résolution spatio-temporelle de ce même processus que l'échantillonnage sera capable de capturer ; (3) enfin l'assurance que les analyses envisagées sont appropriées aux données qui seront collectées et au processus que l'on souhaite mettre en évidence. Ainsi, les choix méthodologiques faits lors de l'échantillonnage découlent à la fois des connaissances *a priori* du système que l'on étudie et des objectifs écologiques que l'on veut atteindre. Ces choix orienteront, avec nos objectifs, les méthodes d'analyses, et auront donc *in fine* une influence sur l'inférence qu'il est possible d'établir vers le processus sous-jacent.

1.3.1- L'échantillonnage des patrons spatiaux.

Comme nous l'avons suggéré plus haut, les choix et les décisions qui seront prises lors de l'échantillonnage vont affecter les caractéristiques des patrons spatiaux identifiés. Parmi ces choix, nous citerons la taille de l'échantillon, l'étendue de la zone d'étude, la résolution des données, le plan et la stratégie d'échantillonnage, enfin la conformation spatiale de cet échantillonnage. Toutes ces caractéristiques affectent la mise en évidence des propriétés des patrons spatiaux.

Legendre & Fortin (1989) recommandent un minimum de 30 sites d'échantillonnage pour détecter l'autocorrélation spatiale, mais ils précisent que 100 sites sont nécessaires à sa modélisation. L'étendue de la zone d'étude et la résolution spatiale des données déterminent l'échelle à laquelle il sera possible de mettre en évidence des structures spatiales. De

nombreuses études insistent sur la sensibilité des statistiques spatiales à ces deux paramètres (Jelinski & Wu 1996, Qi & Wu 1996, Fortin 1999a&b, Dungan *et al.* 2002). O'Neill *et al.* (1996,1999) suggèrent que la taille de la zone d'étude représente deux à cinq fois l'échelle à laquelle s'exprime le plus grand processus étudié. Une zone d'étude trop vaste risque cependant d'inclure plusieurs processus agissant différemment dans plusieurs sous-régions et nous expose à des problèmes de non-stationnarité. La résolution de l'échantillonnage (*i.e.* la taille de la plus petite unité d'échantillonnage) définit la plus petite résolution à laquelle les structures spatiales pourront être caractérisées. Cette résolution doit être inférieure à l'échelle à laquelle le processus étudié opère. Ici encore O'Neil *et al.* (1996, 1999) proposent de choisir une résolution entre 2 à 5 fois plus petite que l'échelle du plus petit processus considéré.

Un plan d'échantillonnage continu (grille ou transect) permet d'obtenir une résolution spatiale très fine alors qu'un plan d'échantillonnage discrétisé en sites (quadrats, points) comportera des vides entre les sites. Pour un effort donné (un nombre de sites fixés), la définition de l'espacement optimal entre ces sites d'échantillonnage (« *spatial lag* ») est un compromis : Des sites proches donnent une résolution fine mais fournissent des données très autocorrélées. L'information extraite risque donc d'être redondante, et la zone d'étude couverte trop petite pour permettre une inférence vers un processus général. Des sites dispersés fournissent chacun une information indépendante, et la zone d'étude couverte est plus large. Le risque est ici que le plan d'échantillonnage chevauche plusieurs échelles et processus dont les effets ne peuvent plus être caractérisés séparément (Haining 1990).

La stratégie d'échantillonnage peut être aléatoire ou systématique, et répartie ou non par strate. La stratification implique une connaissance *a priori* de la zone d'étude qui permet de définir les strates de manière optimale. L'échantillonnage systématique permet de couvrir la zone d'étude de manière homogène. Pour aboutir au même degré de couverture, un échantillonnage aléatoire requiert un effort plus important. Dans le cas d'un échantillonnage discrétisé en site, une stratégie aléatoire permet de disposer de plus d'intervalles de distance différents entre les sites. Dans le cas d'un échantillonnage systématique, le choix de l'intervalle de distance entre les transects ou entre les sites d'échantillonnage est crucial : lorsque cet intervalle est le même que l'échelle à laquelle la variable échantillonnée est structurée, la structure ne peut être détectée.

Le cas d'école suivant va nous permettre d'illustrer le problème du choix de l'intervalle de distance (ou maille) séparant les sites d'échantillonnage. Nous avons généré deux champs stationnaires gaussiens, structurés dans l'espace à deux échelles différentes (fig 2a et 2b).

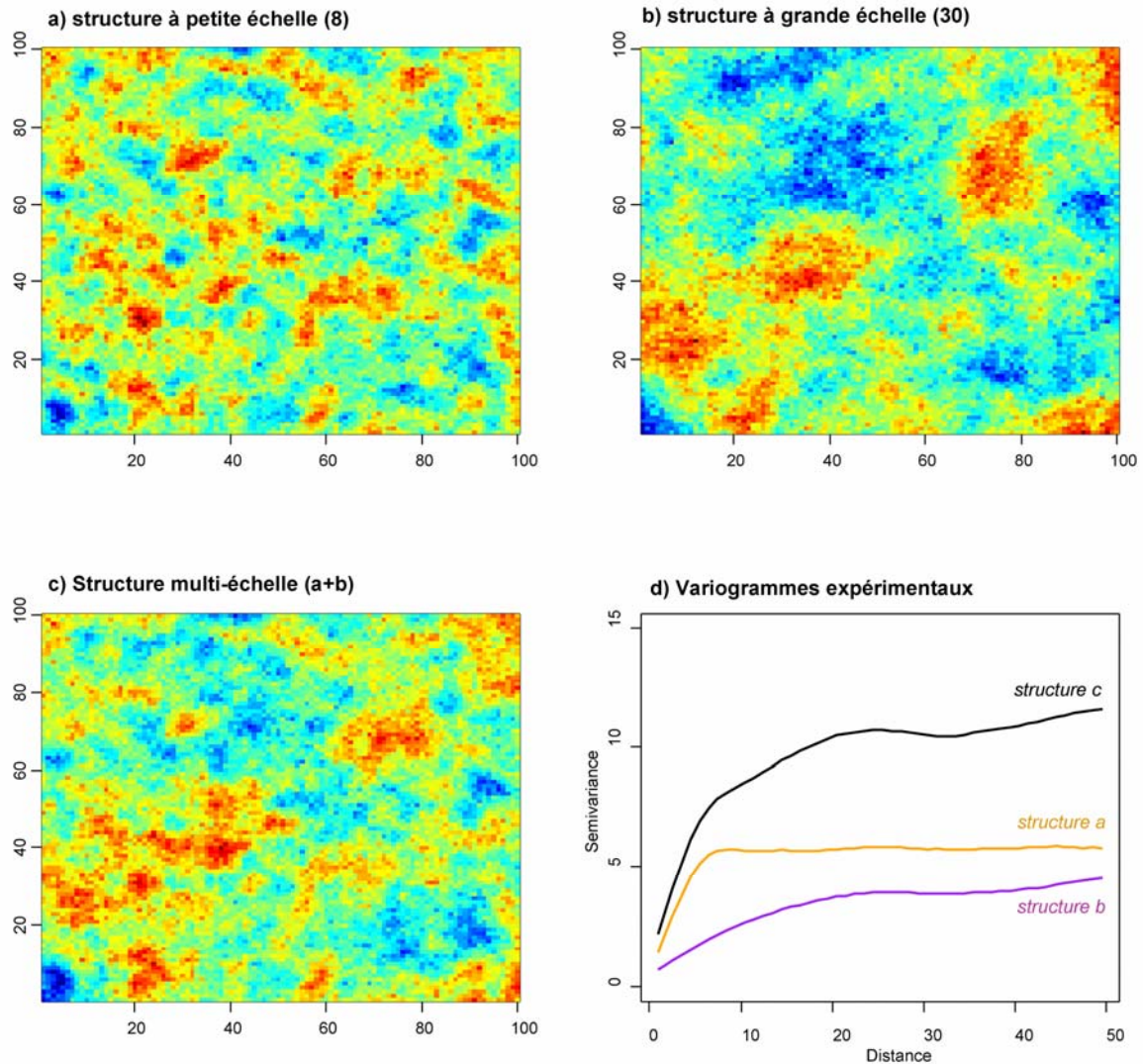


Fig 2. Génération d'un champ aléatoire présentant deux niveaux de structure spatiale à deux échelles différentes.

Ces deux champs stationnaires représentent deux réalisations (patrons) de deux processus indépendants agissant chacun à une échelle spécifique. Leur structure est mise en évidence par les variogrammes correspondants (petite structure : variogramme orange ; grande structure : variogramme violet ; cf fig 2d), et la structure résultante (fig 2c) est la somme des deux réalisations précédentes (fig 2d, variogramme noir). Supposons qu'un écologue cherche à caractériser ces deux processus et à en définir l'échelle. Il doit pour cela échantillonner la zone et choisit d'utiliser un échantillonnage régulier, une grille de 400 points dont il reste à déterminer la maille. A partir de notre simulation, nous proposons 3 mailles différentes (fig 3), chacune correspondant à une taille de maille spécifique. Evidemment, plus la maille est fine, plus la zone d'étude est restreinte (fig 3).

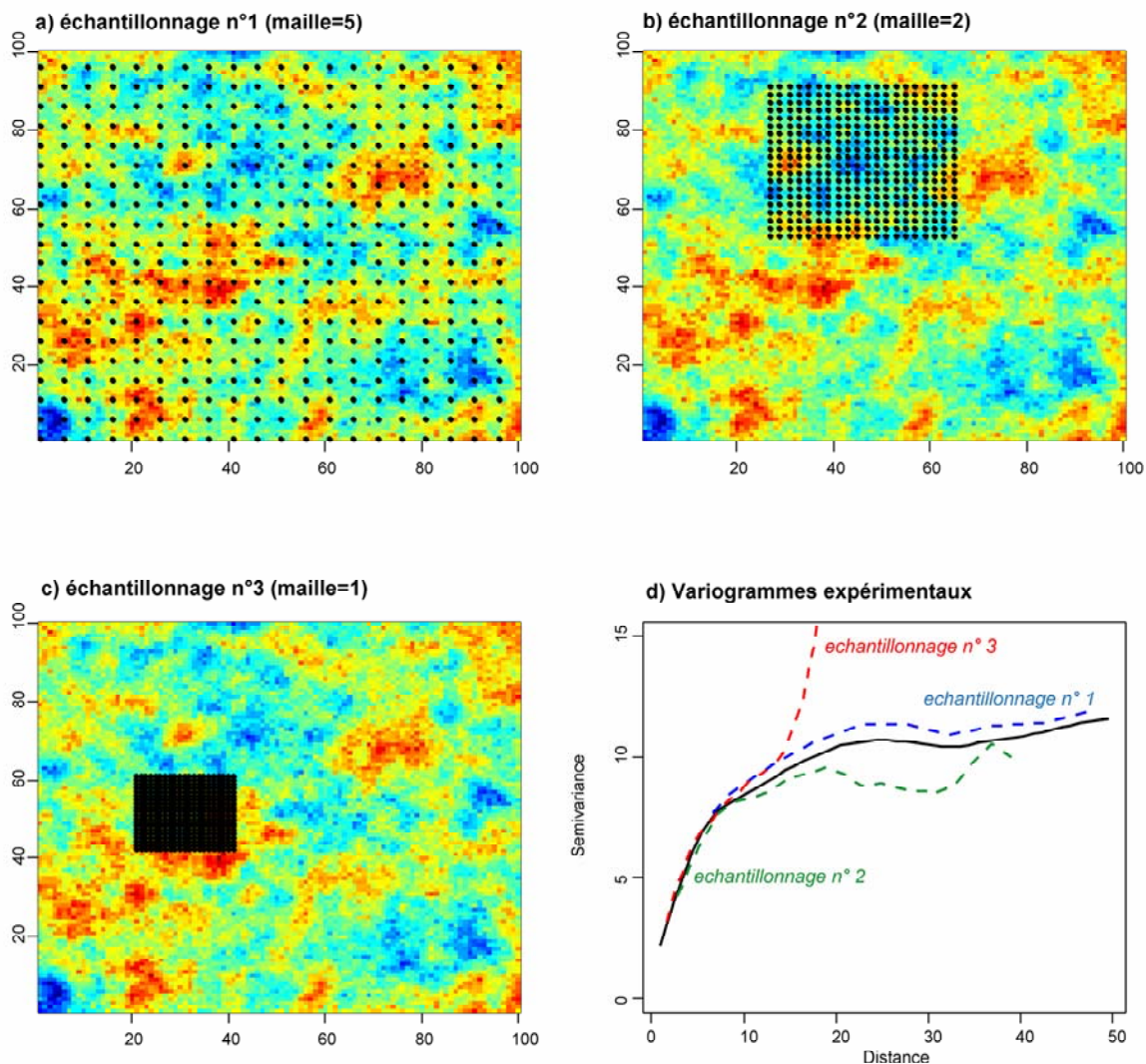


Fig 3. Test de différents échantillonnages (400 sites, espace inter-site variable) et résultats produits par chacun en terme de capture de la structure spatiale

Trois variogrammes expérimentaux (fig 3d) ont été calculés à partir de ces trois échantillonnages. Nous voyons que le variogramme calculé à partir de l'échantillonnage le plus fin (en rouge) représente bien la structure à fine échelle mais est incapable de représenter la structure à large échelle, car l'étendue de la zone d'étude est trop petite. A l'inverse, le variogramme réalisé à l'aide de l'échantillonnage le plus grossier (en bleu) ne reflète que la structure à large échelle, car la maille est trop grossière pour capturer la variabilité du processus agissant à petite échelle (le semi-variogramme s'arrête à 10km). Le meilleur choix d'échantillonnage dépend donc de l'objectif de l'étude : le plan d'échantillonnage le plus fin permettra de mettre en évidence la structure fine, le plan le plus grossier modélisera correctement la structure à large échelle, et dans le cas exploratoire le meilleur compromis est l'échantillonnage intermédiaire qui permet de détecter les deux structures.

Il est ainsi préférable de choisir un intervalle de distance inférieur à l'échelle supposée de la plus petite structure étudiée (Fortin & Dale 2005). Lorsque l'échelle spatiale du processus étudié est inconnue et ne peut être évaluée ou estimée, il peut être judicieux de choisir une stratégie d'échantillonnage hiérarchique impliquant plusieurs intervalles de distance (Webster & Oliver 2001). Cette stratégie hiérarchique peut, dans le cas de transects par exemple, être menée en temps réel et répondre à l'occurrence particulière d'animaux : on parlera d'échantillonnage adaptatif, ou l'effort d'échantillonnage est ajusté en temps réel en fonction de l'intérêt de la zone échantillonnée (Thomson *et al.* 1992, Thomson & Seber 1996).

1.3.2- L'analyse des patrons spatiaux.

Après les choix, nombreux, qu'il a fallu faire pendant l'échantillonnage des données, l'écologue n'est pas au bout de ses peines, car il doit maintenant choisir entre de nombreuses méthodes d'analyse spatialisées. Les statistiques spatiales peuvent être classées en fonction du type de processus auquel elles s'appliquent. Certains processus agissent sur la localisation discrète d'organismes individuels. Dans ce cas ce sont les patrons formés par l'ensemble de ces localisations qui sont étudiés. Les processus qui génèrent ce type de patrons sont appelés processus ponctuel (Ripley 1977, Baddeley *et al.* 2006). D'autres processus ont une influence sur la valeur quantitative d'une variable d'intérêt. Dans ce cas les patrons spatiaux sont continus dans l'espace. Les méthodes statistiques qui permettent d'analyser ce type de patrons sont très nombreuses, et nous citerons pour exemple les indices de mesure de l'autocorrélation (indices de Moran ou de Geary (Cliff & Ord 1981), test de Mantel (Legendre 2000)), les outils variographiques et géostatistiques (Cressie 1993, Wackernagel 2003), les modèles auto-régressifs (Lichstein *et al.* 2002), les analyses en composante principale de matrice de voisinage (PCNM, Borcard & Legendre 2002), les modèles à effet mixte (Pinhero & Bates 2002), les modèles additifs généralisés (Wood & Augustin 2002), les méthodes fractales (Halley *et al.* 2004) et les analyses spectrales (Renshaw & Ford 1984), ces deux dernières pouvant également s'appliquer aux analyses de processus ponctuels (Lowen & Teich 2005, Muggleston & Renshaw 1996).

La plupart de ces méthodes sont des méthodes statistiques dites de second ordre, c'est-à-dire qui mesurent ou caractérisent les patrons spatiaux en se focalisant sur la structure spatiale de la variance qui est influencée par les effets de second ordre. Les statistiques spatiales de premier ordre (Krebs 2002) se basent sur les données d'abondance d'une espèce pour caractériser des niveaux d'agrégation ou une tendance spatiale, ou sur les ratios moyenne/variance (Taylor *et al.* 1978). Il faut garder à l'esprit, cependant, que des effets de

premier et de second ordre peuvent produire les mêmes structures de patron : l'agrégation de prédateurs à un endroit donné peut refléter l'abondance locale de la ressource ou être due à un processus d'agrégation comportemental. Idéalement, les analyses spatiales doivent permettre de séparer ces effets (Cornulier & Bretagnolle 2006).

L'un des objectifs des analyses spatialisées est la mesure de l'échelle des structures spatiales. Dans ce domaine, trois familles de méthodes peuvent être choisies. Les méthodes fractales et les analyses spectrales permettent de caractériser des échelles spécifiques (voir pour exemple Laidre *et al.* 2004 ou Saunders *et al.* 2005). Les méthodes géostatistiques, en plus de caractériser ces échelles par l'outil variographique, permettent également de modéliser la structure spatiale des patrons et d'utiliser ce modèle pour faire des prédictions aux sites non échantillonnés via les systèmes de krigeage (Rossi *et al.* 1992, Cressie 1993).

La construction de modèles prédictifs, via l'évaluation des relations espèce-environnement, est un autre objectif majeur des analyses spatialisées. Ce type d'analyse se décompose généralement en deux étapes, la caractérisation des liens spatiaux espèce-environnement, puis la prédiction. Lors de la première étape, la question de l'échelle doit être posée. Le choix de l'échelle dépend du type de covariables dont l'analyste dispose : si ces covariables sont des données environnementales dont l'effet sur la variable d'intérêt se fait via plusieurs intermédiaires (covariables distales), l'échelle de l'étude et de la prédiction devra être large. Des covariables proximales (distribution des proies ou des compétiteurs) permettront en revanche l'étude des relations spatiales à fine échelle. La caractérisation des relations espèce-environnement peut se faire grâce aux méthodes d'analyse en composante principale des matrices de voisinage ou grâce aux méthodes géostatistiques (Bellier *et al.* 2007a). Dans le domaine de la prédiction, ces méthodes ne permettent pas de faire des prédictions dans le temps, au contraire des modèles autorégressifs ou des modèles additifs généralisés (Wood & Augustin 2002).

1.4- Synthèse.

Les études spatialisées permettent à l'écologue d'accéder à un niveau de compréhension des processus écologiques en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale inhérente de ces processus. La question sous-jacente de l'étude de l'organisation des animaux dans l'espace est la question des relations qu'ils entretiennent avec leur environnement. Ces relations sont diverses et s'expriment à différentes échelles, conduisant à autant de niveaux d'organisation et autant de structures dans les patrons de distribution. Cette complexité spatiale a conduit les scientifiques à multiplier les pistes d'exploration, tant sur le plan méthodologique que sur le

plan conceptuel. Nous retiendrons que la résolution d'une problématique spatiale requiert un certain nombre d'hypothèse et de choix qui doivent être faits successivement aux différentes étapes de l'étude. Quel processus ? Quel échantillonnage ? Quelle méthode d'analyse ? Quelle échelle d'étude ? Il n'y a pas de recettes pour répondre à ces questions. Ces choix doivent être faits au cas par cas, selon les contraintes inhérentes à la problématique ou au modèle d'étude choisi.

2- Objectifs et contexte de la thèse.

Dans cette deuxième partie, nous allons développer les objectifs, définir le contexte et les enjeux de notre travail de thèse. Nous montrerons notre souci de réaliser un travail d'interface entre écologie marine et analyses spatiales ; qui doit permettre de répondre à des problématiques écologiques à la fois fondamentales et appliquées.

2.1- Objectifs de la thèse.

2.1.1- Des questions écologiques.

Notre travail porte sur les prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne, et nous avons utilisé ce modèle d'étude pour répondre à un certain nombre de questions écologiques sur les plans fondamentaux et appliqués. Dans tous les cas, les études que nous présentons ont pour but non seulement de répondre à des questions précises concernant spécifiquement l'écosystème du golfe, mais aussi de pouvoir être étendues à d'autres écosystèmes et à d'autres problématiques plus générales.

Dans un premier temps l'accent a été porté sur l'évaluation du protocole d'étude choisi pour échantillonner les prédateurs, l'échantillonnage aérien. En effet, l'avion n'est pas la plateforme principale d'échantillonnage des populations d'oiseaux et de mammifères marins, et beaucoup d'études se font en bateau (Tasker *et al.* 1984 ; Hammond *et al.* 2002). Nous avons donc dans un premier temps évalué les biais associés à notre mode d'échantillonnage, de manière à savoir si, oui ou non, l'utilisation d'un avion (qui présente de nombreux avantages en terme de logistique et de coûts) permettait bien d'observer des animaux somme toute assez petits comme des oiseaux marins sans être affectés par des biais importants. Cette étude a pour but de valider l'utilisation de l'échantillonnage comme outil de monitoring des populations d'oiseaux marins.

Dans un second temps nous avons cherché à fournir aux scientifiques et aux gestionnaires les informations nécessaires à la prise en compte des prédateurs marins dans les études et dans la

gestion de l'écosystème du golfe de Gascogne. Ces informations peuvent se résumer en 4 termes : distribution, abondance, habitat, et variabilité. Le but de ces études était à la fois de comprendre comment les prédateurs se distribuaient dans le golfe, sur la base de quelles variables biotiques et abiotiques des habitats pouvaient être définis, comment et surtout à quelle échelle spatiale ces distributions variaient au cours du temps, enfin quelle était la pression de prédation imposée par les prédateurs supérieurs au système.

Dans un troisième temps, nous nous sommes penchés sur l'étude des stratégies de recherche alimentaire des prédateurs supérieurs, qui a fait l'objet d'une intense activité scientifique, à la fois théorique et empirique, ces quinze dernières années (Russel *et al.* 1992 ; Croll *et al.* 1998, Fauchald 1999 ; Hunt *et al.* 1999 ; Grunbaum & Veit 2003). Les scientifiques qui ont cherché à identifier les facteurs influençant la distribution en mer des prédateurs (Schneider & Piatt 1986 ; Ainley *et al.* 2005) ont fréquemment rapporté des difficultés à comprendre ces distributions aux échelles d'espace et de temps les plus fines (Fauchald & Erikstaad 2002). Compte-tenu de leur métabolisme gourmand, les oiseaux marins doivent trouver fréquemment leur nourriture, et ceci dans un environnement marin homogène en apparence et très dynamique (Steele 1989). Ils utilisent pour ce faire toute l'information mise à leur disposition, y compris en observant l'activité d'autres prédateurs, conspécifiques ou hétérospécifiques (Silverman *et al.* 2004). Dès lors que la probabilité de repérage et de capture des proies ne dépend plus uniquement du type de stratégie individuelle utilisé, mais également du succès des autres individus ; les stratégies de recherche alimentaire ont une composante « sociale » (Giraldeau & Caraco 2000). Nous nous sommes donc posé la question de savoir comment ces stratégies sociales, ces processus comportementaux, pouvaient se traduire en terme de patrons spatiaux de distribution et d'interaction spatiale entre individus homo-spécifiques, en choisissant le fou de bassan comme modèle d'étude.

2.1.2- Des réponses spatialisées.

Pour chacune des questions écologiques évoquées précédemment, nous proposons une analyse spatiale adaptée. L'étude des biais associés à l'échantillonnage aérien a été résolue par l'utilisation de modèles statistiques classiques, mais en tenant compte de la structure spatiale par une sélection appropriée des données utilisées dans le modèle.

Des modèles prédictifs spatiaux des habitats des mammifères marins ont ensuite été construits, sur la base des relations qu'entretiennent les mammifères marins avec les structures physiques à large échelle du golfe de Gascogne. La distribution spatiale des oiseaux marins a également été modélisée de manière à fournir des cartes de distribution pour les

principales espèces. Dans ce dernier cas, nous nous sommes également intéressés à la mesure de variabilité temporelle associée à ces distributions. Pour résoudre ce problème, nous avons développé une approche qui se base sur la loi de Taylor (Taylor 1961) et sur l'utilisation des modèles mixtes (Pinheiro & Bates 2002) de manière à produire un indice spatialisé de variabilité temporelle permettant de mesurer l'intensité avec laquelle les abondances des organismes a un endroit donné varient au cours du temps. Ce travail a été effectué dans un contexte échelle-dépendant, de manière à définir les échelles spatiales pour lesquelles ces variations sont les plus importantes.

Nous nous sommes ensuite penchés sur les relations qui pouvaient exister entre les prédateurs supérieurs et leurs proies. Nous avons dans un premier temps cherché à caractériser ces relations dans un contexte spatial, en mesurant la relation de covariance qui pouvait exister entre proie et prédateur de manière à identifier quelles espèces étaient corrélées spatialement, et à quelles échelles spatiales ces corrélations étaient significatives. Nous nous sommes ensuite tournés vers l'estimation du lien trophique existant entre proie et prédateur. Pour ce faire, nous avons calculé des estimations d'abondances pour l'ensemble de la communauté de prédateurs supérieurs par zone et par saison. Le couplage de ces estimations d'abondances avec des informations issues de la littérature scientifique concernant les besoins énergétiques et les régimes alimentaires des prédateurs nous ont permis d'estimer les quantités de biomasse consommées par les prédateurs dans le golfe de Gascogne. Cette étude fut réalisée de manière à constituer une base permettant d'incorporer les prédateurs supérieurs dans les modèles décrivant le fonctionnement du réseau trophique du golfe de Gascogne.

Enfin nous avons cherché à caractériser les processus comportementaux régissant les interactions entre les membres d'un groupe recherchant de la nourriture. Autrement dit, au travers du modèle fou de bassan, nous nous sommes intéressés à la composante « sociale » des stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins. Dans le cas des oiseaux marins, cette composante sociale peut être matérialisée sous la forme d'un « réseau » d'individus, chacun scrutant le milieu pour y trouver de la nourriture. Dès lors que la nourriture est repérée, l'information peut être transmise d'oiseau en oiseau, via des comportements spécifiques et facilement identifiables par les autres individus. Ainsi l'ensemble du réseau (ou groupe) peut profiter de la trouvaille d'un seul, d'autant plus si cette trouvaille peut être facilement partagée. Ce type de réseau peut impliquer, à fine échelle, différents types d'organisation spatiale, en fonction des processus comportementaux régissant les interactions entre membre du groupe. La collecte de données en avion nous offre une opportunité unique de tester ce type d'hypothèse. En effet, la grande vitesse de l'avion permet de « fixer » la

position des oiseaux. A l'inverse, les oiseaux se déplacent plus vite qu'un bateau et de plus changent leur comportement à l'approche d'un navire, ce qui conduit à des changements de conformation spatiale, au moins à fine échelle (Skov & Durinck 2001). Dans le cas de données collectées à partir d'un bateau, la mise en évidence de ce type de « réseau », par nature fugace et dynamique, est impossible. Nous avons donc tenté de mettre en évidence, chez les oiseaux marins, cette organisation « en réseau » à fine échelle. Cette étude se déroula en deux temps : il fallu d'abord développer des méthodes d'analyse spatiale spécifique permettant de déterminer à quelle distance les oiseaux marins étaient capables d'interagir, puis déterminer quelle était la structure spatiale d'un groupe d'oiseaux potentiellement en interaction.

2.2- Contexte.

Ce travail de recherche aborde à la fois des problématiques de gestions et des problématiques fondamentales. Ceci est en partie dû au contexte au sein duquel le programme de recherche est né. Nous allons le voir dans les paragraphes suivants, il s'agissait avant tout de combler une lacune importante dans la connaissance de l'écosystème pélagique du golfe de Gascogne.

2.2.1- Contexte historique.

Le point de départ de cette étude est évènementiel, puisque le programme de recherche a été subventionné suite à la catastrophe de l'*Erika* le 12 décembre 1999, qui déversa 20 000 tonnes de fuel lourd au sud ouest du Finistère. En effet, le ministère de l'écologie et du développement durable a demandé à la communauté scientifique de faire des études pour connaître et quantifier l'impact écologique de cette catastrophe. Les études furent nombreuses et abordèrent les questions de la nature du fuel déversé (Geffard *et al.* 2004), de sa dégradation (Bordenave *et al.* 2004) de son impact sur des espèces commerciales (Auffret *et al.* 2004, Claireaux *et al.* 2004, Bocquéné *et al.* 2004) ou sur différentes communautés d'organismes (Morvan *et al.* 2004 ; Barillé-Boyer *et al.* 2004). En ce qui concerne la communauté des prédateurs supérieurs, la catastrophe de l'*Erika* souligna cruellement l'importance de la communauté des oiseaux marins du golfe de Gascogne : environ 100 000 oiseaux périrent au cours de cette catastrophe. Les espèces les plus touchées furent essentiellement des petits plongeurs (guillemots de Troil, pingouins torda et macareux moines) dont certains individus étaient issus de colonies situées sur les côtes écossaises ou danoises (Cadiou *et al.* 2004). A cette époque, aucune étude d'envergure n'avait permis d'inventorier les populations d'oiseaux et de mammifères marins vivant sur le plateau

continental du golfe de Gascogne, et l'impact de la catastrophe sur ces communautés fut mesuré de manière relative, par le biais de changements de distribution (Castège *et al.* 2004), par l'étude des séries historiques d'échouage et des concentrations de polluants dans les tissus (Ridoux *et al.* 2004) et par la modélisation (Riffaut *et al.* 2005). Un tel inventaire est pourtant un préalable indispensable à une gestion durable des activités économiques du golfe de Gascogne (pêche, transport et loisirs), ainsi qu'à la prise en compte des populations de prédateurs supérieurs dans l'étude et la gestion de l'écosystème marin. C'est pour combler cette lacune qu'un programme d'échantillonnage aérien a été proposé (Bretagnolle *et al.* 2004), avec la volonté de réaliser un échantillonnage exhaustif des populations de prédateurs supérieurs en couvrant la totalité du plateau continental français du golfe de Gascogne. A moyen terme, cet échantillonnage devait permettre non seulement de disposer des informations nécessaires à l'évaluation de l'impact d'une catastrophe future, mais aussi devait fournir les connaissances écologiques nécessaires à l'incorporation des prédateurs supérieurs dans des problématiques de recherche plus globales concernant l'écosystème pélagique du golfe de Gascogne.

2.2.2- Naissance des campagnes d'échantillonnage.

C'est donc dans ce contexte que naquit le programme de recherche « ROMER » (Recherche sur les oiseaux marins en mer, Bretagnolle *et al.* 2004, annexe 1), dont l'objectif principal était de collecter, pour la première fois, des données concernant une grande partie de la communauté de prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne (oiseaux et mammifères marins), sur une zone couvrant la totalité du plateau continental (100 000 km²). Ce programme fut dirigé par le CNRS de Chizé, en collaboration avec le CRMM (centre de recherche sur les mammifères marins, Université de La Rochelle) et fut coordonné administrativement par la LPO. Il se poursuivit jusqu'en 2004 avec la collaboration de l'Université de La Rochelle dans le cadre du Programme National Environnement Côtier (PNEC). Les prédateurs supérieurs ont donc été échantillonnés sur la totalité du plateau continental du golfe de Gascogne, par transects aériens. La plupart de ces campagnes (7) furent effectuées en hiver car c'est durant leur hivernage que les oiseaux migrent dans le golfe de Gascogne. Trois campagnes aériennes supplémentaires furent effectuées durant les périodes printanières et estivales, dont une campagne effectuée par le CRMM, plus spécifique aux mammifères marins et appelée « ATLANCET ». En outre depuis 2003 et jusqu'à cette année encore, des campagnes d'échantillonnage en bateau ont été effectuées dans le cadre d'une collaboration entre l'IFREMER (équipe EMH) et le CRMM. Cet échantillonnage a lieu durant les campagnes

PELGAS, campagnes écosystémiques durant lesquelles sont collectées des données spatiales aussi bien sur les stocks de petits poissons pélagiques et leur recrutement, sur la communauté zooplanctonique et sur les prédateurs supérieurs. Ainsi, que ce soit en avion ou en bateau, des observateurs embarqués avaient pour mission de scruter l'océan et d'identifier, de dénombrer et de relever la position géographique de chacune des espèces de prédateurs observées.

3- Modèle et site d'étude.

La troisième et dernière partie de cette introduction a pour but de fournir au lecteur des informations sur l'écologie du modèle d'étude et sur le site d'étude. Les informations que nous donnons ne sont pas exhaustives mais cherchent à identifier et à souligner les principales thématiques de recherche ayant trait aux prédateurs marins. Nous y incorporons des informations sur leur écologie spatiale, à l'échelle des populations et à l'échelle individuelle, ainsi que sur leur utilité dans les problématiques de gestion des écosystèmes marins.

3.1- Aspects spatiaux de l'écologie des prédateurs marins.

Les prédateurs supérieurs marins sont par définition situés tout en haut des réseaux trophiques. Ce sont des organismes doués de capacités cognitives importantes et qui traquent une ressource en mouvement perpétuel. Ils sont très mobiles, peuvent détecter rapidement les variations environnementales et y réagir en temps réel, ce qui confère à leur patron de distribution une caractéristique dynamique importante. Pour ces raisons, la dimension spatiale est une composante majeure de leur écologie, qui n'a pas manqué d'attirer l'attention de nombreuses études, que nous avons regroupé en deux thématiques : échelle-dépendance des relations espèce-environnement et stratégies de recherche alimentaire.

3.1.1- Les prédateurs marins dans leur milieu : une question d'échelle.

Les animaux marins sont soumis simultanément à des variations qui s'expriment à différents niveaux d'échelle spatiale et temporelle, et s'y sont adaptés. Ces adaptations peuvent prendre des formes variées, comme le développement de stratégies de recherche alimentaire ou de reproduction particulières. En réponse à la grande variabilité environnementale et à la structuration particulière du milieu marin, les prédateurs supérieurs marins comme les oiseaux ont par exemple développés des stratégies de recherche alimentaires « multi-échelle » (Russel *et al.* 1992, Fauchald & Tveraa 2006) censées être optimales dans le cas où la ressource est distribuée hiérarchiquement, en patches imbriqués les uns dans les autres (Fauchald 1999). Le choix d'un habitat se fait donc de manière séquentielle, d'un niveau d'échelle à un autre, et à

chaque fois en fonction de critères propres à une échelle donnée. De ces stratégies individuelles complexes de recherche alimentaire résultent, au niveau de la population, des patrons de distribution complexes, présentant des structures imbriquées et de multiples liens avec l'environnement à différentes échelles d'espace et de temps (Schneider & Duffy 1985, Schneider & Piatt 1986).

Aux plus larges échelles spatiale, les abondances de prédateurs sont fréquemment associées à des indices de forte productivité océanique et de forte abondance de proies (Schneider & Duffy 1985, Schneider & Piatt 1986, Loggerwell & Hargraeves 1996). Les prédateurs supérieurs sont également observés en association avec des structures océanographiques à méso-échelle, zones de fronts et d'*up-wellings* (Hunt *et al.* 1999). A large échelle de temps, l'influence des phénomènes *El niño* ainsi que celle d'oscillations climatiques s'exprimant à plus long terme a été démontrée (Veit *et al.* 1997, Jenouvrier *et al.* 2005). Aux plus petites échelles d'espace et de temps, les facteurs influençant les abondances de prédateurs supérieurs sont moins connus, en partie à cause de la difficulté de récolter des données concernant la disponibilité horizontale, verticale et temporelle des proies à des échelles pertinentes, et aussi du fait de la difficulté de mesurer la biodisponibilité réelle de ces proies pour les prédateurs. Des programmes de recherche récents, impliquant un échantillonnage multi-spécifique et multi-trophique du milieu marin permettent de lever en partie le voile sur ces questions (Ainley *et al.* 2005), en évoquant des liens possibles entre les concentrations de diméthylsulfides (DMS, relargués lors du broutage de certaines espèces de microalgues, Dacey & Wakeham 1986, Daly & Di Tullio 1996) et les abondances d'oiseaux marins. Ces derniers seraient attirés par l'odeur des DMS, indicatrice à la fois de la présence de producteurs primaires (microalgues) et secondaires (zooplancton brouteur).

3.1.2- Distribution spatiale et stratégie de recherche alimentaire.

Nous l'avons vu dans le paragraphe 3.1.1, la distribution spatiale de certains prédateurs peut être considérée comme hiérarchisée avec des patches de fortes abondances imbriquées dans de plus grands patches d'abondance moyenne ou faible. Cette distribution particulière résulte de stratégies de recherches alimentaires complexes, où le choix d'un habitat se fait également hiérarchiquement, c'est-à-dire en choisissant des zones de plus en plus petites et de plus en plus riches (Pinaud & Weimerskirch 2005). Les études ayant démontré ce phénomène se basent sur l'analyse des trajectoires d'animaux équipés de balises ARGOS (Pinaud & Weimerskirch 2005, Fauchald & Tveraa 2006). Toutefois, les plus petites échelles identifiées restent très large (plusieurs dizaine de kilomètres), et le phénomène d'échelle imbriqué

n'apparaît que pour une partie des individus, les autres ne sélectionnant véritablement qu'un seul niveau d'échelle, de l'ordre de la centaine de kilomètres. D'un autre côté, les conclusions des études cherchant à établir un lien à fine échelle (*via* les DMS) entre proie et prédateur restent spéculatives (Ainley *et al.* 2005), et la corrélation entre distribution des proies et distribution des prédateurs, à fine échelle (de l'ordre du kilomètre), peut être inexistante (Fauchald *et al.* 2000). En d'autres termes, on ne sait pas encore avec précision comment les prédateurs supérieurs cherchent et trouvent leurs proies aux plus fines échelles d'espace et de temps.

L'observation de prédateurs marins se nourrissant en groupes mono ou pluri-spécifiques est fréquente et a été rapportée depuis longtemps (Lack 1967). Il a été suggéré que les individus observent leurs conspécifiques et rejoignent ceux qui ont réussi à trouver de la nourriture (un phénomène appelé « émulation locale » ou « *local enhancement* », Evans 1982, Richner & Heeb 1995). Ce phénomène implique que la probabilité de se nourrir ne dépend plus exclusivement de sa propre stratégie, mais également de celle des autres. Dès lors, nous entrons dans le domaine de la théorie de recherche alimentaire sociale ou « *social foraging theory* » (Giraldeau & Caraco 2000). L'utilisation de l'activité des autres individus comme repère implique un transfert et un partage d'information entre individus. Buckley (1997) a déjà proposé un modèle permettant de souligner l'importance de ce partage d'information pour la formation de colonies d'oiseaux marins, en montrant que dans les cas où la ressource est imprévisible, éphémère mais où les quantités de nourriture dans un patch sont importantes, partager l'information sur la localisation de la ressource peut être avantageux pour les individus. La notion de transfert de l'information, dans l'espace, rejoint directement les problématiques liées à la distribution spatiale des individus à fine échelle. En effet, si nous considérons un groupe de prédateurs, la manière dont les individus du groupe sont distribués dans l'espace peut influencer le transfert de l'information entre les membres du groupe, et par cet intermédiaire la probabilité de chacun de trouver de la nourriture. Nous voyons ainsi que les patrons de distribution spatiale peuvent être contrôlés par les processus de stratégie de recherche alimentaire, du moins à fine échelle.

3.2- Les prédateurs marins : des enjeux de gestion et de conservation.

De nombreuses études portant sur les prédateurs supérieurs développent des problématiques plus appliquées de gestion et de conservation des milieux. En tant que prédateurs supérieurs, les oiseaux et mammifères marins sont directement touchés par la concurrence imposée par les activités humaines, et sont devenus dans certains cas des enjeux de conservation. Par

ailleurs, les limites des systèmes mono-spécifiques de gestion des pêcheries ont encouragé la recherche d'indicateurs globaux des états de santé des écosystèmes, problématique au sein de laquelle les études sur les prédateurs supérieurs prennent tout leur sens.

3.2.1- Les prédateurs marins et les activités humaines.

L'exploitation intensive du milieu marin par l'homme a profondément modifié les écosystèmes pélagiques, en réduisant de manière considérable les biomasses des espèces situées en haut des chaînes trophiques, notamment celles des grands poissons prédateurs (Christensen *et al.* 2003). En outre, les traits d'histoire de vie des populations exploitées ont été modifiés, avec une réduction de la taille moyenne et une diminution de l'âge de la maturité sexuelle (Jennings *et al.* 1999). Enfin, certains stocks ont été sévèrement réduits par l'activité humaine, entraînant parfois leur quasi disparition comme dans le cas de la morue *Gadus morhua* à Terre Neuve (Stenseth *et al.* 2005). Un tel impact sur la structure des communautés pélagiques n'est pas sans effet sur les populations de prédateurs supérieurs qui exploitent le même type de ressource que les pêcheries. Les pêcheries interagissent directement (chasse ou capture accidentelle) et indirectement (compétition pour la ressource, facilitation, perturbation) avec les prédateurs supérieurs. Les processus à l'origine de ces interactions sont complexes, multiples et ont parfois des conséquences inattendues.

Dans l'hémisphère sud, l'utilisation de palangres a mis en péril les populations de nombreux oiseaux marins, y compris le grand albatros *Diomedea exulans* (Brothers 1991 ; Weimerskirch & Wilson 2000). Les populations de deux espèces de dauphins vivant à l'Est de l'océan pacifique tropical (*Stenella attenuata* et *Stenella longirostris*), victimes de captures accidentelles lors de la pêche au thon par les senneurs, dans les années 1960, n'ont toujours pas retrouvé leurs effectifs, malgré 30 ans d'efforts pour réduire de manière significative le taux de capture accidentelle (Gerrodette & Forcada 2005). Par ailleurs, les populations de certains prédateurs auraient pu « bénéficier » de l'exploitation du milieu marin : Goélands *Larus spp.* et Fulmars *Fulmarus glacialis* dont les effectifs en mer du nord ont connu une augmentation importante ces dernières décennies, auraient profité de la mise à disposition des rejets de pêche (qui peuvent potentiellement nourrir 6 millions d'oiseaux en mer du Nord) et de la réduction des stocks d'espèces de gros poissons, surexploitées, permettant ainsi d'augmenter les stocks de petits poissons pélagiques, proies principales des oiseaux marins (Camphuysen & Garthe 2004). En revanche, le succès reproducteur d'autres espèces peut être affecté par les biomasses de proies disponibles. En mer du Nord, le succès reproducteur de plusieurs espèces d'oiseaux dépend des biomasses disponibles de lançons *Ammodytes*

marinus, espèce très exploitée par les pêcheries et dont les années de faible abondance coïncident avec les années pendant lesquelles le succès reproducteur des oiseaux est significativement diminué (Furness & Tasker 2000).

Ces exemples, non exhaustifs, montrent bien la diversité et la complexité des interactions qu'il peut exister entre les activités humaines et les populations de prédateurs supérieurs en milieu marin. On peut toutefois les regrouper en deux catégories, interactions directes (comme les captures accidentelles) et indirectes (qui se produisent généralement *via* la ressource, compétition ou bien facilitation dans le cas des rejets de pêche). Il est donc nécessaire d'étudier ces populations de prédateurs supérieurs, dont la conservation est un enjeu de sauvegarde de la biodiversité, de manière à mieux mesurer l'impact écologique de certaines décisions de gestion du milieu marin ou de catastrophes spectaculaires conduisant à la mortalité d'un grand nombre de prédateurs, comme les marées noires.

3.2.2- Les prédateurs marins comme outil de surveillance des écosystèmes.

La plupart des écosystèmes exploités sont soumis à d'importantes variations temporelles. Pouvoir prédire ces variations afin de les incorporer dans des mesures de gestion (« *ecosystem-based fisheries management* », Jennings *et al.* 1999) doit permettre d'éviter l'extinction économique de certaines pêcheries. Par exemple les populations d'anchois et de sardines fluctuent de manière remarquable dans l'océan pacifique, en fonction des oscillations climatiques : des régimes chauds où la sardine est abondante succèdent à des régimes froids caractérisés par l'abondance d'anchois, avec une période d'environ 20 ans (Chavez *et al.* 2003). L'activité de pêche, soumise à ces fluctuations, doit pouvoir s'y adapter le plus rapidement possible, car les conséquences économiques et écosystémiques de l'exploitation d'un stock entrant dans un cycle de faible abondance peuvent être dramatiques. Il est donc important de détecter et de pouvoir prédire les variations de l'écosystème en temps réel de manière à adapter au mieux les activités humaines aux fluctuations à venir. Malheureusement peu de pêcheries sont aujourd'hui gérées dans une perspective de viabilité écosystémique (Bostford *et al.* 1997). De par leur position terminale, les prédateurs supérieurs reflètent et intègrent l'ensemble des variations de l'écosystème, ils exploitent le milieu marin à des échelles spatiales et temporelles identiques à celle des activités humaines et peuvent être un atout pour détecter des changements significatifs de structure des écosystèmes (Boyd *et al.* 2006). L'utilisation d'oiseaux marins comme indicateur avait été pressentie par Cairns (1987), et fut confirmée par Aebischer *et al.* (1990) qui relevèrent un parallélisme remarquable entre les tendances à long terme d'espèces appartenant à quatre niveaux trophiques différents

(incluant phytoplancton, zooplancton, hareng *Clupea harengus* et mouette tridactyle *Rissa tridactyla*), supportant ainsi deux hypothèses importantes : (1) les variations en abondance des animaux des niveaux trophiques supérieurs sont largement contrôlées par des processus « *bottom-up* » et donc (2) les oiseaux marins sont indicateurs de la structure et des changements des écosystèmes. Plusieurs types de données, récoltées sur les populations de prédateurs supérieurs, peuvent donner des indices variés sur la variabilité et la structure des écosystèmes marins. La mesure du succès reproducteur est un indicateur des biomasses de proies disponibles durant la saison de reproduction chez les espèces vulnérables à la réduction des quantités de proies comme les mouettes tridactyles ou les guillemots (Furness & Tasker 2000). D'autres espèces comme le fou de bassan présentent une plasticité comportementale qui leur permet de s'adapter à ces changements, et c'est la mesure de cette plasticité comportementale qui peut servir d'indicateur (Hamer *et al.* 2006). L'utilisation de modèles linéaires incorporant, pour une année donnée, des informations climatiques et des paramètres de l'écologie reproductive des oiseaux (succès reproducteur, taille de la couvée, régime alimentaire) permettent de prédire les volumes de poissons pêchés l'année suivante (Velarde *et al.* 2004). Les données récoltées en mer sont également informatives de la distribution de la ressource. La nature très mobile et les besoins énergétiques importants (nécessitant des apports de nourriture fréquents) des oiseaux marins en font des indicateurs de l'abondance de leurs proies (poissons, crustacés et céphalopodes) dans les eaux de surface (Montevecchi 1993, Ballance *et al.* 1997, Hunt 1999). Plus particulièrement, les oiseaux plongeurs comme le guillemot de Troïl *Uria aalge* ont accès à toute la colonne d'eau sur un plateau continental. En contrepartie, leur adaptation à la nage a réduit leurs capacités de vols (Spear and Ainley 1997). Ils sont contraints de résider dans des zones particulièrement riches en proies, où les besoins de prospection sont réduits (Ainley 1977). Ils sont, par conséquent, d'excellents indicateurs des biomasses de proies disponibles dans la colonne d'eau (Ainley *et al.* 2005).

3.3- Site d'étude : le plateau continental golfe de Gascogne.

Le golfe de Gascogne est un sujet d'étude pour la communauté scientifique franco-espagnole depuis près d'une centaine d'années. Les principales structures océanographiques sont maintenant connues, ainsi que les systèmes de circulation et les communautés d'organismes qui y vivent. Les paragraphes suivants synthétisent très brièvement l'état de ces connaissances, depuis les grandes structures océanographiques à l'activité de pêche, en se focalisant sur notre zone d'étude, la partie Nord-Ouest du golfe de Gascogne (le plateau continental français, depuis la côte des Landes jusqu'au sud Bretagne),

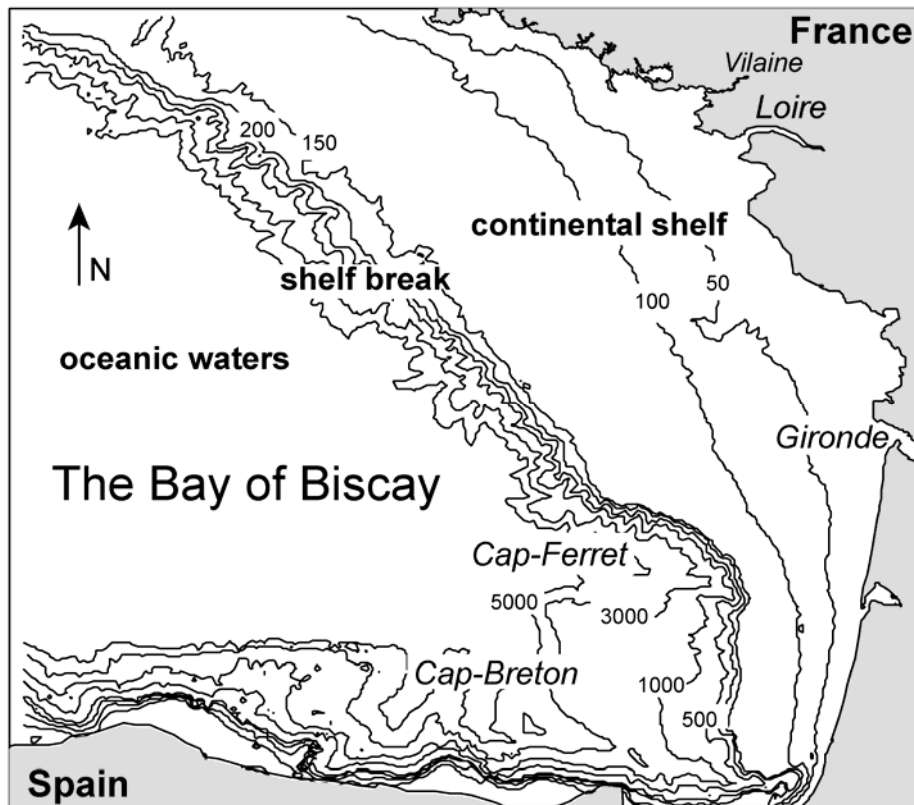


Fig 4. Le Golfe de Gascogne

3.3.1- Circulation générale.

Situé sur la façade atlantique du littoral français, le plateau continental du golfe de Gascogne (fig 4) est large de près de 140km au nord et se rétrécit peu à peu, jusqu'à 50km, au sud. Le talus continental se situe à environ 200m de fond, et plonge dans les eaux océaniques jusqu'à atteindre une sonde de 5000m. La plupart des masses d'eau du golfe de Gascogne proviennent de l'Atlantique nord, et la circulation générale (fig 5) suit faiblement ($1-2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) le gyre subtropical anticyclonique. Le long du talus continental, le courant moyen résiduel est dirigé vers le nord en surface (Pingree & Le Cann 1990). Au printemps et en été, les vents du nord sont dominants à la côte, ils y génèrent des zones d'*up-wellings* et poussent les eaux de surface vers le sud. Un contre-courant se forme alors au niveau du talus, qui pousse les eaux vers le nord (Haynes & Barton 1990). En automne et en hiver, la circulation de surface est en moyenne orientée au nord. Le long des côtes espagnoles, le courant ibérique (« *Iberian Poleward Current* » ou « *Navidad* », Garcia-soto *et al.* 2002) apporte des eaux chaudes et salées le long du talus continental (Frouin *et al.* 1990 ; Pingree & Lecann 1990). Ces eaux pauvres en nutriments contribuent à former des fronts océaniques qui vont en retour déterminer la distribution du plancton et des œufs et larves de poissons (Fernandez *et al.* 1993 ; Gonzalez-Quiros *et al.* 2004).

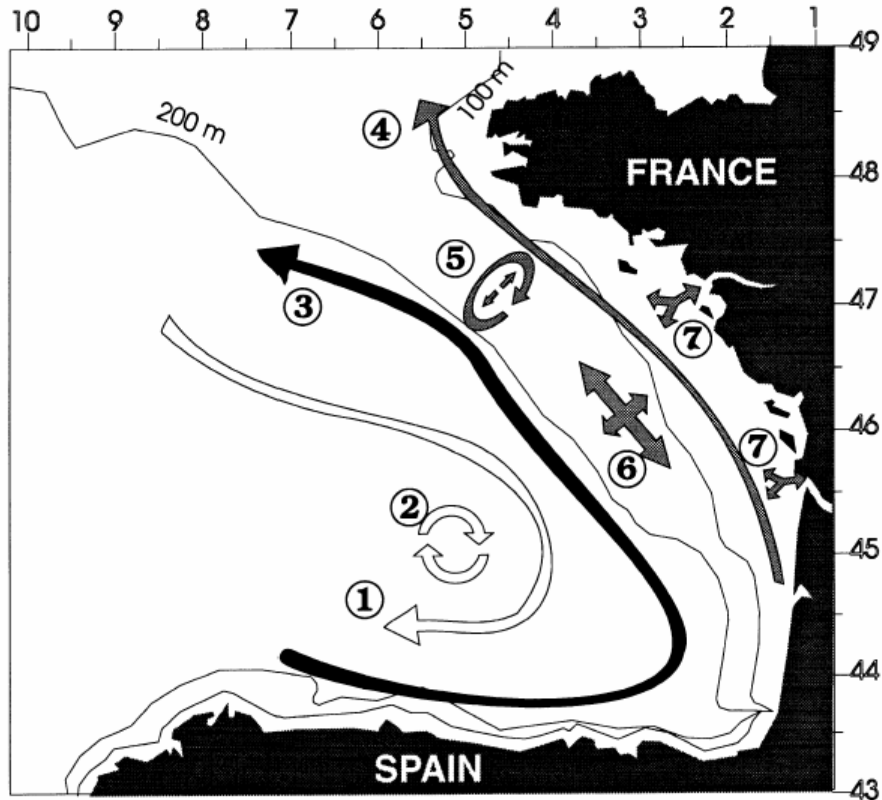


Fig 5. Circulation générale du Golfe de Gascogne (extrait de Koutsikopoulos & Le Cann 1996). 1 circulation océanique générale, 2 eddies, 3 courant de pente, 4 circulation résiduelle du plateau, 5 courants tidaux, 6 courants induits par les vents, 7 courants de densité

3.3.2- Productivité et structures océanographiques.

Les facteurs les plus importants qui sont à l'origine de la productivité du golfe de Gascogne sont les *up-wellings* côtiers ; les écoulements côtiers et panaches fluviaux ; les courants saisonniers ; les vagues internes et les fronts tidaux (Koutsikopoulos & Le Cann 1996, fig 6). Sur le plateau continental, les principales zones d'*up-welling* se situent au sud des côtes bretonnes et face à la côte basque (Koutsikopoulos and Le Cann 1996). En moyenne, le plateau continental français reçoit $27\,000\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ d'eau douce provenant de ses rivières (en très grande partie de la Loire et de la Gironde). Si les eaux des panaches fluviaux se confinent à la côte (environ 20km) en hiver, le changement de régime des vents qui se produit au printemps peut faire dériver ces lentilles d'eau moins salée jusqu'au talus continental (Lazure & Jegou 1998).

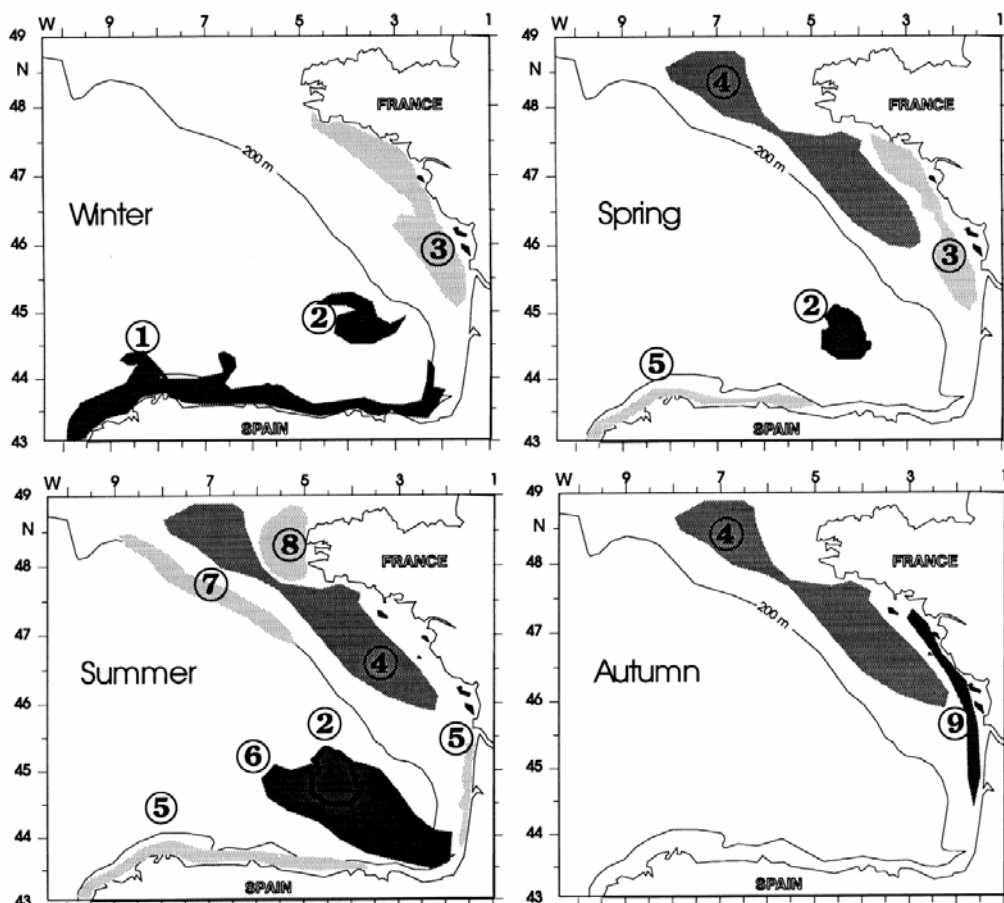


Fig 6. Principales structures hydrologiques du Golfe de Gascogne (extrait de Koutsikopoulos & LeCann 1996). 1 courant chaud hivernal (Navidad), 2 swoodies, 3 panaches fluviaux, 4 bourrelet froid (masse d'eau froide en profondeur), 5 upwellings, 6 masse d'eau chaude, 7 front de pente, 8 fronts tidaux, 9 langue d'eau chaude.

Dans le golfe de Gascogne, le bloom printanier se produit en mars et recouvre généralement l'ensemble du golfe entre fin mars et début avril. Puis les concentrations en phytoplancton diminuent à partir de mai, pour atteindre leurs plus basses valeurs en été. Le bloom d'automne, plus variable en intensité et en timing est généralement restreint aux zones côtières. Le golfe de Gascogne se singularise par l'occurrence de blooms hivernaux précoces, en moyenne deux années sur trois, qui peuvent se produire entre janvier et février. Ils résultent de la stratification haline induite par les décharges fluviales combinée à des périodes d'ensoleillement suffisant (Gohin *et al.* 2003). Ces blooms ont des conséquences avérées sur la production printanière de la colonne d'eau : ils épuisent les phosphates, diminuent la production primaire et modifient la production phytoplanctonique vers la production de petites cellules (Labry *et al.* 2001).

3.3.3- Distribution des proies potentielles des oiseaux et mammifères marins.

Les campagnes hivernales de chalutage de fond (EVOHE, Poulard & Blanchard 2005) et les campagnes printanières d'échantillonnage acoustique (PEL puis PELGAS, Massé *et al.* 1996, Petitgas 2003) menées par l'IFREMER permettent de connaître précisément les abondances et distributions des principales espèces de poissons pélagiques dans le golfe de Gascogne. Ces espèces sont très largement retrouvées dans les régimes alimentaires des mammifères marins du golfe de Gascogne (Pusineri *et al.* 2006), et bien que les études de régimes alimentaires manquent cruellement pour les oiseaux marins, des études se focalisant sur d'autres écosystèmes montrent clairement que bon nombre d'oiseaux marins se nourrissent de petits poissons pélagiques, si possibles à haute valeur énergétique, comme les sardines *Sardina pilchardus*, les anchois *Engraulis encrasicolus*, les maquereaux *Scomber scombrus* ou les sprats *Sprattus sprattus* (Lyngs & Durick 1998, Mellinck *et al.* 2001, Phillips *et al.* 1999, Bunce 2001), mais aussi de petits céphalopodes ou crustacés (Euphausiacés).

Dans le golfe de Gascogne, la communauté de prédateurs supérieurs dispose donc d'une grande diversité de proies potentielles, réparties très largement sur le plateau continental. Certaines de ces proies sont des espèces exploitées dont les stocks en raréfaction sont aujourd'hui des enjeux socio-économiques.

3.3.4- Exploitation du golfe de Gascogne.

La fig 7 montre la distribution spatiale des principales pêcheries du golfe de Gascogne. Les principaux engins utilisés sont les chaluts de fond (qui ciblent langoustines, soles, seiches, merlans) ; les chaluts pélagiques (bar, sardine, maquereau, chinchard et thon albacore au delà du talus) ; les senneurs (sardine, anchois) ; les fileyeurs (merlu, lotte) ; et les palangriers (bar). Comme nous l'avons vu (cf 3.2.1), par analogie avec d'autres études menées dans d'autres écosystèmes, cette activité de pêche est susceptible d'avoir un impact important sur les populations de prédateurs (compétition directe et indirecte, Furness & Tasker 2000 ; Yodzis 2001 ; Lewison *et al.* 2004 ; mise à disposition de ressources par les rejets, Arcos & Oro 2002 ; Votier *et al.* 2004), bien qu'en l'absence de données sur les populations de ces derniers, aucune conclusion ne peut être actuellement tirée pour le golfe de Gascogne.

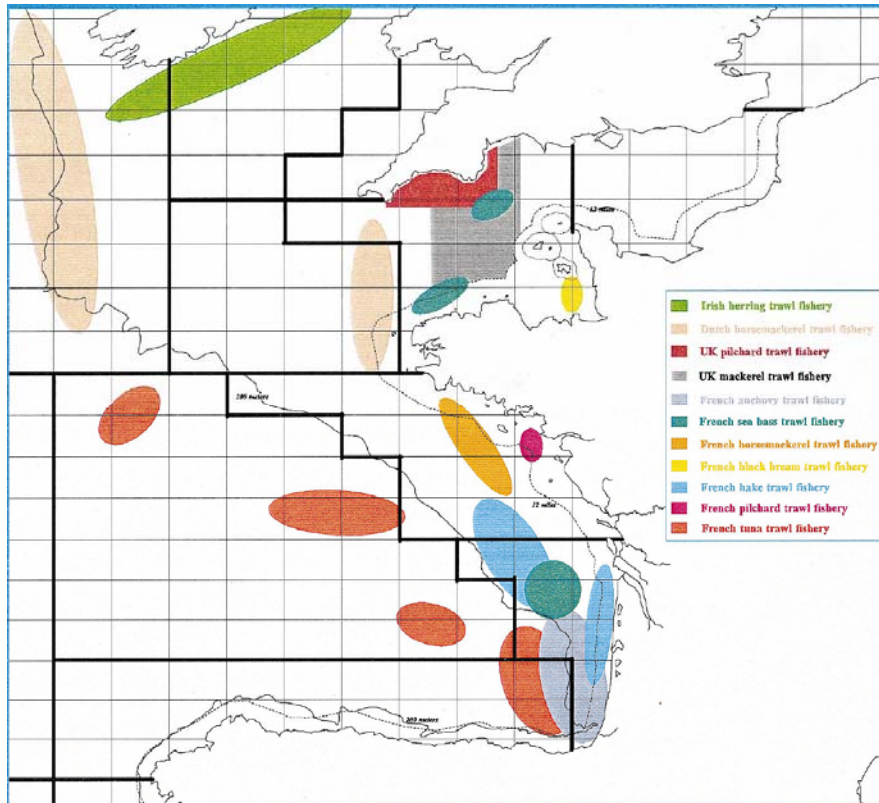


Fig 7. Distribution des principales zones de pêche du golfe de Gascogne (extrait de Morizur et al. 1999)

3.3.5- Le golfe de Gascogne : zone atelier pour l'étude des prédateurs marins.

L'écosystème du golfe de Gascogne est un écosystème productif, étudié, et qui abrite une communauté importante et diversifiée de prédateurs supérieurs comprenant plusieurs dizaines d'espèces d'oiseaux et de mammifères marins. Parmi les plus importantes, nous citerons les fous de Bassan *Sula bassana*, les guillemots de Troil *Uria aalge*, les goélands bruns *Larus fuscus* et argentés *Larus argentatus* et les mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* pour les oiseaux ; et les dauphins communs *Delphinus delphis*, les grands dauphins *Tursiops truncatus* et les globicéphales noirs *Globicephala melas* pour les mammifères marins. Cette liste d'espèces est très loin d'être exhaustive mais représente toutefois la majorité des effectifs de prédateurs du golfe de Gascogne.

L'exploitation importante du golfe implique la mise en place de systèmes de gestion écosystémique de manière à devenir durable. Dans le contexte des problématiques de gestion écosystémique des milieux, le golfe de Gascogne a le potentiel pour devenir un modèle scientifique ayant valeur d'exemple, ce qui nécessite néanmoins des études approfondies de la communauté de prédateurs supérieurs. Cette communauté est abondante, diversifiée et doit donc pouvoir fournir l'information nécessaire à l'amélioration de la gestion de l'écosystème. Le grand nombre d'espèces différentes permet de choisir celles qui sont, de par leurs

caractéristiques écologiques, les plus représentatives de l'information que l'on cherche à extraire.

Le golfe de Gascogne constitue également un excellent site atelier pour les études fondamentales concernant les stratégies de recherches alimentaires des prédateurs supérieurs : il abrite différentes espèces présentant des stratégies très contrastées (par exemple fous, guillemots et dauphins communs) et l'environnement au sein duquel ces espèces évoluent est bien connu grâce aux nombreuses études de la communauté scientifique franco-espagnole.

Ainsi, tant sur les plans fondamentaux que sur les plans appliqués, le golfe de Gascogne peut être considéré comme un bon site atelier pour l'étude des communautés de prédateurs supérieurs en mer et leur incorporation à moyen terme dans les problématiques de gestion des systèmes marins.

Deuxième partie. Distribution, abondance, variabilité.



4- Etude méthodologique de l'échantillonnage aérien.

4.1- Les biais associés à l'échantillonnage aérien.

4.1.1- Utilisation des échantillonnages aériens.

Les premiers survols de populations animales débutèrent au milieu du 20ème siècle (Buechner *et al.* 1951, Petrides 1953, Bowman 1955) et connurent depuis une popularité croissante. Les échantillonnages aériens ont été utilisés pour collecter des données d'abondance et de distribution sur une grande variété d'espèces marines ou terrestres, principalement des grands mammifères (Siniff & Skoog 1964, Leatherwood *et al.* 1978, Barnes *et al.* 1986, Bonnel & Ford 1987, Kingsley 2000, Hammond *et al.* 2002) et des oiseaux (Grier *et al.* 1981, Briggs *et al.* 1985*a,b*). La plupart de ces études étaient menées dans des logiques d'estimation des abondances et de définition des habitats. L'avion est une plateforme d'échantillonnage adaptée aux populations présentant de grandes aires de distribution notamment situées dans des zones difficiles d'accès (zones montagneuses, pélagiques, plaines inondées...) et permet de plus de couvrir rapidement une zone vaste avec un minimum de logistique et de moyens.

4.1.2- Limites des échantillonnages aériens.

L'utilisation de l'avion présente un certain nombre d'inconvénients, en particulier parce que sa vitesse réduit le temps disponible pour détecter, identifier et compter les objets observés (animaux ou autres). Dans la plupart des cas, une estimation postérieure du nombre d'objet manqué est difficile à obtenir, ce qui conduit à une sous-estimation des abondances absolues. Pour être corrigées, ces variations de probabilité de détection (c'est à dire la probabilité de détecter un objet lorsque ce dernier est présent) doivent être quantifiées, ce qui nécessite des protocoles et/ou des modèles spécifiques (Quang & Becker 1996, Clancy *et al.* 1997, Quang & Becker 1997, Hiby & Lovell 1998, Pollock *et al.* 2006). Des estimations d'abondances absolues nécessitent de quantifier cette probabilité de détection, qui peut être altérée par deux catégories de facteurs : les biais de disponibilité et les biais de visibilité (ou biais de perception) (Caughley 1974).

4.1.3- Biais de disponibilité.

Les biais de disponibilité concernent les facteurs rendant un objet indétectable lorsqu'il est présent (par exemple un animal en plongée) ou au contraire les facteurs faisant détecter des

objets qui ne devraient pas être comptés (par exemple situés en dehors de la zone d'échantillonnage, mais considéré à l'intérieur par les observateurs). Ces biais dépendent donc majoritairement du comportement des animaux, et moins de la méthode choisie pour les échantillonner. Les principaux biais de disponibilité résultent du mouvement non aléatoire des animaux, par exemple attraction ou répulsion vis à vis de la plateforme de comptage (Garthe & Huppopp 1999, Hyrenbach 2001) ou translations induites par des conditions environnementales particulières (par exemple le vent pour les oiseaux, le courant pour les poissons). Dans le cas d'attraction à la plateforme de comptage, certains animaux peuvent être comptés alors qu'ils devraient se situer en dehors de la zone échantillonnée. A l'inverse si les animaux présentent des comportements de répulsion vis-à-vis de la plateforme, le risque est de manquer les individus qui s'éloignent. Plus spécifiquement, certains animaux ne sont visibles que par intermittence. C'est le cas des mammifères marins qui risquent de ne pas être comptés lorsqu'ils plongent dans une eau trouble. Des méthodes ont été proposées pour tenir compte de ce type de biais (Palka & Hammond 2001 ; Trenkel 2003).

4.1.3- Biais de visibilité.

Les biais de visibilité concernent les biais faisant manquer une observation lorsque celle-ci est présente et détectable et sont donc, par nature, beaucoup plus dépendants de la méthode d'échantillonnage. Ils peuvent résulter par exemple de variations des conditions de vols (altitude et vitesse, Caughley *et al.* 1976). L'importance des biais de visibilité a déjà été démontrée dans le cas d'échantillonnage de populations terrestre (Redfern *et al.* 2002). En ce qui concerne les échantillonnages en mer, les conditions météorologiques (houle, couverture nuageuse, éblouissement) peuvent affecter la visibilité (Holt & Cologne 1987). En mer, l'œil détecte les objets en raison de leurs mouvements, et/ou de contrastes de couleurs avec l'océan (Tasker *et al.* 1984). Ceci peut entraîner des biais lorsque plusieurs espèces sont échantillonnées en même temps, les espèces cryptiques étant sous-estimées par rapport aux espèces très visibles. L'entraînement des observateurs ou leur niveau de fatigue, le type d'avion, l'heure, l'utilisation d'équipements spécifiques (jumelles, lunettes de soleil) et beaucoup d'autres facteurs sont susceptibles d'interagir avec la visibilité de telle ou telle espèce (Pollock & Kendall 1987 ; Barlow *et al.* 2001).

4.2- Protocole d'échantillonnage en avion.

4.2.1- Plan d'échantillonnage.

Le plan d'échantillonnage des survols totalise 5000 kilomètres de transects, répartis en 24 transects linéaires et perpendiculaires distribués de manière régulière et homogène sur les 100 000 km² de plateau continental du golfe de Gascogne. Nous avons dénommé ce plan d'échantillonnage « ROMER » (fig 8a). Un plan d'échantillonnage un peu différent fut utilisé au cours d'une campagne, dénommé « ATLANCET », dont l'objectif principal était l'échantillonnage des populations de mammifères marins. Ce plan d'échantillonnage présente des transects plus espacés (40km) et incorpore une partie des eaux océaniques du Sud du golfe de Gascogne (fig 8b). Le choix d'un échantillonnage régulier permet de couvrir l'ensemble du plateau continental de manière homogène et assure l'obtention d'une estimation d'abondance non-biaisée pour l'ensemble de la zone d'étude (Fortin & Dale 2005). Aucune stratification ne fut définie, car nous ne pouvions pas nous appuyer sur des connaissances *a priori* de la distribution des animaux pour déterminer à l'avance des zones plus ou moins importantes. Le faible coût des échantillonnages aériens nous permit enfin d'effectuer plusieurs répétitions au cours de l'hiver, de l'été et du printemps. Ce point est extrêmement important en termes d'analyses spatiales, car nous disposons de plusieurs réalisations (patrons) possibles du processus de distribution spatiale des prédateurs supérieurs.

4.2.2- Conditions de vol.

L'avion utilisé fut un PA 34 SENECA (fig 8c), un petit bimoteur de 6 places à ailes basses. A bord, deux observateurs occupaient les deux sièges arrière de l'avion et scrutaient à travers la fenêtre une bande de mer de 230m de part et d'autre de l'avion (fig 8d). Cette bande était matérialisée par des marques scotchées sur les ailes. Les observateurs, équipés d'ordinateurs portables et de GPS avaient pour consigne de répertorier (c'est-à-dire identifier, dénombrer, relever l'heure et la position GPS) toute observation à l'intérieur de cette bande –ou « *strip* », qu'elle fut d'oiseaux, de mammifères marins, de requins, de bateaux, d'engins de pêche ou de déchets flottants. Ils devaient également noter les conditions de vol et les conditions météorologiques toutes les 10 minutes (vitesse, altitude, état de la mer, couverture nuageuse).

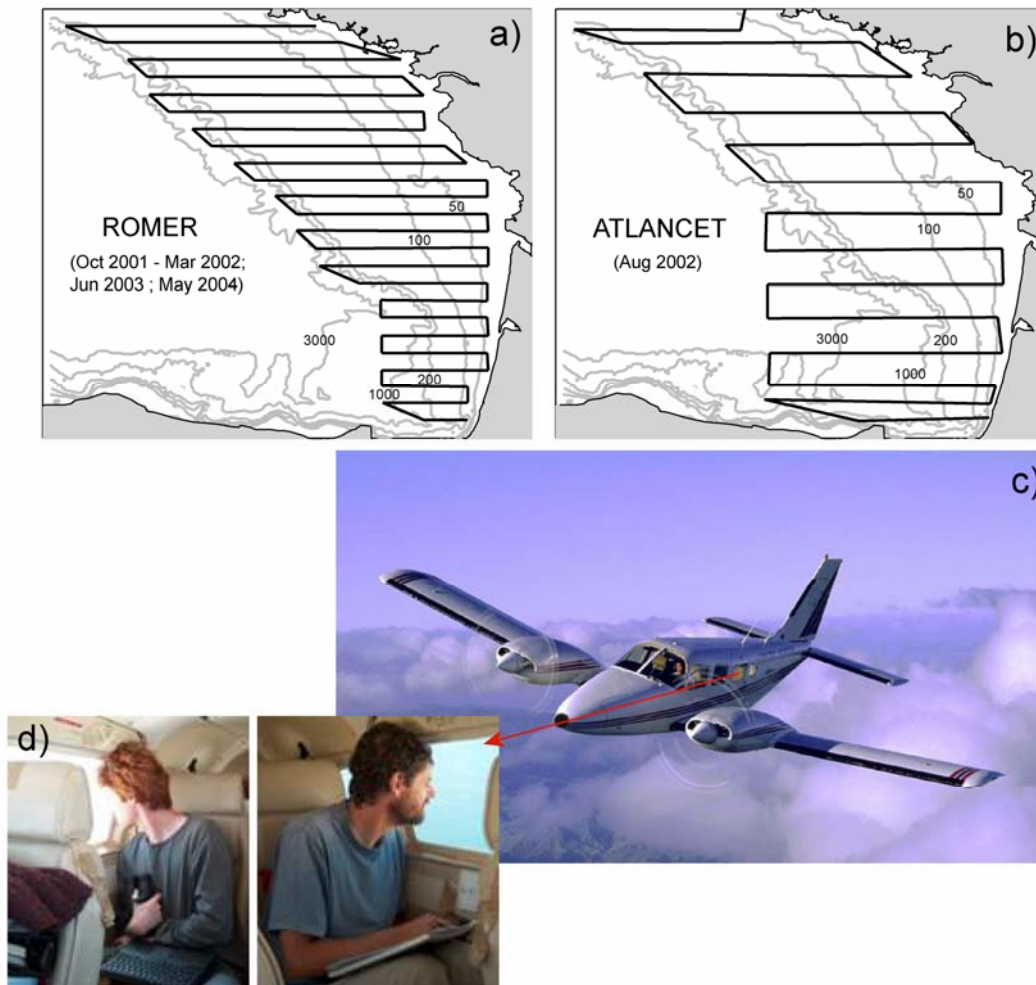


Fig 8. Présentation de l'échantillonnage aérien : a&b) plans de vol ; c) type d'avion utilisé, PA 34 SENECA ; d) Postes d'observation (observateurs en Juin 2003, Thomas Cornulier et Vincent Bretagnolle).

A la suite d'une campagne d'essai effectuée en mars 2001, l'altitude et la vitesse ont été fixées respectivement à 150m et 150km/h. Le pilote devait donc maintenir des conditions de vol constantes au cours de l'échantillonnage. Du fait de l'orientation des transects (parallèles à l'équateur), l'observateur tourné vers le sud était potentiellement victime de la réverbération du soleil à la surface de la mer, qui pouvait rendre tout ou partie du *strip* inobservable. Ce type d'éblouissement est susceptible d'altérer les facultés de détection d'un observateur (Briggs *et al.* 1985a, Yoshida 1998). Au début de chaque vol, les observateurs changeaient de côté. Au cours d'un survol de trois heures environ, 2 ou 4 transects étaient réalisés. A raison de deux survols par jours, il fallait donc compter 6 ou 7 jours pour achever une couverture complète du golfe de Gascogne.

4.2.3- Dates d'échantillonnage.

Une première campagne de calibration eut lieu en mars 2001, qui permit de fixer les conditions de vols et d'établir le protocole décrit plus haut. Puis 6 survols furent effectués au cours de l'hiver 2001-2002, sur une base mensuelle, entre octobre et mars. En Aout 2002, une campagne un peu particulière fut réalisée (ATLANCET) avec pour objectif principal l'échantillonnage des populations de mammifères marins. Enfin, en juin 2003 et mai 2004, deux autres campagnes ont été réalisées en suivant le protocole ROMER. Ainsi, entre octobre 2001 et mai 2004, neuf couvertures complètes du golfe de Gascogne ont pu être réalisées, au cours de neuf mois différents. Seuls les mois d'avril, juillet et septembre n'ont pas été échantillonnés.

4.3- Validation de l'échantillonnage aérien comme outil de monitoring des populations d'oiseaux marins en mer.

4.3.1- Objectif de l'étude.

Le premier travail que nous avons entrepris fut d'évaluer avec un œil critique la robustesse de notre échantillonnage, de manière à déterminer si oui ou non l'échantillonnage aérien était une méthode qui permettait de faire du suivi en routine (ou monitoring) des populations de prédateurs supérieurs marins. Distribution et abondances sont les deux principaux outils du monitoring : l'un permet de détecter des changements dans la répartition des animaux, l'autre permet de détecter des changements dans les effectifs. Les données issues d'un échantillonnage aérien doivent donc permettre d'estimer ces deux paramètres, ce qui implique qu'elles ne doivent pas être l'objet de biais importants en termes de détection et de dénombrement des espèces. La plupart des protocoles proposés pour tenir compte des biais de visibilité/disponibilité sont très coûteux et nécessitent l'utilisation d'équipes d'observateurs indépendants (Marsh and Sinclair, 1989 ; Pollock *et al.* 2006). Ils n'ont pu être mis en œuvre au cours de nos campagnes aériennes. Néanmoins, il est indispensable de quantifier les biais potentiels associés à nos survols, de manière à pouvoir apprécier les résultats obtenus et à valider (ou non) l'utilisation du *strip-transect* aérien comme une méthodologie robuste d'échantillonnage des oiseaux en mer. Les biais de visibilité ont été plus particulièrement testés car ils dépendent des conditions d'échantillonnages, tandis que les biais de disponibilité dépendent du comportement des modèles d'étude (comportement de plongée, réaction vis-à-vis de la plateforme de comptage, cf 4.1.3) et seront donc rencontrés quel que soit le protocole utilisé. En particulier, nous avons testé l'influence des biais de visibilité sur les deux

hypothèses principales de l'échantillonnage par *strip-transect* : homogénéité de la probabilité de détection (1) le long du transect et (2) au travers du *strip*. Cette seconde hypothèse est relaxée par l'utilisation de méthodes dites « *line-transect* » (Buckland *et al.* 2001) qui permettent de modéliser la diminution de probabilité de détection en fonction de la distance. Ces méthodes requièrent cependant pour chaque observation une estimation de la distance perpendiculaire entre l'objet et la ligne du transect, estimation qui est très problématique à obtenir dans le cas d'oiseaux marins, notamment lorsque les observations contiennent plusieurs centaines d'individus au même point. Ainsi, si cette dernière hypothèse (homogénéité de la probabilité de détection le long du *strip*) est vérifiée dans le cas des oiseaux marins, l'ajout de complexité en terme d'échantillonnage et d'analyse requis par la méthode « *line-transect* » est superflu, car il ne résout aucunement les problèmes posés par la première hypothèse.

4.3.2- Publication.

Nos travaux sur ce sujet sont présentés dans une publication actuellement soumise au journal *Remote Sensing of Environment*, pour un numéro spécial concernant l'évaluation de la biodiversité dans les zones fluviales et maritimes.

MONITORING SEABIRDS POPULATION IN MARINE ECOSYSTEM: THE USE OF STRIP-TRANSECT AERIAL SURVEYS

G. Certain^{1,2,*} and V. Bretagnolle¹

1 - CEBC-CNRS Chizé UPR 1934, Villiers-en-Bois F-79360 Beauvoir sur Niort, France.

2 - CRELA UMR 6217, Université de La Rochelle, 23 avenue Albert Einstein, 17071 La Rochelle Cedex 9, France

*corresponding author e-mail: certain@cebc.cnrs.fr

Abstract: Distribution, abundance and community structure of upper trophic level predators provide to scientist and managers invaluable information on the entire food chain, and more generally on ecosystems' health and productivity. In the case of marine systems, monitoring seabird populations at sea require adequate, low cost protocols that maximize data resolution, accuracy and survey effort. This paper examines carefully bias associated with pelagic aerial strip-transect, an easily designed and low cost survey method, to validate its use for monitoring seabird populations at a very large scale, and exemplifies the use of such monitoring protocol to produce suitable maps for biodiversity management. Seabirds data collected between October 2001 and March 2002 in the Bay of Biscay (100 000 km² on the French Atlantic coast, Northeast Atlantic) are analysed to determine whether strip transect major assumptions, i.e. homogeneity of detection probability (1) along the transect and (2) across the strip, may be violated due to visibility bias (e.g. flight parameters, environmental conditions, tiredness, time of day and distance on detection probability). Two seabird taxa are contrasted, the spectacular northern gannet versus the cryptic auk. We reported that the main source of bias was sun glare that strongly affected the assumption (1), particularly for auks. By contrast, assumption (2) was satisfied across a strip of 150m for both species, and the effect of distance up to 230m was very weak. We conclude that visibility bias have a limited effect on pelagic aerial surveys for most seabird species. Particular attention should be paid on the constant record of sun glare and sea state. Altitude and speed can be fixed in a relatively wide range (140 – 180m, 150 – 200 km/h) without affecting relative detection probability. Since homogeneity of detection probability (2) is confirmed across the strip, there is no need to add complexity to survey protocol by using line transect method, which relaxes assumption (2) but requires distance estimates between observations and the transect. Indeed, these measures are problematic in the case of flying animals such seabirds, sometimes encountered in very high density and aggregated into groups of several hundred individuals.

Keywords: aerial survey, auk, gannet, monitoring, seabirds, strip-transect, visibility bias.

Introduction

Studies on marine top predators are today considered as a key component of marine ecosystem management (Boyd *et al.* 2006). Seabirds are good indicators of ecosystem health (Cairns 1987; Nettleship & Duffy 1993; Mallory *et al.* 2006). Their distribution and abundance provide complementary information to establish marine protected areas, to implement fisheries management measures (Boyd *et al.* 2006) or to assess the impact of environmental disasters such as oils spills (Bretagnolle *et al.* 2004).

Collecting seabird data at sea can be achieved by several methods. Basically, two types of counting platforms are available, ship and aircraft (see Camphuysen *et al.* 2002). Sampling schemes are mainly composed of transects either randomly or regularly distributed in the study area (Buckland *et al.* 2001). Lastly, seabird sightings may be collected either by strip (Eberhardt 1978, Tasker *et al.* 1984) or line transect (Burnham *et al.* 1980) methodology. All transect methods assume a constant detection probability (the probability of detecting an animal when present) along the transect. When using strip transect, observers collect sightings in a fixed band width (typically a few hundred meters) and the method assumes in addition a constant detection probability all over the strip. When using line transect, data are recorded without distance limit, but distance is measured for each observation, and a non-linear model is fitted to distance data to take into account potential decrease in detection probability with increasing perpendicular distance from the transect line (Buckland *et al.* 2001).

Routine monitoring protocols for seabirds at sea should reach a compromise between accuracy of the data collected and feasibility and economic cost. The choice is however not straightforward, because it also depends on the size and location of the study area (e.g., the use of an aircraft is limited to a few hundred kilometres off the coastline, typically continental shelf area), on the target species and the aim of the study (e.g., oceanographic data can be difficult to obtain from a plane). During winter 2001-2002, we collected seabird data in the Bay of Biscay (100 000 km² of continental shelf on the French Atlantic coast, see Bretagnolle *et al.*, 2004) using aerial strip transect methodology (Briggs *et al.* 1985a&b). The final goal of the research programme was to provide, for management purpose, distribution maps and abundance estimates of the top predator community (seabirds and mammals). The choice of the method was motivated by our willing of reducing cost and of easy collection of data. Reducing the cost of the survey allowed increasing survey effort, providing a better chance to capture the variability inherent to natural population of birds at sea, and allowing replicating surveys. Recently, Camphuysen *et al.* (2002) plaid for aerial or ship based line transect, while most surveys on seabirds have used strip-transect methodology from ship-based counts (e.g.,

Tasker *et al.* 1984, Spear *et al.* 2003, Davoren *et al.* 2003, Ainley *et al.* 2005). We chose to use an aircraft because it greatly reduces costs of surveys especially for large areas, and it is quicker than a ship survey, less subject to adverse weather conditions (since the decision of carrying a survey can be taken with prior knowledge of meteorological forecasts). We also chose to use strip transect rather than a line transect because it does not require distance estimates between the plane and the sightings (allowing observers to better concentrate on observation effort within the strip). These distance estimates can be very problematic in case of small flying animals that may congregate into large groups of several hundred individuals. However, strip transect methodology based on aircraft platform has not been evaluated with regard to its main assumptions. The aim of this paper is to validate the use of airplane to carry routine monitoring of seabirds at sea, and we will proceed in two steps.

In a first step we carefully examine the biases that could have affected our survey. We focus in particular on biases that may affect or violate two major assumptions in strip transect: the homogeneity of detection probability (1) along the transect, and (2) across the strip. We contrasted two seabird taxa, one easily detectable (the white, large size adult Northern Gannet *Sula bassana*) and one cryptic (the dark, small sized Auks *Uria aalga*) in order to estimate a relative bias, under the assumption that bias should be less severe in the gannet than in the auks. In a second step, we analyse the data collected with regards to bias evaluation, in order to provide species richness and abundance maps for the top predator community. Both indexes can be understood as the primary tools of an integrated environmental management.

Methods

Study area and survey design

Aerial surveys were conducted two years after the Erika oil spill in the Bay of Biscay, on the French atlantic coast (see Bretagnolle *et al.* 2004 for aim and scope of the survey, and Cadiou *et al.* 2004 ; Castège *et al.* 2004 for additional information on Erika oil spill). We sampled repeatedly the entire Bay of Biscay (i.e. the complete continental shelf area, 100 000km²) on a monthly basis. Six surveys were carried out between October 2001 and March 2002. Each was composed of 5000 km of aerial transects that were designed under a systematic sampling scheme (fig 9).

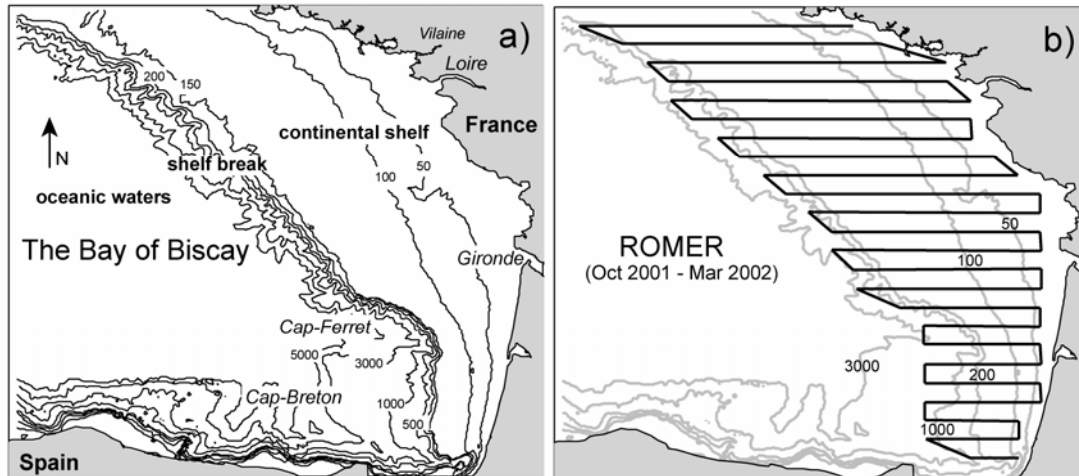


Fig 9. Sampling scheme used during the study, composed of 24 transects (totalling c. 5,000 km, b) over the continental shelf (100 000 km², a) of the Bay of Biscay.

A complete coverage of the Bay was achieved in six days (a similar coverage by a ship needs more than 30 days). Our aircraft was a twin engine PA 34 Seneca, with lower wings. Although upper-wings are usually recommended (Buckland *et al.* 2001, Camphuysen *et al.* 2002), because they allow better visibility ahead, no such plane was available at the time surveys started. Lower wings permitted to put marks on the wing, which facilitated the allocation of each observation into specified substrips (see below).

Flights were carried out all day long, usually between 09:00h and 17:00h. Flight duration ranged from 150 to 180 min, and generally two flights were carried out per day. Preliminary surveys were conducted in February 2001 in order to determine the optimal speed and altitude: 150 km/h at 150 m above sea level (asl) were estimated as the best trade-off between time window, good visibility and safety needs. Briggs *et al.* (1985a) and Camphuysen *et al.* (2002) recommend 80 m asl, but under French legislation, planes are not allowed to fly over the sea at less than 500 feet (150 m asl). Moreover, we found difficult to identify and count seabird at 80m asl, simply because the time window (with lower wings) is about 2 seconds (instead of 4 seconds at 150m asl). Despite the attention paid during flight, our survey suffered variations in flight parameters (speed ranging between 150 and 200km/h, and altitude varying between 140 and 180m). Speed and altitude (using an altimeter) of the plane were given by the pilot and recorded every ten minutes by observers, as well as cloud cover and sea state which also varied during sampling, even though weather conditions were carefully examined before take off (sea state < Beaufort 3, absence of rain or fogs, good to excellent visibility conditions).

Counting method

As Pollock *et al.* (2006), we choose the strip-transect method rather than the line-transect distance-sampling method (Buckland *et al.* 2001). We used a narrow strip (Briggs *et al.* 1985a) to ensure an equal detection rate. The strip was indicated by permanent marks on the wings, and was on average 230m wide on each side. With varying altitude (and lateral inclination of the plane) however, the strip width ranged between 200 and 300 m (fig 10). A “blind” strip of 180m was below the plane (fig 2). Such blind strip may be problematic when using a line-transect methodology (Allredge and Gates 1985 ; Quang and Lanctot 1991) but is less so for the strip-transect method, except if the seabirds beneath the plane (in the “blind strip”) escape the plane by moving in the strip while birds inside the strip stay within it.

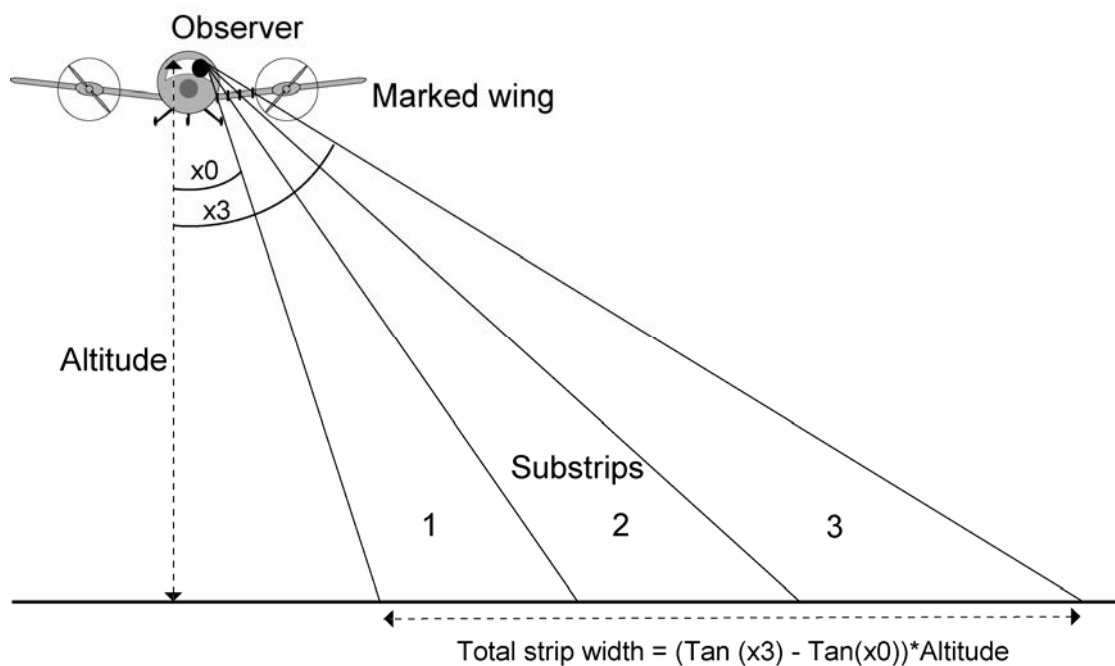


Fig 10. Observation protocol. Observers (each side of the plane) scan a 230m strip located by marks on the wing. From Jan to March 2002, strip was subdivided in three substrips.

In order to assess whether the detection probability across the strip was held constant, we recorded the position of seabirds within the strip during three monthly surveys from January to March 2002 (on one side only). To this end, the strip was subdivided in three substrips (respectively of 70, 75 and 85m; see fig 10). In addition to the pilot, two observers, experienced in seabird observation (always the same) were placed on each side of the plane. The plane had 6 seats, and observers sat on the rear seats which were c.1.5m behind wings, allowing the use of marks on the wing to visualize the strip and to quickly allocate sightings to a given substrip. Both observers had a GPS (Garmin 12) connected to a laptop computer.

GPS position, number of seabirds and specific composition of groups, and time of observation were continuously recorded. Observers switched their position at each new flight.

Evaluating bias.

Two categories of bias may affect the probability of detecting an animal from a plane: visibility and availability biases (Caughley 1974). Visibility bias, also called perception bias (Pollock *et al.* 2006) occurs when targets should be recorded but are not (animals are present, visible but are missed by observers). The effect of visibility bias had already been demonstrated for terrestrial aerial surveys (Redfern *et al.* 2002). During at-sea surveys, the weather conditions (waves, cloud-cover and sun glare) can affect the visibility (Holt and Cologne 1987). Object detection by the human eye at sea relies mainly on movements (flying or flushing) and/or color contrasts with the ocean (see Tasker *et al.* 1984), which may introduce bias for surveys where several species are recorded at the same time (e.g. pluri-specific surveys), with detectable species being overestimated compared to cryptic ones. Training, skills or tiredness of observers, type of engine, time of day, specific equipment (binoculars, sun glasses) and many other factors can interact with the visibility (Pollock & Kendall 1987, Barlow *et al.* 2001). The availability bias occurs when the animals are present but cannot be detected, or when the objects situated outside the study area are considered within it during sampling. Estimating the number of diving animals (such auks) requires specific protocols (Hiby & Lovell 1998, Pollock *et al.* 2006) and is not our focus here. The problems of non-random movements of animals (attraction/repulsion to the counting platform, Spear *et al.* 1992, Garthe & Huppopp 1999, drift induced by environmental conditions, Trenkel 2003) are greatly minimized when the speed of the counting platform far exceed the speed of the targets (Southwell 1994).

In order to produce reliable strip-transect abundance estimates, the detection probability should be homogeneous (1) along the transect, and (2) across the strip. Any variation in the survey parameters may modify the perception conditions, and therefore affect the detection probability. To detect and quantify such biases, transects were sliced into ‘bins’ of equal length. Bin length was fixed at 20km, according to the frequency at which the survey parameters were recorded. Here, the detection probability was estimated by the number of sightings per bin. Each side of the plane produced one bin, to conserve observer and orientation information. We did not record a glare index during surveys, but we assumed that orientation was an indirect measure of glare effect: due to the East –West orientation of our transects, only southward oriented observations were potentially affected by sun glare (see

also Yoshida *et al.* 1998). Seabirds at sea may form large and ephemeral feeding flocks of several hundred individuals (Grunbaum & Veit 2003), creating outliers with a disproportionate weight in the statistical analyses. By contrast, the statistical distribution of the number of sightings per bin is well fitted by a negative binomial distribution. The descriptive parameters of the distribution were obtained with the log-likelihood function and we compared observed and simulated distributions with a parametric bootstrap. Group size is a factor known to increase the detection probability (Quang 1991): large seabird aggregations are easier to detect whatever the sighting conditions. Because these clusters do not provide information on the variations of the detection probability, the sightings containing more than five individuals (< 1% of the dataset) were removed before the analysis. Lastly, to ensure that the statistical analyses were performed in areas of relatively high and homogeneous density, we defined core areas of seabird presence (fig 11) using a binned approximation to the ordinary kernel density estimate (90% contours of presence data: see Bailey and Gatrell 1996). The statistical analyses only consider bins located within these core areas.

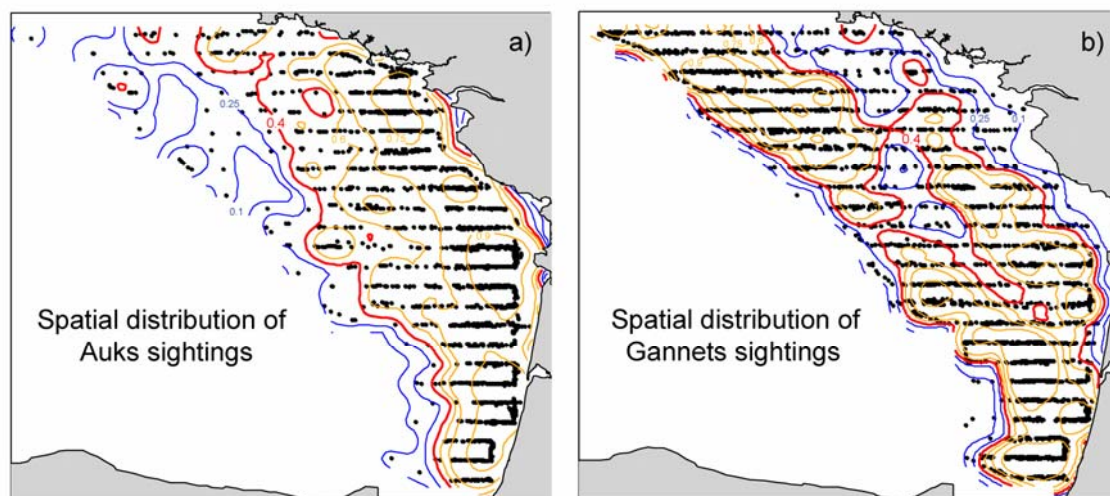


Fig 11. Geographical position of observations, collected during 6 monthly surveys, from October 2001 to March 2002. Red Polygons delineate area selecting auk and gannet observations for analysis. They were obtained with an estimate of the binned kernel density estimate (90% of observations).

The whole dataset (from October 2001 to March 2002) was used to test assumption (1) (the homogeneity of detection probability along the transect). We obtained 2652 bins, 1304 for the auk and 1348 for the adult gannet. Each bin provided a value for the number of sightings (the response variable) and a set of 9 covariates identifying observer (1 or 2), orientation (N or S), taxon (gannet or auk), altitude (m), speed (km/h), cloud cover (from 0 to 4), sea state (beaufort), tiredness (measured by the elapsed time from departure) and time of the day (h).

Observer, orientation and taxon were treated as factors. All these covariates are possible sources, or may interact with, visibility biases. To identify the covariates which affect the number of sighting per bin and to quantify the part of variability (in sightings number) attributable to these covariates, we used a Generalised Linear Model (GLM, Mc Cullagh & Nelder 1989) with a negative binomial error distribution and a log link function (Venables & Ripley 2002). The most parsimonious model was selected through a stepwise algorithm, based on the *Bayesian Information Criterion* (BIC, Schwarz 1978), which is usually recommended for prediction when datasets are large, and when assuming that the “true model” exists and is one of the candidate models being considered (Burnham & Anderson 2002). BIC is furthermore a “dimension-consistent” criterion which selects among a subset of identical model (in term of information) the model with smallest dimension. Procedure started from a model incorporating all 9 simple effects (all covariates), and all possible second order interactions (36), and moved backward. Our sampling scheme is continuous in space and our data are potentially subject to spatial autocorrelation. To reduce autocorrelation, only half of the dataset was used (50% of bins were randomly selected) to run the model. Once the most parsimonious model identified by the BIC, the other half of the dataset was then compared to the predictions obtained by the final model, to check its performance.

We further examined if the number of sighting and the number of birds observed varied across the strip (among substrips) using data gathered between January and March 2002 (when the strip was subdivided into three substrips). Each substrip produced one bin, so that every 20 km, three bins were available (3 substrips on one side of the plane). We obtained N=2403 such bins. A second GLM was run, incorporating distance effect (i.e. distance class of 70, 75 and 85m) and the principal covariates identified in the first model. For a more comprehensive representation, average densities of sightings were calculated for each substrip and were associated to confidence intervals obtained from a non-parametric bootstrap in the bins. Density calculation took into account substrip width variation due to altitude variation (see fig 10). All Statistical computing were made with freeware R 2.0.1 (R foundation for statistical computing 2003).

Species richness and abundance of the top predator community.

Once bias evaluated, we selected unbiased data and computed species richness and relative abundance maps for the top predator community. We used 7 predator taxa, defined on the basis of ecological characteristics of species. From a plane it can be difficult to discriminate between two similar species, so we rather considered ecological taxa and grouped species

with similar ecological characteristics. The specific composition of these ecological taxa is listed in table 1.

Table 1. Specific composition of the taxonomic groups used to calculate a spatial index of the specific richness of the seabird community within the Bay of Biscay.

<i>taxonomic group</i>	<i>specific composition</i>
large gulls	40% <i>Larus argentatus</i> ; 50% <i>Larus fuscus</i> ; 10% <i>Larus marinus</i>
kittiwakes	90% <i>Rissa Tridactyla</i> ; 10% <i>Larus melanocephalus</i>
auks	85% <i>Uria aalge</i> ; 10% <i>Alca torda</i> ; 5% <i>Fratercula arctica</i>
terns	85% <i>Sterna sandvicensis</i> ; 15% <i>Sterna hirundo</i>
puffins	90% <i>Puffinus puffinus</i> ; 10% <i>Calonectris diomedea</i>
gannets	100% <i>Sula bassana</i>
skuas	97% <i>Catharacta skua</i> ; 2% <i>Stercorarius longicaudus</i> ; 1% <i>Stercorarius parasiticus</i>

These data were then analysed as follows: for every 20km bins, we calculated the log of the total number of predator counted, and the total number of ecological taxa. These data were then interpolated with geostatistics (variography and kriging, Cressie 1993) to provide a spatial measure of species richness (approximated by the total number of ecological taxa) and of predator relative abundance during the studied period (winter 2001-2002).

Results

Assumption (1): Homogeneity of detection probability along the transect

Our response variable, the number of sighting per 20km, is well fitted by a negative binomial distribution (fig 12), and thus we analysed data with negative binomial GLMs. After running the stepwise analysis, six simple effects (orientation, taxa, cloud cover, sea-state, speed and time of day) and three interactive terms (orientation and taxa, orientation and cloud cover, and speed and time of day) were retained in the final model (table 2). The model explained however a relatively small part of deviance in the data (14.4 %). When the model was applied to the other half of our data, we found that, for a given number of sighting per bin, the percentage of predictions equal to the observed data was around 30% and for the bins containing 2 sightings or less, but decreased quickly to 0% for the bins containing more than 4 sightings (fig 12c).

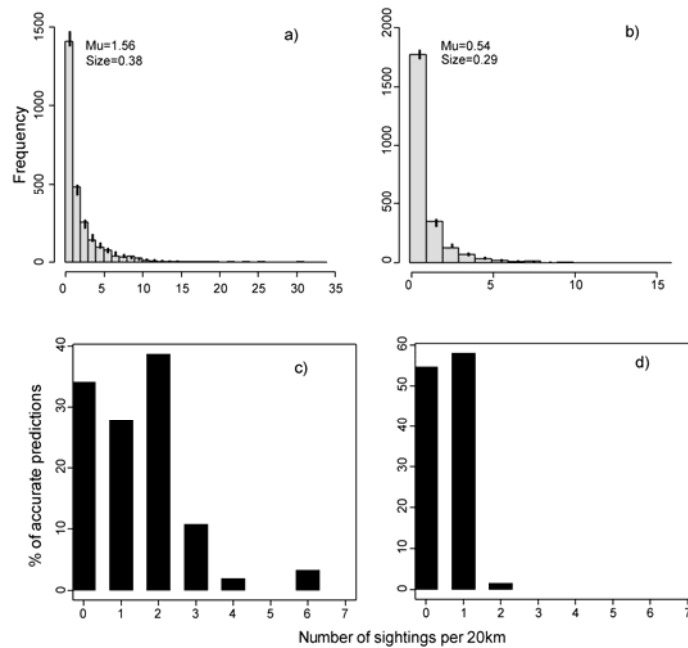


Fig 12. Graphs checking for validity and performance of our models. a) shows the statistical distribution of the response of the first model (number of sightings per bin of 20km). Black bars represent 95% confidence intervals of a negative binomial distribution fitted to the data whose parameters are reported on the graph. Confidence intervals are extracted from 999 simulations. b) idem for the second model. c) Accuracy of the first model, calculated as the percentage of good predictions obtained by the model when applied to the 50 % of the data not used to build the model. The percentage of good prediction had been calculated for every value of the response. d) idem for the second model

Table 2. Final model evaluating effects of visibility biases along the transect.

Significance levels, effect size (% deviance explained by each covariates), value of the GLM coefficient and its associated standard error are reported. Covariates were selected by a backward stepwise selection procedure based on the BIC.

Effect (modality)	P. value	% Expl. deviance	GLM coefficient	Coef. std. error
Orientation (S)	<0.001	4.465	-2.202	0.209
Taxa (Gannets)	0.59	1.731	-0.067	0.127
Speed	<0.001	0.0224	0.064	0.019
Cloud cover	0.032	0.003	-0.087	0.041
Sea state	<0.001	2.482	-0.373	0.066
Time of day	<0.001	0.117	0.74	0.219
Orientation:Taxa	<0.001	4.008	1.515	0.200
Orientation:Cloud cover	<0.001	0.758	0.216	0.064
Speed:Time of day	<0.001	0.837	-0.004	0.001

The most important effects in the model were the observer orientation (an indirect measure of sun glare) and the interaction between orientation and taxa (table 2). Each explained 8.8% of the deviance in the data (out of the 14.4% explained by the model) and had the highest GLM coefficients. The effect size of covariates “Sea-state” and “Taxon” were much weaker (2.5% and 1.7% of data deviance, respectively), and the other effects were negligible (< 1% deviance explained). Overall therefore, visibility bias was mainly resulting from survey parameters: we conclude that assumption (1) of the strip transect was strongly violated by sun

glare, especially in the case of auks, although the relative effect (as measured by the comparison between auk and gannet) appeared rather small.

Assumption (2): Homogeneity of detection probability across the strip

Given that the sea state and the orientation affected the detection probability along transect, we kept those effects as covariates in addition to distance (the covariate of interest) and taxa (in order to contrast targets in term of detectability).

Table 3: Final model evaluating effects of visibility biases across the strip. Covariates have been chosen according to the results obtained in the previous model (see table 1)

<i>Effect (modality)</i>	<i>P. value</i>	<i>% Expl. deviance</i>	<i>GLM coefficient</i>	<i>Coef. std. error</i>
Distance	0.692	0.231	0.001	0.003
Orientation (S)	0.006	7.538	-0.868	0.315
Sea-state	0.209	2.503	-0.270	0.215
Taxa (Gannets)	0.063	0.049	-0.571	0.308
Distance:Orientation	0.471	0.006	-0.001	0.002
Distance:Sea-state	0.464	0.0474	-0.001	0.001
Distance:Taxa	0.019	0.592	0.004	0.002

The second model incorporated all these simple effects plus all interactions involving distance and any other covariate (table 3). Orientation and the interaction between distance and taxon were the only significant terms in the second model, with much more effect from the former compared to the latter effect. Non significant interactions between distance and other covariates (except taxon) suggested that effects of sun glare and sea state were homogeneous across the strip. Sightings density among substrip for both species (fig 13) showed that density was constant up to c.150m. In the third substrip (between 150m and 230m), we observed contrasting variations for auks and gannets: sightings density slightly decreased for auks and slightly increased for gannets. Model predictive power is showed in fig 12d: we obtained more than 50% of correct predictions only for bins containing 0 or 1 sighting. This latter model only accounted for 10.9% of the total deviance.

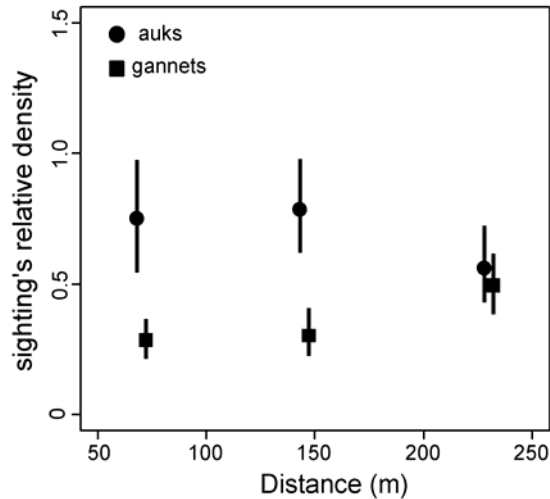


Fig 13. Gannets and auks sightings density (N/km^2) among our three substrips (0-70m; 70-145m; 145-230m). Bars represent confidence intervals obtained from 999 non-parametric bootstrap samples. Average density was calculated using data collected in January, February and March 2002.

Species richness and abundance of the top predator community.

On the basis of bias analysis, we considered sun glare as the only important bias and subsequently selected data collected with the northward oriented observer to achieve the spatial interpolation of predator specific richness and log abundance. Both maps are shown in fig 14 and highlight the most interesting areas in the Bay of Biscay, in term of seabirds. Both maps are fairly similar: relative abundances and species richness are important in a coastal band located between the 20m and 100m isobath, and near the shelf break.

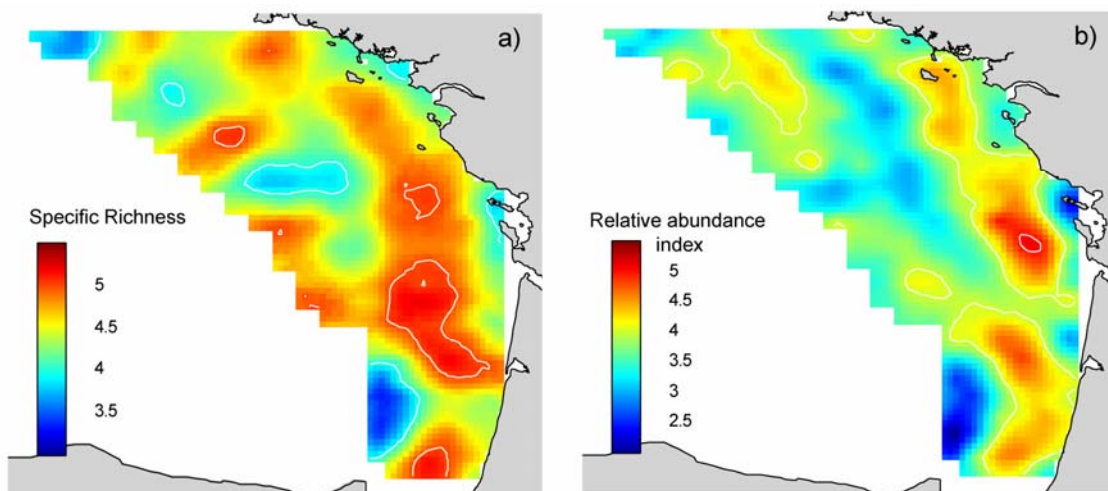


Fig 14. Spatial representation of the specific richness (the mean number of different species recorded during a 20km transect) and of the relative abundance (log number of seabirds counted during a 20km transect) of the seabird community in the Bay of Biscay.

Some local differences should nonetheless be noted in the north of the Bay. Near the shelf break, predators are abundant but a local decrease in species richness is reported and may suggest at this location an increase in inter-specific competition. By contrast, at the same latitude but in the middle of the shelf, relative abundance is low and species richness is high.

Discussion

Effect of survey parameters

Under the range of speed/altitude we used, the flight parameters did not affect the number of sightings and thus were not identified as visibility biases during our surveys. Therefore, a relatively large range of speed (150-200km/h) and altitude (140-180m) may be used without detectable impacts on the detection probability. However, our study concerned species with 40cm - 1m of body length and our results should not be extrapolated to smaller species. Briggs *et al.* (1985a) used similar speed (165 – 185 km/h) but different altitude (30 - 60m), probably adapted to very cryptic species such phalaropes or auklets. They did not report any altitude effect, as in our surveys. Recommendations given in Camphuysen *et al.* (2002), 80m and 220 km/h, concerns upper-winged airplanes (with larger and longer visibility windows) and in general, different birds (mainly seaducks and divers).

Tiredness effect was not selected by the stepwise selection procedure, despite the relatively long time of flights (up to 3 hours of continuous observation). The increase in gannets recorded in the third substrip can be explained by a misattribution mechanism: sightings recorded out of the strip were nonetheless attributed to substrip 3. Such difficulty may arise for easily detectable species.

Effect of environmental parameters

Changes in glare and/or sea state conditions induced significant heterogeneity in the detection probability of auk along the transect, but not across the strip. Sun glare effect was modulated by the cloud coverage. The strip-transect methodology is particularly sensitive to glare, which can make part or the whole strip unobservable, especially when using narrow strips (Briggs *et al.* 1985a). To correct this glare effect, glare conditions should be continuously and accurately recorded (intensity and angle, and/or the proportion of strip affected). In addition, the record of sightings on both sides of the plane provides a reference side, because the sun glare is not likely to affect both sides of the plane in the same time. The sea state should also be carefully checked before any surveys (see also De Master *et al.* 2001 for marine mammals).

Correcting for bias

Methods have been developed to take visibility and availability biases into account in marine mammal surveys, because of their cryptic appearance and diving behaviour. They could be applied to seabird aerial surveys. For instance, Marsh & Sinclair (1989) developed a general methodology that correct for the visibility biases by calculating and applying survey-specific correction factors in strip-transect aerial surveys. The latter was recently extended to both visibility and availability bias by Pollock *et al.* (2006). In addition, Marques & Buckland (2003) developed models to take account heterogeneity in detection probability along the transect during line transect surveys, that could easily be implemented in strip-transect surveys by the use of a uniform distance function. Hiby & Lovell (1998) proposed a different approach with the use of two independent airplanes. Based on mark recapture models and on the use of behavioural data to obtain diving rates (from loggers attached on wild animals), these methods are very costly, and are exposed to other problems such as sightings attribution to the different observers (but see Hiby & Lovell 1998). However, they are, up to now, the only way to correct for bias in aerial surveys.

Aerial survey methodology for seabirds

We have shown that assumption (1) may be violated by survey parameters, mostly in the case of cryptic objects such as auks. However effects of visibility bias remain fairly limited (they explain only 14% of data deviance). By contrast, assumption (2) was respected, at least until 150m strip width. Assumption (2) appeared therefore as a reasonably respected assumption, either for highly detectable species such as gannets, or cryptic ones such as auks. Any further reduction in strip width might lead to a reduction in the number of sighting collected, which would increase variability and reduce power to detect trends. These findings contrast with previous results given in Briggs *et al.* (1985a) who compared seabird density estimated using 50, 100 and 200m strip and reported that seabird density was underestimated even with a strip 100m wide. Their reference altitude (30 and 60m asl), lower than our surveys, might explain these differences: to cover the same strip, an observer located 60m asl must scan a larger angle and has less time for recording species than if located at higher altitude. The use of higher altitude may prevent this effect and appears more secure. Grier *et al.* (1981) experienced a crash and gave important recommendations concerning low-altitude aerial surveys.

Conflicting recommendations can be found in the literature with regard to aerial survey design, e.g. the strip-transect methodology (Briggs *et al.* 1985a&b) or the line-transect

(Camphuysen *et al.* 2002). Both methods actually emerged from the same theoretical framework (Eberhardt 1978), and the line-transect methodology originally presented advantages over the strip-transect, because part of visibility biases are modelled with distance data using the detection function (Burnham & Anderson 1984, Burnham *et al.* 1985), allowing the use of all sightings recorded whatever their distance from the counting platform. In the case of seabirds at sea, estimating distance accurately is difficult (if not impossible, at least from a plane) in the field: seabirds are small, highly mobile, can occur at various altitudes (gannets or gulls were observed at the same altitude as the plane) making the use of a rangefinder (see Camphuysen *et al.* 2002) impossible. The distance estimation is even more complicated when seabirds aggregate in large flocks or when they are encountered very frequently in high density areas. The use of every sightings recorded is important when target species are sparse and rare (e.g. marine mammals), less so when populations are abundant and/or may be encountered at a very high rate. In the later case, focusing into a restricted strip at the cost of sample size is easily counterbalanced by the comfort of observer who must not scan the whole landscape. Carrying multispecific surveys maximize payoff of monitoring programs: it allows multivariate analysis to investigate relationships among the different species of the top predator community, and is an indispensable pre-requisite to monitor in the field the biodiversity of any marine top-predator community. For strip-transect aerial seabirds survey, only the first assumption (homogeneity of detection rates along the transect) may be violated in the case of cryptic species. This assumption is not relaxed by the line transect methodology. We then strongly recommend the use of aerial strip-transect methodology to monitor seabird populations at sea, which allows simple and quick records of multi-species sightings.

Implication for biodiversity monitoring and management:

In the case of upper-trophic level organisms, satellite imagery is of no use. Field collection of data is the only way to monitor these populations, which are large-scale bioindicators of ecosystem health and are of great interest in term of ecosystem management (Boyd *et al.* 2006). Our study shows that these populations can be monitored quickly and easily at a relative low cost compared to the use of boats. For seabirds, a strip-transect methodology is adapted to provide species richness and relative abundance maps, and could also be used to extract absolute abundances, provided that seabirds sightings within the strip are recorded in sufficient numbers. However, to carefully control and quantify biases, and estimate their

absolute effect (thus avoiding data rejection as in our case), double platform methods are required (see Pollock *et al.* 2006).

Acknowledgement

We thank the two observers, Rodolphe Bernard and Thibault Dieuleveult, for their dedicated work in 2001-2002. Flight schedule and logistics were organised by Sylvie Houte (CNRS). This program was funded by the French Government (MEDD). We thank Michel Métais and LPO, who led the program, and the *Programme National Environnement Cotier* (PNEC) for funding additional survey campaigns. GC received a grant from University of La Rochelle and the *Communauté de Commune de La Rochelle*. Lastly, we thank Thomas de Cornulier for support and comments during data analysis, Alexandre Millon, David Carlslake and Edwige Bellier for helpful comments, and Jerry Hupp for a careful review in the last stage of the paper which greatly improved the manuscript.

4.4- Conclusion sur l'analyse des biais.

Le point principal à retenir de cette étude est que les biais de visibilité associés à l'échantillonnage aérien des oiseaux en mer sont très homogènes et probablement minimes. Aucuns effets dus aux paramètres de vols n'ont pu être relevés, et bien que nous n'avons pu mesurer la probabilité de détection associée à notre échantillonnage, celle-ci est probablement très élevée compte-tenu de la robustesse de notre mesure de densité aux changements de conditions de vols et d'observations. Le biais majeur de visibilité (l'éblouissement) n'a été constaté que dans le cas d'une espèce cryptique (les alcidés), et ce même effet sur les espèces les plus visibles (les fous de Bassan) est négligeable. Les résultats obtenus dans le cas des fous de Bassan sont extensibles aux goélands et aux mouettes tridactyles qui présentent les mêmes caractéristiques de détection (couleur blanche, comportement semblable de recherche alimentaire). En ce qui concerne les autres espèces, elles furent observées de manière trop sporadique et la quantité de données n'est pas suffisante pour permettre de tirer des conclusions définitives.

Nous insisterons sur le fait que les conclusions de cette étude s'appliquent aux oiseaux marins et non aux mammifères marins, pour plusieurs raisons. Tout d'abord, l'observation de mammifères marins est bien moins fréquente que celle d'oiseaux marins, et il y a donc un bénéfice important à suivre un protocole d'étude qui permette d'utiliser toutes les données collectées pour calculer des abondances (c'est-à-dire le *line transect*, Burnham & Anderson 1984). De plus, l'observation de mammifères marins est cantonnée à la surface de la mer. L'utilisation d'équipement permettant de calculer la distance entre l'observation et la ligne du transect, au travers d'une mesure de l'angle entre la verticale et l'observation, tels des « *range finder* » ou des jumelles réticulées, est donc possible, alors qu'elle est problématique dans le cas d'espèces rencontrées à des hauteurs différentes, parfois avec une grande fréquence, et qui peuvent s'agréger en plusieurs centaines d'individus.

Suite à notre étude des biais, la principale précaution que nous prendrons dans nos estimations d'abondance sera de ne pas tenir compte des données collectées par l'observateur orienté au sud, et dont la probabilité de détection aura été vraisemblablement affectée par l'éblouissement. Compte-tenu du caractère homogène de ce biais (son effet est lié à l'orientation de l'observateur), nous utiliserons par contre ces données pour l'étude des distributions spatiales. Si ce n'est une légère atténuation due à la couverture nuageuse, aucune zone n'a vraiment souffert de plus d'éblouissement qu'une autre.

5- Caractérisation des patrons de distributions et d'abondances des prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne.

La partie suivante est essentiellement descriptive et vise à combler les lacunes existant dans la connaissance des populations de prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne. A partir de notre échantillonnage, nous avons voulu caractériser ces populations du point de vue de leur distribution, de leur abondance et de leur variabilité temporelle. Répondre à ces questions impliquait donc la caractérisation des patrons de distribution des prédateurs.

5.1- Distribution et abondance des populations de mammifères marins.

La section suivante présente les travaux réalisés sur les populations de mammifères marins, qui s'inscrivent dans une réflexion menée sur la gestion et la conservation de ces populations. Les résultats que nous obtenons apportent des connaissances sur la composition spécifique, la distribution et l'abondance de ces populations.

5.1.1- Contexte.

Les populations de mammifères marins font l'objet d'une réflexion intense, notamment dans les problématiques d'interaction avec les pêcheries. Gérer les populations de mammifères marins et proposer des mesures adaptées à la conservation de leurs populations implique non seulement une connaissance de leurs habitats préférentiels mais également des estimations de leur abondance. De plus, la caractérisation des fluctuations temporelles d'abondance dans une zone particulière est une composante importante pour ces populations très mobiles. Il est inutile d'imposer des mesures de gestion dans le golfe de Gascogne si les populations de mammifères marins y sont absentes. A l'inverse, ces mesures sont cruciales durant les périodes où les mammifères marins sont abondants. Nous avons donc utilisé l'ensemble des données collectées entre 2001 et 2006, en avion et en bateau, pour répondre à ces questions.

5.1.2- Echantillonnages en bateau: les campagnes PELGAS.

L'étude des populations de mammifères marins s'appuie non seulement sur nos échantillonnages aériens, décrits dans la section 4.2, mais également sur des échantillonnages en bateau menés lors des campagnes PELGAS. Chaque année depuis 2003, des observateurs ont pu participer à ces campagnes dirigées par l'équipe ECOHAL de la station IFREMER de Nantes. Ces campagnes ont pour vocation principale l'inventaire, par méthode acoustique, des stocks de poissons pélagiques, ainsi que l'évaluation du recrutement des espèces commerciales, notamment les anchois et les sardines. Les campagnes PELGAS sont menées à

bord du chalutier scientifique THALASSA (fig 15b) et parcourent en près d'un mois le plateau continental du golfe de Gascogne (fig 15a).



Fig 15. L'échantillonnage a bord de la Thalassa : a) plan d'échantillonnage ; b) le navire ; c) les observateurs en poste (en 2006 : Jean-Jacques Boubert & Gérard Gauthier) ; d) point de vue depuis la plateforme d'observation.

A bord, l'échantillonnage des prédateurs supérieurs mobilise une équipe de trois observateurs, dont deux sont postés en permanence soit en passerelle à une hauteur de 14m (fig 15c), soit (lorsque les conditions météo et de sécurité le permettent) sur le pont supérieur à une hauteur de 16m. Une rotation s'effectue entre les observateurs de manière à ce que chaque observateur soit relevé toute les 2 heures. Le protocole s'interrompt à chaque opération de chalutage. La détection des espèces se fait à l'œil nu, et l'identification aux jumelles. Chaque observateur, situé de part et d'autre du navire, recherche les animaux dans un secteur de 90° (fig 15d) orienté vers l'avant, de manière à ce qu'un disque de 180° vers l'avant soit échantillonné. Comme en avion, les observateurs notent, pour chaque observation, la position GPS, l'heure, l'espèce, et le nombre d'individus. Les observateurs reportent également une estimation de la

distance entre le bateau et l'observation, faite à l'œil nu. Les conditions météo (vent, état de la mer, couverture nuageuse, éblouissement) sont notées au fur et à mesure de l'échantillonnage. Pour le travail sur les distributions et abondances de mammifères marins, les données collectées en 2003, 2004, 2005 et 2006 ont été utilisées.

5.1.3- Objectifs.

Nous avons cherché, à travers cette analyse, à (i) caractériser leur distribution et leur affinité pour certains habitats particuliers du golfe de Gascogne (Talus continental, panaches fluviaux), (ii) déterminer leur abondance. Nous avons travaillé sur les 4 espèces de delphinidés les plus communes du golfe de Gascogne, à savoir le dauphin commun (*Delphinus delphis*), le grand dauphin (*Tursiops truncatus*), le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) et le globicéphale noir (*Globicephala melas*). Les trois premières espèces formeront le groupe des « petits delphinidés », pour lequel nous avons, à partir des données collectées en avion, modélisé la distribution spatiale à grande échelle en fonction de covariables environnementales permettant de décrire les différents habitats à grande échelle du golfe de Gascogne (bathymétrie, pente et distance aux principaux estuaires, Loire et Gironde). Les estimations d'abondances ont été produites par la méthode du « strip transect » (Eberhardt 1978) et les intervalles de confiance sont issus d'une procédure de bootstrap par bloc (Hall 1995) qui permet de tenir compte de l'autocorrélation spatiale des données. Les données collectées en bateau ajoutent un complément d'information en ce qui concerne (i) la distribution par espèce (l'identification des petits delphinidés au niveau de l'espèce n'est pas très aisée à partir d'un avion) et (ii) la distribution spatiale printanière, période faiblement échantillonnée lors des campagnes aériennes.

5.1.4- Publication.

Le travail concernant les distributions et abondances des mammifères marins a fait l'objet d'une publication, actuellement soumise au journal *ICES journal of marine science*.

DELPHINID SPATIAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE ESTIMATES OVER THE SHELF OF THE BAY OF BISCAY

G. Certain^{1,2,*}, V. Ridoux^{2,3}, O. Van Canneyt³ and V. Bretagnolle¹

1 - CEBC-CNRS Chizé UPR 1934, Villiers-en-Bois F-79360 Beauvoir sur Niort, France.

2 - CRELA UMR 6217, Université de La Rochelle, 23 avenue Albert Einstein, 17071 La Rochelle Cedex 9, France

3 - Centre de Recherches sur les Mammifères Marins, ILE, Université de La Rochelle, 23 avenue Albert Einstein, 17071 La Rochelle Cedex 9, France

Abstract: The small delphinid community (bottlenose *Tursiops truncatus*, common *Delphinus delphis*, and striped *Stenella coeruleoalba* dolphins) of the Bay of Biscay (100 000 km² of continental shelf along the French Atlantic coast), has been studied by combining strip-transect aerial surveys conducted between 2001 and 2004 and ship-based surveys conducted between 2003 and 2006. Distribution was modelled spatially in relation to several large scale descriptors of the environment. Highest densities of small delphinids were associated to the shelf break, in particular in two hotspots located to the North and the South of the bay. Using ship-based data, a strong spatial segregation between common and bottlenose dolphins was evidenced in spring; with common dolphins associated to coastal areas (and especially river plumes) while bottlenose dolphins remained on the outer shelf and the shelf-break. Assuming a detection probability of 1, a strip-transect abundance estimate for the small delphinid community was obtained in August 2002 with 56500 (95% confidence interval 29100 – 90400), but relative abundance varied across months.

Keywords: small delphinids, spatial distribution, abundance estimates, aerial surveys, Bay of Biscay

Introduction

Sustainable harvesting of natural resources and ecosystem-based management not only require long term management of the marketed species, but also the mitigation of indirect effects on non-target species (Jennings *et al.* 2001). The latter relies on accurate information on the status of non-commercial species, especially in terms of distribution and abundance. Both parameters are crucial in identifying potential interaction in space and time with harvesting activities. One of the most important conservation issues in marine ecosystems deals with interactions between marine megafauna and fisheries (review in Lewison *et al.* 2004). Interactions may be direct, or indirect. For instance, overexploitation of marine species leads to changes in pelagic community (Jennings *et al.* 1999, Jennings & Blanchard 2004) and may affect top predators through prey availability (Trites & Donnelly 2003). Moreover, a clear identification of high marine mammal density area is required to investigate direct interactions (i.e bycatch) between cetacean and fisheries. Study on spatio-temporal distribution of cetaceans requires the implementation of monitoring programmes over large spatio-temporal scales (DEFRA 2003). In this context, the assessment of absolute abundance and the identification of critical habitat are key parameters.

The continental shelf of the Bay of Biscay is exploited by many fishing fleets which use different fishing gears, including lines, traps, gill and trammel nets, bottom and pelagic trawls (Léauté 1997). This extensive fishing activity may affect marine life and ecosystems, and the presence of numerous stranded dolphins along the French and English coasts provided evidence of by-catch of small delphinids in some fisheries (mainly short-beaked common dolphin *Delphinus delphis*), as most beached individuals showed clear by-catch marks (Tregenza & Collet 1998). Pusineri *et al.* (2006) identified diet overlaps between fisheries and small delphinids in the Bay of Biscay.

Previous studies conducted in European shelf waters (SCANS and SCANS II surveys, Hammond *et al.* 2002, 2006) encompassed a greater (near 1 000 000 km²) area and provided summer abundance estimates for the harbour porpoise *Phocoena phocoena* and several small delphinids, including common and bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. This paper documents a complementary approach, based on repeated extensive surveys across different seasons and years (2001 – 2006) of a particular area, the continental shelf of the Bay of Biscay (100 000 km² on the French Atlantic coast). Here we provide detailed information on the small delphinid population, including spatial distribution, population size, specific composition and temporal variations. Our surveys used both aerial and ship-based platforms. Aerial surveys were conducted at various seasons and years, and were aimed to assess the

most important habitats for the small delphinid community and quantify temporal variability in relative abundance. One aerial survey, dedicated to small cetacean abundance also provided an absolute abundance for the small delphinid community of the Bay of Biscay at a particular date, August 2002. On the other hand, ship-based surveys were used to model species-specific habitat and allow interspecific comparison in distributions between the two most important small delphinid species of the Bay of Biscay, the common and bottlenose dolphins. These two species have different diets, with common dolphins feeding on small pelagic fishes (Pusineri 2006) and bottlenose dolphins relying on demersal prey (Spitz *et al.* 2006a). The spatial distribution of both species was investigated in spring, during the spawning season of small pelagic fishes. We have designed our analyses to provide results for key habitat identification, trophic web modelling and, in the longer term, to contribute to an ecosystem-based fisheries management of the Bay of Biscay.

Material and Methods

Study area

The continental shelf of the Bay of Biscay (fig 16a) shows several habitats: two major sources of primary productions are located along the eastern and western boundary of the shelf (Puillat *et al.* 2004, Planque *et al.* 2004). To the east, in coastal areas, river runoffs (Loire and Gironde) discharge nutrient-rich fresh water (c.1km³ of freshwater per 1000km² of continental shelf). To the west, at the shelf break, bathymetry increases sharply to 5000m. Deep, cooler waters break through the surface under the influence of internal tides and waves (Gerkema *et al.* 2004) and enhance primary production as they reach the euphotic layer (Laborde *et al.* 1999). The shelf break is also characterized, in the south, by the presence of two deep canyons, Cap Ferret and Cap Breton. Coastal and shelf break areas are the most productive systems of the bay.

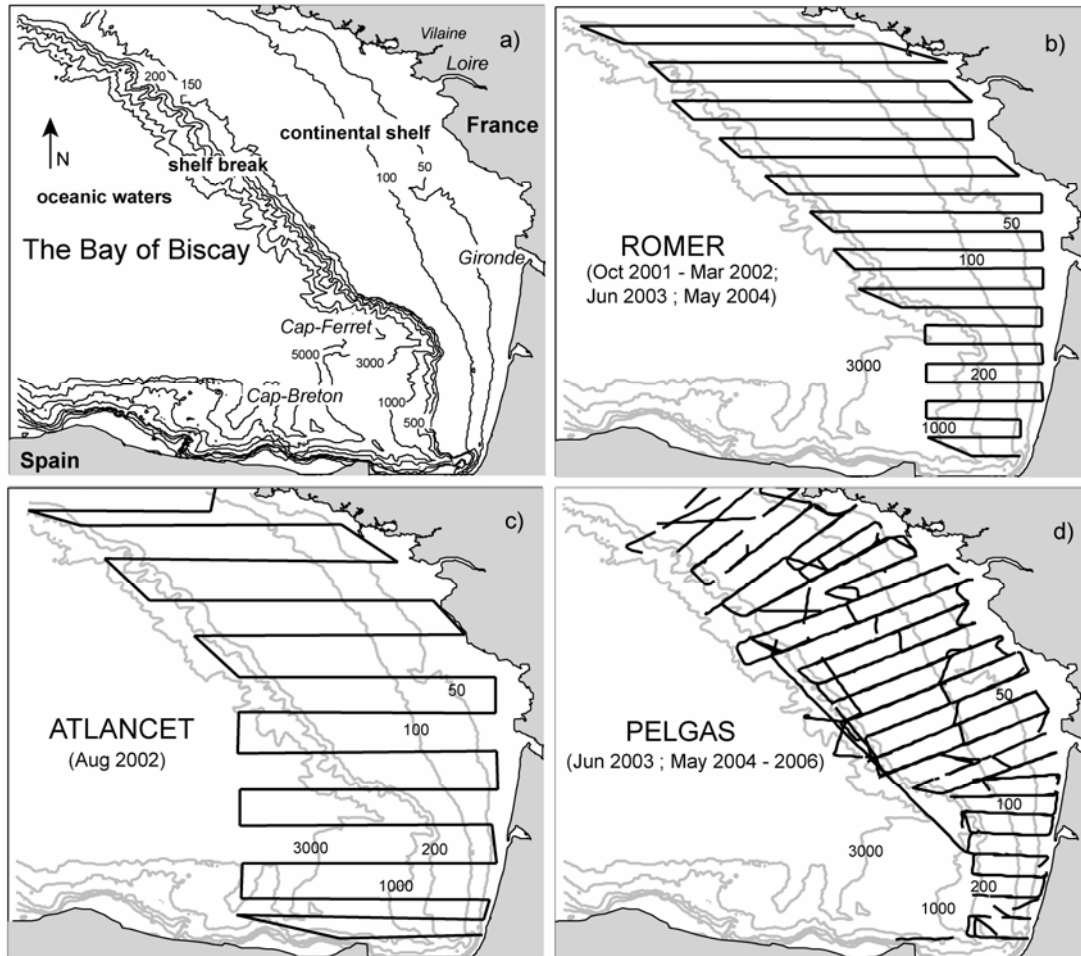


Fig 16. (a) Study area: The Bay of Biscay, between the French and the Spanish Atlantic coast. (b) ROMER sampling scheme (4600 – 4900 km of aerial transect, 6 monthly surveys between Oct 2001 and March 2002, 1 survey in June 2003 and 1 in May 2004). (c) ATLANCET sampling scheme (3400km of aerial transect, 1 survey in August 2002). (d) PELGAS sampling scheme (3500 – 4000km of ship-based transect, three annual surveys in Spring 2003, 2004 and 2005).

General data acquisition

Data were collected along 52 100km of transects, achieved over the continental shelf by both aerial and ship-based surveys conducted between 2001 and 2006 (see Table 4 for a summary). These surveys involved in total 15 observers who recorded seabirds, cetaceans and fishing activity. Aerial surveys were specifically designed for top predators and aimed at investigating both spatial distribution and abundance estimates. An absolute abundance was calculated using one aerial survey specifically designed for marine mammals (ATLANCET). Ship-based surveys involved the use of the research vessel THALASSA as a platform of opportunity with three observers. Ship-based data were used to complement aerial survey data, especially to describe species-specific habitat.

Table 4. Summary of the 13 surveys carried out in the Bay of Biscay between 2001 and 2006.

effort (km)	start date	end date	duration in days	platform	sampling scheme
4650	24/10/2001	02/11/2001	7	plane	ROMER
4680	17/11/2001	27/11/2001	7	plane	ROMER
4745	07/12/2001	19/12/2001	7	plane	ROMER
4600	25/01/2001	01/02/2002	7	plane	ROMER
4705	09/02/2002	18/02/2002	7	plane	ROMER
4710	16/03/2002	25/03/2002	6	plane	ROMER
3430	03/08/2002	14/08/2002	7	plane	ATLANCET
3950	29/05/2003	24/06/2003	25	ship	PELGAS
4900	28/06/2003	06/07/2003	5	plane	ROMER
3700	28/04/2004	22/05/2004	23	ship	PELGAS
4590	20/05/2004	29/05/2004	4	plane	ROMER
3475	05/05/2005	25/05/2005	19	ship	PELGAS
3550	02/05/2006	30/05/2006	26	ship	PELGAS

Aerial surveys

After an experimental survey conducted in March 2001, one survey was carried out monthly from October 2001 to March 2002, and then two additional surveys were conducted in June 2003 and May 2004. This first survey design (“ROMER”, see fig 16b) was composed of 4600-4900km km of transects (see Table 1). In addition to ROMER surveys that focused on both seabirds and cetaceans, one survey dedicated to cetaceans (“ATLANCET”, fig 16c) was carried out in August 2002. ATLANCET survey followed a slightly different sampling scheme, and was composed of 3430 km of transects over a wider study area (120 000 km²) incorporating oceanic water in the south. Both ROMER and ATLANCET surveys were designed under a systematic sampling scheme composed of 24 and 15 east-west oriented lines and spaced every 20 and 40km respectively. The survey design was drawn in order to achieve a homogeneous coverage of the Bay of Biscay. A complete survey of the Bay was achieved in 6 to 8 days.

The aircraft (a PA 34 Seneca) was a 6 seats low-wing twin-engine plane. Although high-wing aircraft are usually recommended (Buckland *et al.* 2001), no such plane was available at the time surveys were carried out. The two observers (see below) were placed at the back of the aircraft, so that observers could see below the wings. Visual marks on the wings ensured accurate estimates of strip band width. Flights were carried out from 09:00h to 17:00h and their duration ranged between 150 and 180 min. Speed (150 km/h – 80 Knots) and altitude (150m – 500 Feet) were determined during trial flights of March 2001 as a tradeoff between sighting comfort and safety needs. In these conditions the time window to locate, identify and assess group size was between 4 seconds at the inner limit of the strip, and 7 seconds at the outer limit.

Surveys were conducted only under good to excellent weather conditions, i.e. all flights started with Beaufort Sea state 2 or less, absence of rain or fog and very good visibility. On board, two observers (one on each side), equipped with a GPS (Garmin 12) connected to a laptop computer, continuously recorded sightings within the strip (group size, species identity). When sightings occurred outside of the strip, lateral distance was estimated by eyes. Exact location and time of observation were recorded automatically. Strip width was 230m each side of the plane for ROMER surveys, but was slightly reduced during ATLANCET surveys (200m) in order to better satisfy the assumption of homogeneity of detection probability across the whole strip (see Pollock *et al.* 2006). Observers were experienced field observers and ATLANCET observers were all specialists of marine mammal sightings. ROMER observers were chosen according to their experience in both seabirds and marine mammals sightings.

Ship-based surveys

They were conducted in spring during “PELGAS” Cruises (fig 16d), on board research vessel “Thalassa”. The primary aim of PELGAS cruises is to assess stocks of small pelagic fish in the Bay of Biscay by acoustic method (Massé *et al.* 1996, Petitgas 2003). Surveys occurred in spring from 2003 to 2006 and followed a scheme composed of 26 transects perpendicular to the coast (fig 16d). The area surveyed was restricted to the continental shelf, and incursions on the shelf break were exceptional and limited to the middle of the Bay. Top predator sightings were recorded all the day. During the first two PELGAS cruises (2003 and 2004), two observers were placed at 14m above sea level. During the 2005 and 2006 survey, observers had access to the upper bridge of the ship, 16m above sea level. Ship speed was maintained at 10 knots. Two observers searched for cetaceans and seabirds within an angle of 180° ahead of the bow and were renewed every two hours. For each sighting, number, species composition and GPS position were recorded, and the distance and angle was estimated by eye and with an angleboard respectively.

Spatial analysis

Aerial and ship-based surveys were analysed separately, because survey protocol and data collected were not directly comparable. Both aerial and ship-based cetacean sightings were used to model small delphinid distributions with environmental covariates. Species identification was not always possible during aerial surveys, so we pooled together all sightings of small delphinids. By contrast, ship-based sightings were identified at the species

level in almost all cases, allowing us to build two different models comparing common and bottlenose dolphin distributions. For spatial analysis, all sightings (including aerial observations recorded out of the strip) were used. As a first step, all transects were split into bins of 20 km, each containing a relative abundance index: the number of sightings counted within the bin. We assumed that the number of sighting per 20km bin adequates to a Poisson distribution.

This index of relative abundance was modelled with GAMs (Hastie & Tibshirani 1990, Wood & Augustin 2002) using broad-scale descriptors of the environment, including latitude, distance to coast, distance to the nearest estuary (Loire or Gironde, see fig 16a), distance to the nearest canyon (cap Ferret or cap Breton, see fig 16a), distance to the 200m isobath (used as a proxy for shelf break location). Even if latitude is not a biological variable, we considered it was a proxy for the north-south temperature gradient. We assumed a Poisson error distribution for our models. The spatial analysis followed the same methodology as Planque *et al.* (2007). In a first set, we have used GAM models with single predictors to identify the relationships between individual broad-scale descriptors of the environment and the relative abundance of dolphins. The outputs of the GAMs are smoothed fits for each predictor. Then we searched for the best models that incorporate multiple predictors with a forward selection procedure, using the Akaike's Information Criteria (AIC, see Wood & Augustin 2002). Each covariate was tested individually and the most significant were added in order. The procedure stopped when adding a new covariate did not decrease further the AIC. Three models were built, for three response variable. The first one describes the global distribution of small delphinid (using aerial data) over the whole year (since aerial data were collected during several different seasons), and the two others highlight specific habitat of common and bottlenose dolphin (using ship-based data) in spring. Predicted relative abundances were calculated from the final model in order to map their habitat within the Bay. Models were built using R freeware (R development core team 2003) and the mgcv package (Wood 2001).

Abundance estimates

Absolute abundance estimates were calculated with a strip transect estimator (Eberhardt 1978) only from ATLANCET data. Two estimates were calculated, one for the 120 000 km² of the ATLANCET area and another one for the 100 000km² of the ROMER area (restricted to the continental shelf and shelf-break of the Bay of Biscay). Southward or westward sightings were potentially affected by sun glare (Yoshida *et al.* 1998). Unfortunately, no glare index was recorded during the survey. Hence for each area (ROMER and ATLANCET) we provide

two abundance estimates, one, termed “glare uncorrected”, using all data collected within the strip on both side of the plane (we then had a 2*200m strip width) and the other, termed “glare corrected” using only data collected on the side of the plane that was not subject to glare (i.e. located to the north or the east of the track line, we then had 1*200m strip). Distance data were not recorded within the strip, so we made the assumption that detection probability was homogeneous across the whole strip. This assumption has already been tested during other aerial surveys, focusing on dugongs (see Pollock *et al.* 2006) and was found to be satisfactory. Also, our survey protocol did not allow detection probability to be estimated. Therefore we carried out a sensitivity analysis of our abundance estimate under various detection probability values, ranging from 0.5-1. To calculate confidence intervals of the abundance estimate, we used non-parametric block bootstrap (Hall *et al.* 1995). Transects were firstly divided into bins of 1km, then blocks of 15km were built using 15 adjacent 1km bins (see Hall *et al.* 1995 for block size determination). These 15km blocks were used to build 999 pseudo samples of the ATLANCET survey, for which 999 abundances estimates were calculated. Confidence intervals at 95% were then determined from these 999 bootstrapped abundance estimates.

Temporal variability

Winter surveys were analysed to assess temporal variability of population abundance, using the relative abundance index developed for spatial analysis (i.e. the number of sightings per 20km bin). The aim was to detect possible seasonal trends in relative abundance of the small delphinid community. The use of the number of sightings per 20km bin, rather than the use of the number of individuals, was motivated by the fact that both the aims and designs of ROMER and ATLANCET surveys differed (see paragraph “aerial surveys” in the “method” section). We consider that the number of small delphinid sightings per 20km bin is more robust to potential differences between ATLANCET and ROMER and makes these surveys more easily comparable. This index has been calculated for every survey with confidence intervals estimated by the same block bootstrap procedure than for absolute abundance estimate of ATLANCET data (see the previous paragraph).

Results

Data description

Excluding large whales, a total of 393 cetacean sightings were collected during aerial surveys and 189 sightings during PELGAS cruises (Table 5). Nearly 50% of all aerial sightings were

unidentified small delphinids, probably mainly common dolphins, but also striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*), Atlantic white-sided dolphins (*Lagenorhynchus acutus*) or bottlenose dolphins, even if the two latter are more easily distinguishable. These four species constituted our ecological group “small delphinids” and accounted for 316 aerial and 145 ship-based sightings. Among them, common and bottlenose dolphins were by far the most frequent, striped dolphins were rare (in term of number of sightings) and atlantic white-sided dolphins were anecdotal (Table 5). Long-finned pilot whales *Globicephalas melas* were also quite frequently observed (56 aerial sightings and 37 ship-based sightings). In spring, the specific composition of the small delphinid community include 48.3% common dolphins, 30.4% bottlenose dolphins and 20.4% striped dolphins (with <1% of unidentified small delphinid).

Table 5. Summary of sightings collected with aerial and ship-based surveys between 2001 and 2006. Dsp Non identified small delphinid; Tt *Tursiops truncatus*; Dd *Delphinus delphis*; Gm *Globicephalas melas*; Zsp *Ziphius sp.*; Sc *Stenella coeruleoalba*; Ha *Hyperoodon ampullatus*; Pp *Phocoena phocoena*; La *Lagenorhynchus acutus*; Gg *Grampus griseus*; Msp *Mesoplodon sp.*

Type of survey	Type of data	Species										
		Dsp	Tt	Dd	Gm	Zsp	Sc	Ha	Pp	La	Gg	Msp
Aerial	N Sightings	166	72	71	56	9	7	5	3	2	1	1
	N individuals	1960	631	1280	480	18	119	7	7	20	3	3
Ship-based	N Sightings	11	68	57	37	0	9	0	2	0	5	0
	N individuals	29	910	1447	357	0	610	0	3	0	55	0

Aerial sightings were widely distributed throughout the Bay of Biscay, but largest groups were recorded on the outer shelf, close to the shelf break (fig 17a). Common dolphins occurred over the shelf, the slope and in oceanic deep waters as well, with the largest groups being observed close to shelf break. No bottlenose dolphin was observed in oceanic waters. The four sightings of striped dolphins occurred also on the slope, at the northern and southern limits of the study area. Sightings of long-finned pilot whales were exclusively located on the shelf break, with largest groups observed in the south-western part of the study area.

By comparison, ship-based sightings suggested strong spatial segregation between common and bottlenose dolphins on the shelf (fig 17b): most common dolphins were found around the 50m isobath, while bottlenose dolphins showed a more offshore distribution (between the 100 and 200m isobaths). Striped dolphins and long finned pilot whales again were exclusively sighted over the shelf break.

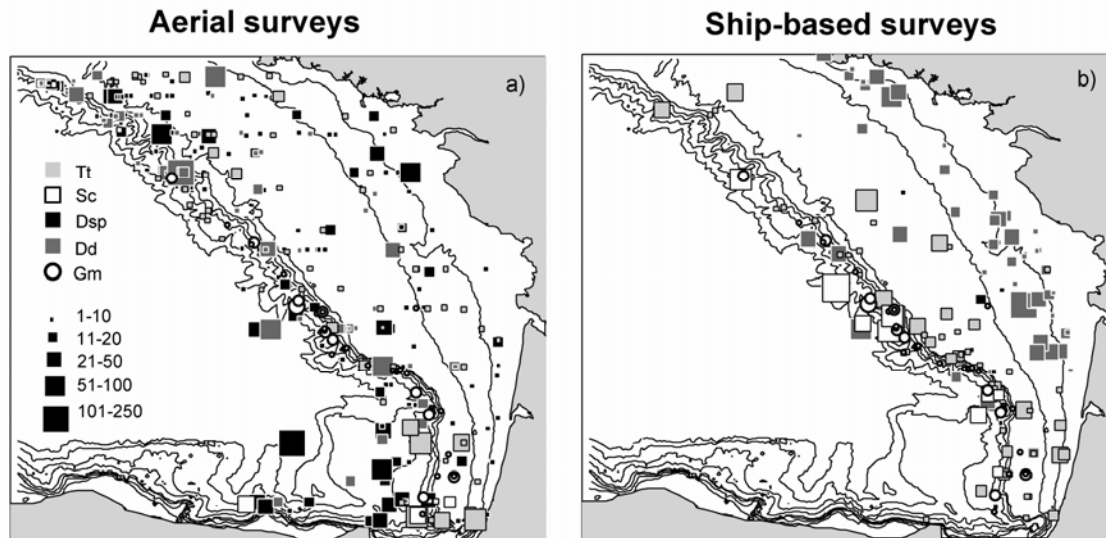


Fig 17. Spatial distribution of the small delphinid sightings (*Dsp* non identified small delphinid; *Tt* *Tursiops truncatus*; *Dd* *Delphinus delphis* and *Sc* *Stenella coeruleoalba*) and of the Pilot Whales sightings (*Gm* *Globicephalus melas*) collected during both aerial and ship-based surveys.

Spatial modelling of the small delphinid community

Individual relationships between dolphin relative abundance and broad scale descriptors of the environment are summarized in fig 18 (see table 6 for corresponding AIC and percentage of explained deviance). Globally, the dolphins (fig 18a) are more abundant in the North and South of the Bay, away from coast and estuaries, with an affinity for canyon and shelf-break area. In spring, the bottlenose dolphin distribution reflect these properties (see fig 18c) but common dolphins (fig 18b) shows different relationships, in particular they are more abundant closer to the coast and to estuaries.

Table 6. Forward selection procedure used to find the best set of predictor for each model. Model 1: small delphinids during the year (aerial data); Model 2: Common dolphins in spring, (ship-based data); Model 3: Bottlenose dolphins in spring (ship-based data). AIC indicates the Akaike Information Criterion, dev indicates the % of deviance explained by each model. Abbreviations for predictors are: *y*: latitude, *distest*: distance from the nearest estuarine, *distcan*: distance from the nearest canyon, *distslope*: distance from the shelf-break and *distcoast*: distance from coast. The models in bold were selected for prediction purpose.

Model	Predictors	AIC	dev
1	<i>y</i>	1883.632	2.16
	<i>distest</i>	1829.348	5.24
	<i>distcan</i>	1860.631	4.04
	<i>distslope</i>	1846.47	4.47
	<i>distcoast</i>	1866.683	3.3
	<i>distest+y</i>	1823.186	5.8
	<i>distest+distcan</i>	1805.018	8.16
	<i>distest+distslope</i>	1824.407	6.06
	<i>distest+distcoast</i>	1824.868	6.31
	<i>distest+distcan+y</i>	1805.058	8.58
	<i>distest+distcan+distslope</i>	1802.123	9.64
	<i>distest+distcan+distcoast</i>	1799.755	9.25

	distest+distcan+distcoast+y	1800.522	9.48
	distest+distcan+distcoast+distslope	1801.799	9.24
<hr/>			
2	y	406.9	6.03
	distest	413.11	1.99
	distcan	406.9	5.69
	distcoast	389.94	11.2
	distslope	397.3	9.39
	distcoast+y	375.12	18.5
	distcoast+distest	390.07	11.8
	distcoast+distcan	381.43	11.5
	distcoast+distslope	381.43	15.3
	distcoast+y+distest	375.31	21.4
	distcoast+y+distcan	368.7	23.6
	distcoast+y+distslope	375.63	18.8
	distcoast+y+distcan+distest	371.01	21.3
	distcoast+y+distcan+distslope	371.51	23.6
<hr/>			
3	y	427.67	8.88
	distest	428.46	9.64
	distcan	427.57	9.41
	distcoast	442.87	5.27
	distslope	387.97	20.3
	distslope+y	386.63	21.3
	distslope+distest	389.03	21.6
	distslope+distcan	387.29	21.1
	distslope+distcoast	388.35	21.9
	distslope+y+distest	379.21	29.9
	distslope+y+distcan	388.25	21.4
	distslope+y+distcoast	384.55	24.2
	distslope+y+distest+distcan	385.99	22.8
	distslope+y+distest+distcoast	384.01	25.9

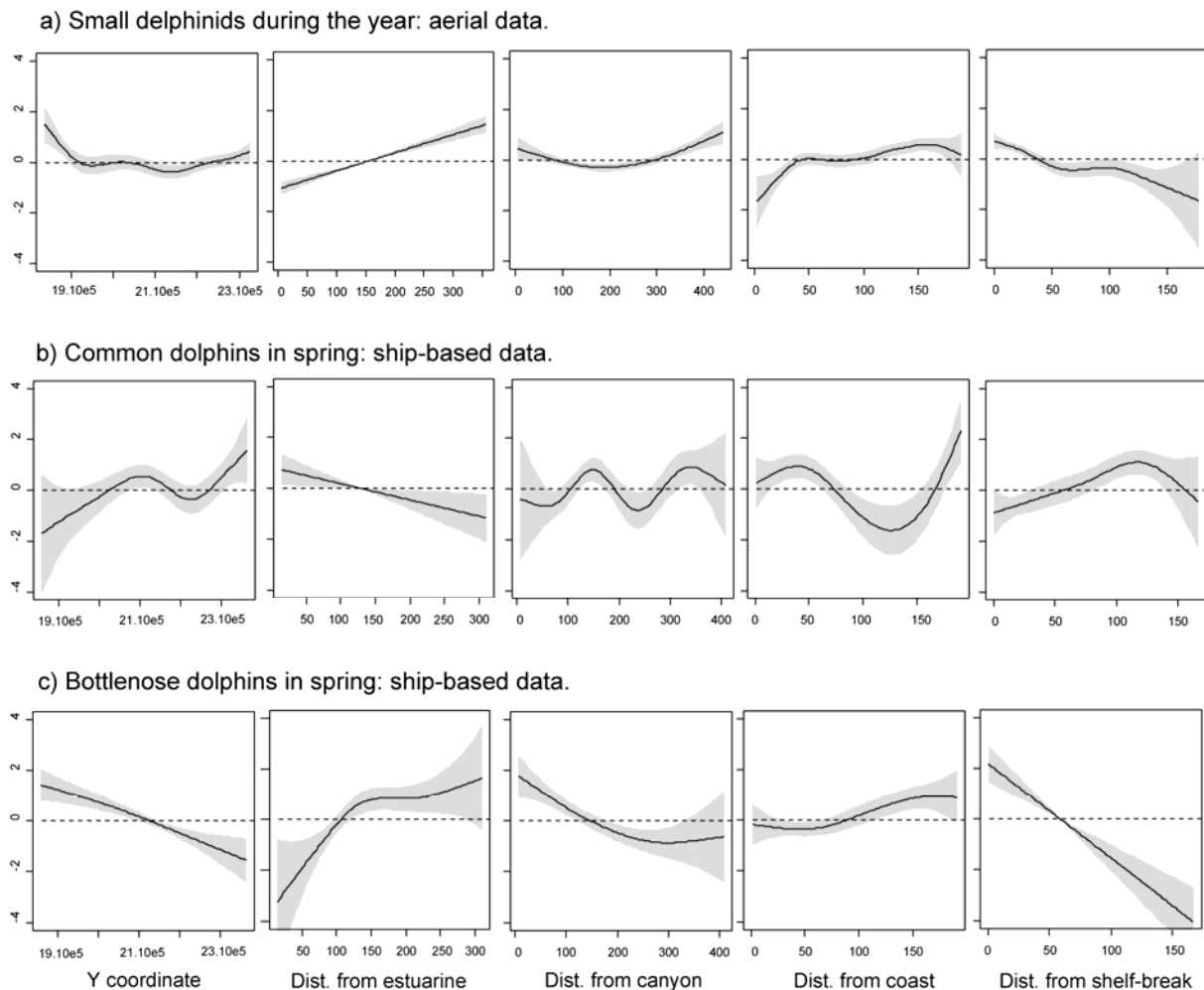


Fig 18. Coefficients of the Generalized Additive Models (GAMs) for small delphinids (a), Common dolphins (b) and Bottlenose dolphins (c) against broad scale descriptors of the environment. Black tick line indicates the value of GAMs coefficient and grey shapes represent 95% confidence intervals. The horizontal dotted line indicates the zero level.

Using these broad-scale descriptors, three models with multiple predictors were built. The model selection procedure is shown in Table 3. Model n°1 describes the small delphinid distribution over the year, using aerial data. Models n°2 and 3 focus on ship-based counts obtained in spring, with model n°2 describing common dolphin and model n°3 bottlenose dolphin distributions respectively. All final models retained three covariates among the five tested. Model n°1 retained distance to nearest estuary, distance to nearest canyon and distance to coast, and explained a fairly small proportion of data deviance (9.25%). Model n°2 retained distance to coast, latitude and distance to nearest canyon and explained 23.6% of data deviance. Model n°3 retained distance to slope, latitude and distance to nearest estuary and explained 29.9% of data deviance. fig 19 presents the distribution maps resulting from model predictions. Predictions from model n°1 show that high abundance areas of small delphinids are expected over the shelf break, mainly in two patches in the northern and southern part of

the Bay of Biscay. Predictions from model 2 and 3 clearly show spatial segregation between common and bottlenose dolphins in spring, common dolphins being mainly distributed in two coastal areas located in the centre and the north of the bay, and bottlenose dolphin mainly associated to central and southern shelf break.

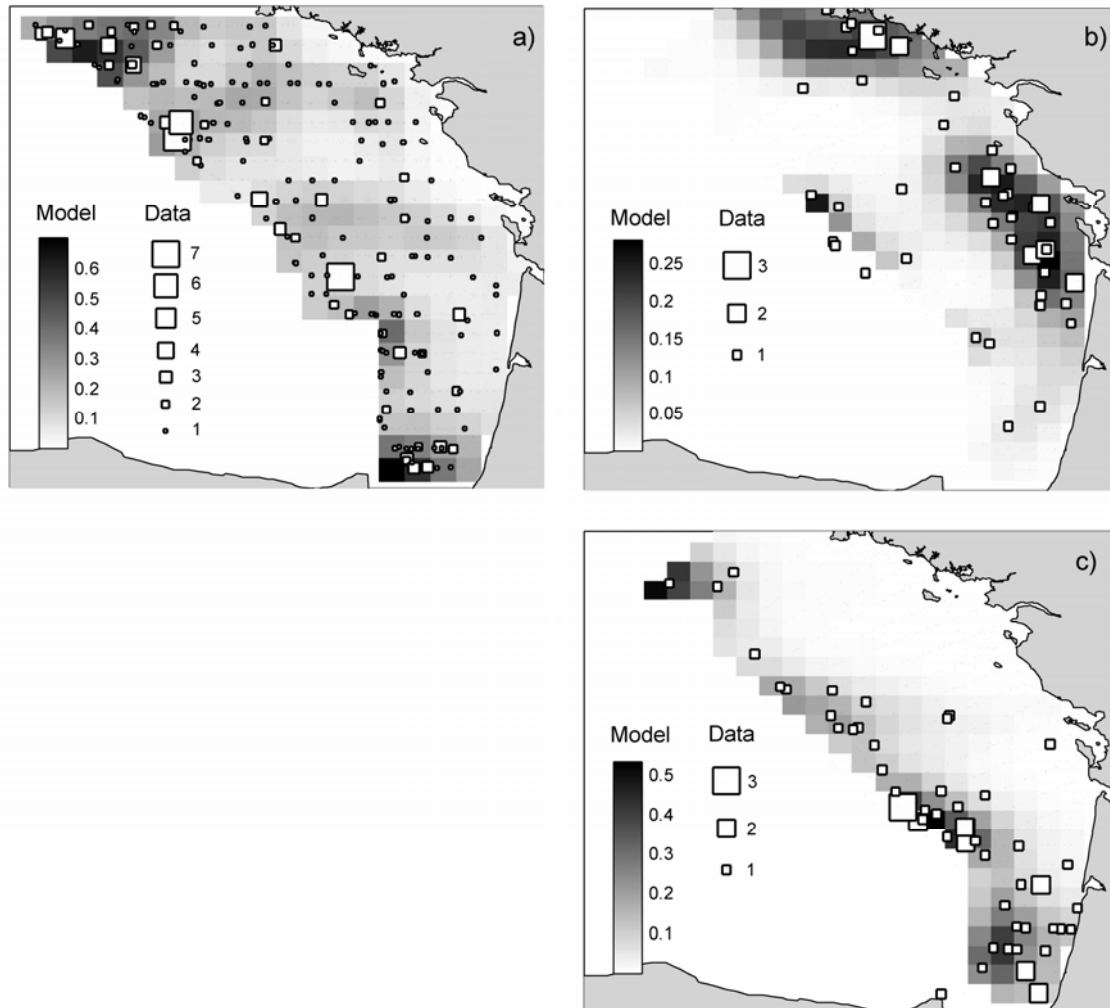


Fig 19. Spatial distribution of the dolphin relative abundance index (the number of sightings per 20km bins) for a) small delphinids during the year (aerial data), b) common dolphins in spring (ship-based data) and c) bottlenose dolphins in spring (ship-based data). Coloured maps represent the predictions issued from the GAMs. Black squares represent relative abundance data used to fit the models. Each square correspond to a 20km bins where dolphins were observed. Square size is proportional to the number of sightings within the bin. Empty bins are not represented.

Abundance estimates

Glare corrected absolute abundance estimates calculated from ATLANCET survey data (August 2002) revealed that the continental shelf of the Bay of Biscay (restricted to the ROMER area, 100 000km²) contained 56 500 small delphinids (CV: 0.31 ; 95% CI: 29 100 - 90 400). This number can be extended up to 66 000 (0.29 ; 35 500 – 103 100) when one also considers oceanic waters in the south (within the 120 000km² of the ATLANCET area). The

corresponding glare uncorrected estimates were respectively 32 800 (0.30 ; 15 300 - 52 200) and 38 700 (0.26 ; 20 700 - 61 600), which confirm that glare can affect greatly detection probability. fig 20 shows the effect of a decrease in detection probability on absolute abundance, taking as a starting point the glare corrected estimate over the ROMER area.

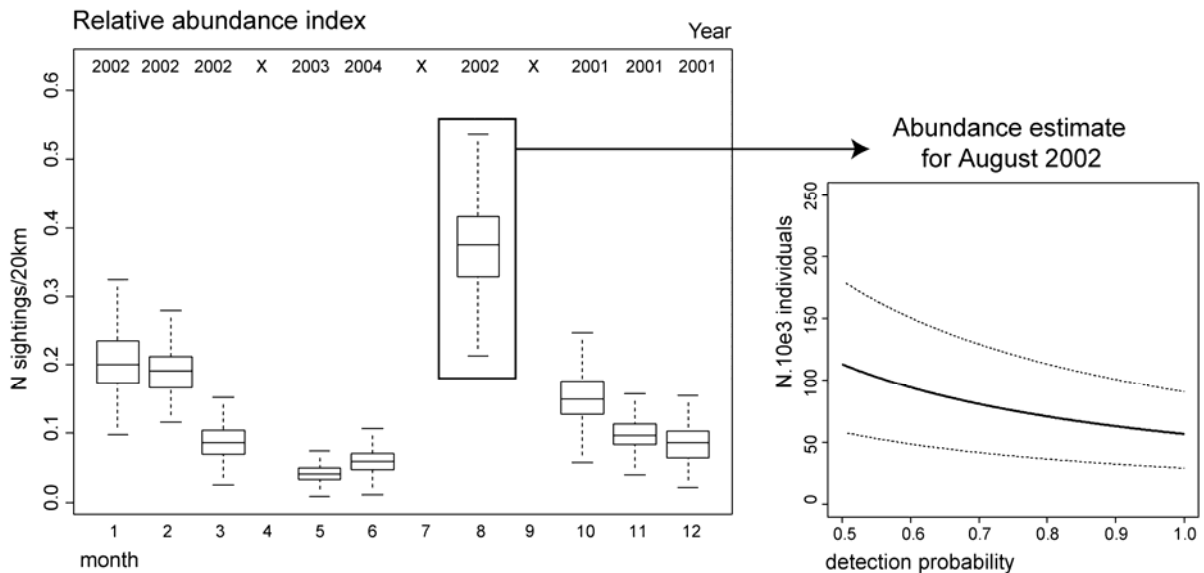


Fig 20. Estimation of the relative abundance of small delphinids in the Bay of Biscay, according to month. Each boxplot corresponds to the 95% confidence intervals of the estimate, obtained by block bootstrap. Years of sampling are indicated at the top of the boxes. For August 2002, during which absolute abundance was also calculated, we provide a sensitivity analysis of the effect of a decrease of detection probability on the absolute estimate.

Temporal variability

fig 20 shows the evolution of our index of relative abundance (and its associated variability) between months. Relative abundances were maximal in august (during ATLANCET survey) and to a lesser extend in January-February. Lower relative abundances were found in spring (late May to early June). During winter, relative abundance decreased from October to December, and then increased in January and February.

Discussion

Aerial versus ship-based surveys

Ship-based and aerial surveys provided different patterns of species distribution across the shelf (fig 19). However, the area covered by both platforms differed: during ship-based sampling, the shelf break was sampled up to the 1000m isobath only in the middle of the Bay. By contrast, aerial surveys always crossed the 1000m isobath and detected important areas in the northwestern and southwestern shelf break that could hardly be detected by ship-based surveys, due to poor sampling effort in these slope areas. Aerial surveys also suggested that some common dolphins occur on the shelf break, while ship-based observations showed

striped dolphins as the predominant shelf break species. Discriminating common and striped dolphins is difficult from the air and then interpretation of our results at the species level is difficult with aerial data. We are much more confident in the spatial segregation observed in spring between common and bottlenose dolphin. Abundance estimates were not calculated for our ship-based data, because our protocol could not take responsive movements into account (i.e. attraction/repulsion). Such availability biases can greatly overestimate abundances, especially with species such as common dolphins that are reported to be attracted by ships (Hammond *et al.* 2006). These responsive movements are negligible when the survey platform is a plane, whose speed far exceeds that of dolphins. To summarize, the combination of aerial and ship-based data allowed to solve single drawbacks associated to the choice of a unique methodology. Aerial surveys allowed repetition for different seasons, covered a larger area and therefore could provide relative or absolute abundance, when ship-based data were well suited to highlight species-specific habitat that does not appear in aerial data.

Spatial distribution of delphinids

In the Bay of Biscay, the shelf break area appeared clearly, in aerial surveys, as the main habitat of the small delphinid community. More than 50% of the population concentrates off the 150m isobath, in less than 20% of the study area. Some species, e.g. striped dolphins and long finned pilot whales, were actually exclusively sighted over the shelf break. Bathymetry is known to affect dolphin distribution and has been used for modelling their habitat (e.g. Yen *et al.* 2004, Hastie *et al.* 2005). Indeed, shelf-breaks and slopes are highly productive habitats, which frequently support high densities of marine predators (Briggs *et al.* 1987, Schoenherr 1991, Springer *et al.* 1996, Croll *et al.* 1998), and moreover constitute predictable oceanographic features involved in processes determining prey concentration (Joiris 1991, Joiris *et al.* 1996, Hunt 1997, Croll *et al.* 1998, Mehlum *et al.* 1998). Abrupt topographical features such as shelf breaks and canyons can concentrate zooplankton, which tend to aggregate by adopting counter-currents swimming behaviour against up- or down-welling events (Genin 2004, Shanks & Brink 2005). Zooplankton aggregations, if sufficiently persistent, can attract organisms belonging to the upper trophic levels (Kaardtvedt *et al.* 2005) and have been reported on the upper shelf break of the Bay of Biscay (Albaina & Irigoien 2004), near the location of a stable, thermo-haline front (Castaing *et al.* 1999). Young adult hake (*Merluccius merluccius*) can be found in abundance along the slope of northern Bay of Biscay in autumn and winter months (Poulard 2001). Shelf edges are also used by mackerel (*Scomber scombrus*) as a migratory pathway (in the Bay of Biscay, Uriarte & Lucio 2001; in

the north of Scotland, Reid *et al.* 1997). Shelf break is also an important spawning area for sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) (Bellier *et al.* 2007b). The pelagic community on the shelf break is often dominated by the blue whiting (*Micromesistius poutassou*, Gomes *et al.* 2001). All these species are typical prey of common and bottlenose dolphins in the neritic domain of the bay (Silva 1999, Meynier 2004, Pusineri 2006, Spitz *et al.* 2006a).

Small delphinids were more abundant in the southern and northern parts of the shelf break in aerial surveys and in northern and central part of the shelf in ship-based surveys. The southwestern part of the Bay is the receptacle of the poleward current, an important mechanism allowing offshore fertilization (Gil 2003, Sanchez & Gil 2004) determinant in hake recruitment (Sanchez & Gil 2000). In addition, two canyons, the Cap Ferret and the Cap Breton, are located in that area: the Cap Ferret canyon is involved in the formation of seasonal eddies (Durrieu de Madron *et al.* 1999). All together, this heterogeneous topography is likely to promote suitable habitats for small delphinids. The northern part of the shelf could be an important transition area for small delphinids moving between the Bay of Biscay and the Celtic Sea or the English Channel (which hosts around 25 000 common dolphins: Hammond *et al.* 2006), as it is oceanographically connected to the celtic sea (Planque *et al.* 2004). In the northwestern shelf break, satellite imagery shows colorations characteristics from deep blooms (Gohin *et al.* 2003) induced by cold waters that comes at the surface under the action of intern-waves breaking on the slope (Gerkema *et al.* 2004)

In spring, ship-based surveys evidenced an important spatial segregation between common dolphins and bottlenose dolphins. In the Bay of Biscay, both species rely on different preys stocks: common dolphins mainly target small pelagic fishes (sardine, sprat, anchovy and mackerel, Meynier 2004) whereas bottlenose dolphins feed on larger demersal species, especially hake (Spitz *et al.* 2006a). We can hypothesise that the spatial segregation evidenced here reflects this trophic segregation through each predator's preferred prey distributions.

Abundance estimates

The significance of our abundance estimates has to be assessed, and particularly its robustness to potential bias. The homogeneity of detection probability across the strip is a reasonable assumption for marine mammals (Pollock *et al.* 2006). However, our absolute abundance estimate has been calculated under the assumption that the detection probability was equal to one, which is probably not the case; therefore our abundance estimate should be considered as

minimal. Because we cannot calculate precisely the detection probability we provided a sensitivity analysis showing how much abundance estimate would increase as detection probability decreases (fig 20).

Recent results provided in July 2005 by SCANS II surveys (Hammond *et al.* 2006) give abundance estimates for common and bottlenose dolphins on a much wider area than the Bay of Biscay (nearly all European waters from the Shetland Islands to Gibraltar, i.e 1 000 000 km²). However the most important part of bottlenose and common dolphin population is distributed in the south of the SCANS II study area, in the Bay of Biscay and adjacent waters (Celtic Sea, English Channel and Spanish continental shelf). Abundance calculated for bottlenose and common dolphins within European waters were respectively of 12 600 (CV= 0.27) and 63 400 (CV= 0.46). These numbers are in accordance with our ATLANCET estimate for the small delphinid community of the Bay and Biscay (56 500; CV= 0.31) although SCANS II estimates deal with a much wider area. Even if we considered the uncertainty and potential biases associated to both surveys, this suggests that an important part of the small delphinid community was concentrated in the Bay of Biscay when our summer survey was carried out. The small delphinid population in Europe may experience extensive variations in their distribution range, which lead to local variations in abundance when focusing on a specific area such the Bay of Biscay, as we observed during winter 2001-2002 (fig 20). These changes in distribution have to be characterized and quantified in a near future, to take efficient management measure: When and where fisheries and cetaceans interact? Such a question requires the modelling of the movements of cetacean populations between seasons and years. It is costly to monitor the whole European waters. Instead, specific and smaller areas relevant to a particular cetacean community (as the Bay of Biscay for common and bottlenose dolphins) could be monitored every year in order to provide, at several places within the European waters, temporal trends at medium and large spatial scales.

Conclusion

For the Bay of Biscay, areas of primary interest for dolphins were identified as the shelf break, canyon areas and river plumes. These areas are also largely targeted by fisheries, mainly hake, sea bass, anchovy and tuna fisheries (Morizur *et al.* 1999). We also detected an extensive spatial segregation between common and bottlenose dolphins that we attributed to the spatial distribution of their main preys. Future prey/predator analysis could test this hypothesis. We finally obtained a minimal abundance estimate for a particular period (August 2002). A further step in the field of cetacean management in European waters would be to

study, understand and model this seasonal and annual variability, in order to know precisely when and where specific management measures (such by-catch mitigation of bycatch, or reduction in the fishing effort etc...) would be required and effective.

Acknowledgment

Aerial field observations were made by Rodolphe Bernard and Thibault Dieuleveult (winter 2001-2002), Guislain Doremus and Olivier Van Canneyt (summer 2002), Thomas De Cornulier and Vincent Bretagnolle (summer 2003), Guislain Doremus and Vincent Bretagnolle (summer 2004). Flight schedule and logistics were organized by Sylvie Houte (CNRS). This program was funded by the French Government (MEDD) for winter surveys, the *Programme National Environnement Cotier* (PNEC) who funded the 2002 and part of the 2003 summer surveys, and CNRS for part of 2003 survey and the 2004 survey. We thank Michel Métais, and LPO who led the program ROMER. Ship-based field observations were organized jointly by CRMM, IFREMER and the CNRS. We wish to thank particularly Jacques Massé and Pierre Petitgas for inviting us to join PELGAS cruises. Observer teams were composed of Florence Caurant, Guislain Doremus, Gérard Gauthier, Olivier Van Canneyt, Grégoire Certain, Jérôme Spitz, Stéphane Baty, Virginie Lahaye, Claire Pusineri, Véronique Magnin, Jean-Jacques Boubert and Begonia Santos. GC has received a Phd grant from the *Communauté de Communes de La Rochelle*.

5.2- Distribution spatiale et variabilité temporelle des oiseaux marins.

Nous présentons dans cette section l'étude réalisée sur les populations d'oiseaux marins. Nous avons considéré que nos 6 échantillonnages hivernaux étaient chacun une réalisation possible (un patron) du processus de distribution spatiale des oiseaux marins. A partir de ces 6 patrons nous tentons de caractériser, dans l'espace, l'espérance et la variabilité temporelle du processus dont ils sont issus. Nous accordons de plus une attention toute particulière aux effets d'échelle associés à ce processus.

5.2.1- Contexte.

Cette analyse se place dans le contexte descriptif de la distribution des oiseaux marins d'une part, et de la variabilité temporelle de cette distribution d'autre part. En d'autres termes, nous avons cherché à caractériser les deux paramètres du processus de distribution des oiseaux marins, son espérance et sa variabilité. Ces deux paramètres sont importants dans le cadre de la définition de zones d'intérêt prioritaires, car ils permettent de discriminer entre les zones de fréquentation occasionnelle et récurrente (Bellier *et al.* 2007b). Nous avons également cherché à quelle échelle spatiale la discrimination entre zone de faible et forte variabilité temporelle était pertinente, de manière à déterminer l'échelle spatiale la plus adéquate à la détermination de zones d'intérêt prioritaires. En effet la variabilité temporelle d'un processus écologique comme la distribution spatiale d'un organisme peut varier en fonction de l'échelle spatiale considérée. Par exemple, les modèles prédictifs de distribution des organismes ne sont robustes qu'au delà d'un certain niveau d'échelle spatiale. En deçà de ce niveau d'échelle, la grande variabilité du processus de distribution des organismes peut le rendre imprévisible (Fauchald *et al.* 2002). De plus, bon nombre de méthodes analytiques font l'hypothèse de stationnarité de second ordre, autrement dit l'hypothèse que la variabilité du processus écologique est la même en tout point de l'espace étudié. La détermination de l'échelle spatiale à laquelle cette variabilité est hétérogène ou homogène dans l'espace pourrait permettre de définir de manière indirecte la ou les échelles auxquelles la variance du processus peut être considérées comme stationnaire.

5.2.2- Loi de Taylor.

Pour ce travail, nous nous sommes appuyés sur les lois de Taylor, une des rares lois empiriques en écologie. Les lois de Taylor expriment la relation existant entre la moyenne et la variance d'un processus écologique, le plus souvent la distribution spatio-temporelle des organismes (Taylor *et al.* 1980, Taylor & Wovoid 1980). Cette loi fut vérifiée pour un très

grand nombre de taxons (Taylor & Wovoid 1980) et, bien que son origine et ses fondements statistiques aient été très largement discuté (Kendal 2004), son existence dans le domaine de l'écologie n'est plus contestée. La loi de Taylor exprime la variance V d'un processus comme une fonction exponentielle de son espérance moyenne M , avec deux paramètres a et b .

$$V = b \times M^a. \text{ (Eq 1)}$$

En pratique, ces deux paramètres sont estimés par une régression linéaire entre le log de la variance et le log de la moyenne :

$$\log(V) = a \times \log(M) + b. \text{ (Eq 2)}$$

Cette loi exprime très clairement le lien de dépendance existant entre la moyenne mesurée à un endroit et la variance de cette mesure au même endroit. Cette relation peut être obtenue à partir de données spatiales et temporelles par le biais de mesures répétées au cours du temps ou de mesures adjacentes dans l'espace, au sein de blocs, ce qui permet de calculer une valeur de moyenne et une valeur de variance au sein de chaque bloc (fig 21).

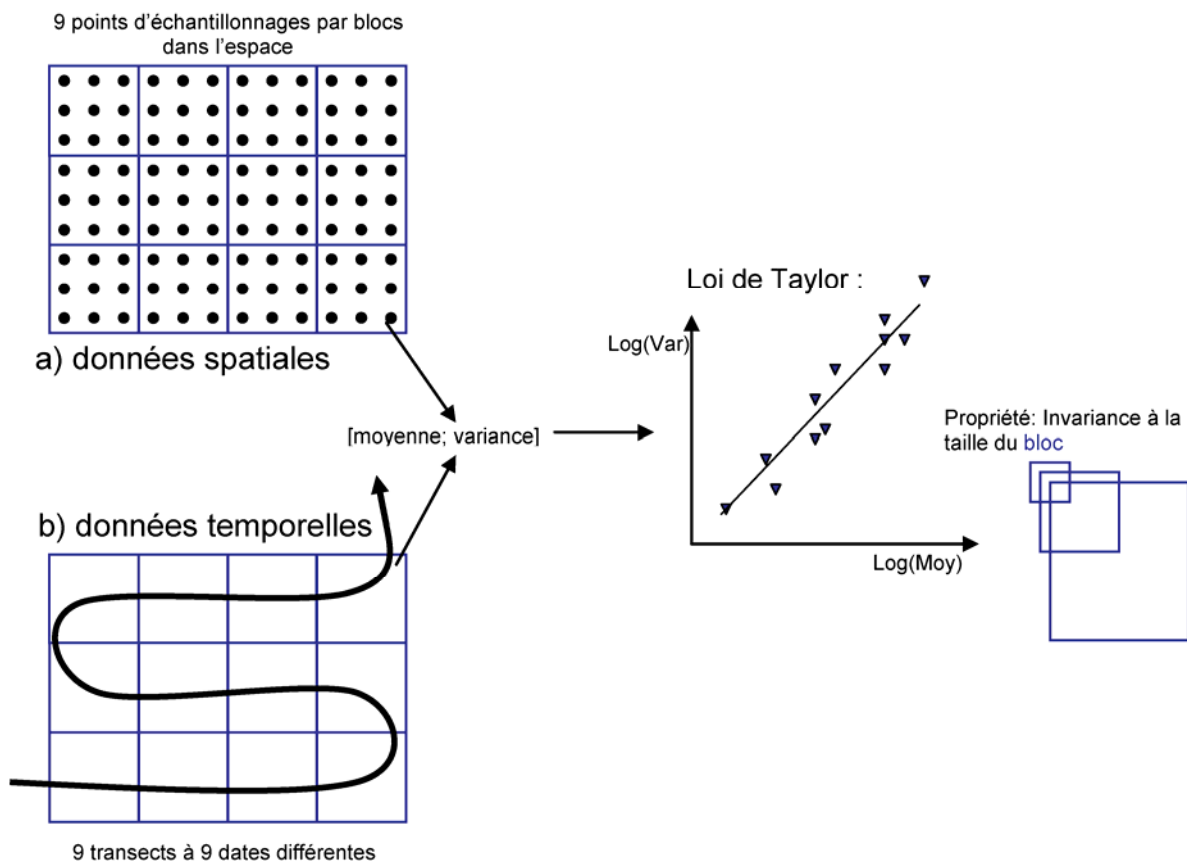


Fig 21. Modes d'estimation des lois de Taylor, avec des données spatiales (a) et spatio-temporelles (b)

Une des propriétés théorique de la loi de Taylor est son invariance à la taille du bloc utilisé pour calculer les valeurs de moyenne et de variance (Kendal 2004). Lorsqu'il est calculé avec des données spatiales (fig 21a) Le paramètre a est généralement considéré par les écologues

comme une mesure de l'agrégation des organismes (Perry 1981, Rossi & Lavelle 1998) : plus il est élevé, et plus la distribution spatiale des organismes observée à l'instant t sera agrégée.

5.2.3- Objectifs.

Dans le cas de données spatio-temporelles, ou l'on dispose de plusieurs réalisations du processus de distribution spatiale de l'espèce étudiée, le lien de dépendance entre la moyenne et la variance exprimé par la loi de Taylor fait que la distribution spatiale des variances est généralement le miroir (à l'exponentiel près) de la distribution des moyennes. Dans le cas de mesures répétées dans le temps, plus la moyenne de ces mesures à un endroit donné est forte, plus cet endroit sera associé à une variance forte. Le corollaire est que des zones présentant des moyennes identiques auront théoriquement la même variance. On voit bien ici la confusion qui existe entre stationnarité de premier et de second ordre : dans la réalité, deux zones peuvent avoir la même moyenne (et donc répondre à l'hypothèse de stationnarité de premier ordre, homogénéité de l'espérance du processus dans la zone étudiée, section (1.2.3)) mais être associée à une variabilité temporelle différente (et ne pas satisfaire l'hypothèse de stationnarité de second ordre, homogénéité de la variance du processus). Nous proposons d'utiliser le paramètre a de pente de la loi de Taylor pour mesurer la variabilité de ce processus en s'affranchissant de l'effet dû à la moyenne observée : plus cette pente sera grande, plus la variance espérée sera grande pour une moyenne identique. C'est donc par l'intermédiaire de ce paramètre de pente de la loi de Taylor que nous avons mesuré la variabilité temporelle d'une zone particulière. Nous proposons dans cette étude une adaptation des lois de Taylor qui permette, par un couplage aux modèles à effet mixtes (Pinheiro & Bates 2002) de répondre aux questions suivantes : (1) pour une échelle donnée, les paramètres de la loi de Taylor sont-ils les mêmes quelque soit l'endroit ou on se situe au sein de la zone étudiée, et (2) à quelle(s) échelle(s) spatiale(s) ces paramètres varient significativement dans l'espace.

5.2.4- Publication.

Ce travail a fait l'objet de la rédaction d'une publication, actuellement soumise à la revue *Ecography*.

CHARACTERISING THE TEMPORAL VARIABILITY OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF ANIMALS: AN APPLICATION TO SEABIRDS AT SEA

Grégoire Certain^{1,2,*}, Edwige Bellier^{3,4}, Benjamin Planque⁵, and Vincent Bretagnolle¹

1 - CEBC-CNRS Chizé UPR 1934, Villiers-en-Bois F-79360 Beauvoir sur Niort, France.

2 - CRELA UMR 6217, Université de La Rochelle, 23 avenue Albert Einstein, 17071 La Rochelle Cedex 9, France

3-Unité de Biométrie, Avignon, INRA, Domaine Saint Paul, Site Agroparc F-84914 Avignon Cedex 9, France

4-Centre d'Océanologie de Marseille, Campus de Luminy, Case 901, F-13288, Marseille Cedex 9, France

5 - Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique, IFREMER, B.P. 1105, 44311 Nantes Cedex 03 France.

* corresponding author e-mail: certain@cebc.cnrs.fr

Abstract. Understanding the patterns of spatial and temporal variations in animal abundance is a fundamental question in ecology. Here, we propose a method to quantify temporal variations in animal spatial patterns and to determine the spatial scale at which such temporal variability is expressed. The methodology extends from the approach proposed by Taylor (1961) and relies on models of the relationship between temporal mean and variance in animal abundance. Repeated observations of the spatial distribution of populations are used to construct spatially explicit models of Taylor's power law. The resulting slope parameters of the Taylor power law provide local measures of the temporal variability in animal abundance. We investigate if the value of the slope varies significantly with spatial location and with spatial scale. The method is applied to seabirds distribution in the Bay of Biscay. We study four taxa (northern gannets, large gulls, auks and kittiwakes) that display distinct geographical distribution, spatial structure and foraging strategy. Our results show that the temporal variability associated to the spatial distribution of northern gannets is high and spatially homogeneous. By contrast, kittiwakes present large geographical areas associated with high and low variability. The temporal variability of auk's spatial distribution is strongly scale-dependant: at fine scale high variability is associated to high abundance, but at large scale high variability is associated to the external border of their distribution range. The method provides satisfactory results and useful informations on species spatio-temporal distribution.

Keywords. Bay of Biscay, Scale dependence, Seabirds, Spatio-temporal distribution, Taylor's Power Law, Temporal variability.

INTRODUCTION:

Explicit consideration of spatial structure have come to play an important role in efforts to understand and to manage ecological process (Fortin & Dale 2005), since most species present highly dynamic spatial pattern of distribution (Tobin 2004). Furthermore, characterising the temporal variability associated to the spatial distribution of a species is an important prerequisite to the study of the ecosystem functioning and to the establishment of various management, monitoring or restoration programs (see Southall *et al.* 2006). Together with abundance and variability, a third concept, scale, must be considered to manage population efficiently (Fleisher *et al.* 1999). The joint measure of both spatial distribution of abundances and temporal variability allows for the distinction between occasional, recurrent or avoided site (Bellier *et al.* 2007b). In addition, the spatial extant of these sites must be clearly measured. To this end, measures of spatial structure of densities or occurrences have to be coupled to an index providing a local measure of temporal variability. This index of temporal variability should be built within a scale-dependent framework, in order to detect the most relevant spatial scales to design, for example, protected areas.

Methods and examples of the measure of temporal variability (or its antonym “temporal stability”) exists in the field of soil, hydrology or vegetation sciences (Martinez-Fernandez & Ceballos 2003, Petrone *et al.* 2004, Staelens *et al.* 2006) and in most time follow the methodology developed by Vachaud *et al.* (1985). This method requires assumptions such as normality or independence between sampling points that can be more easily satisfied in the field of soil than in the field of ecological surveys of animal populations. Other approaches such as the one used by Bjornstadt *et al.* (1999) characterise explicitly the spatial and temporal scale at which ecological processes like dispersion are structured, but give no information about the geographic location where temporal variability is minimal or maximal.

The dispersal patterns of animal populations can alternatively be analysed using the Taylor power law. The Taylor power law (Taylor 1961, Taylor & Woiwod 1980) is a power function relationship between the variance and mean number of organisms that reflects the spatial heterogeneity of a population within its habitat. If the habitat is divided into a number of equal sized regions or quadrats and the number of organisms is enumerated for each quadrat, then the variance V and the mean M number of organisms per region should obey:

$$V = b \times M^a \text{ (Eq. 1)}$$

The use of the Taylor power law has been largely discussed, and it provides useful information regarding the dispersal patterns of organisms (reviewed in Kendal 2004). With log-transformed data, the power law becomes a classic linear model with two parameters, the

slope a and the intercept b . The model can be fitted with either spatial and temporal data (Taylor *et al.* 1980, Taylor & Woiwod 1980). Taylor's works highlighted the species-specificity of the slope parameter at a given environmental scale (Taylor & Woiwod 1982), which was related to intrinsic properties of the species behaviour. Later, Downing (1986) demonstrated that the power law exponent could vary both within a species and be similar between different species. In a spatial context, the slope is considered as an aggregation index. The slope equals unity under the assumption of a random distribution of animals; is lower than unity in the case of regular distribution and greater than unity in the case of aggregated distributions. In a temporal context, the null expectation for Taylor's power law is that the slope of the log variance versus the log mean equals 2 (see Kilpatrick & Ives 2003). However, in the field, the slope usually ranges between 1 and 2 (Kilpatrick & Ives 2003, Kendal 2004). Several mechanisms have been proposed to explain this discrepancy: measurement errors (Titmus 1983), stochastic demography (Anderson *et al.* 1982) and more recently, negative interactions among species within a community (Kilpatrick & Ives 2003). Another important property of the Taylor power law is the scale invariance (Kendal 2004, Marquet *et al.* 2005): whatever the scale at which mean and variance data are calculated, their relationships can always be described by the same power law.

When modelled with temporal data, the Taylor power law indicates that the temporal variability of species abundance increases exponentially with increase in abundance. The strength of this increase, reflected by the value of the slope parameter, might or might not change with the spatial location considered.

Here, we intend to use measured variations in the slope parameter to identify areas of high and low temporal variability, as well as the spatial scale at which these variations are expressed. The main idea is to measure, for a given species, the variations of the slope (estimated with temporal data) as a function of the spatial location and of the spatial scale. These results are important to understand how a population is distributed in its habitat, which areas are key areas, which are highly variables and which scale(s) should be considered when deciding specific management measures. To achieve these goals, we combine the classical Taylor's power law (Taylor 1961, Taylor & Woiwod 1980) with the mixed-effect models (Pinhero & Bates 2002) and we treat potential variations of slope in space as a random effect. The proposed methodology is applied to seabird distribution in the Bay of Biscay. Seabirds live in a highly variable environment, with an heterogeneous, patchy and scale-dependent (hierarchical) resource distribution (Ashmole 1971). In turn, the factors affecting their spatial distribution are also scale dependent (Schneider & Piatt 1986, Russel *et al.* 1992). At large-

and meso-scales, marine top-predator habitats are defined by oceanographic features that control prey concentrations (Russel *et al.* 1992, Hunt 1997, Croll *et al.* 1998). Seabirds thus select broad geographical locations for foraging, according to their own experience and to environmental characteristics (Hunt *et al.* 1999, Pinaud & Weimerskirch 2005), but within these large patches, the predictability of predator distribution is low (Fauchald *et al.* 2002). The processes driving the fine scale distribution of the predators (e.g., prey movements and conspecific behaviour: Wiens 1989, Fauchald & Erikstaad 2002, Davoren *et al.* 2002) are highly dynamic and act over short temporal scales. The spatial distribution of seabirds present therefore complex and scale-dependent patterns and is likely to exhibit important temporal variations. For these reasons, seabirds constitute a good model to study the temporal variability of animal distribution. In addition, many seabirds species are of environmental concern. They are particularly exposed to the environmental disasters such as oil spill (see Bretagnolle *et al.* 2004 for an example in the Bay of Biscay) and are indicators of the ecosystem health (Mallory *et al.* 2006). An accurate description of their spatial distribution, with explicit identification of high and low temporal variability areas is required to identify key areas for their effective management and to a larger extent for ecosystem management.

MATERIAL AND METHODS:

Seabird data

Six aerial surveys were carried on a monthly basis on the continental shelf of the Bay of Biscay (fig 22a), from October 2001 to March 2002. The sampling strategy was designed to fit multiple constraints: the entire shelf area should be covered in a minimal time, and should allow accurate records of every species encountered (see Bretagnolle *et al.* 2004). The study area was covered in 6-8 days. The high speed of the plane offers the advantage of minimising availability bias (Southwell 1994) which may result from seabird responsive movement (attraction/avoidance). Surveys were carried out only under optimal visibility conditions. A systematic sampling scheme composed of 5000 km of transects perpendicular to the coast was used to cover the shelf homogeneously (fig 22b). During flights, two observers were constantly watching a 460m strip (2*230m each side of the plane). They continuously recorded individual species, numbers, position (provided by GPS) and time of observation. The plane was a six seats lower wing aircraft, and observers took place in the two rear seats to make observations beneath the wings. Environmental data and flight parameters (speed, altitude) were also recorded continuously.

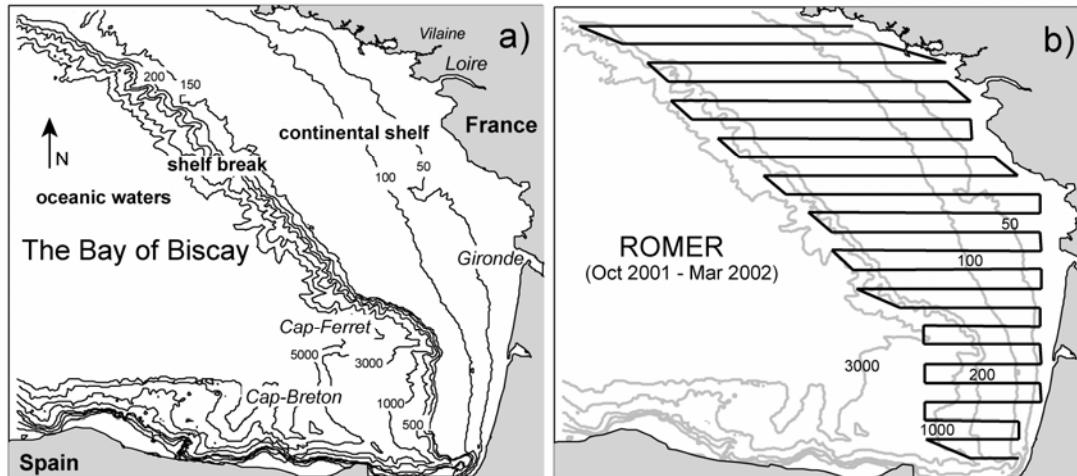


Fig 22. a) Study area: The Bay of Biscay, 100 000 km² of continental shelf on the French atlantic coast. b) The sampling scheme, 5000 km of transect, composed of 24 transect parallel to the equator over the continental shelf and the upper shelf break.

The four most abundant seabird taxa were northern gannets (*Sula bassana*), large gulls (i.e., herring gulls *Larus argentatus* for 50%, lesser black-backed gulls *Larus fuscus* for 30%, great black-backed gulls *Larus marinus* for 10%; and yellow-legged gull *Larus michahellis* for 10%), kittiwakes (*Rissa tridactyla*) and auks (i.e., common murre *Uria aalge* for 85%, razorbills *Alca torda* for 15%, and Atlantic puffins *Fratercula arctica* for 5%). Statistical analyses were performed at the level of these four taxa (not at the species level). A total of 9863 sightings was obtained for these four taxa, adding up to 18981 individuals (see Table 7). Prior to the analysis, transects were converted into a succession of rectangular quadrats (termed “bins”) of 5km length and 460m wide. Relative density values were reported within every bin for each taxon. The choice of 5km is a trade off between the proportion of zero values in the data set (statistical distribution of seabird density is inflated with zeros, especially when finer bins are used) and the spatial resolution of the data.

Table 7: Summary statistics of sightings collected between October 2001 and Mar 2002.

	gannets	large gulls	auks	kittiwakes
number of sightings	3354	499	2005	3564
number of individuals	6999	1549	3279	6406
largest sighting	200	110	40	400
mean group size	2.08	3.1	1.64	1.79

Spatial modelling of bird's distribution.

Before analysing seabird temporal variability, we first attempted to provide detailed maps of their distribution for each month, in order to visualize their variation across months. These maps were averaged to obtain mean distribution maps, which will be later compared to

temporal variability maps. This preliminary goal of visual representation was achieved using the binned data. Monthly maps were calculated only for month containing a sufficient number of individuals. We performed interpolations in two distinct steps, that separate large scale trend (induced by first-order non-stationarity) from more local spatial structure. In the first step, a deterministic model was used to capture the large-scale component of the seabird spatial distribution, modelled with a Generalised Additive Model (Hastie & Tibshirani 1990), using a bivariate smooth function of latitude and longitude (see Wood & Augustin 2002). To avoid overfitting of the data and to restrict density modelling to the large scale habitat, we imposed a penalty during model fitting and constrained the number of knots to a maximum of 8. The second step consisted in geostatistical interpolation, using ordinary kriging (Cressie 1993), of the spatial errors obtained from the large-scale model, mainly resulting in fine-scale spatial patterns (local aggregations or gaps). This two-step method is known as the regression-based kriging (Miller *et al.* 2007). Predicted seabird densities were calculated into a 10*10km grid. Monthly maps of seabird's relative abundance were obtained by summing large-scale maps (GAM predictions) and residual maps (Geostatistical interpolation) for each month. Then, for each taxon, mean density map were calculated from monthly maps, (mean bird density per grid cell). These analyses were achieved with R freeware (R development core team 2003), using mgcv package (Wood 2001) for GAM modelling and Gstat package (Pebesma & Wesselin 1998) for geostatistical analysis.

Temporal variability of bird spatial distribution:

We propose to use the slope parameter of the Taylor's power law to measure the variability of animal abundance with time at a given spatial location. Under the power law, higher slopes predict an exponential increase in variance with increase in abundance and thus constitute an indicator of high variability. The challenge is to be able to detect the potential variations of the slope parameter with space, and then to determine whether these spatial variations are significant. Such a task requires a flexible modelling framework that allows for variations of the model parameters, such as the slope, according to a grouping factor, in our case a spatial block design. In such models, fixed effects are parameters associated to an entire population, while random effects are associated with individual experimental unit drawn at random from a population, resulting in a mixed-effects model (Pinheiro & Bates 2002). By associating common random effects to observations sharing the same level of a classification factor (spatial location in our case), mixed-effects models flexibly represent the covariance structure induced by the grouping of the data. By associating a random effect to the slope parameter of

the Taylor's power law, one can measure the variations of the slope with space. The comparison with a simpler model built without random effects allows for testing if spatial variations of the slope are significant.

To estimate the parameters a and b of the Taylor power law (1) we performed a logarithmic transformation of the data, under which Taylor's Power model becomes:

$$\log(V) = a \times \log(M) + b \quad (\text{Eq. 2})$$

Mean and variance of animal abundance were obtained using raw data from the 5-km bins (*i.e.*, interpolated data were not used). For each spatial location (bin), the mean and the variance of the bird density was calculated from repeated surveys. Our aim is to explore possible variations in space of the Taylor power law parameters. To this end, we divided the Bay of Biscay into blocks. Different block widths were successively used, from 20km to 100km width, with 5km increment. For a given block scale, we obtained i blocks, and within each, j bins. Using the j bins, a power law could be fitted for each block. The lower block size was set to 20km so that each block contains a sufficient number of bins (data) to fit the power law. A block of 20km width contains $j = 8$ bins, *i.e.* 8 mean values and 8 variances. Power laws were not fitted for blocks where $j < 8$. Our aim is to test if, for a given scale, the slope parameter of the power law varies significantly between blocks. In order to account for inter block variability in model parameters (*i.e.* power law parameters), a general function is fitted to the data (*i.e.* all blocks combined) and adjusted for inter block variability in the model parameters. Linear mixed-effect model are intended for grouped data in which the response can be modelled as a linear function of a set of co-variables (Pinhero & Bates 2002), which is the case for the present Taylor power law. Here the data are grouped by blocks representing spatial location, The response variable is the temporal variance and the covariable is the mean. Mixed-effect models allow some parameters to be fixed for all groups (fixed effects) and other to vary between groups (random effects). According to these criteria, two models have been defined and compared for each block scale. The first mixed-effects model is formulated as follows:

$$\log(V_{i,j}) = \bar{A} \times \log(M_{i,j}) + \bar{B} + b_i + \varepsilon_{i,j} \quad (\text{Eq. 3})$$

where $M_{i,j}$ is the mean seabird abundance for the i^{th} block and the j^{th} bin and $V_{i,j}$ its associated temporal variance. \bar{A} and \bar{B} are fixed effects corresponding to the conventional parameters (respectively slope and intercept) of the Taylor power law. In addition, one random effect is defined as follows: $b_i \sim N(0, \sigma_b^2)$. b_i is a random effect for the intercept

which correspond to random variations of the intercept values in the i^{th} block. The formulation of the mixed-effect model ends by a random error term, $\varepsilon_{i,j} \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$. This first, simple model (3) is compared to a second one (4) that allows random variations for the slope parameter:

$$\log(V_{i,j}) = (\bar{A} + a_i) \times \log(M_{i,j}) + \bar{B} + b_i + \varepsilon_{i,j} \quad (\text{Eq. 4})$$

The random effect for the slope $a_i \sim N(0, \sigma_b^2)$ corresponds to random variations of the slope in the i^{th} block.

For each scale used, both models were compared. The comparison was achieved according to the Akaike Information Criterion (AIC), with an ANOVA (see Pinhero & Bates 2002). Both models were built and compared for each scale, and each time a p -value was extracted indicating whether the second model performed better than the first; i.e., whether slope variations between blocks (i.e. with spatial location) were significant or not. In both models, we assumed a random effect for the intercept parameter, because it has already been observed that this intercept may vary among sampling location and landscape (Taylor *et al.* 1980). We therefore allowed it to vary each time, to make sure that observed variations of the slope among blocks could not be an artefact due to true variations in the intercept not being stated in the model formulation. The intercept is usually considered as a scaling factor related to sample size (Southwood 1978) and its variations are difficult to interpret in ecological terms (Taylor & Woivod 1982).

RESULTS:

Spatial modelling of bird distribution:

The proportion of deviance explained by the GAMs varied strongly among taxa (table 8). For gannets and kittiwakes, the large scale trends explained 5-15% of total model deviance (table 8). By contrast it accounted for 16-50% total deviance in auks and Large Gulls. Ranges of the variogram models varied from 15-50km, though most were at 20-30km. No detectable differences could be found between auks, kittiwakes and gannets. Except in February 2002, the variogram models could not be fitted for the Large Gulls. Therefore we used a “nugget” model (i.e. a flat, unstructured variogram), and restricted the interpolation of the gull density at a spatial location to its four nearest neighbours.

Table 8: Model parameters associated with the monthly interpolation of seabird densities. % of explained deviance (dev.) and estimated degree of freedom (edf) are given for each GAM (large trend maps). For the geostatistical interpolation of GAMs residuals, the kind of variogram model used and its parameters are given: Nugget (nug.), Sill and Range (ran., given in km).

Species	Date	dev.	edf	nug.	sill	ran.	Model
gannets	Oct 2001	8.07	6.38	3.05	0.66	31.6	Sph
	Nov 2001	5.26	4.70	3.39	0.62	45.4	Gau
	Dec 2001	7.69	5.37	2.05	0.47	22.8	Sph
	Jan 2002	11.50	5.91	3.09	1.31	49.8	Gau
	Feb 2002	10.10	6.64	1.05	0.87	15.5	Sph
	Mar 2002	6.75	5.61	0.91	0.14	24.6	Gau
large Gulls	Oct 2001	25.50	6.07	0.19	0.00	0.0	Nug
	Nov 2001	49.70	6.35	0.24	0.00	0.0	Nug
	Dec 2001	37.00	6.20	0.27	0.00	0.0	Nug
	Jan 2002	32.30	5.65	0.23	0.00	0.0	Nug
	Feb 2002	16.60	2.29	0.21	0.05	23.3	Sph
	Mar 2002	8.37	2.00	0.98	0.00	0.0	Nug
auks	Nov 2001	46.20	4.82	0.29	0.18	51.0	Gau
	Dec 2001	36.70	5.59	0.20	0.26	17.4	Exp
	Jan 2002	51.90	6.76	0.83	0.28	23.0	Sph
	Feb 2002	24.50	5.61	0.70	0.45	20.0	Sph
	Mar 2002	50.10	4.60	0.93	0.66	25.1	Sph
kittiwakes	Nov 2001	13.60	5.77	1.64	0.72	37.9	Sph
	Dec 2001	8.98	5.58	0.94	0.16	32.4	Gau
	Jan 2002	8.32	6.58	1.36	1.89	35.8	Sph
	Feb 2002	16.00	6.93	1.09	1.87	29.6	Gau

Some differences in the level of spatial structuring however appeared among species: the auks and the large gulls had the most significant spatial trends, and the residuals from the GAM were spatially structured for auks, gannets and kittiwakes. Auks presented both an important large scale trend and a high degree of spatial structuring in the GAM residuals, and displayed therefore the strongest spatial structure at any given date.

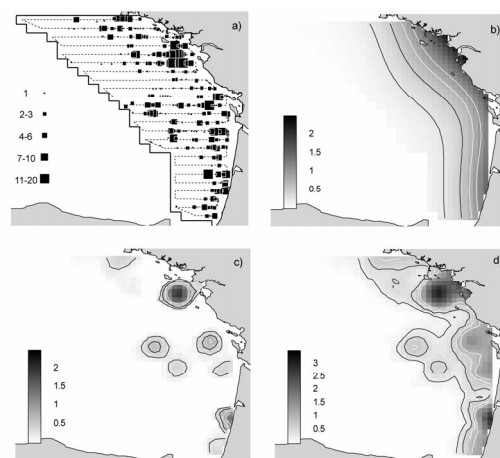


Fig 23. Example of construction of monthly maps: a) raw data, b) large scale trend modelled by a GAM, c) Geostatistical interpolation of the residuals of the GAM and d) monthly map obtained by summing b) and c). The example shows the spatial distribution of auks in February 2002.

Monthly maps are constructed by adding the large-scale trends obtained from a GAM and the local spatial structure obtained from kriging interpolation of the residuals of the GAM (see fig 23 for an illustrated example). Monthly interpolations for all taxa show very high variability of seabird distribution throughout winter (fig 24).

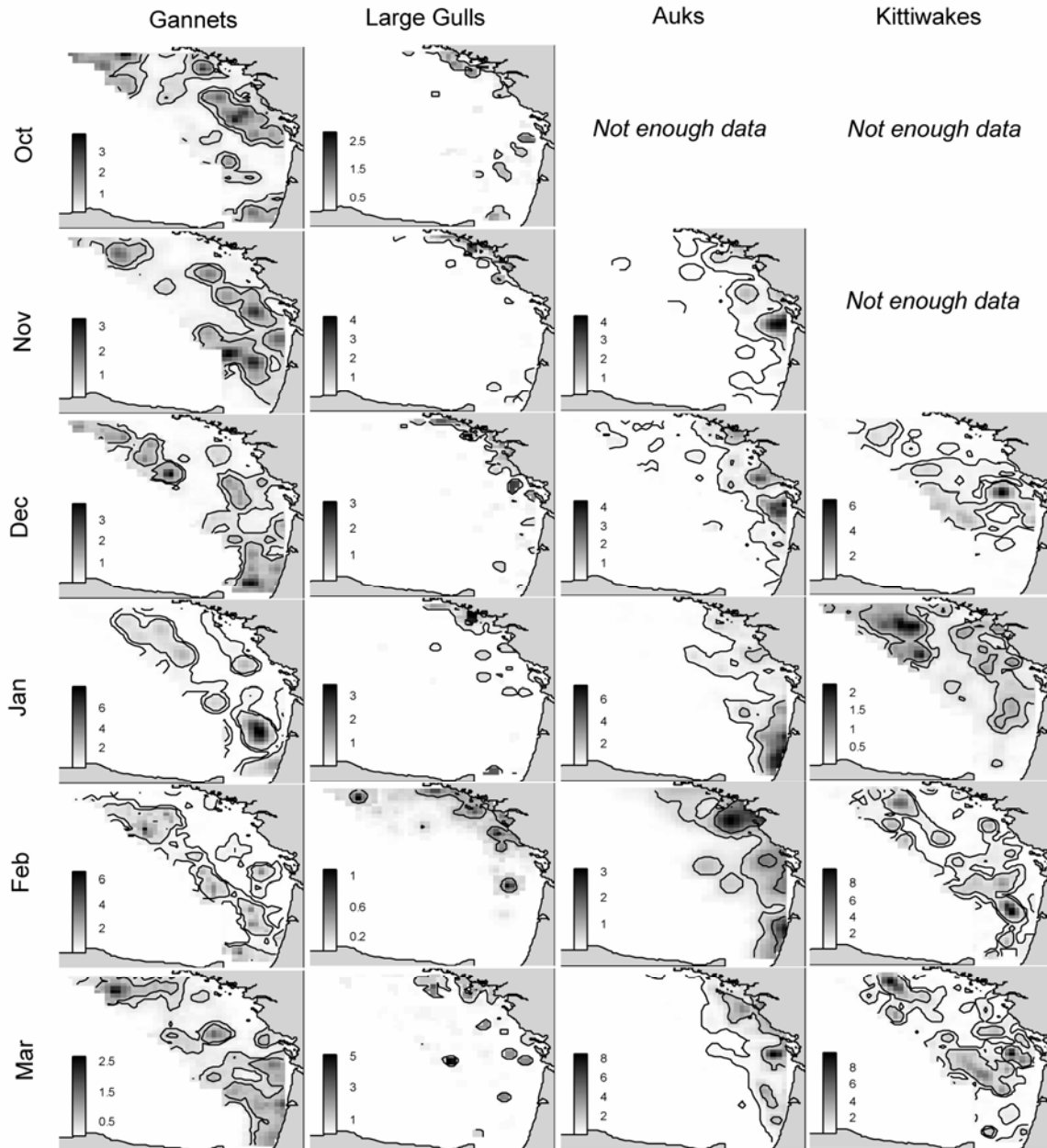


Fig 24. Monthly interpolation of seabird data (density expressed in number of birds per km²).

Combining spatial distribution and temporal variability:

The comparison of spatially explicit (eq. 4) versus spatially averaged (eq. 3) models as a function of spatial scale are detailed in figure 25 which indicates how p -values (i.e. the probability of considering the two models distinct when they are not) varies with block size. This analysis shows contrasting results for the four taxa considered. For gannets, the model

(4) (that incorporates slope variations among blocks) performed better than the first only at the finest scales (up to 30km, fig 25a). For gulls and kittiwakes, the model (4) performed better at all tested scales (from 20 to 100km, fig 25b&d). For auks, the model (4) performed better cyclically at specific scales (around 40, 60 and 100 km, fig 25c).

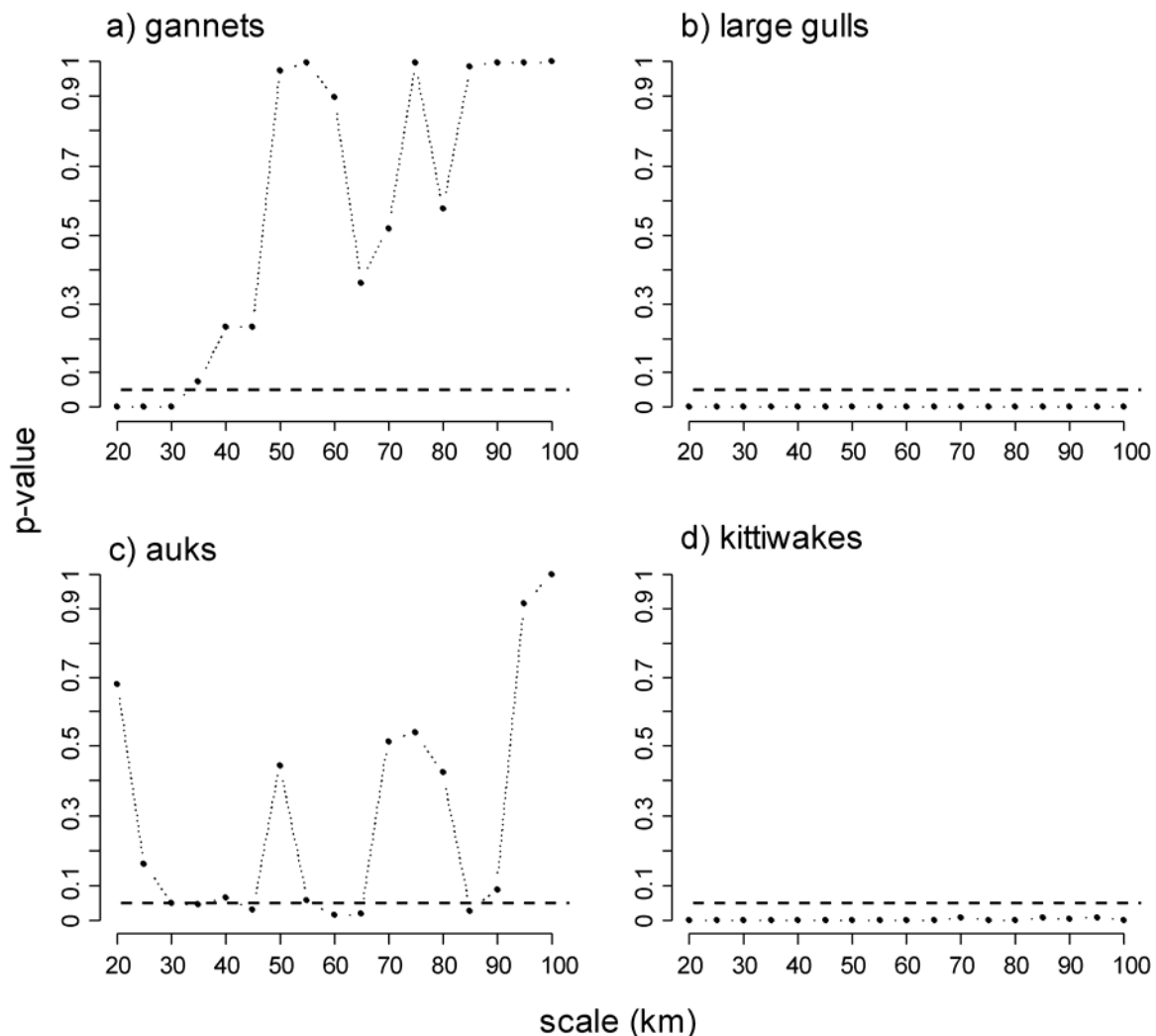


Fig 25. Probability of considering models (3) and (4) distinct when they are not (y axis, p-value) as a function of spatial scale (x axis), for the four taxa studied. Dotted lines delineates the significativity threshold (0.05).

We then reported average maps of seabird distribution in winter 2001-2002 (fig 26a) together with the spatial repartition of slopes value issued from the model (4), at two different scales (30km, fig 26b and 60km, fig 26c). The figure 26 illustrates that the temporal variability associated to seabird distribution varied among taxa and across spatial location and scale. Among taxa, high slopes are reported in almost all spatial location in gannets and large gulls, low slopes in auks, and both high and low slopes, depending on the spatial location, for kittiwakes. This indicates that auks present the most temporally stable spatial patterns among the four taxa studied.

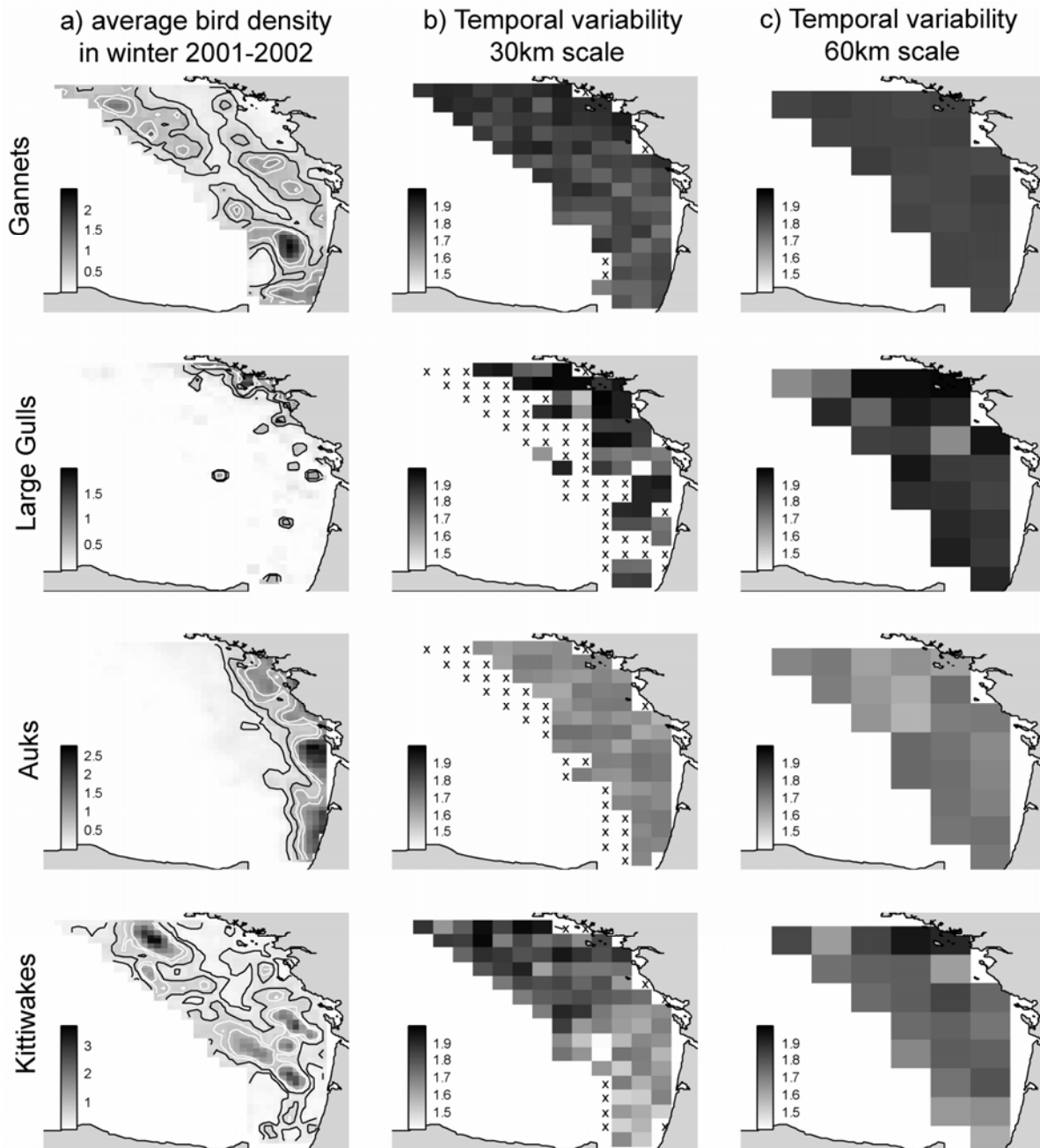


Fig 26. Average seabirds' density (Number of individuals/km²) during wintering, calculated by averaging monthly maps (a) ; Spatial distribution of slopes values estimated by the model (4) with a block scale of 30km (b) and 60km (c). Highest slopes reveal important temporal variability. "x" indicates the position of blocs where no sufficient data were available to estimate a slope value for the Taylor power law.

The temporal variability pattern of gannets presents a smooth north-south gradient of slope values, with highest slopes observed in the northern part of the Bay. The gradient is however apparent only at fine scales as at 60km scale, the slope values are homogeneous across the study area. We then conclude that this gradient is not sufficiently strong to be considered significant for the northern gannet, and will retain that its spatial distribution is highly variable, can present "core" areas of distribution associated locally to lower temporal

variability (see fig 26a&b), but presents strong and spatially homogeneous temporal variability at scales higher than 30km.

In the large gulls, we found that their temporal variability changed with space at any scale (see fig 25b). However the joint interpretation of maps of distribution and variability is not straightforward, possibly in relation to the fact that among the four taxa studied, large gulls provided fewest data (table 7). It is possible that a lack of data makes the fit of Taylor power law into each block more sensitive to random errors. In the Bay of Biscay, large gulls are mainly distributed in the northeast of the Bay (near Brittany coast, fig 26a) which also harbours numerous fishing fleets (Léauté 1997). Temporal stability maps suggest that their spatial distribution during winter is highly variable and that they can be encountered punctually in any point of the Bay (fig 26 b&c).

The distribution pattern observed in auks is very well structured, with high abundances into coastal areas, especially in front of Loire and Gironde estuarine. If the abundance patch in front of Loire was associated to important temporal variability at both scales, the area located in front of the Gironde estuarine presented a scale-dependent picture, with high slope values at a scale of 30km, and lower slopes at a scale of 60km (fig 26b&c). Therefore, a change in scale lead to the reversion of the temporal variability pattern, with fine scale variability of auk's distribution masked at broad scale.

In the case of kittiwakes, the north-south gradient of temporal variability is obvious at small scale and discriminates clearly between the two kittiwakes patches (north-west and central part of the Bay, fig 26a&b). The gradient remains significant at a larger scale, but the temporal variability pattern is modified, as only the northern coastal area (near Brittany coasts) is associated to very important temporal variability (fig 26c).

DISCUSSION

An explanative hypothesis to explain scale-dependent temporal variability patterns.

Most seabird species present scale-dependent distribution pattern related to the hierarchical properties of the marine environment (Schneider & Piatt 1986, Fauchald 1999, Fauchald *et al.* 2002). Depending on species and on ecosystems considered, the kind of factors influencing their spatial distribution will change. The scale at which environmental factors influence bird spatial distribution change also with the nature of the factor: the broad scale distribution of predators is often related to bio-climatic variables when the fine scale distribution is influenced by prey distribution (Fauchald *et al.* 2002; Davoren *et al.* 2003). To explain the

scale-dependent pattern of temporal variability observed in seabird distribution, we could hypothesize that the spatial scale at which the temporal variability is significant reflect the scale at which the environment influence the distribution of seabirds. Under this hypothesis, if the temporal variability of spatial distribution of a given species is expressed at large scale, this means that the process controlling the spatial distribution of this species is influenced by a large-scale environmental factor. Thus, the environmental variables influencing northern gannet's distribution should mainly be small scale factors, because change in temporal variability across space only occurs at the smallest scales for northern gannets. In addition, northern gannet presents the highest degree of temporal variability among the four taxa studied. This suggests that their spatial distribution is highly dynamic and is subject to great changes across month, following the variations of an environmental factor presenting small scale structure, such prey distribution. The high and spatially homogeneous temporal variability of gannets spatial distribution could be explained by the fact that gannets search and explore the Bay of Biscay over large distances and respond quickly to change in prey distribution, rather than stay in specific areas.

Auks presented two different temporal variability patterns according to the scale considered. Theoretical considerations about the hierarchical spatial structure of top predators (in which high density patches at fine scales are nested within low density patches at broader scales) have been developed by Fauchald (1999) and empirical descriptions have been provided for auks (Mehlum *et al.* 1999, Fauchald *et al.* 2002, Davoren *et al.* 2003). In addition, diver birds such auks that have restricted dispersion abilities and high metabolic costs and must stay close to their feeding resource (Ainley *et al.* 2005). Our analysis suggests that at broad scale, auk's densities in coastal areas are more stable than in offshore area. This can corresponds to a first level of hierarchical distribution that reveal broad-scale habitat (60 km). However, at finer scales, much variability is expected in high density areas rather than in intermediate density areas. During winter, the auks exploit successively four areas along the French coast, two of these areas are river plumes known to be subject to important hydrologic dynamics (Puillat *et al.* 2004). The observed variability at fine scale (around 30km) can be related to the successive movements of auks from one patch to another, perhaps in response to prey movements. Fauchald & Tveraa (2003, 2006) developed a method (First Passage Time, FPT) to identify the scale of hierarchical patches on the basis of foraging behaviour of predators, collected with individual loggers. It could be useful to compare scales identified by the analysis of Taylor power law (based on repeated surveys and populations movements) to those obtained by data acquired at the individual level.

The temporal variability of kittiwakes spatial distribution is characterized by differences between the north-west and the central patches of abundances. These differences are much clearer at smaller scale. We can notice that kittiwakes are the only species widely distributed in the central part of the bay. The central part of the Bay is less productive than the north-western shelf break (Genin 2004) - where gannets are found - or the southern Brittany coast where upwelling occurs (Lazure & Jegou 1998) and where large gulls are distributed. Ballance *et al.* (1997) hypothesised that at sea, the seabird community was structured by two factors, the competition and the energetic constraints, that operate at the opposite ends of a productivity gradient. The competitive species with high energetic requirements would exclude other species from highly productive areas. The kittiwake is a small species, less competitive than larger gulls (which often engage aggressive interactions with other birds) or gannets (that can dive and are more efficient at capturing preys). The observed differences between the two kittiwake patches in terms of variability could be explained by the mechanism proposed by Ballance *et al.* (1997): kittiwakes which try to exploit the most productive areas must compete with other birds and are sometimes excluded, which in turn increases their variability in terms of abundance. Even if less productive, the central part of the Bay is also less subject to competition, that can reduce the temporal variability of kittiwake abundance. This hypothesis implies that the effect of competition on the spatial process of kittiwake distribution is mainly acting at local scales because it is at these scales that the differences between north and central areas in terms of temporal variability are the most important.

Discrimination of temporal variability patterns

The method proposed provides satisfactory results as it allows measuring the temporal variability associated to an animal's spatial distribution. For two species (auks and kittiwakes) the discrimination of stable versus variable areas had been made, with respect to spatial scale: for kittiwakes, the central patch of abundances is less subject to small-scale variation in abundance than the northwestern one. For auks, coastal areas and particularly the one in front of Gironde estuarine was a stable area at large scale, even if it was associated to high temporal variability at small scale, as in front of Loire estuarine. For these both species, the use of spatial patterns identified as variable in time should be avoided for management purposes. Management decisions would be more effective and robust if they concern broad-scale habitats identified as temporally stable. The case of large gulls allows us to warn the reader of applying the method when no sufficient data are available. The case of northern gannets

highlights the possibility that a species does not present stable and variable areas at large-scale. In this case, the information derived from temporal variability maps is limited, because small-scale sectors identified as the most stable during a given season are likely to exhibit inter-annual variations and makes them unsuitable to support management decisions.

The idea that the temporal variability associated to mean animal abundance may vary with space and with scale allows us to establish a link between our method and the concept of stationarity. In spatial statistics, stationarity is a common property of spatial process. First order stationarity indicates that the expectation of the process is constant across the study area, and second-order stationarity indicates that the variance of the process is constant across the study areas (Fortin & Dale 2005). Examples of first-order non-stationarity are the spatial trends. Our proposed methodology can be viewed as an indirect measure of the second-order stationarity in the process of animal spatial distribution, as we measure how much some areas are more or less variable than others, and also at which scales these changes in temporal variability are the most conspicuous. An indirect application of our method could be the definition of a scale at which no effects of second order stationarity are detectable, provided that sufficient numbers of realisations of the spatial process under study are available.

CONCLUSION:

Starting from population census and distribution patterns, we described the way seabirds use the space available in the Bay of Biscay and we were able to develop a hypothesis to explain the observed scale-dependent patterns of temporal variability of their spatial distribution. These results provide both insights into the fundamental ecology of seabirds and applications perspective to draw marine protected areas, if necessary. Our work incorporates explicitly spatial effects into Taylor's model fitted with spatio-temporal data. We showed that for a given species the parameters of the Taylor power law can vary with spatial location, which enabled the identification of key areas and their characteristic scale. Key areas were identified for auks and kittiwakes, as river plumes in front of estuarine for auks, and the central part of the Bay for kittiwakes. Patterns of variability suggest that kittiwakes can use the north-western part of the Bay even if much variability in kittiwake abundance is expected. Also, auks fine-scale variability pattern suggest that within their large scale habitat, their distribution is highly dynamic. On the other hand, key-areas are difficultly identified for gannets because their wide spatial distribution is subject to high temporal variability. This temporal variability allows us to expect that their distribution is highly adaptable to a change in environmental conditions.

Further steps could be achieved by quantifying the relative importance of each environmental factors on the temporal variability of a given species. To this end, joint recording of seabird distribution and environmental data is needed. The local variation of the slope parameter appears smooth and continuous in our application focusing on marine environment. A different picture could emerge from the analysis of terrestrial data where the environmental mosaic is much more discontinuous with clear boundaries (Steele 1989).

5.3- Synthèse.

5.3.1- Distribution des prédateurs supérieurs.

Ce chapitre a permis de définir les zones principales d'habitat des prédateurs marins du golfe de Gascogne. C'est en définitive l'ensemble du golfe de Gascogne qui est exploité par les prédateurs supérieurs, à l'exception de la zone de la grande vasière qui ne semble pas sélectionnée de manière préférentielle par aucune espèce. Il y a en outre une ségrégation spatiale assez claire entre les différents principaux prédateurs. Chez les mammifères marins certaines espèces sont quasi-exclusivement inféodées au talus continental (Globicéphales, dauphin bleu et blanc) ou au plateau (Grand dauphin). Seuls les dauphins communs semblent pouvoir être rencontrés sur l'ensemble du Golfe, bien que leur distribution au printemps se distingue clairement de la distribution des grands dauphins. Ces derniers se montrent d'ailleurs agressifs vis-à-vis des autres espèces de cétacés vivant en sympatrie avec eux (Hertzing *et al.* 2003, Wedekin *et al.* 2004), en particulier vis-à-vis des marsouins communs (Patterson *et al.* 1998). A notre connaissance, aucune interaction agressive n'a en revanche été notée entre dauphins communs et grands dauphins. Ce type de mécanisme n'est donc pas le plus vraisemblable pour expliquer cette ségrégation spatiale, d'autant plus que la ségrégation observée s'exprime à une échelle large alors que le processus d'interaction agressive est un processus local. Dans un travail récent, nous testons l'hypothèse d'une ségrégation pour la ressource chez ces deux espèces (cf annexe 2). En effet dans le golfe de Gascogne les petits poissons pélagiques représentent près de 75% du régime alimentaire du dauphin commun, et seulement 25% du régime alimentaire du grand dauphin qui sélectionne plutôt des proies démersales comme le Merlu (détaillé en section 6.3.5). En couplant distribution des proies et des prédateurs grâce aux données PELGAS (cf. Annexe 2), nous montrons des associations spatiales avec les proies qui diffèrent entre dauphin commun et grand dauphin. Cependant, les relations obtenues ne sont pas exactement celles attendues sur la base du régime alimentaire des deux espèces de cétacés, et ces résultats nécessitent de plus amples investigations.

Chez les oiseaux marins la distribution des alcidés et des goélands (plus côtière) se distingue de celle des fous de Bassan et des mouettes tridactyles (néritique). Les zones d'habitat des alcidés et des goélands sont également plus marquées. Dans le cas des alcidés, il semble qu'un habitat océanographique puisse être clairement défini sur la base de deux paramètres, la bathymétrie (les alcidés sont majoritairement observés dans des zones où la sonde ne dépasse pas les 100m de fond) et la salinité (les alcidés sont également très fréquemment observés aux

alentours des panaches fluviaux). Le groupe des goélands (dont la grande majorité des espèces dans le golfe de Gascogne vivent également en milieu terrestre et littoral) est très inféodé aux eaux littorales du sud de la Bretagne. Pour synthétiser ces résultats, nous proposons la définition de 5 zones différentes, définies sur le critère de leurs peuplements en prédateurs supérieurs (fig 27) :

Zone 1 : Talus Nord-Ouest. Cette zone est caractérisée par de fortes abondances de prédateurs, autant oiseaux que mammifères marins. Les espèces rencontrées dans cette zone sont sur le talus les dauphins communs et sur le plateau les grands dauphins, les fous de Bassan et parfois les mouettes tridactyles.

Zone 2 : Talus central. Cette zone contient en général de moins fortes abondances de prédateurs supérieurs, mais une diversité plus importante. Cette zone diffère de la première de par sa population de mouettes tridactyle, plus abondantes (et dont les effectifs dépassent ceux des fous de Bassan) et par l'occurrence des globicéphales noirs et des dauphins bleu et blanc (notamment observés au printemps durant les campagnes PELGAS).

Zone 3 : Talus Sud. Cette zone est la plus riche du point de vue des populations de mammifères marins, car toutes les espèces observées dans le golfe de Gascogne y sont répertoriées, et la plus pauvre (notamment pour sa partie océanique) en terme d'oiseaux marins, si ce n'est les fous de Bassan qui se distribuent à cet endroit sur le haut plateau, le long du Talus (de la même manière que dans la zone 1).

Zone 4 : Bas plateau. Le groupe d'espèce emblématique de cette zone est le groupe des alcidés, présents uniquement en hiver, bien que les fous de Bassan puissent être rencontrés dans la partie centrale de cette zone. Cette zone comprend plusieurs habitats très spécifiques du golfe de Gascogne, les panaches fluviaux de la Loire et de la Gironde, le banc d'Arguin (banc de sable situé en face d'Arcachon) et le plateau de rochebonne (au large de la Vendée) pour citer les principaux.

Zone 5 : Sud Bretagne. Cette zone, la plus petite, est l'habitat préférentiel des espèces de Goélands, notamment goélands Argentés et Goélands bruns. Bien que très productive on n'y observe que rarement les autres espèces d'oiseaux rencontrés dans le golfe de Gascogne. Attention toutefois, ces considérations ne sont valables que pour la distribution des oiseaux en mer, nous ne parlons pas ici de la faune littorale extrêmement riche sur la côte bretonne.

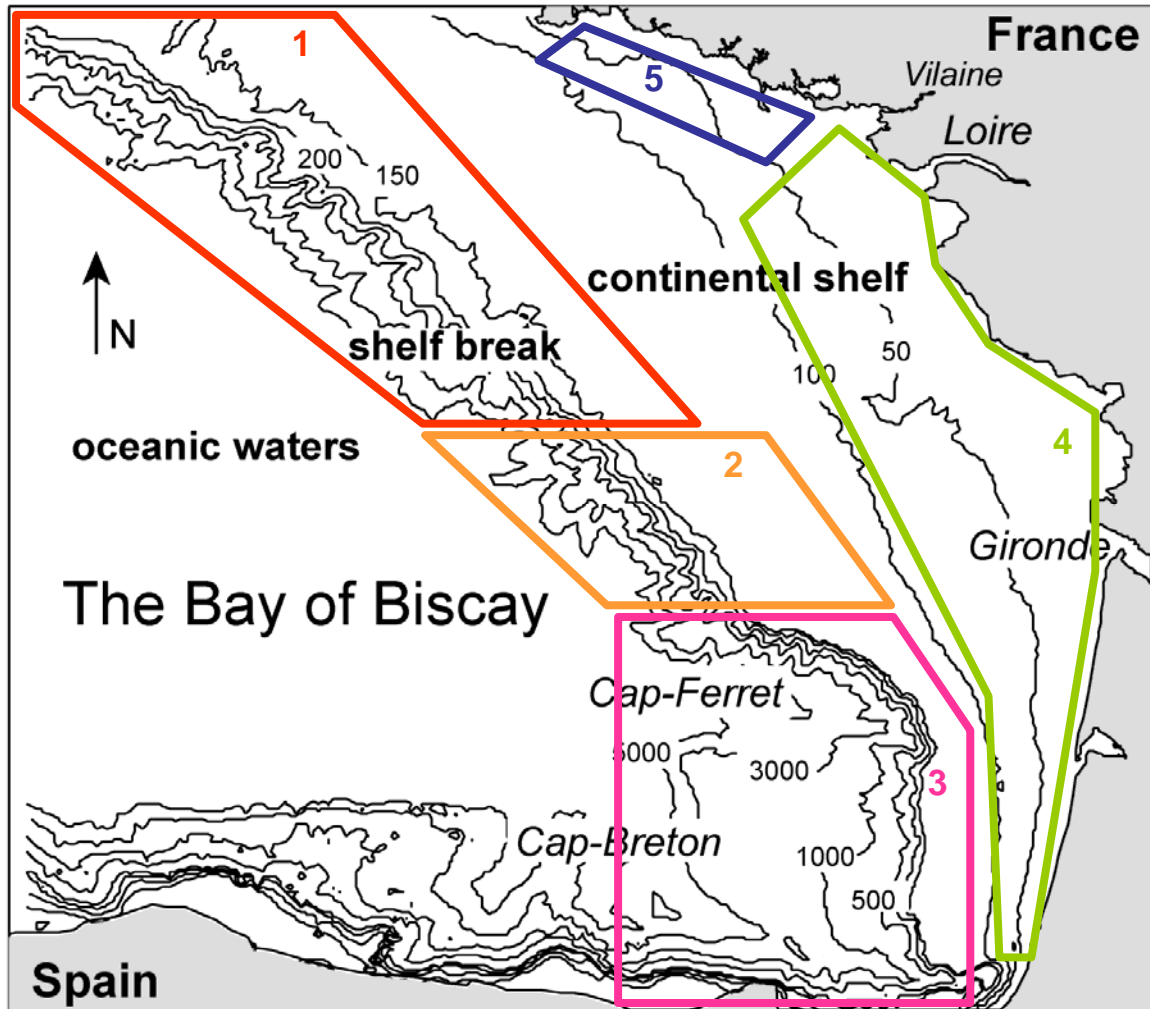


Fig 27. Zonage du Golfe de Gascogne sur la base de la communauté des prédateurs supérieurs

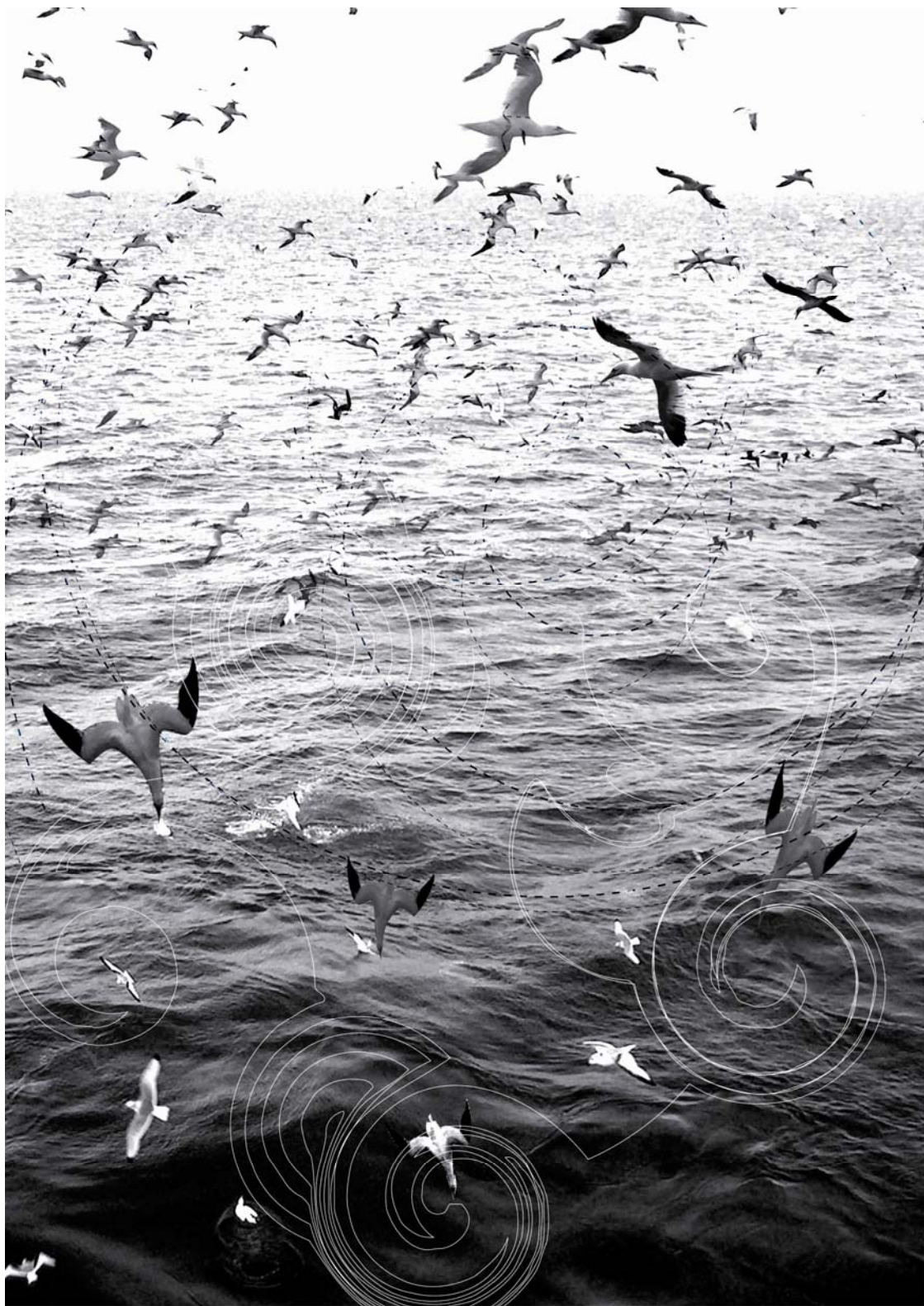
5.3.2- Variabilité temporelle.

Les populations de mammifères marins semblent soumises à de grandes variations temporelles en termes d'abondance, avec une augmentation notable du nombre d'individus en été. Ce type de fluctuation a également été observé dans d'autres écosystèmes (Wilson *et al.* 1997). Ces fluctuations peuvent venir de migration d'individus entre les zones océaniques et néritiques du golfe de Gascogne, entre les plateaux continentaux Français et Espagnols, et entre le golfe de Gascogne, la manche Ouest et la Mer d'Irlande. La collecte de données sur de plus larges échelles de temps est nécessaire à la caractérisation de ces patrons migratoires.

Les populations d'oiseaux marins sont très abondantes en hiver, et beaucoup moins en été, durant la période de reproduction. En ce qui concerne la période hivernale, la distribution spatiale des oiseaux marins (notamment des fous de Bassan et surtout des Mouettes tridactyles) est plus variable dans la zone nord du golfe de Gascogne. L'échelle spatiale à laquelle cette variabilité est hétérogène dans l'espace dépend de l'espèce. La variabilité de la

distribution des fous de Bassan n'est hétérogène qu'à de petites échelles spatiales (de l'ordre de 20 à 30km). Dans le cas des mouettes tridactyles, cette hétérogénéité s'exprime également à de plus grandes échelles (jusqu'à une centaine de kilomètres). Ceci permet pour cette espèce de réellement différencier les zones Nord et Sud du golfe du point de vue de la variabilité temporelle. Le fait que les distributions d'oiseaux marins dans le sud du Golfe soient globalement moins variables suggère que la variabilité de la disponibilité des proies est également moindre dans ces zones. Dans le cas des alcidés nous avons mis en évidence que la variabilité temporelle de leur distribution spatiale était échelle-dépendante. A une échelle de 20 à 30 km, les zones associées aux plus fortes variabilités sont les zones de forte abondance notamment celle située dans le panache de la Gironde, tandis qu'à une échelle plus large (50 – 60 km) les zones de forte variabilité sont les zones situées en bordure des zones de distribution des alcidés dans le golfe de Gascogne. Nous mettons donc en évidence dans le cas des guillemots un habitat échelle dépendant, caractérisé à large échelle par un préférendum pour les fonds de 50-80m et à moyenne échelle par une variabilité importante dans les zones de plus forte productivité océanique comme les panaches fluviaux. On peut donc s'attendre, dans le cas des guillemots, à une aire de répartition à large échelle stable dans le temps, avec des zones de présence potentielle bien définie, mais avec, à l'intérieur de ces zones, des mouvements importants de population. Enfin, le cas des goélands nous a permis de souligner la difficulté d'entreprendre ce type d'étude lorsqu'on ne dispose pas d'un nombre conséquent d'observations. Nous pensons cependant que la notion d'habitat en mer pour les goélands est probablement intimement liée à la répartition géographique et aux caractéristiques de l'activité de pêche.

Troisième partie. De ce qu'ils consomment, en quelle quantité et comment ils le trouvent.



6- Analyse proie/prédateur : relations spatiales et biomasses consommées.

Le chapitre précédent avait pour but de caractériser les patrons de distribution des prédateurs supérieurs. Nous tentons au travers de ce chapitre de mettre en relation ces distributions avec la distribution de leurs proies potentielles, pour la première partie de la période hivernale (Novembre – Décembre). Nous étendons également les résultats fournis au chapitre 5 concernant les abondances des mammifères marins à l'ensemble des espèces prédatrices du golfe, de manière à dériver des estimations de biomasse consommées par strate bathymétrique et par période. Cependant, compte-tenu du caractère exploratoire de ces analyses et du manque de données concernant les régimes alimentaires des espèces prédatrices (et notamment des oiseaux) nous n'avons pas jugé l'avancement des travaux et la robustesse des résultats suffisant pour en réaliser une publication.

6.1- Distributions spatiale des proies potentielles.

6.1.1- Les campagnes EVOHE.

Les données de distribution des espèces de proies potentielles en hiver nous ont été gracieusement fournies par J.C. Poulard (IFREMER Nantes) et sont issues des campagnes EVOHE, campagnes hivernales de chalutage de fond (Poulard & Blanchard 2005). Ces campagnes, au nombre de 14, eurent lieu chaque année en hiver entre les mois d'Octobre et Décembre depuis 1987 (avec des trous en 1991, 1993 et 1996). Le plan d'échantillonnage est stratifié en fonction de la latitude et de la profondeur (fig 28). Un chalut à Grande Ouverture Verticale (GOV) est utilisé pour échantillonner les populations de poisson. La durée des traits de chalut est de 30 minutes, à une vitesse de 4 nœuds. Les chalutages ont été effectués la journée exclusivement. A l'issue du chalutage, les espèces pêchées sont dénombrées et pesées, et les données récoltées ont ainsi été converties en estimations de biomasses. Nous avons utilisé dans ce chapitre les estimations de biomasses de poisson par trait de chalut. Le nombre de trait d'échantillonnage a varié entre 70 et 135, selon les campagnes.

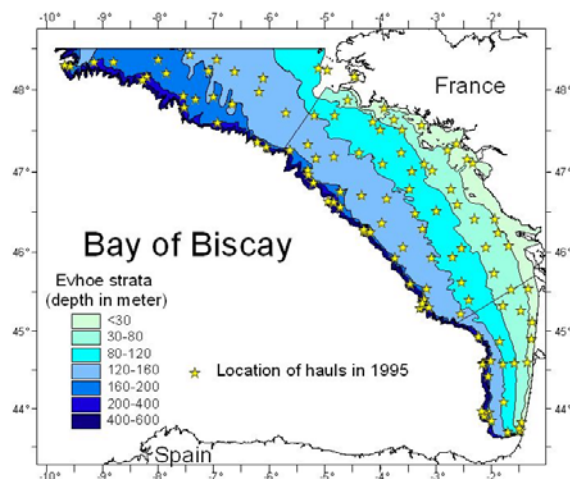


Fig 28. Plan d'échantillonnage des campagnes EVOHE (chalutages de fond)

6.1.2- Procédure de sélection des proies potentielles des prédateurs supérieurs.

Nous avons sélectionné, parmi les 131 espèces disponibles, quelques espèces clefs susceptibles d'être des proies pour les prédateurs supérieurs. Nous ne disposions pour ce faire que de la description du régime alimentaire du grand dauphin sur le plateau continental (Pusineri 2006), le régime alimentaire des autres espèces de prédateurs n'ayant pas été décrit dans le golfe de Gascogne. La définition de ces proies potentielles a donc dû répondre à d'autres critères, et nous avons retenu le critère d'abondance. En effet, le gain énergétique associé à la consommation de telle ou telle proie dépend non seulement de la quantité d'énergie contenue dans la proie elle-même, mais aussi de l'énergie que le prédateur a dû investir pour capturer cette proie. Les espèces les plus abondantes sont ainsi plus consommées, car capturables avec un effort moindre que des espèces rares qu'il faudrait rechercher (Furness 2006). Les petits poissons pélagiques riches en lipides de la famille des Gadidés et surtout des Clupéidés, très abondants dans de nombreux écosystèmes, y constituent une grande partie du régime alimentaire des prédateurs supérieurs (Pauly *et al.* 1998, ICES 2000, Barrett *et al.* 2002). Nous avons donc dans un premier temps sélectionné les espèces les plus fréquentes, dont la somme représente plus de 90% des effectifs en biomasse (table 9). Parmi ces espèces, on notera la présence du sanglier marin *Capros aper* et du merlu *Merluccius merluccius* qui figurent rarement au menu des prédateurs supérieurs (le merlu constitue néanmoins une part importante du régime alimentaire du grand dauphin). En particulier le sanglier marin est un poisson démersal aux écailles robustes et piquantes, dont même les goélands bruns, pourtant avides de détritits (Furness *et al.* 1992), refusent l'offrande (pers. obs.).

Table 9. Principales espèces (en biomasse) échantillonnées durant les campagnes EVOHE

Nom latin	Nom commun	Famille	Fréquence	Abbréviation
Trachurus trachurus	Chinchard	Carangide	0.446	Tra
Micromesistius poutassou	Merlan bleu	Gadide	0.262	Mic
Capros aper	Sanglier marin	Caproide	0.038	Cap
Trisopterus minutus	Tacaud	Gadide	0.036	Trism
Scomber scombrus	Maquereau	Scombride	0.032	Sco
Engraulis encrasicolus	Anchois	Engraulide	0.023	Eng
Sardina pilchardus	Sardine	Clupeide	0.019	Sar
Merluccius merluccius	Merlu	Gadide	0.017	Mer
Trisopterus luscus	Capelan	Gadide	0.017	Trisl
Argentina silus	Argentines	Argentinide	0.015	Arg

Nous excluons donc le sanglier marin et gardons le merlu qui fait partie du régime alimentaire des grands dauphins (Spitz *et al.* 2006a). Nous ajoutons aux neufs espèces retenues les biomasses de l'ensemble des poissons de la famille des Ammoditidés et les biomasses de l'ensemble des petits céphalopodes, qui sont tout deux également des proies potentielles (Pauly *et al.* 1998, Hunt *et al.* 2005). Nous avons donc 11 groupes de proies, 9 mono-spécifiques et 2 regroupant plusieurs espèces.

6.1.3- Cartographie des proies potentielles des prédateurs supérieurs.

Nous avons commencé cette étude en cartographiant les habitats principaux des 11 groupes de proies potentielles, de manière à visualiser les données disponibles. Ces cartographies ont été réalisées en utilisant l'ensemble des données issues des campagnes d'échantillonnage EVOHE, et représentent donc la répartition moyenne sur les 15 dernières années des habitats préférentiels des proies. Les données de biomasse par trait ont été log-transformées puis interpolées par krigeage ordinaire (Cressie 1993). Les cartes produites (fig 29) montrent l'étendue des aires de distribution des espèces. Nous insistons sur le fait que ces représentations sont issues de données log-transformées, et ne représentent donc que des aires de distribution moyenne en gommant la variabilité due aux traits de chaluts exceptionnels. On y distingue des espèces avec des aires de distribution plutôt côtières (Ammoditidés, Anchois, Capelan, Sardines), des espèces largement distribuées sur le plateau continental (Chinchard, Maquereau, Merlu, Tacaud) et des espèces présentant des aires de distribution s'étendant près du talus continental (Argentines, Merlan bleu). La structuration spatiale des aires de distribution diffère également entre espèces. Certaines ont des aires très continues (Ammoditide, Chinchard, Céphalopodes, Merlan Bleu, Merlu, Tacaud) présentant une structuration à grande échelle, d'autres présentent des distributions en patches mieux définis structurées à des échelles spatiales plus fines (Anchois, Capelan, Maquereau, Sardines).

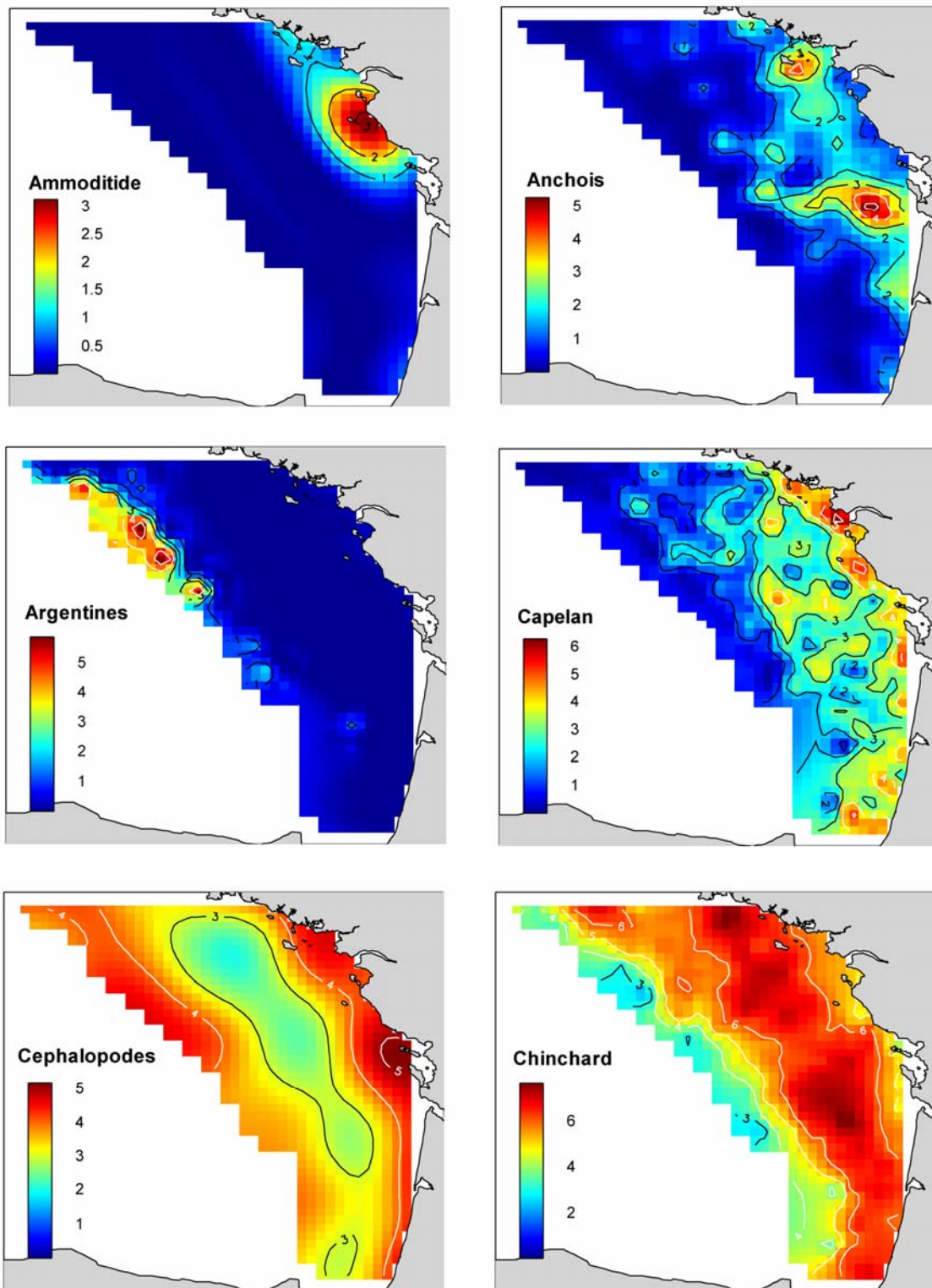


Fig 29. Cartographie des distributions spatiales (log abondances) des principales espèces de poissons pélagiques présentes en hiver dans le golfe de Gascogne

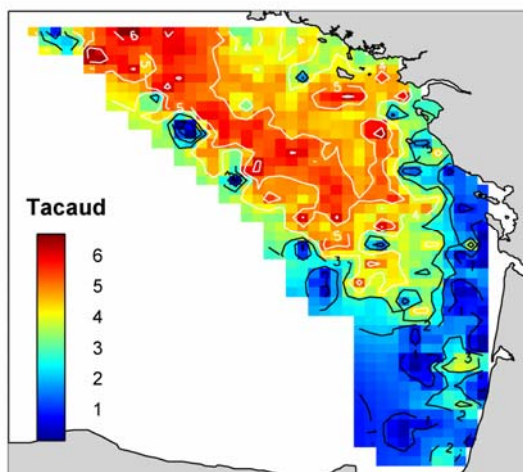
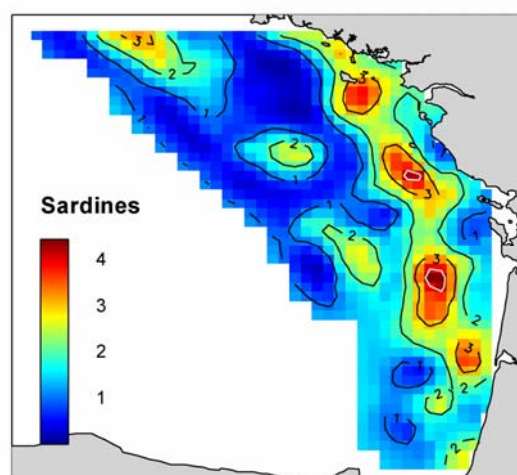
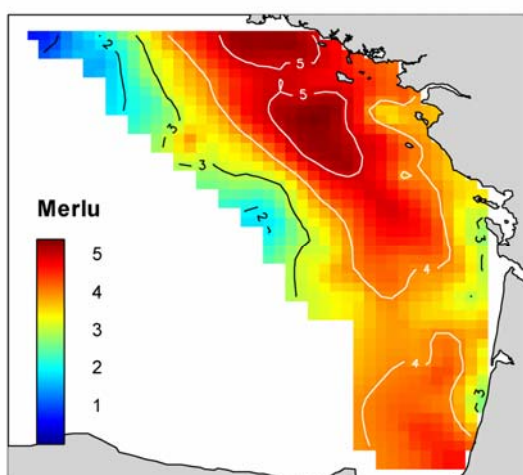
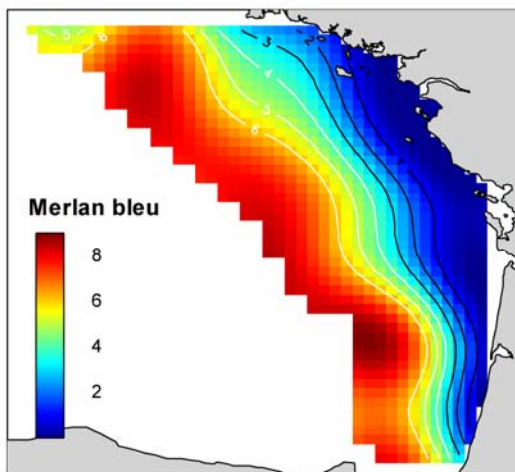
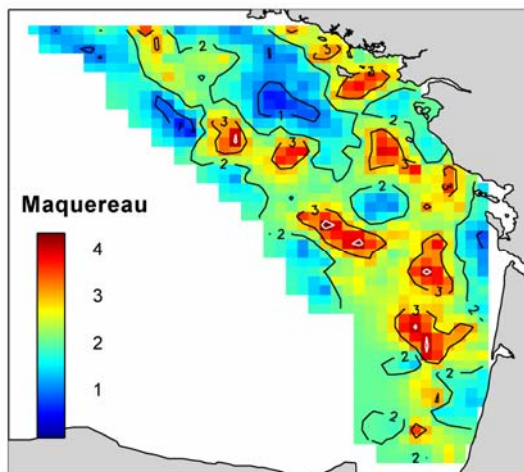


Fig 29-suite. Cartographie des distributions spatiales (log abondances) des principales espèces de poissons pélagiques présentes en hiver dans le golfe de Gascogne

6.2- Relation spatiale entre distribution des proies et des prédateurs.

6.2.1- Objectifs.

L'objectif de cette étude est d'identifier les espèces de proies dont la répartition moyenne peut être mise en relation avec la distribution des prédateurs observée au cours de la première partie de l'hiver 2001-2002 (mois d'Octobre, Novembre et Décembre), période qui correspond à l'échantillonnage EVOHE. Ce type d'information est utile car pour la majorité des prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne, et en particulier pour les oiseaux, aucune étude de régime alimentaire n'a été réalisée. Nous espérons donc apporter quelques informations via des analyses spatiales exploratoires.

6.2.2- Préparation des données de proies et de prédateurs.

Avant d'être analysées, les données de proie et de prédateurs ont été agrégées sur les points d'une grille de 20km*20km ; de manière à harmoniser les deux échantillonnages. Cette harmonisation n'est pas sans conséquence puisque le grain de l'analyse ne pourra pas être inférieur à 20km. Pour chaque point de grille nous avons calculé la moyenne des biomasses de chaque espèce de proie par traits de chaluts situés à 15km ou moins du point de la grille, ainsi que le nombre moyen d'oiseaux comptés par km parcourus dans cette même zone. Nous avons utilisé les 3 espèces d'oiseaux les plus abondantes à cette époque, c'est-à-dire les fous, les mouettes tridactyles et les alcidés. Une cartographie de la distribution spatiale des prédateurs au début de l'hiver (Octobre à Décembre) est disponible dans la publication présentée précédemment (section 5.2.4).

6.2.3- Analyse des relations proie-prédateur.

Les données de biomasse et d'abondance des prédateurs par points de grille ont ensuite été utilisées pour calculer des « cross-corrélogrammes » (Goovaerts 1997, p.48). Il s'agit de coefficients de corrélations calculés suivant plusieurs intervalles de distance. Pour évaluer leur significativité, nous avons effectué 999 permutations des données de prédateurs uniquement et calculé 999 corrélogrammes croisés, de manière à produire des intervalles de confiance à 95%. Les corrélogrammes croisés ainsi obtenus sont présentés en figure 30 (fous), 31 (alcidés) et 32 (mouettes tridactyles) et l'ensemble des liens qu'ils mettent en évidence sont résumés en table 10. Les corrélogrammes croisés ont été calculés pour 10 intervalles de distance allant de 20 à 200 km.

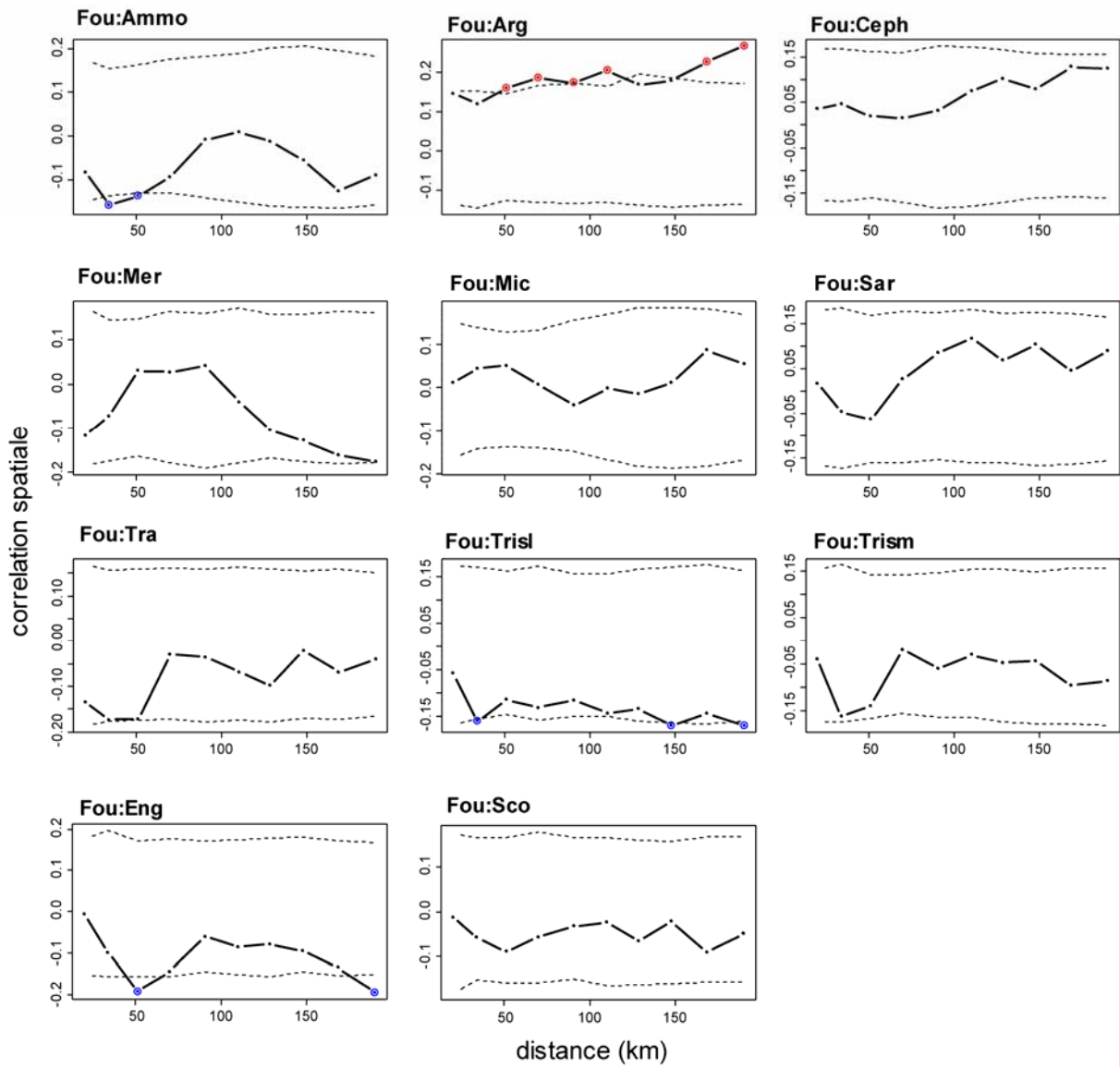


Fig 30. Corrélation spatiale entre les fous de Bassan et leurs proies potentielles. Les corrélations significatives sont en couleurs, rouge pour les corrélations positives et bleu pour les corrélations négatives.

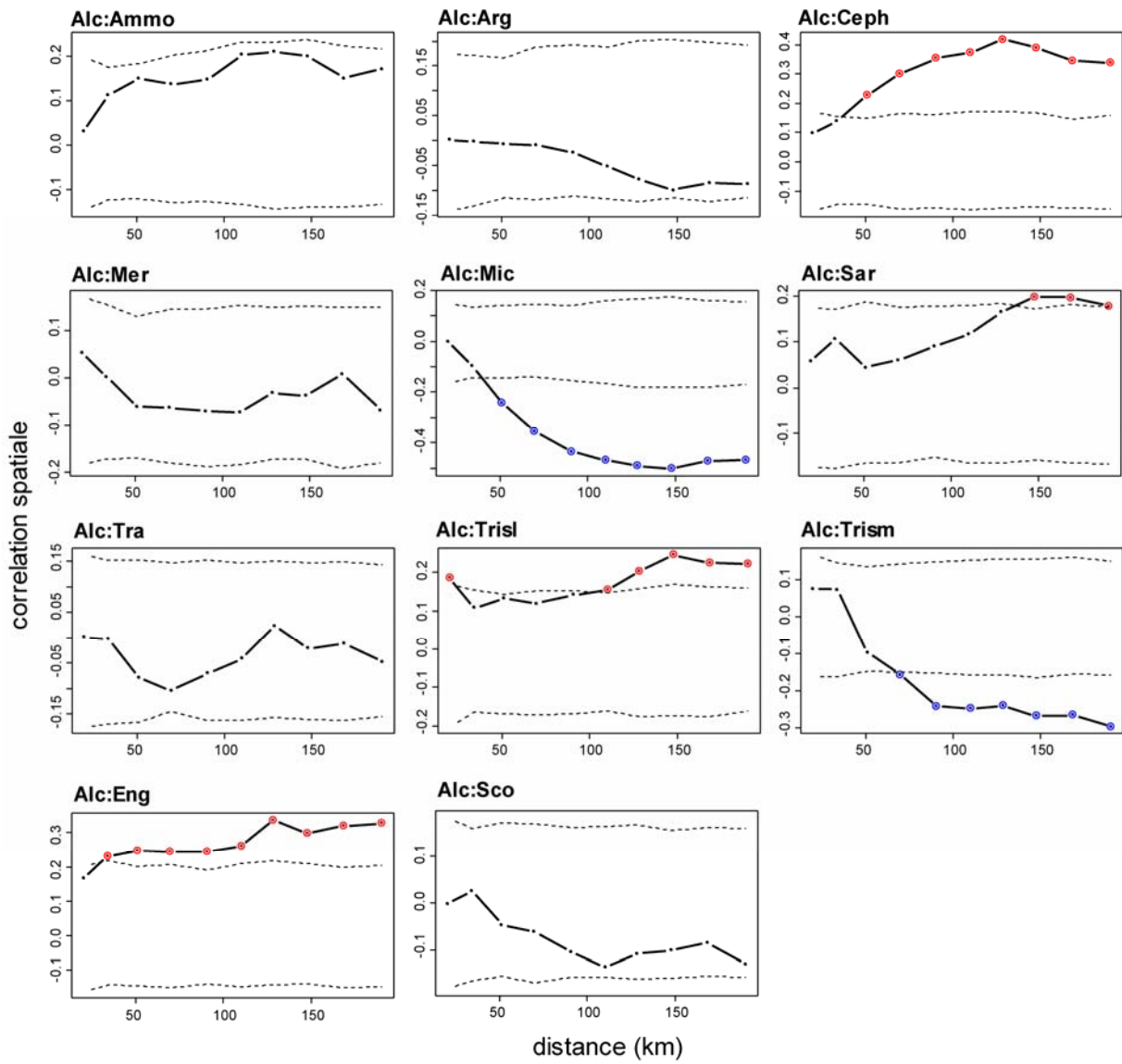


Fig 31. Corrélation spatiale entre les alcidés et leurs proies potentielles. Les corrélations significatives sont en couleurs, rouge pour les corrélations positives et bleu pour les corrélations négatives.

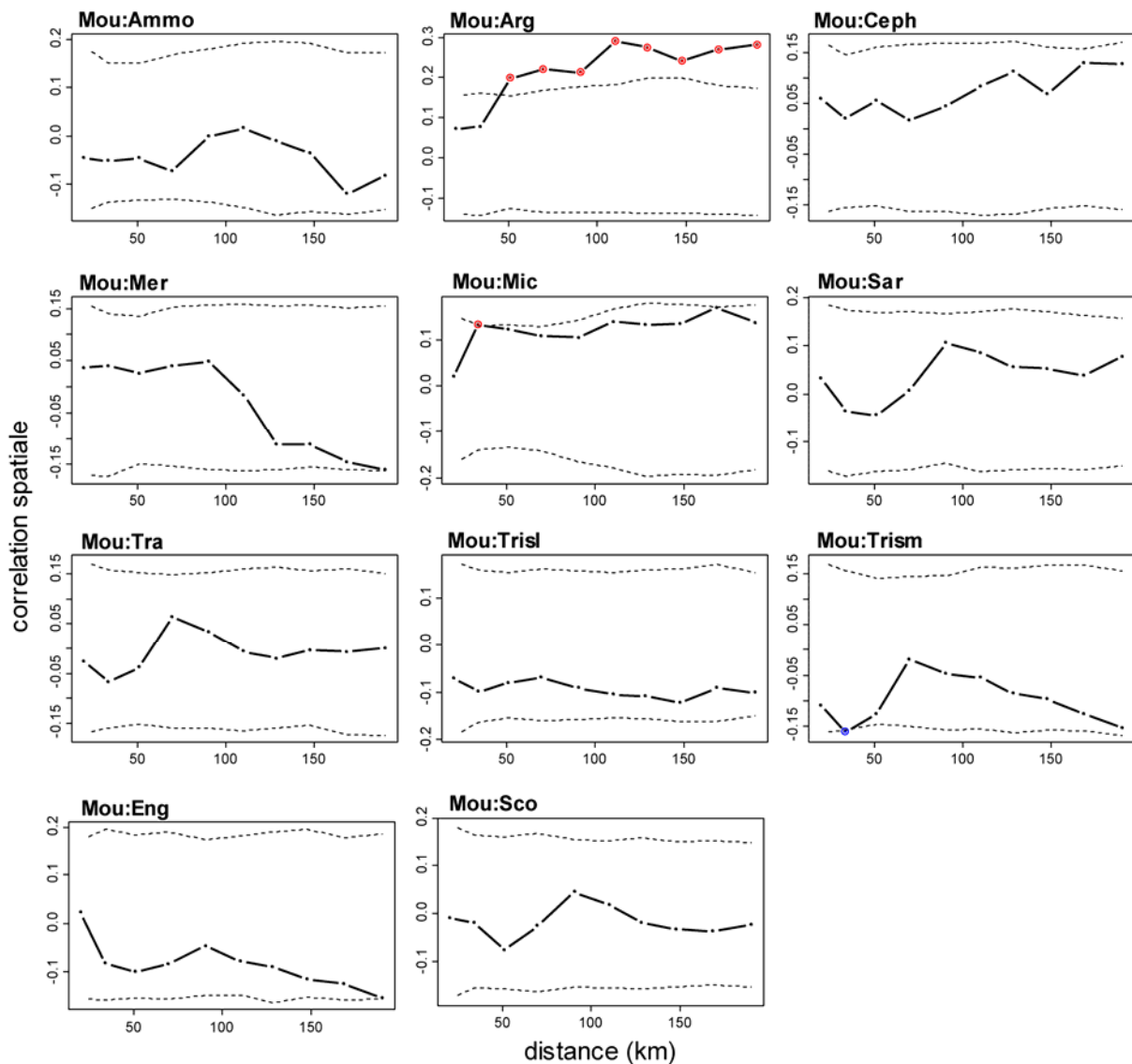


Fig 32. Corrélacion spatiale entre les mouettes tridactyles et leurs proies potentielles. Les corrélacions significatives sont en couleurs, rouge pour les corrélacions positives et bleu pour les corrélacions négatives.

Table 10. Récapitulatif des corrélacions spatiales prédateurs/proies potentielles. Sont reporté pour chaque prédateur la corrélacion (positive + ; négative - ; pas de corrélacion X) et l'échelle spatiale à laquelle elle s'exprime.

Prédateur Proie	Fous		Alcidés		Mouettes	
	Echelle (km)	Lien	Echelle (km)	Lien	Echelle (km)	Lien
Ammo	40 - 60	-	X	X	X	X
Arg	60 - 200	+	X	X	60 - 200	+
Ceph	X	X	60 - 200	+	X	X
Eng	60	-	40 - 200	+	X	X
Mer	X	X	X	X	X	X
Mic	X	X	60 - 200	-	40	+
Sar	X	X	160 - 200	+	X	X
Sco	X	X	X	X	X	X
Tra	X	X	X	X	X	X
Trisl	40	-	20 ; 120 - 200	+	X	X
Trism	X	X	80 - 200	-	40	-

Dans notre cas, les relations spatiales observées entre proies et prédateurs s'expriment le plus généralement à des échelles relativement larges (à partir de 60km). Une seule exception, la corrélation entre Alcidés et Capelan (*Trisopterus luscus*) qui est significative à 20km. Les proies montrant une corrélation positive avec les prédateurs sont les Argentines (corrélation positive avec fou de Bassan et mouettes tridactyles), les céphalopodes (avec les alcidés), les anchois (avec les alcidés), le merlan bleu (avec les mouettes tridactyles), les sardines (avec les alcidés) et les capelans (avec les alcidés). Il y a donc un lien positif entre la distribution de ces 6 espèces de proies et la distribution de nos trois espèces d'oiseaux. Trois espèces de poissons ne sont pas du tout liées à la distribution des prédateurs : le chinchard, espèce très largement dominante dans le golfe de Gascogne, le maquereau et le merlu (dans ce dernier cas c'est un résultat attendu car le merlu ne fait pas du tout partie du régime alimentaire des oiseaux). Il est intéressant de noter que la distribution des alcidés est beaucoup plus liée à la distribution des proies que ne le sont les distributions des fous et des mouettes. Ils sont donc probablement de meilleurs indicateurs de la distribution des proies, du moins en ce qui concerne leurs habitats à grande échelle. En effet, les alcidés ont des contraintes énergétiques fortes et des capacités de déplacement réduites. Plus que d'autres espèces présentant des capacités de dispersion plus importante comme les fous ou les mouettes tridactyles, ils doivent donc maintenir leur distribution dans des zones où l'abondance des proies est importante (Ainley *et al.* 2005).

L'absence de corrélation observée dans le cas des fous de Bassan et des mouettes montre que leur distribution en 2001-2002 reflète mal les zones d'habitat des poissons. Ceci peut s'expliquer par une grande variation de leur distribution spatiale d'une année sur l'autre en fonction par exemple des proies disponibles, tandis que les alcidés sont plus inféodés à des habitats particuliers, mieux définis.

6.2.4- Limites de l'étude.

Cette analyse exploratoire est limitée par la contrainte des deux échantillonnages très différents, d'une part la campagne EVOHE et de l'autre les survols ROMER. En effet les méthodes géostatistiques d'analyses spatiales permettant de mettre en relation les distributions des plusieurs variables ont besoin de cas homotopiques, c'est-à-dire de disposer des données de proies et de prédateurs aux mêmes points. Nous avons donc dû harmoniser les deux échantillonnages sur une même grille ce qui réduit la capacité de l'analyse à reconnaître des structures à des échelles fines. Nous avons néanmoins pu mettre en évidence des liens à grande échelle entre les prédateurs (notamment les alcidés) avec certaines espèces de poisson.

Toutefois, seule l'étude des régimes alimentaires de ces oiseaux en hiver pourrait confirmer qu'il existe bien un lien direct entre ces espèces de poissons et nos prédateurs. En effet, les corrélations spatiales observées peuvent tout aussi bien être le fruit de coïncidence des zones d'habitat, sans qu'il existe pour autant de véritable lien trophique. Enfin, notre comparaison s'appuie sur deux échantillonnages très différents du point de vue temporel : les données de prédateurs ne concernent qu'un hiver tandis que les données de proies sont des moyennes calculées sur 15 années. Ceci peut constituer une source d'erreur susceptible d'expliquer l'absence de corrélation spatiale entre proie prédateurs : la distribution des fous de Bassan et des mouettes tridactyles n'est peut être pas corrélée aux distributions des proies des années antérieures. Nous n'avons pas pu tester cette hypothèse de manière robuste car l'échantillonnage EVOHE durant une seule année est relativement restreint dans la zone ROMER (57 points de chalutage) ce qui déjà donne beaucoup de travail aux scientifiques à bord mais fait malheureusement peu pour calculer des corrélations spatiales (cf 1.3.1).

6.3- Evaluation de la pression de prédation exercée par la communauté de prédateurs supérieurs dans le golfe de Gascogne.

6.3.1- Objectif.

L'évaluation de la pression de prédation imposée par les prédateurs supérieurs à la communauté de proies vivant dans un écosystème est un pré-requis indispensable pour intégrer le compartiment des prédateurs supérieurs à des études globales du fonctionnement des réseaux trophiques pélagiques (Pauly *et al.* 2000). L'intégration des prédateurs supérieurs dans ce type d'étude répond à deux objectifs : d'une part quel est l'impact de cette prédation sur la structure des communautés de proies, d'autre part quelles abondances de proies sont nécessaires à la survie des populations de prédateurs supérieurs (Furness 2006 in Boyd *et al.* 2006). Dans cette section, nous présentons des estimations de biomasses consommées, au sein de trois strates bathymétriques et pour 2 saisons différentes, de manière à mettre à disposition de la communauté scientifique des données de base permettant d'incorporer le compartiment des prédateurs supérieurs dans des études du fonctionnement du réseau trophique du golfe de Gascogne.

6.3.2- Démarche de l'analyse.

Pour cette analyse nous avons découpé notre zone d'étude en trois zones distinctes (fig 33a, p. 129), la zone côtière (de profondeur inférieure à 100m ; 35000 km²), la zone du plateau

(comprise entre 100 et 150m de fond ; 35000 km²) et le talus (profondeur supérieure à 150m; 30000 km²). Nous considérons également deux saisons : la saison hivernale (Octobre à Mars) et la saison estivale (Avril à Septembre). L'objectif est de fournir, par saison et par zone, une estimation des biomasses de proies consommées par les prédateurs supérieurs. Après avoir traité chaque communauté séparément dans les paragraphes précédents, nous intégrons dans cette étude à la fois les populations d'oiseaux et de mammifères marins. Nous utiliserons 10 groupes taxonomiques différents, 8 pour les oiseaux : Goélands, Mouettes, Fous, Alcidés, Labbes, Puffins, Sternes et Laridés *sp.* ; et 2 pour les mammifères marins : Petits delphinidés et Globicéphales. Pour cela il nous faut, par saison, par zone, et pour chaque groupe taxonomique (i) une estimation d'abondance ; (ii) un régime alimentaire ; (iii) les besoins énergétiques. La collection de ces données pour toute une communauté peut prendre plusieurs dizaines d'années (Hunt *et al.* 2005) et dans le cas de la communauté de prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne, l'information est parcellaire et inégalement répartie selon les taxons. Nos échantillonnages par survols vont nous permettre de poser la première pierre, c'est-à-dire les estimations d'abondance. Les régimes alimentaires des petits delphinidés ont été détaillés par Pusineri (2006) ; mais peu de travaux de ce genre existent pour les oiseaux marins dans le golfe de Gascogne (mais voir Pasquet 1988). Nous aurons donc recours à une description simpliste du régime alimentaire qui devrait permettre une adaptation de nos résultats dès lors que de nouvelles informations seront à disposition. Enfin, les besoins énergétiques de nos prédateurs ont été estimés à partir d'équations allométriques développées pour d'autres écosystèmes.

6.3.3- Besoin énergétiques et régime alimentaire des oiseaux marins.

Les informations concernant les besoins énergétiques et les régimes alimentaires des différentes espèces d'oiseaux marins sont listées en table 11. Le FMR (KJ/jours) a été calculé pour toutes les espèces selon les équations allométriques développées par Ellis & Gabrielsen (2001) ; à savoir

$22.06 \times m^{0.594}$ (Eq. 5) pour les procellariiformes ;

$3.90 \times m^{0.871}$ (Eq. 6) pour les pélicaniformes et

$11.49 \times m^{0.718}$ (Eq. 7) pour les charadriiformes (m étant la masse de l'oiseau, en grammes). Les valeurs ainsi calculées des FMR sont multipliées par un facteur d'assimilation de 1.33 (*i.e.* nous considérons que 75% de l'énergie ingérée par un prédateur est utilisée, Hunt *et al.* 2005).

Table 11. Besoins énergétiques et régimes alimentaires des différentes espèces d'oiseaux marins. Noms latins ; abréviations utilisées pour les désigner dans la suite de ce document ; masse (en Kg) ; besoins énergétiques journaliers (ou Field Metabolic Rate, FMR exprimé en Kj/g) ; régime alimentaire (proportions en masse) divisé en 4 catégories : Invertébrés variés (Iv), Poissons gras (Pg), Autres poissons (Ap), Céphalopodes (Ce). La colonne « Diet ref » désigne les différentes références dont sont issues les proportions en proies des régimes alimentaires : 1- ICES (2000) Atlantique Nord Ouest, 2- ICES (2000) Mer baltique, 3- ICES (2000) Atlantique Nord Ouest et Hunt et al. (2005), 4- Arcos (2001), 5- Valeurs assumées. En l'absence de valeurs publiées dans le golfe de Gascogne, nous avons choisi, dans la mesure du possible, des valeurs issues d'écosystèmes comparables.

Species	Abb	m (Kg)	FMR	%Iv	%Pg	%Ap	%Ce	Diet ref
<i>Larus argentatus</i>	La	1.15	2409	10	50	40	0	1
<i>Larus fuscus</i>	Lf	0.88	1979	10	30	60	0	2
<i>Larus maritimus</i>	Lm	1.68	3161	10	50	40	0	1
<i>Rissa tridactyla</i>	Rt	0.44	1208	25	75	0	0	1
<i>Larus melanocephalus</i>	Lme	0.28	873	50	50	0	0	5
<i>Uria aalge</i>	Ua	0.99	2163	0	95	5	0	2
<i>Alca torda</i>	At	0.72	1721	0	95	5	0	3
<i>Fratercula arctica</i>	Fa	0.46	1247	0	95	5	0	2
<i>Sterna sandvicensis</i>	Ss	0.24	782	0	50	50	0	1
<i>Sterna hirundo</i>	Sh	0.12	475	5	65	30	0	5
<i>Calonectris diomedea</i>	Cd	0.85	1613	35	25	25	15	1
<i>Puffinus gravis</i>	Pga	0.89	1657	50	25	25	0	1
<i>Puffinus griseus</i>	Pgi	0.79	1544	50	25	25	0	4
<i>Puffinus mauretanicus</i>	Pm	0.50	1177	0	40	60	0	1
<i>Puffinus puffinus</i>	Pp	0.48	1148	50	25	25	0	1
<i>Sula bassana</i>	Sb	3.20	5860	0	95	5	0	1
<i>Catharacta skua</i>	Cs	1.40	2085	10	80	10	0	1
<i>Stercorarius longicaudus</i>	Sl	0.30	690	10	80	10	0	1
<i>Stercorarius parasiticus</i>	Sp	0.47	952	10	80	10	0	1

6.3.4- Composition spécifique des groupes taxonomiques d'oiseaux.

Les espèces d'oiseaux ont été regroupées en 7 groupes taxonomiques distincts ; dont la composition spécifique est résumée dans la table 12. En plus de ces 7 groupes nous incluons celui des laridés, qui correspond à toutes les observations dont l'identification n'a pas été plus précise. La composition spécifique varie en fonction de la zone (côte, plateau ou talus) et/ou de la saison pour les goélands, les mouettes et les puffins. Le regroupement de certaines espèces au sein de groupes taxonomiques permet de tenir compte de la majorité des observations non-identifiées jusqu'à l'espèce, et permet pour des taxons faiblement représentés (sternes et puffins) d'augmenter le nombre de données pour calculer une estimation d'abondance. La composition spécifique de chaque groupe est donnée dans la table ci-dessous, conjointement aux valeurs de FMR et de régimes alimentaires calculées par groupe. Les proportions de chaque espèce au sein d'un groupe ont été calculées à partir des observations identifiées jusqu'à l'espèce, en avion pour les couvertures hivernales ; en avion et bateau pour les couvertures printanières et estivales.

Table 12. Composition spécifique, FMR et régimes alimentaires des groupes taxonomiques utilisés pour calculer les volumes de biomasses consommées par les oiseaux marins dans le golfe de Gascogne, par zone (côte, plateau, talus) et par saison.

Groupe	Saison	Zone	Composition spécifique	FMR	Iv	Pg	Ap	Ce
Goélands	Hiver	cote	72% La ; 11% Lf ; 17% Lm	2489.54	10	47.8	42.2	0
Goélands	Hiver	plateau	59% La ; 13% Lf ; 28% Lm	2563.66	10	47.4	42.6	0
Goélands	Hiver	talus	59% La ; 37% Lf ; 4% Lm	2279.98	10	42.6	47.4	0
Goélands	Ete	cote	50% La ; 50% Lf	2194	10	40	50	0
Goélands	Ete	plateau	10% La ; 90% Lf	2022	10	32	58	0
Goélands	Ete	talus	65% La ; 35% Lf	2258.5	10	43	47	0
Mouettes	Hiver	cote	84% Rt ; 16% Lme	1154.4	29	71	0	0
Mouettes	Hiver	plateau	95% Rt ; 5% Lme	1191.25	26.3	73.7	0	0
Mouettes	Hiver	talus	95% Rt ; 5% Lme	1191.25	26.3	73.7	0	0
Mouettes	Ete	cote	20% Rt ; 80% Lme	940	45	55	0	0
Mouettes	Ete	plateau	86% Rt ; 14% Lme	1161.1	28.5	71.5	0	0
Mouettes	Ete	talus	48% Rt ; 52% Lme	1033.8	38	62	0	0
Alcidés	Année	total	85% Ua ; 10% At ; 5% Fa	2073	0	95	5	0
Sternes	Année	total	85% Ss ; 15% Sh	735.95	0.7	52.3	47	0
Puffins	Hiver	total	10% Cd ; 90% Pp	1194.5	48.5	25	25	1.5
Puffins	Eté	total	2% Cd ; 53% Pga ; 5% Pgi ; 17% Pm ; 23% Pp	1451.8	41.2	27.6	30.9	0.3
Fous	Année	total	100% Sb	5860	0	95	5	0
Labbes	Année	total	97%Cs ; 2%Sl ; 1% Sp	2045.77	10	80	10	0
Laridés	Année	total	?	1600	10	50	40	0

Les paramètres (FMR et régimes alimentaires) de chaque groupe taxonomique correspondent à la moyenne des paramètres des espèces composant le groupe, pondérée par les proportions de chaque espèce au sein du groupe. Pour le groupe des laridés, les valeurs de FMR et de régime alimentaire ont été établies comme une moyenne entre goélands et mouettes.

6.3.5- Besoin énergétiques et régime alimentaire des mammifères marins.

Les informations concernant les besoins énergétiques et les régimes alimentaires des différentes espèces de mammifères marins sont listées en table 13. Pour les petits delphinidés, nous avons utilisé le FMR défini par Pusineri (2006), dont le calcul tient compte de la structure démographique de la population de petits delphinidés (en effet les jeunes individus ont un métabolisme plus important que les adultes, et la relation allométrique n'est pas la même).

En revanche, le calcul du FMR pour les Globicéphales a été fait sur la base de l'équation de Kleiber (1975) qui permet de définir le métabolisme basal :

$$BMR_{(Kcal/jours)} = 70 \times m^{0.75} \text{ (Eq. 8)}, m \text{ la masse en kg en assumant un poids moyen de 1500kg.}$$

Table 13. Besoins énergétiques et régimes alimentaires des différentes espèces de mammifères marins. Même légende que pour la table 3. L'index des références pour les régimes alimentaires (Diet ref) est le suivant : 1- Meynier et al. 2004 ; 2- Spitz et al. 2006a&b ; 3- Pusineri et al. 2007 ; 4- Ringelstein et al. 2006 ; 5- Pauly et al. 1998.

Espèces	Abb	Zone	m (Kg)	FMR	%lv	%Pg	%Ap	%Ce	Diet ref
<i>Delphinus delphis</i>	Dd	côte/plateau	non utilisé	19534	0	80	15	5	1
<i>Stenella coeruleoalba</i>	Sc	côte/plateau	non utilisé	46336	0	0	50	50	2
<i>Tursiops truncatus</i>	Tt	côte/plateau	non utilisé	19534	0	5	85	10	2
<i>Delphinus delphis</i>	Dd	Talus	non utilisé	19534	5	70	15	10	3
<i>Stenella coeruleoalba</i>	Sc	Talus	non utilisé	46336	5	30	45	20	4
<i>Tursiops truncatus</i>	Tt	Talus	non utilisé	19534	0	15	60	25	5
<i>Globicephala melas</i>	Gm	Total	1500	176312	0	0	25	75	5

Le FMR des globicéphales est ensuite calculé à partir du BMR à l'aide de l'équation

$$FMR = BMR \times FA \times FT \text{ (Eq. 9)}$$

Où FA est le facteur d'assimilation, que nous avons fixé à 1.25 (i.e. 80% de l'énergie consommée est utilisée), FT est un facteur de terrain qui dépend de l'activité générale de l'espèce. Il est égal à trois pour les mammifères marins, mais nous l'avons réduit à 2 dans le cas des globicéphales qui sont des animaux plus placides. Nous sommes conscients que la définition de ces paramètres peut paraître hasardeuse dans le cas du globicéphale, espèce pour laquelle très peu d'informations sont à la disposition de la communauté scientifique. Cependant ils peuvent être rencontrés en nombre conséquent dans le golfe de Gascogne, et leur régime alimentaire particulier (composé essentiellement de céphalopodes), en font des consommateurs singuliers au sein de l'écosystème. Nous pensons donc qu'il est important de fournir une base d'information pour cette espèce.

6.3.6- Composition spécifique des groupes de mammifères marins.

Nous n'avons formé que deux groupes taxonomiques pour les mammifères marins, conformément aux estimations d'abondance que nous avons fournies (cf publication n° 2, section 5.1.4). Toutefois la composition spécifique du groupe des petits delphinidés a été définie pour chaque zone et pour chaque saison, de manière à rendre compte le plus finement possible des habitudes alimentaires de ces animaux, qui sont les seuls pour lesquels nos données de régimes alimentaires correspondent à des études ayant été menées dans le golfe de Gascogne. Ces informations sont présentées en table 14.

Table 14. Composition spécifique, FMR et régimes alimentaires des groupes taxonomiques utilisés pour calculer les volumes de biomasses consommées par les mammifères marins dans le golfe de Gascogne, par zone (côte, plateau, talus) et par saison.

Groupe	Saison	Zone	Composition spécifique	FMR	Iv	Pg	Ap	Ce
petits delphinidés	Hiver	Côte	100% Dd	19534	0	80	15	5
petits delphinidés	Hiver	Plateau	83% Dd ; 8,5% Sc ; 8,5% Tt	21812	0	66.8	23.9	9.3
petits delphinidés	Hiver	Talus	51,5% Dd ; 24,25% Sc ; 24,25% Tt	26033	3.8	47	33.2	16
petits delphinidés	Eté	Côte	95% Dd ; 5% Tt	20874	0	76.2	18.5	5.3
petits delphinidés	Eté	Plateau	23% Dd ; 77% Tt	40171	0	22.2	69	8.8
petits delphinidés	Eté	Talus	59% Dd ; 29% Sc ; 12% Tt	22750	3	22	47	28
Globicéphales	Année	Total	100% Gm	176312	0	0	25	75

6.3.7- Estimations d'abondance des oiseaux et mammifères marins.

A partir des données de survols, nous avons procédé au calcul des abondances de chaque groupe taxonomique, par strate bathymétrique et par mois (table 15). La méthode de calcul des abondances est décrite dans la publication n°2, section 5.1.4. Nous rappelons que les intervalles de confiance à 95% ont été définis par bootstrap de bloc (Hall 1995).

Table 15. Estimations d'abondance (arrondies à la centaine près) calculées par groupe, par zone et par date d'échantillonnage. Les estimations d'abondance sur fond blanc correspondent à la période hivernale, et les estimations sur fond grisé correspondent à la période estivale.

Groupe	Date	Cote (<100m)		Plateau (100-150m)		Talus (>150m)	
		estim	IC.95%	estim	IC.95%	estim	IC.95%
Petits delphs	Oct 2001	0	[0_0]	500	[100_1100]	5600	[1700_10600]
Petits delphs	Nov 2001	500	[0_1500]	1500	[200_2600]	900	[100_2400]
Petits delphs	Dec 2001	200	[0_600]	3000	[0_7900]	8800	[2200_17400]
Petits delphs	Jan 2002	1200	[200_2300]	7500	[3600_12000]	17900	[5300_35600]
Petits delphs	Fev 2002	2500	[600_5200]	11400	[6300_17900]	12500	[1400_31500]
Petits delphs	Mar 2002	3000	[900_5800]	5300	[0_13800]	4200	[1100_8100]
Petits delphs	Aug 2002	20900	[2100_43800]	5300	[1300_10400]	28900	[10700_50600]
Petits delphs	Jun 2003	100	[0_200]	100	[0_400]	3700	[100_8900]
Petits delphs	Mai 2004	0	[0_0]	0	[0_0]	900	[100_1700]
Globicéphales	Oct 2001	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Globicéphales	Nov 2001	0	[0_0]	0	[0_0]	300	[0_800]
Globicéphales	Dec 2001	0	[0_0]	0	[0_0]	400	[0_1100]
Globicéphales	Jan 2002	0	[0_0]	0	[0_0]	500	[0_1200]
Globicéphales	Fev 2002	0	[0_0]	1700	[0_5100]	1900	[0_3800]
Globicéphales	Mar 2002	0	[0_0]	200	[0_400]	9000	[500_24100]
Globicéphales	Aug 2002	0	[0_0]	0	[0_0]	2600	[500_5400]
Globicéphales	Jun 2003	0	[0_0]	0	[0_0]	400	[0_1000]
Globicéphales	Mai 2004	0	[0_0]	0	[0_0]	1500	[0_3600]
Labbes	Oct 2001	1500	[800_2200]	1800	[1200_2500]	1200	[600_2000]
Labbes	Nov 2001	800	[300_1500]	700	[200_1400]	400	[100_700]
Labbes	Dec 2001	1300	[400_2000]	1200	[300_2200]	900	[200_1800]
Labbes	Jan 2002	1000	[300_1500]	1100	[500_1900]	600	[100_1100]
Labbes	Fev 2002	800	[400_1300]	1100	[400_1900]	800	[200_1000]

Labbes	Mar 2002	600	[200_1100]	1700	[800_2600]	1000	[300_1800]
Labbes	Aug 2002	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Labbes	Jun 2003	100	[0_300]	0	[0_0]	0	[0_0]
Labbes	Mai 2004	0	[0_0]	100	[0_200]	0	[0_0]
Goélands	Oct 2001	8600	[3700_17100]	1300	[400_2200]	1300	[600_2400]
Goélands	Nov 2001	9800	[2900_20200]	800	[300_1400]	500	[0_1300]
Goélands	Dec 2001	8900	[5000_14600]	800	[300_1200]	200	[0_500]
Goélands	Jan 2002	16900	[3000_42000]	400	[100_800]	2900	[0_8600]
Goélands	Fev 2002	6100	[3500_9200]	2200	[300_5700]	900	[100_1500]
Goélands	Mar 2002	17500	[9400_29400]	2700	[1400_4300]	1900	[1000_2800]
Goélands	Aug 2002	2100	[500_4600]	500	[0_1500]	0	[0_0]
Goélands	Jun 2003	52200	[6700_137800]	20200	[4400_43800]	3900	[0_11300]
Goélands	Mai 2004	11600	[6500_15800]	12400	[2200_28300]	500	[0_1100]
Mouettes	Oct 2001	900	[400_1100]	3100	[1400_5500]	2400	[1300_3000]
Mouettes	Nov 2001	88200	[8000_228800]	12200	[9700_15100]	22800	[10200_41500]
Mouettes	Dec 2001	20500	[14700_27600]	16300	[12300_20600]	20100	[10600_28500]
Mouettes	Jan 2002	18700	[13900_24800]	46300	[31200_67500]	19400	[13600_26500]
Mouettes	Fev 2002	30200	[19700_45800]	50700	[38000_67900]	16300	[11000_21700]
Mouettes	Mar 2002	31200	[15400_53800]	1200	[600_1900]	300	[100_600]
Mouettes	Aug 2002	1100	[200_2300]	2200	[700_4000]	500	[0_1000]
Mouettes	Jun 2003	1500	[200_2900]	100	[0_200]	300	[0_500]
Mouettes	Mai 2004	0	[0_0]	100	[0_300]	1400	[300_2700]
Alcidés	Oct 2001	900	[400_1800]	200	[0_500]	3900	[0_11400]
Alcidés	Nov 2001	26500	[14300_40700]	800	[300_1200]	600	[200_1000]
Alcidés	Dec 2001	33100	[24500_43800]	3600	[2300_4700]	2900	[1700_4600]
Alcidés	Jan 2002	58600	[42600_79400]	23000	[15000_31100]	2100	[700_3000]
Alcidés	Fev 2002	45800	[35300_56300]	20000	[14900_25000]	1500	[800_2400]
Alcidés	Mar 2002	62300	[43000_86700]	7300	[4100_11000]	900	[0_1600]
Alcidés	Aug 2002	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Alcidés	Jun 2003	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Alcidés	Mai 2004	100	[0_300]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Oct 2001	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Nov 2001	100	[0_300]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Dec 2001	300	[0_900]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Jan 2002	1000	[200_1900]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Fev 2002	800	[100_1900]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Mar 2002	9800	[3600_17000]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Aug 2002	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Jun 2003	300	[0_700]	0	[0_0]	0	[0_0]
Sternes	Mai 2004	200	[0_500]	0	[0_0]	0	[0_0]
Puffins	Oct 2001	5500	[2400_10000]	8700	[4600_14100]	4100	[2000_6700]
Puffins	Nov 2001	3900	[1500_6700]	3700	[1600_6400]	1900	[800_3600]
Puffins	Dec 2001	1700	[300_3400]	1600	[800_2700]	3200	[1300_5300]
Puffins	Jan 2002	400	[0_1300]	200	[0_400]	100	[0_300]
Puffins	Fev 2002	0	[0_0]	200	[0_500]	800	[300_1400]
Puffins	Mar 2002	2900	[600_6100]	700	[300_1200]	1200	[100_2800]
Puffins	Aug 2002	2100	[500_4800]	700	[0_1800]	1600	[500_3000]
Puffins	Jun 2003	100	[0_200]	0	[0_0]	100	[0_200]
Puffins	Mai 2004	0	[0_0]	100	[0_300]	200	[0_400]
Fous	Oct 2001	44100	[25300_67400]	28300	[11700_55000]	35900	[16900_63600]
Fous	Nov 2001	20400	[9400_39600]	27200	[11000_43100]	24700	[10500_42200]
Fous	Dec 2001	13500	[9300_18800]	15100	[9400_21100]	42400	[14400_68000]
Fous	Jan 2002	11100	[5300_18300]	45300	[26300_71100]	7500	[4700_9700]
Fous	Fev 2002	7500	[4700_10600]	20000	[12500_29400]	17600	[9200_27300]

Fous	Mar 2002	11700	[8100_16200]	16200	[12600_20000]	8100	[5600_10800]
Fous	Aug 2002	4800	[1600_9200]	7100	[2600_14600]	2700	[600_5800]
Fous	Jun 2003	6100	[3700_9500]	800	[500_1200]	400	[100_700]
Fous	Mai 2004	2800	[1800_4500]	1800	[900_2800]	1200	[500_2000]
Laridés sp.	Oct 2001	3300	[300_7700]	2800	[200_7400]	9700	[100_28500]
Laridés sp.	Nov 2001	1400	[600_2200]	4000	[500_8700]	500	[200_800]
Laridés sp.	Dec 2001	1000	[500_1600]	500	[200_900]	0	[0_0]
Laridés sp.	Jan 2002	4700	[500_11900]	800	[0_1800]	300	[0_500]
Laridés sp.	Fev 2002	4700	[1100_10100]	300	[0_500]	900	[100_2000]
Laridés sp.	Mar 2002	2300	[500_5400]	2700	[300_4700]	700	[100_1500]
Laridés sp.	Aug 2002	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]
Laridés sp.	Jun 2003	3000	[200_6600]	100	[0_100]	0	[0_0]
Laridés sp.	Mai 2004	0	[0_0]	0	[0_0]	0	[0_0]

6.3.8- Calcul des biomasses de proies consommées.

Comme nous l'avons évoqué précédemment, l'estimation des biomasses de proies consommées couple trois sources d'information : les estimations d'abondance ; les besoins énergétiques journaliers et les régimes alimentaires. Ces trois informations sont répertoriées dans les paragraphes précédents. Nous ajouterons ici un mot sur la signification des 4 Classes de proies utilisées : la classe des « invertébrés » est probablement la plus large et regroupe l'ensemble des proies qui ne sont ni des poissons, ni des céphalopodes. La majeure partie d'entre elles se compose de crustacés (euphausiacés). La classe des « Poissons gras » représente les espèces dont la composition est riche en lipide (Sardine, Anchois, Maquereaux, Chinchard, Sprat...). Ce sont des proies à haute valeur énergétique qui forment souvent une partie importante du régime alimentaire des prédateurs supérieurs. Les « autres poissons » regroupent le reste des espèces de poissons (gobies, merlan bleu, tacaud, atherines...) ; enfin la classe des céphalopodes (majoritairement sépiolidés) correspond aux sèches et calamars. Les valeurs énergétiques moyennes de chaque classe de proie sont issues de ICES (2000), à savoir : 4.5 KJ.g⁻¹ pour les invertébrés ; 6 KJ.g⁻¹ pour les poissons gras ; 5 KJ.g⁻¹ pour les autres poissons ; et 5.5 KJ.g⁻¹ pour les céphalopodes. Pour aboutir aux biomasses consommées par groupe, par saison et par zones, nous évaluons d'abord les besoins énergétiques :

Soit un groupe g (parmi les 10), une zone z (côte, plateau ou talus) et une saison s (été ou hiver), l'énergie nécessaire à la survie des individus de ce groupe, dans cette zone et à cette saison, $EC_{g,z,s}$, est égale à :

$$EC_{g,z,s} = N_{g,z,s} \times FMR_{g,z,s} \times 182.5 \text{ (Eq. 10)}$$

Où $N_{g,z,s}$ est l'abondance moyenne des individus du groupe g , dans la zone z , à la saison s ; $FMR_{g,z,s}$ les besoins énergétiques journaliers de ce groupe, et 182.5 correspond au nombre de jours de la saison (nous considérons 182.5 jours d'hiver et 182.5 jours d'été).

$BC_{g,z,s}$ la biomasse consommée par le groupe g , dans la zone z et à la saison s est ensuite obtenue par le calcul suivant:

$$BC_{g,z,s} = EC_{g,z,s} / (Iv_{g,z,s} \times Viv + Pg_{g,z,s} \times Vpg + Ap_{g,z,s} \times Vap + Ce_{g,z,s} \times Vce) \quad (\text{Eq. 11})$$

Où $Iv_{g,z,s}$, $Pg_{g,z,s}$, $Ap_{g,z,s}$, $Ce_{g,z,s}$, correspondent respectivement à la proportion en masse d'invertébrés, de poissons gras, d'autres poissons et de céphalopodes dans le régime alimentaire du groupe g , dans la zone z à la saison s . Viv , Vpg , Vap et Vce sont les valeurs énergétiques assumées des différents types de proies (respectivement 4.5 ; 6 ; 5 et 5.5 KJ.g^{-1}). Les biomasses consommées pour un type de proie seront obtenus en multipliant les biomasses consommées $BC_{g,z,s}$ par la proportion de ce type de proie dans le régime alimentaire (par exemple les biomasses consommées de poisson gras se calculent

$$BC_{g,z,s} \times Pg_{g,z,s}).$$

6.3.9- Résultats : estimations des biomasses de proies consommées.

Les quantités de biomasses extraites par les populations d'oiseaux et de mammifères marins dans le golfe de Gascogne (avec leurs intervalles de confiance à 95% issus des intervalles de confiance des estimations d'abondances) ont été évaluées à 72 900 tonnes (19 800 – 149 300), qui se répartissent comme suit par saison et par zone (fig 33b). A la côte : 8 800 t (4 600 – 14 700) en hiver et 7 000 t (1 200 – 15 000) en été ; sur le plateau : 11 500 t (4 700 – 21 500) en hiver et 3 800 t (900 – 7 800) en été ; sur le Talus : 23 900 t (4 300 – 53 900) en hiver et 17 700 (3 900 – 36 300) en été. Les figures 33c,d,e,f montrent comment ces biomasses se répartissent entre les différents types de proies. Bien que ces estimations soient associées à d'importants intervalles de confiance (qui reflètent les intervalles de confiance des estimations d'abondance), elles révèlent néanmoins que l'ordre de grandeur des valeurs de biomasses consommées est le même que pour les volumes de poissons débarqués par les activités de pêche du golfe de Gascogne (env 60 000 tonnes par an de petits poissons pélagiques incluant maquereaux, sardines, anchois, sprats, merlus, débarquements moyens calculés depuis 1974 sur les zones ICES VIIIa et VIIIb, Irigoien *et al.* 2007). Nos résultats (0.79t/km² pour oiseaux et mammifères marins) dans le golfe de Gascogne sont en accord avec ce qui est observé dans d'autres écosystèmes (généralement entre 0.5 et 1 t/km² en comptant seulement les oiseaux, Furness 2006).

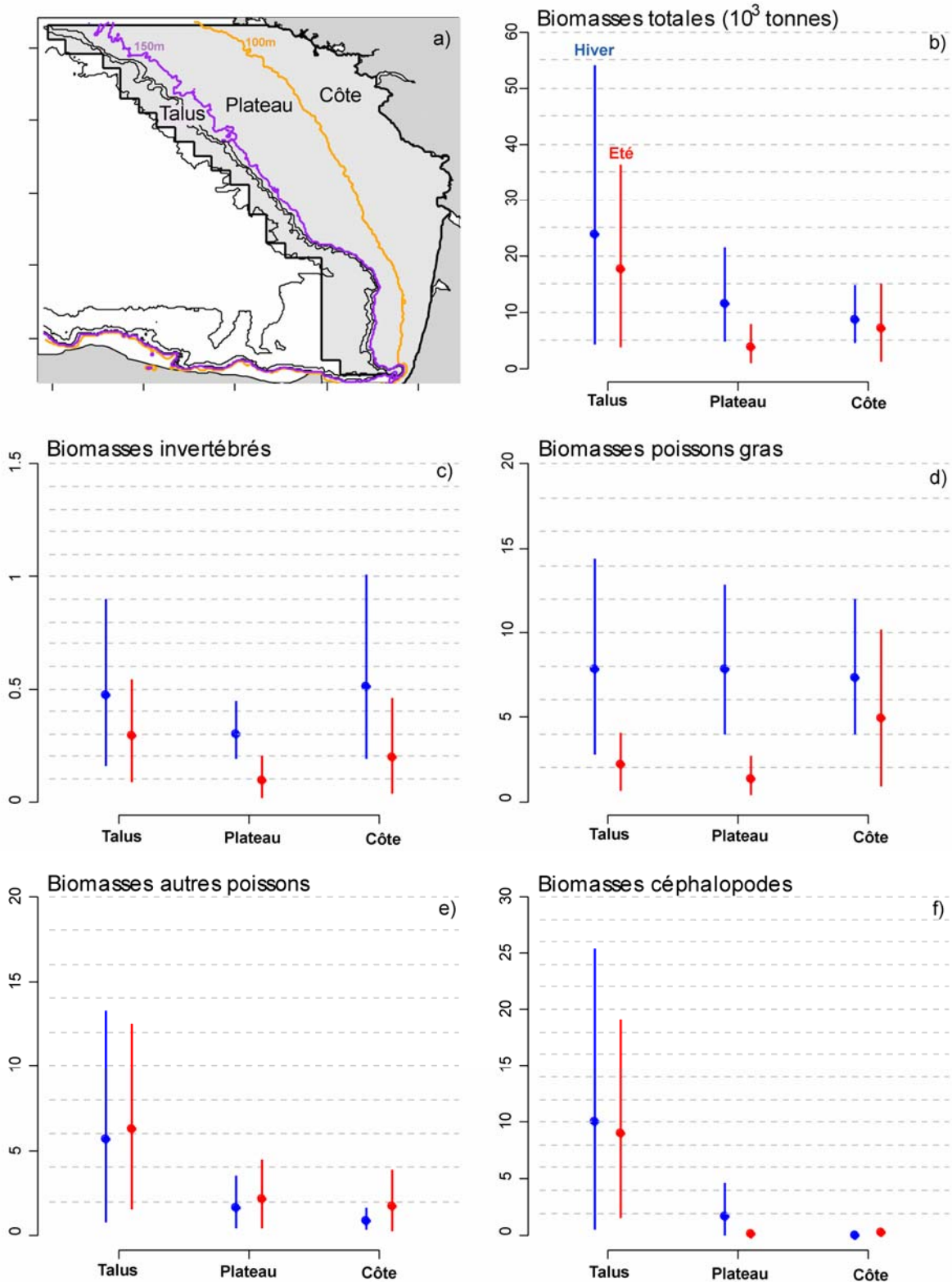


Fig 33. a) délimitation des 3 zones pour lesquelles des estimations de biomasses consommées ont été effectuées ; b) biomasses totales consommées par zone en milliers de tonnes ; c) sub-total invertébrés ; d) sub-total poissons gras ; e) sub-total autres poissons ; f) sub-total céphalopodes.

Les figures suivantes (hiver : fig 34 et été : fig 35) montrent l'importance respective des consommations de chaque espèce, et permet d'identifier les principales espèces prédatrices :

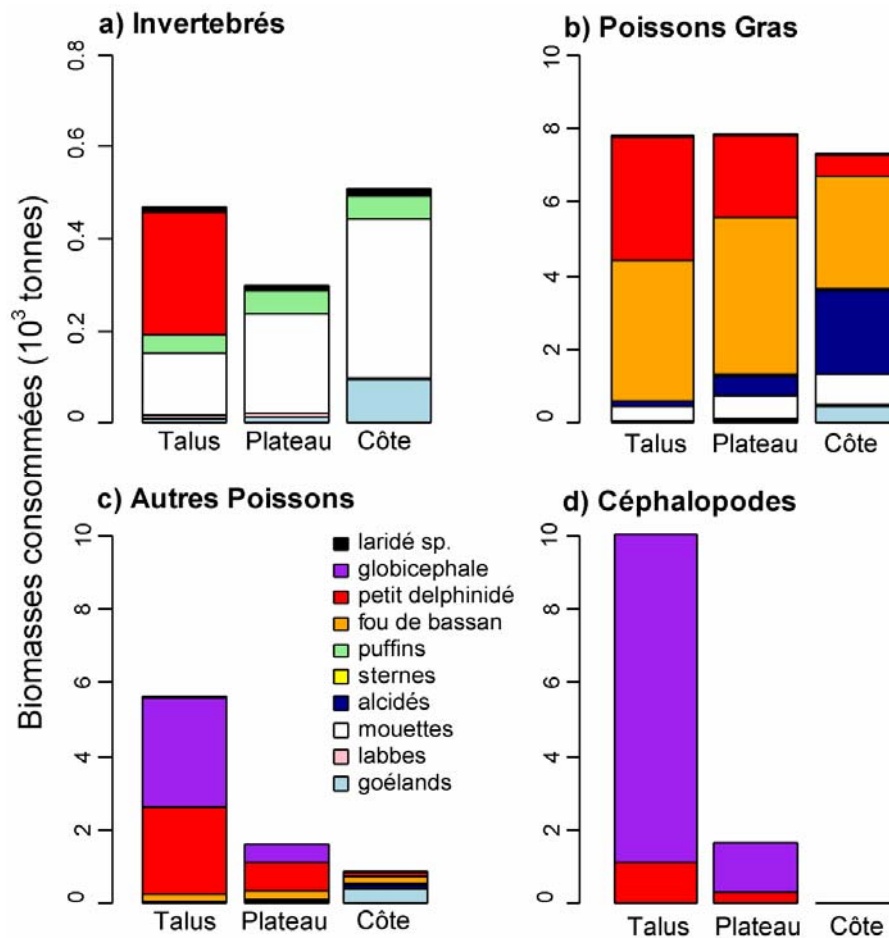


Fig 34. Consommations estimées par groupe taxonomique et par zones, en hiver.

En hiver, les principaux consommateurs d'invertébrés sont les mouettes, les goélands et les puffins qui sont responsables de plus de 95% des prélèvements à la côte et sur le plateau continental. Sur le talus, les petits delphinidés consomment également une part importante (plus de 50%) des invertébrés. Les consommations de poissons gras sont remarquablement homogènes selon les zones, avec à la côte une influence importante des consommations des fous de Bassan et des guillemots ; tandis que sur le plateau et le talus ce sont les fous de Bassan et les petits delphinidés qui en consomment la majeure partie. Dans une moindre mesure, mouettes et goélands participent significativement à la consommation des poissons gras. Contrairement aux consommations de poissons gras, les consommations d'autres poissons sont faibles à la côte et sur le plateau, et augmentent au talus, notamment du fait de la présence des globicéphales. Le même type de pattern (encore plus accentué) est observé dans le cas des consommations de céphalopodes. Les mammifères marins (petits delphinidés et globicéphales) sont les principaux prédateurs d'autres poissons et de Céphalopodes.

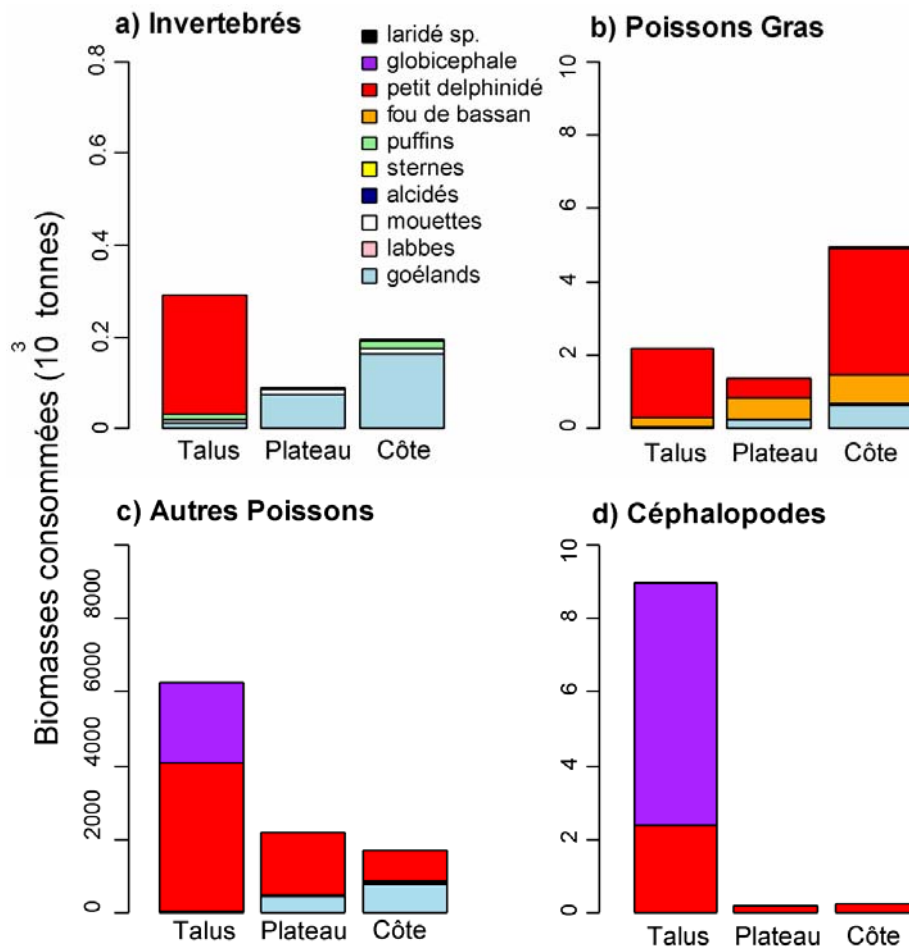


Fig 35. Consommations estimées par groupe taxonomique et par zones, en été.

En été, alors que la plupart des oiseaux ont quitté le golfe de Gascogne pour aller sur leur site de reproduction, les mammifères marins deviennent les principaux prédateurs du golfe, en particulier sur le talus, et consomment à eux seuls plus de 80% des proies. Si les populations d'oiseaux ont diminué, les populations de mammifères marins semblent d'ailleurs avoir augmenté (cf publication n°2), bien que le faible nombre de survols effectués en été (3), associé à une grande variabilité dans les estimations d'abondance obtenue (cf publication n° 2) laisse encore quelques doutes sur ce sujet, doutes que seul un effort d'échantillonnage plus important sur une période plus large pourrait permettre de lever. Les seules autres espèces d'oiseaux dont l'influence reste significative sont les fous de Bassan (pour les consommations de poisson gras) et les goélands (à la côte et sur le plateau ; pour les invertébrés, les poissons gras et les autres poissons).

6.3.10- Synthèse.

Bien que ces estimations constituent une première pour le golfe de Gascogne ; elles doivent être considérées avec précaution compte-tenu des approximations qui ont été faites. Tout

d'abord, l'absence de données concernant les régimes alimentaires des oiseaux est un problème sérieux, notamment parce qu'il nous empêche de donner des estimations de consommation de proies par espèce. Ce type d'information est pourtant nécessaire dans le cadre de problématiques de gestion car il permet d'évaluer précisément quelles biomasses d'espèces commerciales sont consommées. C'est également une donnée fondamentale dans la construction de modèles de réseaux trophique qui permet de savoir sur quelle(s) communauté(s) de proie(s) la prédation a un impact important. La connaissance du régime alimentaire doit également permettre d'affiner l'estimation des valeurs énergétiques des proies et d'aboutir à des biomasses consommées plus proches de la réalité. Les très larges intervalles de confiance observés sont en partie dus à quelques groupes (par exemple les petits delphinidés et surtout les globicéphales), dont les estimations d'abondance sont peu précises faute d'observations mais qui sont par ailleurs de très gros consommateurs potentiels. Enfin notre étude se cantonne aux oiseaux et aux mammifères marins, nous ne tenons aucun compte de la pression de prédation qui pourrait être exercée par de gros poissons prédateurs comme les thons ou les requins, espèces pour lesquelles nous ne pouvons estimer les abondances. Nous pouvons néanmoins tirer un certain nombre de conclusions par rapport à cette étude:

- (1) Le talus continental est la zone du golfe de Gascogne qui est soumise à la plus forte pression de prédation, que ce soit en période hivernale ou estivale.
- (2) Un petit nombre d'espèces de prédateurs (Fous de Bassan ; Alcidés ; Mouettes et Goélands chez les oiseaux ; Dauphins communs ; Grands Dauphins et Globicéphales chez les mammifères marins) consomment à eux seuls la grande majorité des ressources exploitées par la communauté de prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne.

6.4- Conclusion sur l'étude proie-prédateur.

Nous avons dans ce chapitre tenté de relier la communauté des prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne à la communauté de leurs proies, de deux manières : par des liens spatiaux établis sur la base de deux échantillonnages très différents ; et par une estimation de biomasses consommées qui fait un certain nombre d'hypothèses sur les régimes alimentaires et les besoins énergétiques des prédateurs dans le golfe de Gascogne. Nous montrons que la distribution des prédateurs supérieurs peut être reliée à la distribution de leurs proies dans un certain nombre de cas, il existe notamment un lien fort entre guillemots, capelan *Trisopterus luscus* et anchois *Engraulis encrasicolus*. La pression de prédation imposée au golfe de Gascogne par l'ensemble des oiseaux et mammifères marins est d'un ordre de grandeur comparable à celle imposée par les activités de pêche. Compte tenu des informations dont

nous disposons sur la distribution des principales espèces prédatrices (cf chapitre 5), la majeure partie de cette pression de prédation doit se répartir en zone côtière, à proximité des panaches fluviaux ; et le long du talus continental en particulier au sud et au nord-ouest du golfe. Ces zones sont également les plus exploitées du golfe (Morizur *et al.* 1999). Nos résultats doivent maintenant être confirmés et approfondis par des études complémentaires. Nous pensons notamment à un échantillonnage en simultané des proies et des prédateurs, qui est actuellement entrepris au printemps pendant les campagnes PELGAS mais qui pourrait également être fait en hiver durant la période où mouette tridactyle et alcidés sont abondants ; et à des études approfondies du régime alimentaire des oiseaux marins en hiver. Ces deux types d'analyses manquent pour l'instant à notre étude et permettraient sans doute d'obtenir des conclusions plus définitives.

7- Distribution spatiale et stratégie de recherche alimentaire.

Ce dernier chapitre s'attaque à un aspect plus fondamental de l'écologie des prédateurs marins et traite de leur stratégie de recherche alimentaire à travers le modèle d'étude « fou de Bassan ». L'objet de l'étude est la mise en évidence des processus écologiques et comportementaux qui sont à l'œuvre chez les prédateurs marins et qui leur permettent de localiser une ressource imprévisible dans un milieu très dynamique dont l'hétérogénéité peut être difficile à distinguer. Nous avons pour cela développé des méthodes de caractérisation des patrons de distribution à l'échelle spatiale des interactions inter-individuelles. C'est à partir des caractères de ces patrons que nous allons identifier les processus écologiques qui en sont à l'origine. Notre démarche s'appuie sur des prédictions qui identifient, pour chaque type de patron de distribution possible, une stratégie de recherche alimentaire particulière. Notre travail se place dans le cadre théorique des stratégies de recherche alimentaire sociales, au sens où le succès de recherche alimentaire (« foraging success ») d'un fou de Bassan dépend non seulement de sa propre stratégie, mais également du succès des autres et des interactions qu'il entretient avec ses conspécifiques (Giraldeau & Caraco 2000).

7.1- Vivre en groupe.

Le fait de passer tout ou partie de sa vie en groupes mono-spécifiques est un phénomène très répandu dans tout le règne animal, des organismes les plus simples aux organismes les plus complexes. Nous allons évoquer brièvement dans les sections suivantes la définition de groupe, puis nous évoquerons un des processus écologiques important lié à la vie en groupe : le partage de l'information entre membre du groupe, ses implications écologiques et évolutives.

7.1.1- Ce qui définit un groupe.

Plusieurs auteurs ont successivement proposé des définitions pour un groupe d'animaux : la définition de Wilson (1975) était la suivante : « un ensemble d'organismes appartenant à la même espèce, qui restent ensemble pendant une certaine durée et qui interagissent entre eux plus qu'ils n'interagiraient avec d'autres individus extérieurs au groupe ». Plus tard, Lee (1994) proposa « lorsque deux organismes ou plus vivent ensemble ils constituent une unité sociale ». Les concepts communs à ces deux définitions sont la notion d'interaction entre membre du groupe et le fait que l'existence du groupe a une durée dans le temps. Pour faire le lien avec notre sujet de thèse, nous pourrions dire qu'un groupe est un ensemble d'individus auto-corrélés dans l'espace et le temps.

Selon les modèles d'étude, un animal passera toute ou partie de sa vie dans un groupe, avec ou non une séparation claire entre la phase solitaire et la phase en groupe. Dans le cas spécifique des fous de Bassan, nous nous intéressons à des groupes éphémères et dynamiques qui se forment en mer, pendant la période d'hivernage durant laquelle les fous de Bassan passent l'intégralité de leur temps en mer.

7.1.2- Partage de l'information au sein d'un groupe.

Une des notions les plus importantes est la notion d'interaction entre membres du groupe. En effet dans un contexte évolutif, lorsque qu'un groupe se forme il faut qu'il confère un avantage à chacun des individus qui le composent, pour que ce comportement grégaire puisse se maintenir au fil des générations. L'avantage ne peut venir, directement ou indirectement, que des interactions que chaque individu entretient avec les autres, qui n'existent pas lorsque l'animal est isolé et qui, selon le cas, permettent par exemple de trouver sa nourriture plus facilement, de diluer le risque de prédation, ou d'augmenter la vigilance (krause & Ruxton 2002). Parmi les mécanismes par lesquels les membres d'un groupe interagissent entre eux, le partage et l'échange d'information est un processus écologique très puissant impliqué dans l'obtention de nombreux bénéfices dus au groupe. Un exemple classique est l'augmentation de la vigilance vis-à-vis des prédateurs, « the many-eye theory » dont l'une des prédictions est que la capacité du groupe à détecter l'approche d'un prédateur augmente avec sa taille (Godin & Morgan 1985, Ruxton 1996). Le partage et l'échange d'information peut également servir à détecter et à évaluer la qualité d'une ressource, un patch de nourriture (Ruxton *et al.* 1995 ; Giraldeau & Beauchamp 1999) ou un partenaire sexuel (Nordell & Valone 1998 ; Doliguez *et al.* 2002).

7.1.3- Différents types d'information.

Chez les animaux, l'acquisition de l'information se fait selon trois voies : l'échantillonnage de l'environnement présent (on parle d'information personnelle), l'expérience acquise au cours du temps passé et l'information « sociale », acquise par l'observation des autres individus (Valone & Templeton 2002). L'information sociale peut être acquise directement par communication active entre les animaux ou indirectement, par des signaux ou des comportements qui sont révélateurs d'un événement particulier, par exemple un comportement de prédation. La notion d' « information publique » se réfère à l'ensemble de l'information (1) socialement acquise et (2) permettant d'évaluer la qualité d'une ressource (Valone & Templeton 2002).

Bien que le concept d'information publique s'applique très fortement dans le cas des groupes d'individus, il s'étend également au-delà de la notion de groupe puisque des organismes solitaires peuvent également bénéficier ou transmettre de l'information publique au hasard de leurs rencontres avec d'autres congénères ou avec des indices laissés par eux (Clark 2007). De même au sein des groupes l'information peut être transmise directement et indirectement, l'information publique n'est donc qu'une partie de l'information circulant au sein d'un groupe.

7.2- Etude des stratégies de recherche alimentaires sociales.

L'information publique permet aux organismes de localiser et d'évaluer la qualité d'une ressource. Des modèles théoriques ont donc été développés pour décrire la nature de cette information, ses différents modes d'acquisition et la manière dont les animaux exploitent cette information. Aujourd'hui, deux types de modèles dominent les études des stratégies de recherche alimentaire dites « sociales » (Giraldeau & Caraco 2000). Il s'agit de la stratégie producteur/profiteur (« producer/scrounger », Barnard & Sibly 1981) et de la théorie du partage de l'information (« information sharing », Ruxton *et al.* 1995). Ces deux modèles ont été construits pour expliquer comment des animaux recherchaient leur nourriture dans un environnement où la ressource est distribuée en patches relativement difficiles à trouver, ce qui est le cas dans le milieu marin. L'objectif de notre étude est de développer des outils de statistiques spatiales qui permettent la discrimination empirique entre ces deux modèles théoriques, en nous appuyant sur les structures spatiales à fine échelle existant entre les membres d'un même groupe.

7.2.1- Le modèle « producteur/profiteur ».

Ce modèle développé par Barnard & Sibly en 1981 fut basé sur la théorie des jeux: chaque individu « joue » un jeu où deux stratégies sont possibles. A chaque nouvelle « partie », chaque individu doit choisir entre l'une ou l'autre stratégie. La première stratégie est celle du « producteur », autrement dit celui qui recherche la nourriture pour son propre compte sans se soucier de ce que font les autres. La deuxième stratégie, celle du « profiteur », est la stratégie de ceux qui cherchent uniquement à détecter et à profiter des trouvailles des autres, ce qui leur permet d'économiser l'énergie nécessaire à la détection de nourriture par eux-mêmes, ou de pallier à leur propre manque d'expérience ou d'efficacité. Dans ce modèle, les individus peuvent passer d'un type de comportement à l'autre de manière successive, mais ils ne peuvent pas être à la fois producteur et suiveur. En outre, le modèle « producteur/profiteur »

est fréquence-dépendant : plus il y a d'individus profiteurs, et plus les bénéfices des profiteurs diminueront. En revanche selon le cas considéré, les bénéfices des producteurs pourront être affectés de différentes manières par l'augmentation du nombre de profiteur dans la population (tout dépend du coût imposé par les profiteurs aux producteurs). Néanmoins, cette propriété « fréquence dépendante » permet aux proportions de producteurs et de profiteurs au sein d'un groupe de tendre vers un équilibre stable (Giraldeau & Caraco 2000).

7.2.2- Le modèle « partage de l'information ».

Le modèle « partage de l'information » se distingue du modèle « producteur/profiteur » par l'hypothèse que les animaux recherchent leur nourriture et surveillent les autres individus simultanément (Clark & Mangel 1984). Dans ce modèle, les animaux ne font pas de choix entre deux stratégies mais ont la possibilité de rejoindre ceux qui ont trouvé de la nourriture avant eux. Dans sa forme la plus simple la seule stratégie stable issue du modèle de partage de l'information était qu'un individu en rejoignait un autre à chaque fois que ce dernier avait trouvé un patch de proie, ce qui conduisait à la prédiction simpliste qu'une seule stratégie inflexible ne devait être observée dans la nature (Giraldeau & Beauchamp 1999). L'ajout explicite de la dimension spatiale dans les modèles de partage de l'information a cependant permis de résoudre ce problème (Ruxton *et al.* 2005), en introduisant un coût au fait de rejoindre un autre individu. Ce coût correspond à la dépense énergétique nécessaire au déplacement jusqu'au patch trouvé par le dit congénère. Ainsi le bénéfice espéré par un individu décidant d'en rejoindre un autre peut varier en fonction de la distance qui sépare l'individu du patch de nourriture repéré par l'autre. Si le temps de voyage est long, le patch de nourriture risque d'être déplété partiellement ou complètement au moment où l'individu le rejoint. Ces éléments permettent de diminuer l'attractivité d'un patch de nourriture découvert par un autre, et ajoutent de la flexibilité aux prédictions issues des modèles de partage de l'information : ce nouveau modèle fait l'hypothèse de l'existence d'une distance de regroupement critique (« critical joining distance ») en deçà de laquelle tout événement de prédation repéré par un prédateur entraînera un comportement de rapprochement de la part de ce prédateur. Cette distance ne sera pas affectée par la disponibilité des proies, mais elle augmentera lorsque les prédateurs se déplacent rapidement, lorsque la nourriture est difficile à trouver, lorsque les prédateurs sont en faible densité et lorsque les patches de nourritures restent longtemps disponibles.

7.2.3- Du modèle à la réalité.

Deux modèles différents ont donc été proposés pour définir les processus d'interaction existant entre prédateurs cherchant leur nourriture en groupe. Le modèle producteur/profiteur est une approche séquentielle, avec à l'intérieur de chaque séquence un seul comportement possible par individu. Le modèle « partage de l'information » est au contraire une approche plus continue, où le fait de rejoindre ou non un autre individu s'exprime en termes de probabilités qui peuvent être conditionnées à différents paramètres. Ces deux modèles font des hypothèses différentes, et le choix de l'un ou de l'autre repose surtout sur des critères théoriques. Nous nous sommes basés sur ces modèles pour définir différentes stratégies de recherche alimentaire possibles dans le cadre d'individus recherchant leur nourriture au sein d'un groupe. Nous avons ensuite associé chaque type de comportement à une prédiction sur l'organisation spatiale des individus entre eux au sein du groupe. En effet, dès lors que la transmission de signaux et d'information se fait de proche en proche, la conformation spatiale des individus au sein d'un groupe aura une influence sur cette transmission d'information, et sera révélatrice du type d'interaction que les individus entretiennent entre eux. Enfin, nous avons développé des méthodes statistiques d'analyse spatiale pour caractériser les structures spatiales des individus à fine échelle, de manière à discriminer parmi les structures prédites lesquelles étaient effectivement rencontrées dans la réalité.

7.3 Modèle et site d'étude.

7.3.1- Rechercher sa nourriture en milieu marin.

Nous l'avons brièvement évoqué plus haut, le milieu marin possède des caractéristiques particulières. C'est un milieu très dynamique, caractérisé par un paysage discontinu mais dont les frontières, en évolution perpétuelle, sont difficiles à détecter (Steele 1989). Les petits poissons pélagiques sont une ressource mobile, agrégée en patchs très riches mais difficiles à localiser. De ce fait, la ressource alimentaire des prédateurs supérieurs marins n'est pas monopolisable, au contraire de ressources en quantité plus limitées et plus prévisible. Cet aspect « non monopolisable » est très important car il réduit le coût de compétition associé à l'exploitation d'un même patch de nourriture par plusieurs prédateurs. De fait, il est fréquent d'observer plusieurs prédateurs marins parfois d'espèces très différentes en train de se nourrir en association à partir d'un seul et même banc de poisson (voire pour exemple Clua & Grosvalet 2001). Les prédateurs marins et en particulier les oiseaux ont un métabolisme très énergétique (Ellis & Gabrielsen 2002) qui requiert des apports de nourriture fréquents. Dans

ce contexte, ils ont développés des stratégies de recherche alimentaire permettant de satisfaire leurs besoins, donc impliquant chaque jour d'identifier des zones propices à leurs besoins alimentaires. Ces stratégies complexes se basent d'une part sur l'échange d'information et sur l'utilisation d'indices indirects de toute nature (Buckley 1997, Grunbaum & Veit 2003, Silverman *et al.* 2004), d'autre part sur des stratégies individuelles de recherche et de déplacement hiérarchique au sein d'un milieu dont les propriétés sont elles mêmes hiérarchiques (Fauchald *et al.* 1999). Ainsi, les propriétés particulières du milieu marin ont conduit les prédateurs à développer des stratégies de recherche alimentaire adaptée, et le déficit d'indices apparents permettant de localiser et de prédire la position des patches de nourriture a favorisé le développement de stratégies utilisant l'information publique.

7.3.2- Le fou de Bassan comme modèle d'étude.

Nous avons choisi d'utiliser le fou de Bassan comme modèle d'étude car il présentait plusieurs caractéristiques et avantages qui permettaient l'étude des stratégies de recherche alimentaire. Tout d'abord, le fou de Bassan est un « plongeur en piqué » ou « plonge diver » ce qui signifie qu'il parcourt la mer sur de grandes distances pour trouver de la nourriture et que, dès qu'il l'a repérée, il adopte un comportement très particulier pour attraper ses proies : il plonge ; parfois de plusieurs dizaines de mètres de haut. Il a déjà été observé que le plongeon d'un fou était un stimulus auquel les fous avoisinants répondaient en plongeant à leur tour (Nelson 2002). De ce point de vue, le fou de Bassan est un informateur passif qui, de par son comportement de prédation particulier, délivre de manière automatique et non ambiguë un signal à ses congénères sur la présence de nourriture à l'endroit où il plonge. En plus de ce signal passif, les fous de Bassan émettent fréquemment des appels lorsque des proies sont repérées, nous l'avons observé par exemple lorsqu'un chalutier rejette des poissons.

Le fou de Bassan est une espèce de grande envergure (environ 1.50m) et les adultes ont un plumage blanc, avec la pointe des ailes noires et la tête jaune-orangée. Ces caractéristiques en font un animal très visible et détectable de loin dans un paysage uniforme tel le milieu marin. Ce n'est pas le cas des juvéniles qui sont dotés d'un plumage brun cryptique. Cette différence de couleur de plumage entre adultes expérimentés et juvéniles de la première année nous permettra d'ailleurs de formuler des hypothèses quand à l'avantage sélectif que cela peut procurer aux jeunes (voir aussi Bretagnolle 1993). De part sa taille et son plumage particulier, le fou de Bassan est une cible facile pour les observateurs embarqués en avion, qui détectent à

coup sûr les adultes (cf. Chapitre 4) et peuvent difficilement les confondre avec une autre espèce d'oiseau.

Nous avons donc affaire à une espèce qui présente toutes les caractéristiques requises pour l'étude des stratégies de recherche alimentaire sociale : (1) il vit dans un milieu très dynamique ; (2) il traque une ressource imprévisible distribuée en patches (des bancs de poissons situés en surface), non monopolisable, et dont la durée de vie est courte ; (3) il délivre un signal non ambigu à ses congénères lorsqu'il est engagé dans une activité de chasse ; (4) il peut être observé en groupe allant jusqu'à plusieurs centaines d'individus ; (5) il présente un plumage facilement détectable et reconnaissable par des observateurs ou par d'autres individus conspécifiques ; et enfin (6) il est très largement distribué dans notre zone d'étude, le golfe de Gascogne.

7.3.3- Démarche de l'étude.

Notre étude se décompose en deux parties, chacune comportant des développements statistiques propres qui ont été effectués en collaboration étroite avec l'unité de biostatistique et processus spatiaux de l'INRA d'Avignon. La première partie vise à identifier des groupes de fous de Bassan potentiellement en interaction, c'est-à-dire où l'information est susceptible de circuler d'individus en individus. Une seconde partie de l'étude se focalise sur l'organisation spatiale des individus au sein des groupes. Dans cette étude, nous proposons des prédictions permettant de relier une stratégie de recherche alimentaire spécifique à un patron de distribution spatial donné.

7.4- Définition des groupes.

La première étape de notre travail consiste à définir des groupes de fous de Bassan potentiellement en interaction. L'idée est de déterminer jusqu'à quelle distance les oiseaux sont susceptibles de collecter l'information publique émanant d'un autre oiseau.

7.4.1- Problématique.

Le problème de cette analyse est de pouvoir repérer des groupes d'oiseaux indépendants les uns des autres au sein d'une population présentant des structures complexes à différents niveaux d'échelle. Notre hypothèse de base est que la population des fous de Bassan se structure selon deux niveaux hiérarchiques : le premier niveau correspond à la distribution des groupes d'oiseaux, qui peut être directement reliée aux caractéristiques de leur environnement. Le second niveau correspond à la distribution des individus au sein des

groupes, dont la structure peut varier en fonction du type d'activité engagée par le groupe (recherche alimentaire, repos ou prédation). Nous faisons l'hypothèse que ces groupes sont indépendants les uns des autres, car séparés par une distance supérieure à la distance maximale jusqu'à laquelle des individus peuvent partager de l'information. Le problème de l'identification des groupes se traduit en terme statistique par l'identification d'agrégats indépendants au sein d'une population ; agrégats pouvant être distribués de manière non-stationnaire (sous l'influence de facteurs environnementaux) et pouvant présenter différents types de structure spatiale (selon le type d'activité des membres du groupe). Pour pouvoir analyser les structures spatiales au sein des agrégats, ces agrégats doivent être identifiés et définis. Ce travail a fait l'objet d'une réflexion générale sur les méthodes d'identification des agrégats de points au sein d'une population, et qui a donné lieu à l'écriture d'une publication située en Annexe 3. Nous décrivons dans la section suivante l'application de cette réflexion au cas précis de la distribution spatiale des fous de Bassan le long du transect.

7.4.2- Détermination de la distance d'interaction maximale entre fous de Bassan.

Le premier objectif de notre travail est de déterminer la distance maximale jusqu'à laquelle deux fous de Bassan peuvent échanger de l'information et donc peuvent être considérés comme appartenant au même groupe. Nous appellerons cette distance " R_0 ". D'un point de vue strictement spatial, cette distance peut se définir comme la distance à partir de laquelle la position d'un fou n'a pas d'influence sur la position d'un autre fou, autrement dit la distance à partir de laquelle les positions spatiales de deux fous de Bassan peuvent être considérées statistiquement indépendantes. A partir de cette hypothèse, nous avons construit un test statistique qui a donc pour objectif de déterminer la distance minimale à laquelle les positions de deux fous de Bassan sont indépendantes.

Ce test a été développé en une seule dimension, et considère le processus ponctuel défini par la projection orthogonale de la position des oiseaux le long de la ligne du transect (fig 36a). La variable utilisée est la longueur des segments séparant deux observations contigües, et c'est la loi de distribution statistique de cette variable qui nous permettra de déterminer à partir de quelle distance deux observations sont spatialement indépendantes. Le test est une procédure itérative, qui est appliqué à une succession croissante de distances R possibles. Nous avons fait le test pour des distances allant de 100 à 5000 mètres, avec un incrément de 100 mètres.

Considérons un processus ponctuel poissonnien, dont la propriété est de générer des patrons de distribution caractérisés par une succession de points disposés aléatoirement le long d'une ligne. Sous cette hypothèse d'indépendance spatiale des points, la distribution statistique des longueurs des segments séparant ces points suit une loi exponentielle de paramètre λ , l'intensité du processus ponctuel (Hall 1988). Dans un premier temps, pour une distance R donnée, des groupes potentiels d'oiseaux sont définis tels que dans un groupe chaque oiseau est séparé de ses voisins d'une distance inférieure à R . A l'inverse, chaque groupe d'oiseau est séparé de ses voisins par une distance supérieure à R . Une fois les groupes potentiels ainsi formés, nous pouvons tester si la distribution spatiale des groupes est aléatoire le long du transect, en regardant si la distribution statistique de la longueur des segments séparant ces groupes correspond bien à une distribution exponentielle. Plus formellement, nous écrivons que:

Soit x le point situé à l'extrémité droite d'un groupe n donné, et y le point situé à l'extrémité gauche du groupe $n+1$ suivant le long du transect. Si la distribution des groupes est un processus ponctuel poissonnien (aléatoire) d'intensité λ , alors la probabilité de trouver y à n'importe quel endroit $Si = s + ds$ s'écrit $\lambda(s)ds$ lorsque $s > x + R$ et est égale à 0 lorsque $x < s < R$.

Soit l la longueur du segment séparant n et $n+1$. Sous l'hypothèse que l'intensité du processus ponctuel de distribution des groupes est constante : $\lambda(s) = \lambda$, les longueurs $l - R$ sont alors indépendants et suivent une distribution exponentielle:

$$P(l - R > D) = e^{-\lambda D} \text{ (Hall 1988), (Eq. 12) ou } D \text{ est une distance quelconque.}$$

Si nous pouvions raisonnablement faire l'hypothèse que l'intensité λ de la distribution des groupes le long du transect était constante sur la zone d'étude, nous pourrions établir une procédure d'estimation de R_0 en choisissant la plus petite distance R permettant de vérifier que les longueurs $l - R$ sont bien indépendantes et distribuées de manière exponentielle.

Cependant cette hypothèse ne peut être faite dans le cas de la distribution des fous de Bassan dans le golfe de Gascogne : nos cartes de distribution à large échelle nous montrent bien que certaines zones sont préférentiellement sélectionnées, et il est fort probable qu'à l'intérieur de ces zones l'intensité du processus de distribution des groupes de fous augmente. Nous avons donc adapté la procédure décrite ci-dessus pour la rendre robuste à des variations de l'intensité du processus de distribution des groupes de fous : au lieu de les supposer constantes, nous faisons l'hypothèse que ces variations existent mais sont négligeables entre

deux groupes contigus. Notre précédente variable, $l - R$, calculée entre deux groupes, est remplacée par un ratio calculé pour une succession de trois groupes (fig 36b) :

Soit trois groupes 1, 2 et 3, les groupes 1 et 2 sont séparés par une distance $l_i - R$, et les groupes 2 et 3 sont séparés par une distance $l_{i+1} - R$. Le ratio $U_i(R)$ est calculé de la manière suivante :

$$U_i(R) = \frac{l_i - R}{(l_i - R) + (l_{i+1} - R)} \quad (\text{Eq. 13})$$

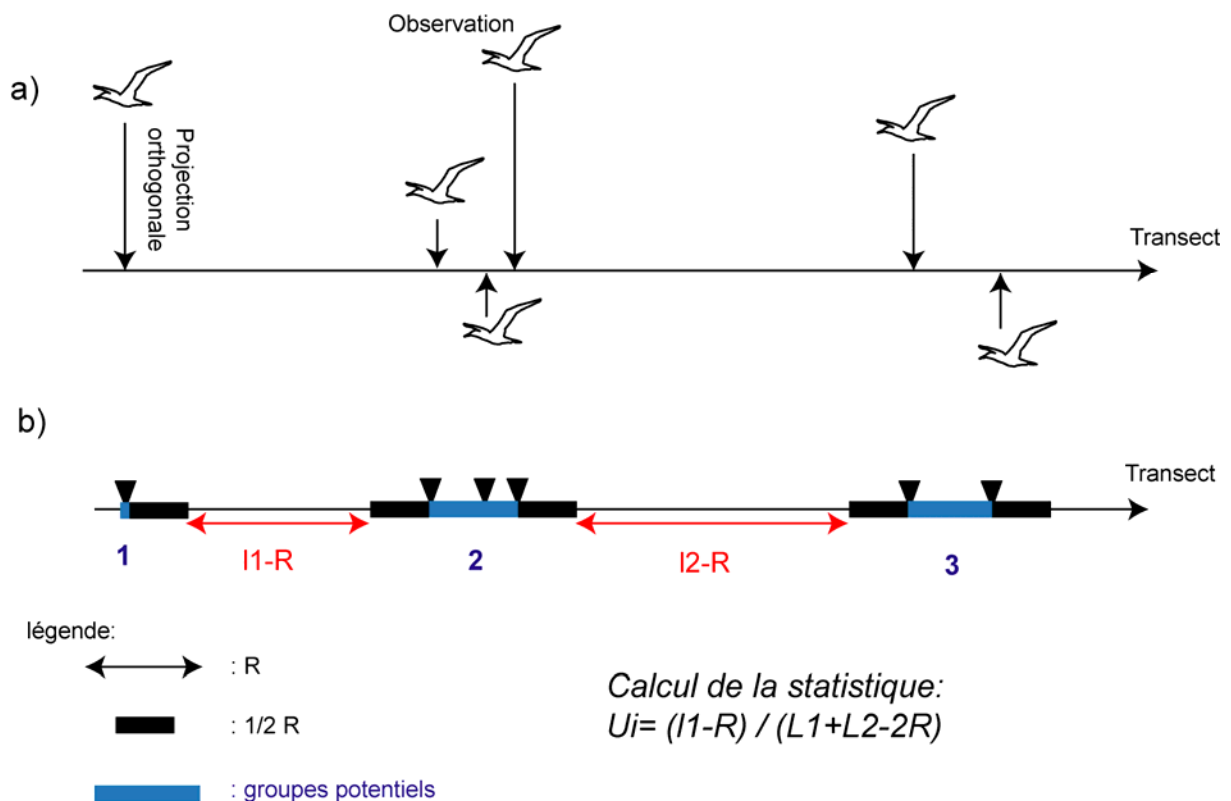


Fig 36. a) projection des observations sur la ligne du transect. b) formation des groupes selon une distance R supposée et mode de calcul de la statistique U_i .

Ce ratio représente en fait la position du deuxième groupe, relativement à la position des groupes 1 et 3. Sous l'hypothèse d'indépendance spatiale des groupes, le numérateur et le dénominateur suivent tout deux une loi exponentielle, et les fractions résultantes sont donc théoriquement indépendantes et suivent une loi asymptotiquement uniforme bornée entre 0 et 1. Ainsi, pour chaque valeur R possible pour R_0 , des groupes potentiels sont formés à partir desquels la distribution observée des $U_i(R)$ est calculée. Nous testons alors, via un test de Kolmogorov-Smirnov, si cette distribution diffère significativement d'un tirage aléatoire

dans une loi uniforme bornée entre 0 et 1. Nous avons choisi $R_0=2300\text{m}$, comme la plus petite valeur R pour laquelle l'hypothèse d'indépendance était respectée (fig 37).

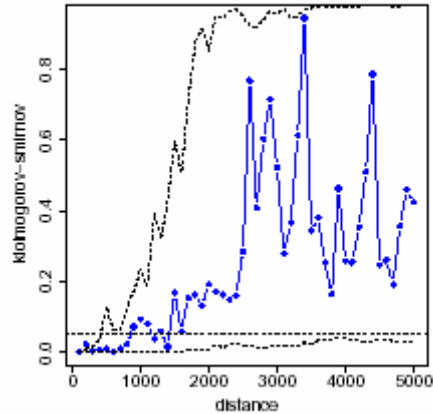


Fig 37. Distribution des p -valeurs du test de Kolmogorov-Smirnoff, en fonction des différentes distances R testées. A partir de ce graphique, nous avons choisi la distance $R_0=2300\text{m}$, car c'est à partir de 2300m que les p -valeurs montrent une augmentation importante puis des fluctuations aléatoires dans l'espace de non-significativité. Extrait de Chadoeuf et al. (in prep, annexe 3).

A partir de cette valeur (2300m) nous avons identifié des groupes de fous de Bassan que nous supposons en interaction, c'est-à-dire à même d'échanger de l'information publique. Nous nous intéressons dans la section suivante à l'organisation spatiale de ces oiseaux au sein de ces groupes.

7.5- Caractérisation des stratégies de recherche alimentaire.

La méthode précédente nous a permis d'identifier des groupes de fous de Bassan potentiellement en interaction. L'identification de ces groupes nous a permis de procéder à l'analyse de l'organisation spatiale des individus au sein de ces groupes.

7.5.1- Problématique.

En nous basant sur les hypothèses de base formulées lors de la définition des modèles de stratégie de recherche alimentaire sociale, les modèles partage de l'information et producteur nous avons défini deux sets de prédictions (cf. fig 38 p. 150).

Le premier set de prédiction se base sur l'hypothèse des modèles de partage de l'information, à savoir que les individus sont identiques et sont capables, à la fois, de rechercher leur nourriture et de collecter l'information publique. Nous définissons deux comportements particuliers. Le premier considère que les animaux au sein d'un groupe recherchent leur nourriture pour eux-mêmes en premier lieu, sans se préoccuper de ce que font leurs voisins. Dans ce type de comportement, l'information publique est vue comme un « plus » que les animaux obtiennent gratuitement (en terme énergétique) et utilisent lorsque l'occasion se présente. L'adoption de ce comportement par les individus du groupe conduit théoriquement à une organisation aléatoire des membres du groupe, puisque chacun ne tient pas compte des autres pour se placer au sein du groupe. A l'inverse, le second type de comportement défini sur la base des hypothèses du modèle « partage de l'information » conduit à une organisation régulière des individus au sein du groupe. Dans ce second cas, les individus au sein d'un groupe vont chercher à maximiser l'aire échantillonnée par le groupe, ainsi qu'à optimiser les transferts d'informations existant au sein du groupe. En d'autres termes, les individus au sein du groupe chercheront à optimiser l'utilisation de l'information publique de manière à bénéficier au maximum des avantages qu'elle procure.

Pour compléter notre liste de prédiction, outre les deux types de comportement de base définis sur le socle théorique des modèles de « partage de l'information », nous avons décliné 5 types de comportement définis sur la base de l'hypothèse principale des modèles « producteurs-profiteurs », c'est à dire lorsque les individus ne peuvent pas, dans le même temps, rechercher leur nourriture et collecter l'information publique. Les 5 types de comportement décrits (cf. fig 38 p. 150) correspondent en fait à 5 comportements différents pour les individus profiteurs. Nous faisons l'hypothèse que dans le même temps les producteurs peuvent se comporter indifféremment selon les deux propositions faites plus haut dans le cadre des modèles « partage de l'information ». Le premier comportement possible pour les profiteurs

est que (a) ceux-ci choisissent aléatoirement un producteur et le suivent. Dans ce cas, les profiteurs doivent se distribuer aléatoirement autour des producteurs. Les profiteurs peuvent également (b) rester immobiles au sein du groupe et attendre qu'un producteur trouve de la nourriture. Ou bien, (c) les profiteurs peuvent être capables de choisir (ou de parier sur) le meilleur producteur et de le suivre. Dans ce cas comme dans le précédent, l'organisation spatiale des oiseaux au sein d'un groupe doit présenter des agrégations locales, soit de profiteurs seuls, soit de profiteurs agrégés autour d'un ou deux producteurs (les meilleurs). Au cas où les producteurs chercheraient à surveiller plusieurs producteurs en même temps (d), ils pourraient se distribuer de manière optimale entre deux ou trois producteurs, ce qui aboutirait à une organisation spatiale régulière de la même manière que dans la deuxième hypothèse associée aux modèles de partage de l'information. Enfin, les profiteurs peuvent se distribuer idéalement entre les producteurs (e) selon la théorie de Fretwell & Lucas (1970).

Ces prédictions ont été testées par le biais des analyses spatiales de la structure des groupes à fine échelle. En outre, nous avons recherché des effets de densité dépendance, en observant comment ces structures spatiales (et donc les comportements) évoluent avec la densité d'oiseaux.

7.5.2- Publication.

Ce travail a fait l'objet d'une publication en préparation et qui sera soumise à la revue « *American Naturalist* »

FROM SOCIAL FORAGING THEORY TO THE SPATIAL STRUCTURE OF FORAGING BIRDS: Nearest Neighbours in Public Information System

Grégoire Certain^{1,2,*}, Joel Chadoeuf³, Edwige Bellier^{3,4}, Pascal Monestiez³ and Vincent Bretagnolle¹.

1 - CEBC-CNRS Chizé UPR 1934, Villiers-en-Bois F-79360 Beauvoir sur Niort, France.

2 - CRELA UMR 6217, Université de La Rochelle, 23 avenue Albert Einstein, 17071 La Rochelle Cedex 9, France

3-Unité de Biostatistique et Processus Spatiaux, Avignon, INRA, Domaine Saint Paul, Site Agroparc F-84914 Avignon Cedex 9, France

4-Centre d'Océanologie de Marseille, Campus de Luminy, Case 901, F-13288, Marseille Cedex 9, France

*corresponding author e-mail: certain@cebc.cnrs.fr

Abstract. We focused on the recognition of behavioural process implicated in inter-individual interactions between foraging individuals in groups, with particular attention paid to public information. We provide a set of predictions, built within the theoretical framework of both information sharing and producer-scrounger models. These predictions establish a link between different behavioural process (i.e. foraging strategy) and different spatial pattern at fine scale (i.e. the spatial organisation of birds within groups). We further developed statistical tools to discriminate between the spatial patterns expected. The methodology was applied to a foraging seabird species, the northern gannets. Gannets population was sampled by aerial transects during a wintering period in the Bay of Biscay, providing accurate data in term of spatial location. We observed that fine-scale spatial structure of foraging groups of northern gannets evolved with increase in gannet's density. At low density, the spatial organisation of groups presented a significant trend toward a regular organisation that we interpreted as an increased use of public information. At the opposite end of the density gradient, birds inside groups were significantly clustered at a very local scale (<50m) that we interpreted as the emergence of pure scrounging behaviour. Our study constitutes a first step toward the integration of spatial analysis into the context of behavioural ecology.

Keywords. fine-scale spatial structure, group foraging, information sharing system, northern gannet, point pattern analysis, producer scrounger system.

INTRODUCTION:

The theory of public information:

The term public information, or socially acquired information (Dall *et al.* 2005) refers to the information that may be acquired by an individual sometimes in the form of evolved signals and sometimes as inadvertent social information, both provided by con-specifics (but also by hetero-specifics in some cases). Public information is one important key to understand group formation, because gathering public information is a pre-requisite to gain group-induced benefits such as anti-predator effects (Treherne & Foster 1980, Fels *et al.* 1995, Rubenstein & Hohmann 1989, Ruxton 1996), food detection (Templeton & Giraldeau 1995a, Templeton & Giraldeau 1996, Grunbaum & Veit 2003) or mate quality evaluation (Nordell & Valone 1998 ; Doligez *et al.* 2002). A general mechanism, con-specific copying, had been proposed to explain the formation of social aggregation (Wagner & Danchin, 2003). The Social Foraging Theory (Giraldeau & Caraco, 2000) can be applied to a wide range of animals, from those living in persistent, kin related groups to those feeding in open, ephemeral aggregations, as soon that the reward for a foraging policy depends simultaneously on all competitors' behaviour (*i.e* economic interdependence, Giraldeau and Caraco 2000). Sharing information between group members about food quality or location is one way to maintain this economic interdependence. In a spatial context, we may introduce that this economic interdependence rather occurs between neighbouring individuals and depends of the spatial organisation of the group. The transmission and use of information is acting at several levels, in other word at several spatio-temporal scales. The formation of a group is a first level, described by Poysa (1992) as coarse-level local enhancement which refers to social aggregation. Early results of Krebs (1974) on Herons and Drent & Swiestra (1977) on Geese attested that foraging individuals attracted more conspecifics than individuals engaged in a different activity. By contrast fine-level local enhancement (Poysa 1992) is defined as the exploitation of the discoveries of other group members within a cohesive group. This involves sophisticated social interactions that can be modelled under several frameworks. Up to now, two types of foraging models have been proposed to describe the functioning of fine-level local enhancement (Krause & Ruxton 2002). These are information sharing models (ISM, Ruxton *et al.* 1995, Ruxton *et al.* 2005) and producer – scrounger models (PSM, Barnard & Sibly 1981, Giraldeau & Beauchamp 1999, Giraldeau & Caraco 2000). Both foraging models attempt to describe the foraging strategy used by animals when searching for a patchily-distributed resource in an unpredictable environment. Both foraging models take explicitly into account the social interactions existing between group members, such the collection, the

use and the transmission of public information. However both models differ with regard to some basic assumptions: in the information sharing model, all foragers are supposed equals, and all foragers simultaneously search for preys and monitor con-specific to benefit from information sharing. In the producer-scrounger model, the foragers have to choose between two foraging tactics, producer or scrounger. Producer may behave as information sharer since they can benefit from either their proper discoveries or other's findings, while scroungers only benefit from producer's discoveries (see Barta & Giraldeau 2001 for the incorporation of such local enhancement effect in producer/scrounger models).

Linking foraging behaviour to spatial distribution:

In this paper, we perform a spatial analysis of empirical data to understand how foragers interact and how public information is shared and used in a group of foragers. We postulate that each foraging strategy is an ecological process that should lead group members to adopt a characteristic group organisation, (i.e. a characteristic spatial pattern of individuals within the group). By analysing this spatial pattern, we want to characterize the foraging strategy (the process) at work. To this end, we formulated a set of predictions (fig 38) using the assumptions of both ISM and PSM. Assumptions related to the ISM are not exclusive from the predictions related to the PSM. In our view, the PSM add further complexity to the ISM, by the use of two different strategies. Then each predictions related to the ISM can be declined in 5 categories when further considering the PSM (but see fig 38).

For the ISM, we considered two cases: in the first case the main activity of individuals in a group is to search food for their own. Here the monitoring of con-specifics occurs occasionally and is more a circumstantial event rather than the result of the allocation of an effective search effort toward con-specific monitoring. In this case, a random pattern of animals within a group is expected, because individuals forage independently within the group (fig 1, case 1). The second variant of the ISM include the concept of optimisation of information sharing. In this variant, individuals try to maximise the area prospected by the group (i.e. the searching radius of an individual do not overlap with another) and to optimise information transmission between group members (e.g. to optimise information use). In other word individuals make a real effort to optimise the use of public information. We predict that the use of such strategy would lead individuals to adopt a regular distribution inside a group, a spatial organisation that maximise the area sampled, the chance for the group of finding prey patches and optimise information transmission (fig 38, case 2).

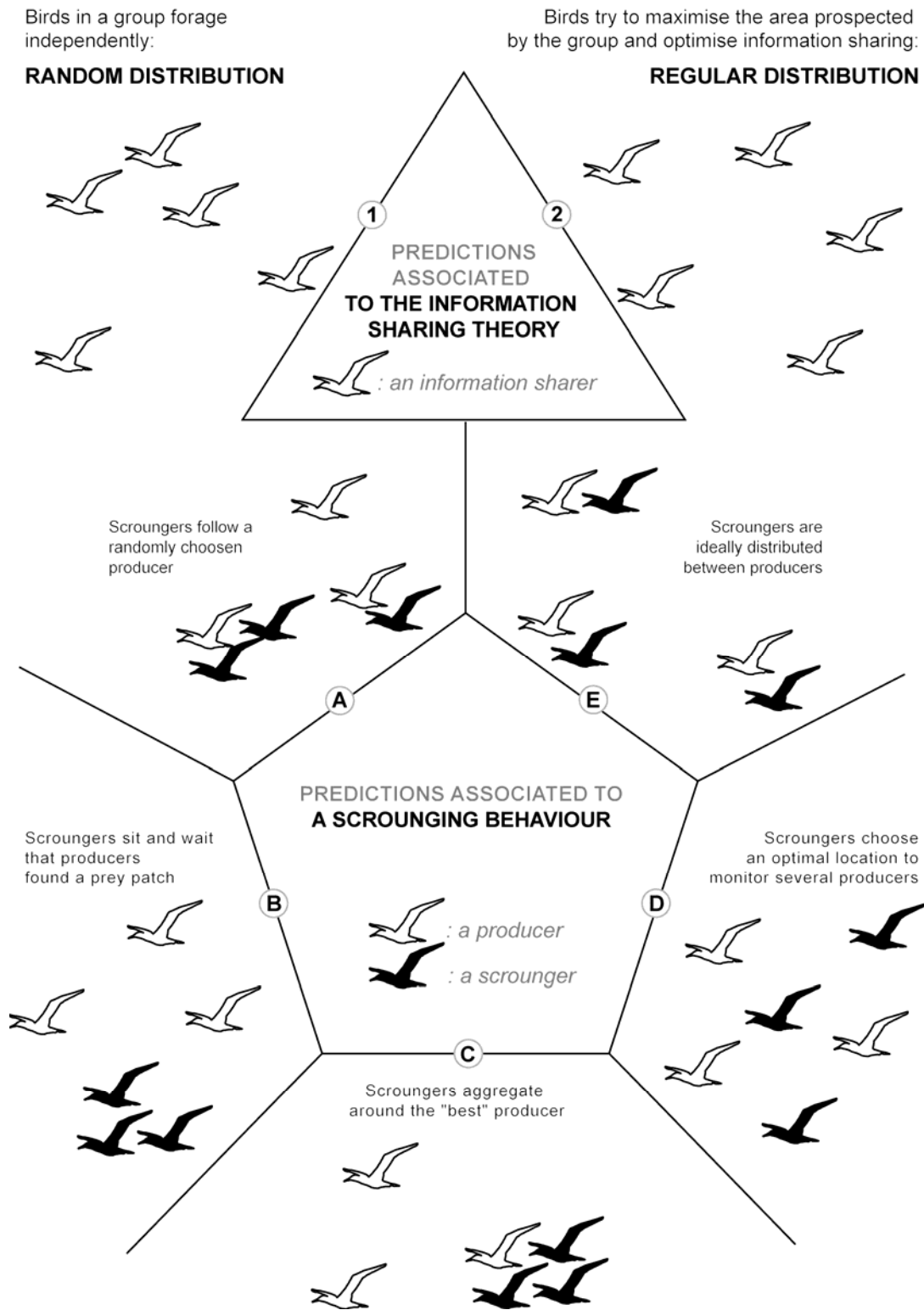


Fig 38. Predictions on the social behaviour of foraging birds, and spatial organisation associated. Predictions 1 and 2 have been drawn under the framework of information sharing systems, and predictions a,b,c,d,and e under the framework of producer/scrounger models.

To go further these two basic cases that assume that all foragers are similar, we further considered 5 different cases, each corresponding to 5 different scrounging behaviours. These 5 cases assume that producers can behave indifferently according to the previous cases 1 or 2.

First, scroungers can follow a randomly chosen producer (fig 38, case a). In this case the scroungers should be randomly distributed, close to producers. Second, scroungers may sit on the water, waiting that producers find a prey patches (case b). They also may be able to bet on the best producer and follow it (case c). Both cases b and c should result in local aggregations of birds staying together inside a group. Regular spatial structure are expected if scroungers monitor several producers in the same time, adjusting their local positioning to better collect information provided by producer (case d). Endly, a different kind of regularity (at a smallest spatial scale) can be reached if scroungers distribute ideally between producers (case e). The case d corresponds to the second case in the framework of the ISM. In the following we will refers to both cases as “optimised information sharing strategy” because both imply the use of behaviour specifically designed to optimise the collection, the use and the share of public information.

The set of prediction presented here is important, although non exhaustible (other predictions can probably be formulated). We designed our spatial analysis to give insights into these predictions; keeping in mind that some predictions are very difficult to discriminate with field based records (for example cases b and c or case 2 and d) because it would implies that observers are able to discriminate explicitly between producer and scrounger individuals.

Characterising the spatial structure of foraging seabirds:

To discriminate empirically between these foraging strategies, we’ve analysed the spatial structure of seabirds at sea. Seabirds are known to use public information and form social groups when foraging (Grunbaum & Veit 2003, Silverman *et al.* 2004). The prey patches available to seabirds are ephemeral and unpredictable, and it has been demonstrated that these environmental properties lead to social foraging aggregation (Hancock *et al.* 2006).

We consider that birds at sea are distributed according to a hierarchical model, with three levels. Our spatial analysis has subsequently been processed in three steps. The first is the formation of groups of several interconnected individuals, according to an “interaction distance” (i.e. the distance up to which one individual may share information with another) that we have empirically estimated. This group formation corresponds to the social aggregation mediated by the use of public information, i.e. coarse level local enhancement (Poysa 1992). Then, as suggested in the fig 38, inside a group birds can be either alone or aggregated in little schools (*i.e.* several individuals very closed together). In our paper, these schools will be referred as “sightings”. A sighting is composed of one or several individuals very closed together. We consider these sightings as a “group of eyes” that collects

information as a single entity, as a “node” that provides a unique information to neighbouring sightings. Our second step was to characterise the spatial organisation of these sightings in a group. This analysis was expected to differentiate between cases A and B. The third level is the distribution of individuals inside these sightings. Are the sightings mainly composed of one or several individuals ? In the latter case, how individuals are distributed between the sightings? We designed analyses to answer these questions which should mainly help discriminate between cases 1 to 5.

Density-dependence effects:

Furthermore, we focused on the possible effect of bird density (a proxy for both prey density and information density, in other word a proxy for resource) on the spatial structure and the characteristics of the groups. Indeed both foraging models (producer/scrounger and information sharing) provide theoretical predictions on density-dependence effects. Since its early formulation (Barnard & Sibly 1981), the producer/scrounger model had been declined in two variants, one (the “rate-maximizing model) based on the maximisation of the mean intake rate per forager (Vickery *et al.* 1991), and the other (the “risk-sensitive model”) on the minimization of the probability of energetic shortfall (Caraco & Giraldeau 1991). Both variants have different prediction on the effect of prey density: the rate-maximizing model predicts no effect, whereas the risk-sensitive model predicts that scrounging frequency should increase with prey density. In the case of the information sharing model, recent development that incorporates explicitly the effect of spatial distances between foragers (Ruxton *et al.* 2005) lead to the prediction that the “critical joining distance” (i.e. the distance up to which all joining opportunities should be accepted by a forager) should decrease with increase in forager density. Our study provides a chance to test these predictions: The characterisation of group spatial organisation will allows the identification of the foraging strategy used under various bird density conditions. For each group, other characteristics (in addition from the spatial structure) can be measured, such the mean inter-sightings distance (a possible proxy for the critical joining distance); or the proportion of juveniles (that are potential scroungers in the case of seabirds).

METHOD:

Study model:

Our analyses focus on northern gannets data, collected in the Bay of Biscay with aerial strip transect (totalising 30 000 km), carried during a wintering period. (Bretagnolle *et al.* 2004,

Certain & Bretagnolle submitted). During wintering, northern gannets spent all their time at sea and have two main activities: foraging and resting. Our subject of interest requires a high accuracy in spatial location of data, which is only achievable with aerial surveys: the high speed of the plane “stuck” spatial location of birds, providing data at a spatial resolution supporting study of very fine scale structure. The northern gannet is a large plunge diver, with white, typical plumage easily visible and identifiable at the adult stage whereas juveniles have a brown, cryptic plumage that give them a potential advantage to monitor other birds without being seen (Bretagnolle 1993). Their aerial dives are particularly conspicuous, and are known to attract conspecifics (Nelson 2002). Gannets are passive informers: each time they dive, information is automatically sent to neighbouring individuals. Their plumage coloration presents characteristics making it recognisable by conspecifics (Bretagnolle 1993). Hence this species presents several criteria, the most important being the huge and ephemeral aggregations of several hundred individuals at sea (i.e. the observable consequence that information on prey location had been transmitted to several individuals), that makes it a perfect candidate to collect empirical data on information sharing mechanisms and social foraging.

Study area and survey design:

Aerial surveys were conducted during winter 2001-2002 in the Bay of Biscay (fig 39a), on the French Atlantic coast (see Bretagnolle *et al.* 2004 for aim and scope of the survey). We sampled six times the entire Bay of Biscay (i.e. the complete continental shelf area, 100 000km²) on a monthly basis during the wintering period, from October to March, using a twin engine PA 34 Seneca. Each survey was composed of 5000 km of systematic aerial transects perpendicular to the coast and spaced every 20 km (fig 39b). A complete coverage of the Bay was achieved in six days. Flights were carried out all day long, usually between 09:00h and 17:00h. Flight duration ranged from 150 to 180 min, and generally two flights were carried out per day. Preliminary surveys were conducted in February 2001 in order to determine the optimal speed and altitude: 150 km/h at 150 m above sea level (asl) were estimated as the best trade-off between time window, good visibility and safety needs. Weather conditions were carefully examined before take off (sea state < Beaufort 3, absence of rain or fogs, good visibility conditions).

Following Briggs *et al.* (1985a&b) and Pollock *et al.* (2006), we used strip-transect method. The strip was indicated by permanent marks on the wings, and was 230m wide on each side.

In addition from the pilot, two observers experienced in seabird observation (always the same)

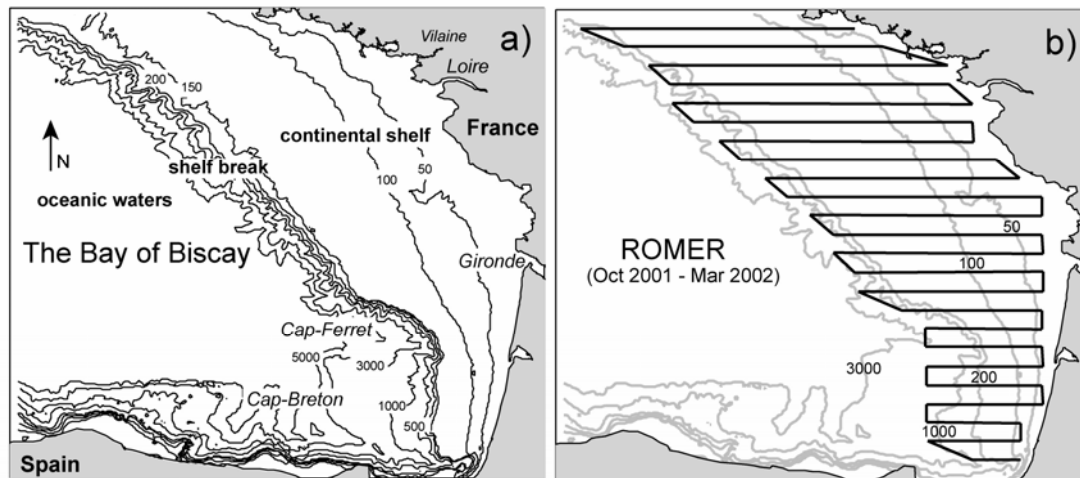


Fig 39. a) Study area : the continental shelf of the French Atlantic Coast, the « Bay of Biscay ». b) Aerial sampling scheme: 5000 km of transect distributed in 24 transects regularly spaced every 20km on the continental shelf. 6 surveys were conducted between October 2001 and March 2002.

took place in the aircraft. The plane had 6 seats, and observers sat on the rear seats, localised behind the wings, which allowed to record sightings below the wings and to use marks on the wing to quickly identify the strip. They were equipped with a GPS (Garmin 12) connected to a laptop computer. They continuously recorded sightings within the strip: GPS position, number of birds and specific composition, time of observation. Observers changed their side at each new flight.

Modelling seabird density.

In order to relate the characteristics of groups (spatial structure, inter-sightings distance, proportion of juveniles) with bird density, we calculated a global index of bird density as follows: The transects were sliced into bins of 5km within which a density value was obtained by the strip-transect method (Eberhardt 1978). For each month we disposed of near 1000 density values regularly distributed in the Bay of Biscay. Spatial modelling of bird density was achieved using these data, within a geostatistical framework. We used ordinary kriging (Cressie 1993) to predict bird density in the whole study area, in a lattice of 10km*10km.

The formation of groups:

Our first objective was to define the maximum interaction distance R_0 up to which gannets are able to interact. The identification of this maximum interaction distance had been achieved

following the statistical procedure described in Chadoeuf *et al.* (in prep.). Briefly, the procedure assumes that if two individuals are connected and share information, then their respective spatial locations are statistically dependant. To define this interaction distance, the statistical procedure proposed by Chadoeuf *et al.* (in prep, cf annexe 3) is iterative. At each step, a potential maximum interaction distance is defined. Groups are formed according to this distance, and a test is carried to examine whether the spatial location of groups is independent or not. The maximum interaction distance retained is the largest separation distance between sightings at which the spatial locations of two sightings are dependent. In the case of gannets, we estimated a projected distance in one dimension, along the transect. The maximum interaction distance R_0 was identified as 2300m (see Chadoeuf *et al.* submitted) and groups were formed so that birds separated by a distance inferior or equal to 2300m were considered as belonging to the same group.

Effect of bird density on basic characteristics of groups:

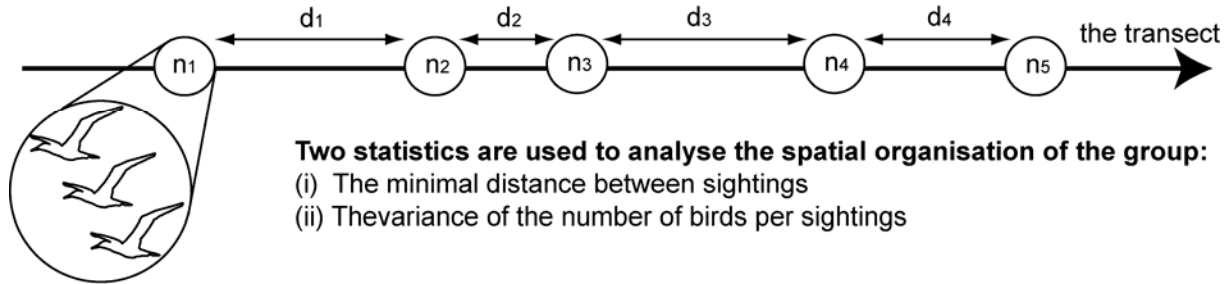
Using the density maps calculated for each month, we associated each group to a bird density value. We defined four density classes, termed as “very low”, “low”, “medium” and “high”, so that each category contained a similar number of groups. For all subsequent analysis, the group is the statistical unit. For each group we calculated the mean separation distance between the sightings of the group. We compared the statistical distribution of these mean separation distance for the four density classes with a Kolmogorov-Smirnoff test. In the same way, we used a student’s T test to check if the proportion of groups containing juveniles varied significantly between the density classes.

Effect of bird density on the spatial organisation of groups:

Then we focused on the spatial organisation of group members. As we said, a group of bird is composed of successive sightings (or “node of information”) distant from less than R_0 . Each sighting may contain one or several birds. Our definition of the sightings correspond to the observation process: observers automatically aggregated within the same sightings all observations occurring within a temporal window of 1 second, during which the plane travelled on 40m. For convenience, we considered all records separated by 50m or less as being in the same sightings. This nested distribution of birds (i.e. sightings within groups, and individuals within sightings) lead us to use two different tests to characterise the group spatial

organisation, each test corresponding to a nested level (see fig 40 for a schematic representation of a group). Each statistical test attributed a p-value to each group. The p-value

A sample of seabird group: a succession of sightings along the transect separated by a distance $d \leq R_0$



A sighting contain a number n of individuals

Fig 40. Schematic representation of an aerial sample of a group of birds, and of the statistics used to analyse the spatial organisation of birds within the group.

of the first test is relevant from the spatial structure of the sightings of the group, and the p-value of the second test is relevant from the distribution of individuals between the sightings of the group. Then, the observed statistical distribution of the p-values calculated for every groups belonging to the same density class is compared to the correspondent expected distribution under complete spatial randomness (Diggle 2003). By this way we can determine if the observed spatial distribution of p-values is conform to complete spatial randomness, or is biased toward regularity or aggregation.

(i) Characterising the spatial organisation of the sightings of a group:

The first test focuses on the minimal distance between the successive sightings of a group. This statistic is relevant from the spatial organisation of the sightings (i.e. largest minimal distance indicates regularity). For each group s , a p-value describing its spatial organisation is calculated as follows:

$$Pm_s = \left[m_{s(obs)} > m_{s(rand)} \right] \quad (\text{Eq 14}),$$

where $m_{s(obs)}$ is the observed minimal distance (the minimal separation distance between the sightings of a given group) for the group s , and $m_{s(rand)}$ is the minimal distance calculated after randomization within the group of the spatial location of sightings (with respect to the inter-connection distance, i.e. randomized sightings can't be separated by a distance $>$ to R_0). p-values are calculated on the basis of 999 randomisations. This test had only been carried for

groups containing three sightings or more because at least three sightings are required for the randomization procedure.

(ii) Characterising the distribution of birds between the sightings of a group:

The second test examine whether the individuals of a group were randomly distributed between sightings or not. To be more explicit, consider a group of X sightings totalizing Y individuals. If $Y = X$, birds are ideally distributed between sightings (there is one bird per sighting). If $Y > X$, birds could either be equally distributed, randomly distributed or clustered between sightings. To test it, a second randomization test is carried only for groups of two sightings or more where $Y > X$, using the variance of the number of bird per sightings as a statistic. High variance indicates that the birds of a given group are clustered into a few numbers of sightings. For a given group s , the variance of the number of bird per sightings $v_{s(obs)}$, is compared to the variance expected under random distribution of birds between sightings $v_{s(rand)}$. We calculated $v_{s(rand)}$ by random attribution of each bird to a sighting, and again a p-value is calculated on the basis of 999 randomisations:

$$Pv_s = \left[v_{s(obs)} < v_{s(rand)} \right] \text{ (Eq 15),}$$

(iii) Measuring the effect of density:

The spatial organisation of a group is characterised by two p-values. Pm indicates if the sightings of a group are randomly distributed, regularly distributed or aggregated and Pv reveals if seabirds are ideally distributed among sightings or not. Under complete spatial randomness (Diggle 2003) the distribution of both p-values is expected uniform. P-values distribution biased toward 1 indicates regularity and p-values distribution biased toward 0 indicates aggregation. The adequation of the distribution of p-values to a uniform distribution has been tested with a kolmogorrov-smirnoff test, for each density class. Because of very few numbers of groups containing three sightings or more in the “very low” density area, we pooled groups belonging to the “very low” and “low” areas.

RESULTS:

Group formation and basic characteristics:

Our surveys generated 3345 sightings, containing 6987 individuals. 77% of individuals were observed flying and 11% were immature. We used all collected sightings in our analysis because we considered that birds flying or sitting on the sea could both provide information to

neighbouring individuals. 673 seabirds groups were identified, and among these 318 were composed of at least 3 sightings (table 16). 11% of individuals were considered solitary (i.e. located farther than 2.5 km of a neighbour). The fig 41 shows, for every month, the spatial

Table 16. Characteristics of groups according to the seabird density.

	very_low	low	medium	high
<i>density range (birds/km²)</i>	0 to 0.4	0.4 to 0.75	0.75 to 1.2	1.2 and +
<i>% area covered in the Bay of Biscay by the density class</i>	0.64	0.16	0.11	0.09
<i>Number of solitary individuals</i>	386	145	120	59
<i>Number of individuals in groups</i>	447	640	907	4283
<i>Number of groups</i>	158	168	164	168
<i>%groups containing 3 sightings or more</i>	0.25	0.45	0.55	0.71
<i>%groups with exclusively one bird per sightings</i>	0.76	0.69	0.61	0.38
<i>%groups containing juveniles</i>	0.16	0.17	0.27	0.33
<i>Mean distance between the sightings of a group</i>	598	592	613	518

distribution of groups and of solitary individuals, together with contour lines of bird density delineating the four different density areas. As summarized in the table 1, solitary individuals are mostly distributed in very low density areas. Most groups are located in areas of medium to high gannet density, but even in the very low density area, near half of the individuals observed were in groups (see table 1). Our four density classes contained a similar number of groups (table 1) but correspond however to very different areas, from 66% of the Bay for the very low density area to 8 % of the Bay for the high density class (table 1).

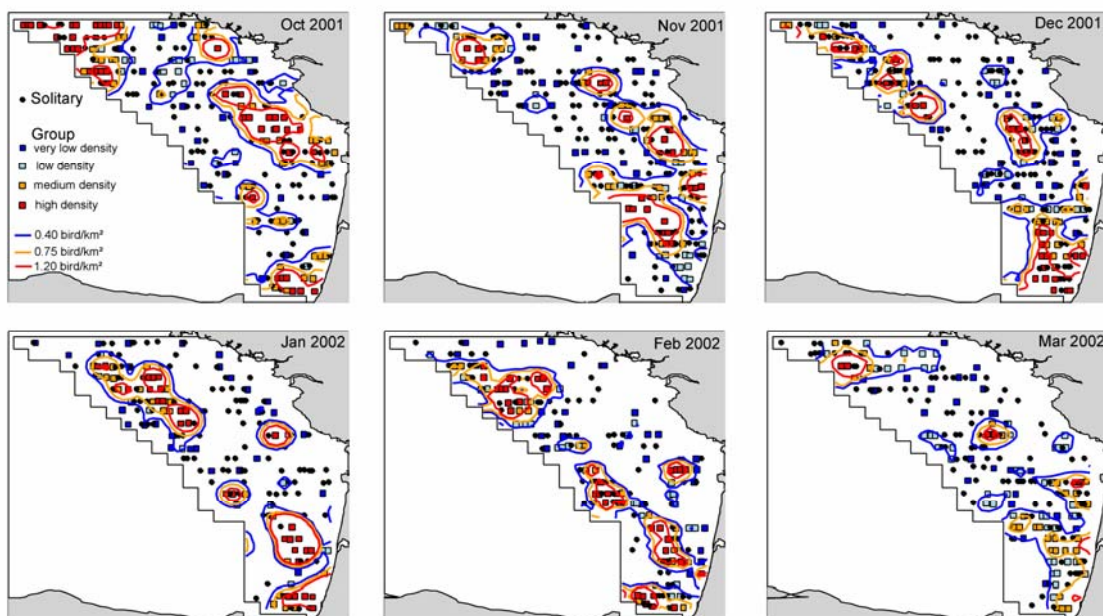


Fig 41. Spatial location of groups and of solitary individuals for the northern gannets in the Bay of Biscay, France.

The mean distance between sightings does not varied much between the density classes, except a small decrease (from 600m to 500m) at high density (table 1). By contrast, the

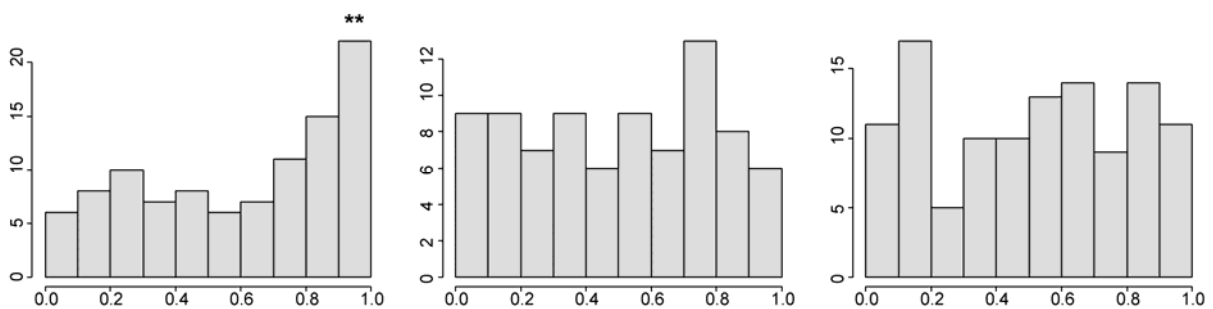
percentage of groups containing juvenile individuals increased significantly with density ($p=0.033$), from 15% in the very low density area to 33% in the high density area. The percentage of groups composed exclusively of sightings containing one individuals decreased with density, from 75% of groups in the very low density area to 40% in the high density area.

Bird density and group spatial structure:

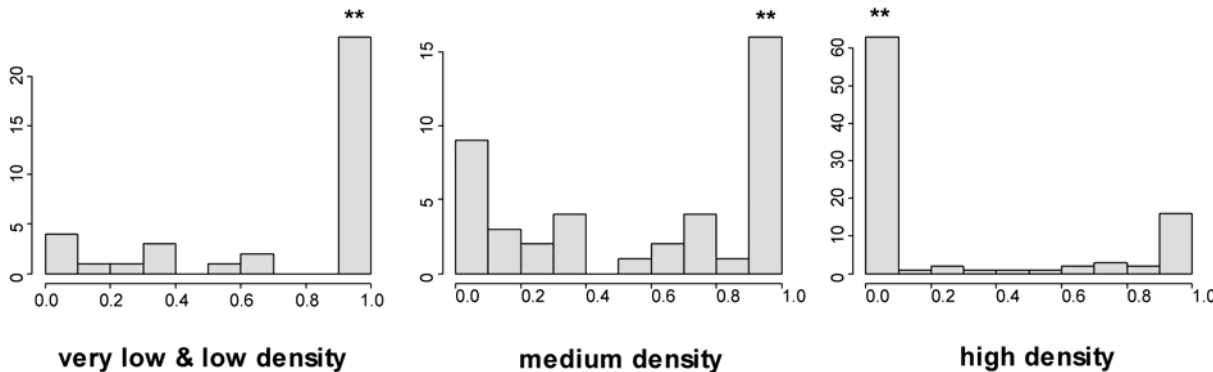
The statistical distribution of p-values obtained for both tests on group spatial organisation and for the three density classes (“very low & low”, “medium” and “high”) is shown in fig 42. The results suggest that

- (1) Sightings are randomly distributed among groups, except for groups located in very low and low density area (<0.75 birds.km²) where a significant trend toward regularity had been detected (p-values distribution significantly biased toward 1).
- (2) In the case of groups containing several birds per sightings, these “additional birds” are in most time ideally distributed between the sightings of a group (up to the medium density area), but the pattern is reversed and a peak of aggregation occurs at high density (>1.2 birds.km²), suggesting significant clusters of birds in the groups.

a) Statistical distribution of P_m :



b) Statistical distribution of P_v :



very low & low density medium density high density

Fig 42. Distribution of the two statistics used to characterize the spatial organisation between groups. Uniform distribution indicates random distribution of birds, bias toward 1 indicates regularity, and bias toward 0 reveal aggregation. “**” indicates that the distribution significantly differs from a uniform distribution.

To summarize, we observed that the sightings (i.e. the “node of information”) were in most time randomly distributed within a group, a spatial organisation characteristic from the “simple information sharing” (case 1, fig 38) foraging strategy. However this spatial structure can be substantially modified at the opposite end of the bird density gradient. The spatial structure typical of the “optimised information sharing” (case 2 and/or case d, fig 38) strategy emerges at low density. In most time, birds are ideally distributed between the sightings of a groups, (case e, fig 38) but clusters have been detected in high density conditions (case b or case c). Groups where birds distribute randomly between sightings are very rare, allowing us to reject the case a. Hence we reported a change in seabirds spatial organisation, with regularity at low density (case 2, or d in the presence of scroungers) and progressive disruption of these regular patterns, first by a random distribution of sightings (case 38) and further by aggregation of birds in very localised clusters (<50m; suggesting cases b or c).

DISCUSSION:

Group formation within a hierarchical patch system:

Our results shows that birds within a group can adopt several kind of spatial organisation, depending on bird density. This is an interesting result in the context of the study of seabird foraging strategy. Up to now, most empirical information on this topic had two sources. The first comes from individual data loggers, able to provide detailed profile of birds foraging trips (Weimerskirch *et al.* 2004 ; Fauchald & Tveraa 2006). The second comes from ship-based studies on at-sea distribution of birds, and gives detailed description on the relationships between birds and the physical and biological properties of their environment (Schneider & Piatt 1986, Ainley *et al.* 2005). These studies have demonstrated that seabirds concentrate themselves in areas where their chance of feeding is maximized (Hunt 1997, Croll *et al.* 1998, Mehlum *et al.* 1998, review in Hunt *et al.* 1999). At smaller scales, birds track sparse and unpredictable prey patches and makes an extensive use of indirect cues (conspecific/heterospecific behaviour) in order to restrict their searches to small size sectors (review in Nevitt & Veit 1999). Recent empirical studies (Pinaud & Weimerskirch 2005 Weimerskirch *et al.* 2005, Fauchald & Tveraa 2006) confirmed that seabirds tracks preys over several scales and tend to move from large, poor patches into smaller and richer patches. The ARS (Area Restricted Search) strategy proposed by Pinaud & Weimerskirch (2005) can be understood as the result of the behavioural cascades evoked by Russel *et al.* (1992) acting in a hierarchical patch system (Fauchald 1999). A bird adopting the ARS has to gather environmental information to select the most profitable areas. One part of this information can

be provided by public information and may result in social aggregations (i.e. coarse-level local enhancement). Empirical evidence for the ARS strategy have been demonstrated for lonely, long ranging forager (Yellow-nosed Albatross or Antarctic Petrel) and smaller patches identified occurred at a scale ranging from 100 km (Fauchald & Tveraa 2006) to 30km (Pinaud & Weimerkirch 2005).

The distribution of groups in function of the density clearly illustrates the hierarchical patch system: one quarter of seabirds groups were observed in only 9% of the study area. However, we observed a clear grouping behaviour in both high and low density area. Furthermore the fine scale spatial organisation of birds appeared complex and dynamic, with drastic changes from low to high density areas. These results suggests that in foraging gannets, the use of public information is not restricted to coarse-level local enhancement (*i.e* attraction toward profitable areas resulting from con-specific copying and/or from independent birds following the ARS), but that complex behavioural processes (*i.e* social foraging strategy) are also acting at fine-level local enhancement: once groups are formed, complex interactions occurs between group members and contribute to form the spatial pattern observed at fine scale. The change of spatial organisation with density suggests that these behavioural processes evolve in accordance, from an “optimised information sharing” strategy (characterised by a regular seabird network) at low density to the probable increase in scrounging behaviour (characterised by local aggregations). At low density, our analysis does not provide any means to clearly discriminate between cases 2 and cases d. If both cases may result in similar spatial structure in order to optimise information use, the distinction between both is important in an evolutive context and will be discussed below. Nevertheless, the observation that seabirds form actively groups and interact differentially with group members, depending on density conditions, implies that they can derive individual benefits from such organisation.

Advantage of grouping and spatial aggregation:

The grouping behaviour of northern gannet can provide several advantages. First, the presence of other con-specifics and their activity are indirect indications of the quality of the area, in term of prey available. The use of such cues is typical from the con-specific copying mechanisms (Wagner & Danchin 2003) and result in coarse-level local enhancement (Poysa, 1992 ; Grunbaum & Veit 2003). At this point, birds can behave independently once the high profitability areas is reached, or they can continue to gather public information to increase their chance of locating precisely the spatio-temporal location of prey items (i.e. precisely when and where fish swarms are available at the sea surface). This involve fine-scale local

enhancement, a second advantage of grouping. A third advantage of grouping is the increase of prey capturability during a foraging event: the fish swarm structure can be disrupted under numerous and repeated attacks (Duffy 1983 ; Götmark *et al.* 1986). A fourth advantage is social learning for juveniles observing experienced birds. All these advantages are issued from individual response to con-specific that can be traduced, in term of spatial distribution, by various degree of aggregation. Taking advantage from a regular pattern imply a more evolved behavioural process that explicitly optimise the use of public information. In the framework of the ISS the “optimised information sharing” strategy implies that all individuals in a group of birds are equivalent nodes of a network designed to maximise the area sampled by the group and optimise information transmission. In the framework of the PSS the “optimised information sharing” strategy will takes the form of a particular scrounging behaviour: in a group the producer birds search only for preys while others, instead of being considered as “scroungers” should rather be viewed as “information links” between group members. The regular spatial pattern has only be observed under particular conditions (at low bird density) which means that it provides individual advantages to group members only under these conditions. Clarification and explanative hypotheses have to be discussed to explain the emergence of such a strategy.

Regular pattern and pseudo-interference.

Before discussing the emergence of “optimised information sharing”, we should first take a look on alternative hypothesis able to explain the formation of regular pattern under low bird density condition. One could be the increase of intra-specific competition into area of low prey density, more precisely pseudo-interference (Free *et al.* 1977) (northern gannets do not interact aggressively at sea).

In the case of gannets, pseudo-interference can emerge in two different ways. When the prey is a fish school, as group size increases (following con-specific attraction around a predation event) each individual may get a smaller share. This effect depends on the relative difference between the school size (the amount of prey available) and the number of forager. If the school size far exceed the number of forager, pseudo-interference during the prey capture is likely to be negligible. If conspecific attraction was a real disadvantage for gannets, they would forage solitarily. However, our analysis suggests that they clearly prefer foraging in group rather than alone, even in low density area.

Gannets not only target fish swarms but also isolated items at the surface that can’t be shared. An increase in density reduces for all birds the chance of preying on such items. Here,

avoidance of pseudo-Interference would rather take the form of maximising distance from neighbours, which could result in regular patterns. However we do not report any change in the mean separation distance between sightings with change in density (see table 1). Thus the hypotheses of pseudo-interference either on fish swarms and on isolated items are not supported by the data.

Even if the mean separating distances between the sightings of a group do not change with density, regularity emerges at low density. Regular distribution is a spatial organisation suitable to sample a patchily distributed resource (Fortin & Dale 2005) and allows moreover a good transmission of the public information between group members. Therefore, we interpret the emergence of regularity as the observed consequence of an increased use of public information in the behaviour of foraging gannets. Whatever the context under which such behaviour arises (ISS or PSS), it assumes that seabirds maximize their chance of finding prey by maximizing the area prospected by their group and/or by optimising the information transmission between group members. Such behaviour, if it exists, is mutualistic and we should discuss the conditions under which a mutualistic behaviour can emerge in the case of seabirds.

Regular pattern: The observed consequence of a mutualistic process?

Mutualism is a cooperative behaviour that provides direct benefit to the cooperator, in addition to other individuals (Brown 1983). Any individuals that defects in mutualistic situations will, by definition, do worse than a cooperator. Therefore, in the absence of a temptation to defect, cooperation provides the best option (Stevens *et al.* 2005). In our case, to invoke cooperation we must discuss how cooperators are advantaged and why there is no temptation for defection. A solitary forager relies only on its own experience, is less informed than group foragers and will probably spent more time searching before localising a suitable feeding ground. But in a group, why choosing “optimised information sharing” rather than “simple information sharing” when the group is in low density area? The answer could be that birds within regularly distributed groups are not currently searching for food. Instead they’re looking for a suitable feeding ground. A bird that searches for prey during a long time and encounters a very low foraging success may take the decision of leaving to find a better feeding ground. At this point, he must choose between leaving alone and staying in a group. Our hypothesis is that a group of gannets is more efficient in sampling the marine environment and can then quickly reach a profitable area, saving energy compared to the lonely forager. During this searching time, the group adopts a regular distribution which is the

most adapted for environment sampling, *i.e.* a regular pattern. As soon as a new feeding area is localised, birds will switch again to the “simple information sharing” tactics. Keeping, as far as possible, a regular distribution imply cognitive constraints that are supported by birds only because they have experienced that foraging does not provide sufficient reward, and that the best thing to do is to find another area, as fast as possible. When a new feeding area is identified, the regular system collapses.

Of course the proposed mechanism is an explanative hypothesis based on the pattern detected on this study. A theoretical modelling approach would be crucial to identify the costs and the benefits of the use of an “optimised information sharing strategy” versus “simple information sharing”, in term of both individual mean and variance intake rate.

When mutualism collapse...

The dominant spatial pattern, once medium or high density area has been reached is the pattern characteristic from “simple information sharing”, where birds forage independently within a group (characterized by a random distribution of sightings in a group, joint to an “ideal” pattern in the number of bird into each sighting). Our explanative hypothesis is that this opportunistic behaviour is adopted as soon as the resource (in term of both prey and information availability) reach a sufficient level so that birds can forage efficiently. In a relative accordance with predictions formulated by Ruxton *et al.* (2005) on information sharing system, we observed that the mean distance between the sightings of a group is slightly reduced in high density areas. However our “maximal interaction distance” used as a basis to form groups does not imply that a bird would automatically join a successful neighbour, but only that its spatial location is dependant from the spatial location of its neighbour. The “critical joining distance” described by Ruxton *et al.* (2005) corresponds probably to a smaller distance which is not explicitly measured in our analysis.

On the other extremity of the density gradient, the spatial organisation of the group change again: birds appear clumped at very small distance (<50m) as suggested by the test on bird distribution between the sightings of a group. We interpret this spatial pattern as the emergence of a scrounging behaviour within the population, as described in cases b or c. The discrimination of both cases is difficult, but we think that the case c is the most probable, because case b imply that birds recognize the most efficient forager and bet on its success, and scroungers adopting the behaviour described in the case b save much less energy than in the case c. The emergence of scrounging is not exceptional in the population (since it concerns 16.5 % of groups, *i.e.* more than half part of groups located in high density areas)

but is exceptional in term of area (the “high density area” concern a localized region: around 8 000 km² in the 100 000 km² of the Bay of Biscay). The emergence of aggregation coincides with the increase, at high density, of groups containing juveniles. Juvenile gannets are characterized by a brown plumage that makes them cryptic to conspecifics. Moreover they have less experience in foraging than the adults (the adult plumage is obtained four years after birth). Juveniles are concentrated into areas where the spatial structure of groups (i.e aggregated groups) corresponds to scrounger-invaded groups. Their cryptic plumage joint to their low experience makes probably them more likely to adopt a scrounging behaviour. In a system such starlings, scroungers have a high competitive efficiency and engage aggressive interactions with producers to steal the food (Koops & Giraldeau, 1996). Such system refers to dominance-based producer-scrounger system, frequent in the case of terrestrial species (Rohwer & Ewald 1981, Caraco *et al.* 1989). In the case of the northern gannet, if juveniles are the main scroungers the system is reversed to a producer-scrounger system where the producers have the highest competitive efficiency. Indeed, contrary to starlings, scrounging gannets have fewer opportunities to steal the prey item since in most time the fish is consumed underwater, as soon it has been captured. We may predict that in the case of gannets, the scrounging behaviour focus on prey patch localization and could be related to the process of learning. Moreover, we should notice that in the case of gannets the scrounging behaviour emerges in area of high bird density (thus expected high prey density). This corresponds to the prediction formulated in the risk-sensitive model (Caraco & Giraldeau 1991).

Information sharing versus producer/scrounger models:

Producer scroungers and information sharing models are often presented one against the other (Giraldeau & Caraco 2000, Krause & Ruxton 2002, Ruxton *et al.* 2005). One important issue of our study is that both models are not mutually exclusive and may be both encountered in the same species. Consider for example the emergence of regular pattern in the gannets population at low density. It can be interpreted in both frameworks. The question is: can we consider that individuals behave similarly or not ? We feel that the answer to this question rely in the time laps involved. Information sharing theory assumes that birds simultaneously search for preys and monitor conspecifics. In fact, it is impossible that one bird has one eye focusing on a conspecific while the other eye search for preys. However if birds alternate quickly between scanning the sea surface and monitoring con-specifics, the assumption that both activity are conducted simultaneously is valid. In our study, our reference to the

“producer/scrounger” tactics makes the implicit assumption that birds have chosen one tactic (producer or scrounger) and follow it during a long time period, so that its movements and its spatial location at sea are relevant from the tactic chosen. This assumption is sustainable at high density, but is more questionable at low density: in an open landscape such the ocean, why a scrounger acting as an information link would avoid to take a look at the sea surface ? However the proportion of time spent to produce or to gather public information can vary between individuals: some may prefer searching for preys directly while others would allocate a greater effort to gather public information, which could lead to a distinction between individuals, but less drastic than the one suggested by the producer/scrounger model. Moreover, it is not excluded that when scrounging behaviour arise (at high bird density), producers continue to gather public information by monitoring con-specifics, as suggested by the information sharing model. In other word, the difference between low to intermediate and high density is the emergence of a pure scrounging behaviour in a population of information sharer.

CONCLUSION :

The analysis of fine-scale spatial structure of animals provides a unique chance to study inter-individual relationships. In ecology, spatial analysis and modelling was applied to identify species-environment relationships (Fortin & Dale 2005), to make spatial prediction of species distribution (Austin 2002), to study ecological process such dispersal (Cadotte & Fukami 2007), synchrony (Bjornstadt & Bascompte 2001) or competition (Birkhofer *et al.* 2006). However in the field of behavioural studies, very few works attempted to clearly relate an expected behaviour to a specific spatial pattern, as we did. At least, hypothesis on foraging strategy were invoked to explain difference in aggregative patterns observed (Davoren *et al.* 2003). For models such as marine birds, experiments required to study foraging tactics (Templeton & Giraldeau 1995b, Koops & Giraldeau 1996) cannot be efficiently carried out. Hence empirical study of their behaviour has been restricted to their breeding ecology (Doliguez *et al.* 2002). Studies on their foraging tactics were mostly based on individual data loggers that are excellent tools to quantify activity budget, locate feeding ground and characterize trajectory properties. However these studies are mainly limited to the breeding period (Pinaud & Weimerskirch 2005, Fauchald & Tveraa 2006) and moreover cannot provide any description of inter-individual interactions. Ship-based studies suffers that birds change their behaviour with the approaching vessel. This is constraining the minimum scale of the spatial analysis to a few kilometres. Such spatial scale may allows identifying which

individuals and/or which species interact with another (Silverman *et al.* 2004) but do not allow to address issues relative to the kind of interaction involved. In this context, our work is a bridge between foraging ecology and spatial analysis and shows how some unasked questions can be solved, on the basis of empirical study, by integrating both approaches.

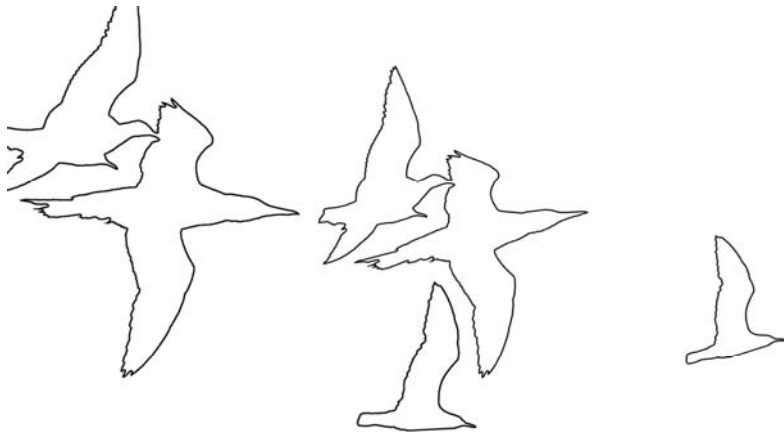
7.6- Synthèse.

Notre approche empirique est novatrice, pour deux raisons. Tout d'abord, la plupart des données empiriques collectées dans le contexte des stratégies de recherche alimentaire sociales ont été obtenues de manière expérimentale, sur des modèles d'études relativement faciles à observer et à manipuler, comme les étourneaux par exemple (Templeton & Giraldeau 1995). En revanche, l'étude des stratégies de recherche alimentaire des oiseaux marins ne peut se faire que sur le terrain. La majorité de ces études sont « individu-centrées » : elles se basent sur les trajets des animaux en mer, échantillonnées à l'aide de GPS ou de balise ARGOS (Pinaud & Weimerskirch 2005, Fauchald & Tveraa 2006) et ignorent par nature les interactions sociales pouvant exister entre les individus.

Ce que nous mettons en évidence au sein de cette étude, c'est d'une part que les animaux interagissent entre eux, et d'autre part que les modes d'interaction évoluent en fonction d'un gradient de densité. A densité faible d'oiseaux, dans des zones où la ressource est vraisemblablement rare, l'utilisation de l'information publique s'intensifie et prend une part plus importante dans les stratégies de recherche alimentaire. Nous suspectons que l'utilisation de cette information soit associée à un coût qui reste à définir : en effet, dès lors que l'abondance de proies est plus importante, l'utilisation de l'information publique semble être moins importante comme le témoigne le changement d'organisation spatiale au sein des groupes, où les oiseaux se distribuent aléatoirement pour finalement s'agglutiner localement à forte densité. Ces agrégats locaux peuvent correspondre soit à des individus ayant trouvé de la nourriture et se reposant, soit à des individus profiteurs attendant qu'un patch de nourriture soit découvert aux alentours. Le fait de s'agréger permet de bénéficier de la vigilance du groupe : il suffit qu'un individu repère un producteur ayant découvert un patch de nourriture pour que l'ensemble des profiteurs de l'agrégat soient informés.

La modélisation explicite des bénéfices et des coûts associés à chacune de nos prédictions, par l'intermédiaire par exemple de modèles individus-centrés, pourrait permettre d'affiner nos prédictions et de confirmer nos observations sur le terrain. Dans ce type de modèles, si la formulation en terme énergétique des bénéfices est aisée, il est en revanche plus difficile d'associer un coût au fait de collecter de l'information. La question, dans ce cas, est de savoir si ce coût doit être formulé sous la forme de contraintes cognitives et/ou sous la forme d'une diminution du succès de recherche alimentaire, avec l'idée que le temps passé à observer ses congénères n'est pas utilisé pour rechercher soi-même sa nourriture.

Dernière partie. Ce que nous pouvons retenir.



8- Conclusion

8.1- Que sont les prédateurs supérieurs dans l'écosystème « golfe de Gascogne ».

8.1.1- Des consommateurs significatifs mais raisonnables.

Notre travail de thèse a permis de mieux comprendre l'impact que les populations de prédateurs supérieurs pouvaient avoir sur l'écosystème du golfe de Gascogne. A partir des chiffres que nous avons calculé, nous avons estimé que la communauté de prédateurs supérieurs consommaient potentiellement des quantités de biomasses comparables à ce que pouvaient prélever les activités humaines. Deux principales sources d'incertitudes sont encore à lever pour mesurer l'impact de cette pression de prédation.

La première source d'incertitude concerne les espèces cibles constituant le régime alimentaire des oiseaux marins dans le golfe. Dans ce domaine, certains travaux préliminaires ont déjà été menés (voir Pasquet 1988 pour les guillemots en été) mais la situation hivernale reste inconnue. De manière quantitative, nous montrons que les prélèvements effectués par les prédateurs supérieurs sont globalement plus importants en hiver. Mais nous ne savons pas comment évolue au cours de l'année la composition du spectre de proies consommées avec les changements de structure des communautés de prédateurs supérieurs et de proies.

La seconde source d'incertitude concerne les quantités de biomasse prélevées directement dans l'écosystème : en effet, une partie des prédateurs supérieurs se nourrissent en étroite association avec les pêcheries, à partir de rejets (qui sont estimés à environ 1/3 des volumes débarqués). Il serait nécessaire de séparer la proportion de proies consommées directement dans le milieu et indirectement via les rejets de l'activité de pêche, car les conséquences en terme d'impact sur l'écosystème de ces deux modes de nutrition sont très différentes. Ce type d'étude a déjà été mené dans d'autres écosystèmes et a notamment montré que les rejets de pêche pouvaient constituer une part importante de la nourriture des oiseaux (Arcos & Oro 2002 ; Votier *et al.* 2004), notamment des prédateurs généralistes et potentiellement kleptoparasites comme les goélands ou les labbes.

Bien que les quantités de biomasses prélevées par la communauté de prédateurs supérieurs dans le golfe de Gascogne soient du même ordre de grandeur que celles prélevées par l'activité de pêche, leur impact sur cet écosystème n'est probablement pas comparable. En effet, les biomasses de proies nécessaires à la survie des prédateurs sont bien supérieures aux strictes quantités qu'ils doivent consommer, car un effort de capture trop grand ne leur permet pas de satisfaire leurs besoins énergétiques (Furness 2006). Pour ces raisons de rentabilité

énergétique, les prédateurs ne peuvent survivre que lorsque leurs proies sont faciles à capturer, c'est à dire très abondantes dans le milieu. Lorsque les stocks se raréfient, l'effort pour capturer une proie augmente tandis que le gain énergétique associé à la consommation de la proie reste le même (voir fig 43a pour une proposition schématique). Ainsi, suite à la raréfaction d'un stock de proie, les prédateurs doivent s'adapter très rapidement en changeant de régime alimentaire ou disparaître (Barret & Krasnov 1996).

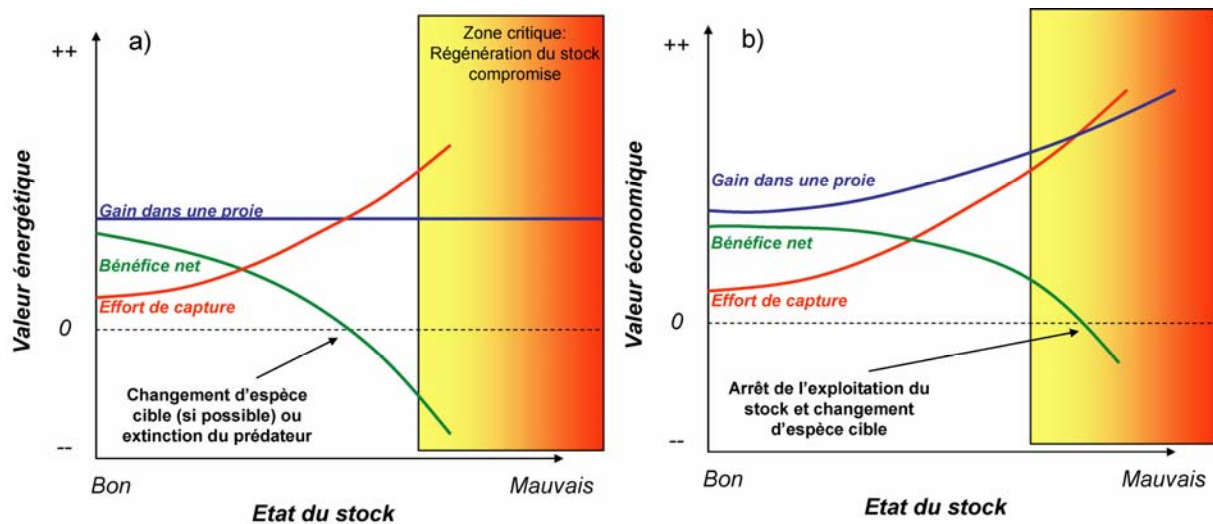


Fig 43 : représentation schématique du mode d'exploitation d'un stock de proie par a) les prédateurs supérieurs et b) les pêcheries. Dans le cas des prédateurs supérieurs, le bénéfice retiré de la consommation d'une proie reste le même quel que soit l'état du stock, tandis que dans le cas des pêcheries, le prix du poisson augmente avec sa rareté : l'arrêt de la pêche survient plus tard que l'arrêt de la prédation, peut-être à un moment où les stocks de proies auront du mal à se reconstituer.

Les pêcheries (fig 43b) sont soumises aux mêmes types de contraintes, mais sous la forme économique. Si la valeur énergétique d'une proie est la même quelque soit l'état du stock, sa valeur économique fluctue en fonction de l'équilibre offre/demande des marchés financiers, et cet équilibre offre/demande se déplace lorsque l'état du stock se dégrade, en général vers une augmentation du prix : ce qui est rare est cher. Tant que le prix permet une plus-value, les pêcheries continuent de cibler des espèces dont les stocks sont peut être en mauvais état, mais dont la rentabilité économique est maintenue artificiellement par les fluctuations aléatoires du marché. Le risque est qu'au moment où la pêche n'est plus rentable, les stocks soient arrivés à un niveau si bas qu'il leur est difficile, voire impossible de se reconstituer. On voit bien par cet exemple comment les prédateurs supérieurs peuvent vivre en équilibre au sein des écosystèmes qu'ils exploitent, tandis que l'exploitation par l'homme, soumise à des règles différentes, peut conduire à des déséquilibres graves et irréversibles.

Cependant, les pêcheries ne sont certainement pas les seules à pouvoir exploiter une ressource jusqu'à disparition de celle-ci. Dans un certain nombre de systèmes, notamment terrestres, un prédateur peut exploiter ses proies jusqu'à extinction, pour peu qu'elles soient faciles à trouver et à capturer. Parmi les facteurs permettant d'éviter l'extinction de la proie on trouve d'une part un fort potentiel de reproduction en regard du taux de mortalité par prédation, et également l'existence de zones refuges qui permettent à la population de proies de ne pas être réduite en deçà d'un certain niveau. Ces zones refuges théoriques régulent ainsi la population des prédateurs qui ne peuvent se nourrir lorsque le stock de proie correspond au stock abrité dans le refuge (sous l'hypothèse que les proies, si elles le peuvent, choisiront de se distribuer en priorité dans les zones refuges). L'existence de zones refuges induit donc un effet de régulation densité-dépendent au sein du système proie/prédateur : lorsque la densité de proie correspond à ce qui peut se trouver dans le refuge, la prédation est impossible (ou du moins plus difficile). Dans le milieu marin, les petits poissons pélagiques sont dotés d'un très fort potentiel de reproduction, et l'effet de densité-dépendance discret impliqué par l'existence d'une zone refuge est remplacé par un effet continu induit par les considérations énergétiques/économiques que nous avons évoqué plus haut. Pour un stock de petits poissons pélagiques donné, une fraction seulement de ce stock est disponible pour les prédateurs (mais la totalité du stock peut être disponible pour la pêche). Si cette fraction est trop faible, les prédateurs ne peuvent tirer un bénéfice énergétique de l'exploitation de ce stock, avec des conséquences sur leur reproduction puis sur leur survie qui limiteront leur impact sur le stock de proie.

8.1.2- Des outils de gestion.

Les prédateurs marins exploitent les écosystèmes pélagiques aux mêmes échelles spatio-temporelles que les activités humaines, et constituent ainsi une source d'information significative reflétant la distribution, l'abondance et la structure de la communauté des petits poissons pélagiques (Boyd *et al.* 2006). Aujourd'hui, la nécessité de gérer les ressources halieutiques à travers une approche écosystémique est très largement acceptée par la communauté scientifique (Sinclair *et al.* 2002, Pikitch *et al.* 2004). Dans cette perspective, l'information fournie par l'échantillonnage des populations de prédateurs supérieurs doit être prise en compte. Cette information a plusieurs sources différentes, qui peuvent être séparées en deux grands axes : le suivi de des populations de prédateurs à terre et en mer.

Le suivi des populations de prédateurs à terre se fait sur les colonies de reproduction pour les oiseaux, ou par l'étude des individus échoués pour les mammifères marins. Ce type d'étude

permet de fournir des séries temporelles reflétant les variations d'abondance, de régime alimentaire, de succès reproducteur qui peuvent être mises en relation avec l'évolution des conditions environnementales, en particulier la disponibilité et la qualité des proies (Suryan *et al.* 2006, Wanless *et al.* 2007). Notamment, ce type d'étude a conduit Velarde *et al.* (2004) à proposer un modèle permettant, par un couplage entre information environnementales et données de régime alimentaires collectées sur les colonies d'oiseaux, de prédire d'une année sur l'autre les volumes de sardines qui seront capturés dans le golfe de Californie. Les colonies d'oiseaux marins les plus étudiées sont suivies depuis de nombreuses années (Wanless *et al.* 2007) ce qui aboutit à la construction de séries temporelles robustes pour décrypter la réponse de ces populations aux fluctuations environnementales et s'en servir dans une perspective de gestion intégrée des écosystèmes.

Les études des populations de prédateurs supérieurs en mer sont plus récentes et dans ce domaine, la collecte de données doit se poursuivre de manière à constituer des séries spatio-temporelles robustes. Ces données sont très importantes dans l'écosystème du golfe de Gascogne car ce dernier abrite très peu de sites de reproduction d'oiseaux marins, permettant difficilement de développer les méthodes de gestion basées sur un suivi des populations de prédateurs à terre. Les données collectées en mer devront permettre de comprendre comment les prédateurs se distribuent par rapport à leurs proies, afin d'aboutir à l'utilisation explicite de l'information fournie par les données de prédateurs marins dans l'objectif d'améliorer les prédictions de stocks de petits poissons pélagiques. L'accent pourrait être mis sur certaines espèces clés de l'écosystème, comme les fous de Bassan et les sardines, tout deux échantillonnés en simultané durant les campagnes PELGAS.

Dans ce contexte, l'apport de ce travail de thèse est marqué par une définition claire des populations de prédateurs du golfe de Gascogne, sur les plans de distribution spatiale et d'abondance. Ce travail pourra donc servir de point de comparaison pour des études futures, si des programmes de monitoring en mer des populations de prédateurs à moyen et long terme voient le jour. En effet, l'information que nous avons rassemblé doit être comprise comme une des réalisations possibles du processus écologique de distribution des prédateurs marins. Les cartes et les estimations d'abondance que nous proposons représentent une situation donnée qui correspond à la situation environnementale de la période d'échantillonnage. Il faut garder à l'esprit que ces populations peuvent fluctuer, en fonction de l'évolution des paramètres environnementaux qui gouvernent le processus écologique de distribution des prédateurs dans le golfe de Gascogne. Des séries spatio-temporelles conséquentes devront donc permettre d'identifier ces paramètres, permettant une interprétation plus en profondeur

de la signification des patrons de distribution et d'abondance observé chez les prédateurs supérieurs.

8.1.3- Des enjeux de conservation.

Comme nous l'avons souligné en introduction, la communauté de prédateurs supérieurs dans le golfe de Gascogne comporte un certain nombre d'espèces qui représentent des enjeux de conservation. Nous espérons que nos résultats en termes de distribution et d'abondance fourniront une base solide pour déterminer des zones d'intérêt prioritaire, en accompagnant d'éventuelles mesures de management de l'activité de pêche visant à réduire le nombre de captures accidentelles ou en permettant d'évaluer l'impact sur les populations de prédateurs d'éventuelles catastrophes écologiques conduisant à des phénomènes de mortalité exceptionnels. Pour ce dernier point, la construction d'un modèle trophique décrivant le fonctionnement de l'écosystème golfe de Gascogne est encore nécessaire pour comprendre comment l'écosystème peut réagir suite à des mortalités importantes au sein de la communauté de prédateurs supérieurs.

Enfin, nous pouvons poursuivre la réflexion engagée dans la section 8.1.1 en nous posant la question des quantités de proies nécessaires à la survie des populations de prédateurs dans le golfe de Gascogne. Furness (2006) apporte des éléments de réponse à cette question, en montrant d'une part que la réponse des prédateurs à une réduction importante des biomasses de proie peut varier considérablement selon les espèces (Furness & Tasker 2000), et d'autre part que pour des raisons énergétiques, la survie des espèces les plus sensibles (guillemots, mouettes tridactyles) requiert la présence dans le milieu de biomasses de proies bien plus importantes que celles estimées nécessaires à leur consommation : dans le cas des guillemots en mer de Barents, dont les besoins énergétiques avaient été estimés à 70 000 tonnes de capelan *Mallotus villosus*, lorsque le stock passa de 6 000 000 de tonnes en 1980 à 500 000 tonnes en 1985, près de 90% des guillemots moururent de faim (Barrett & Krasnov 1996). Il fallait donc, pour subvenir aux besoins des guillemots en mer de Barents, des biomasses de capelan 100 fois plus importantes que leurs besoins énergétiques. Appliquer ce rapport directement au golfe de Gascogne aurait peu de sens, car il faut pour cela tenir compte de l'architecture trophique du système et du rapport stock/biodisponibilité qui dépend à la fois de l'écologie des proies et des prédateurs. Cependant, ce rapport de 1 pour 100 est à garder à l'esprit car il montre bien que même lorsque le stock est encore abondant, il ne permet pas forcément la survie des prédateurs.

8.2- Apports des analyses spatialisées dans l'étude de la communauté de prédateur supérieurs du golfe de Gascogne.

8.2.1- Définition des habitats.

Le premier atout de l'analyse spatialisée est de pouvoir représenter de manière explicite les zones de distribution des animaux, ce qui conduit à la définition d'habitat. Nous avons caractérisé les habitats des prédateurs marins en fonction de trois critères : leurs abondances spatiales, les relations qu'ils entretiennent avec les composantes générales de l'environnement du golfe de Gascogne, enfin l'échelle à laquelle ces distributions étaient susceptibles de varier au cours du temps. D'autres types d'études sont encore à mener pour parfaire la compréhension des zones d'habitats des prédateurs supérieurs. Notamment, nous n'avons pas encore proposé de schéma mettant en relation les distributions des oiseaux marins avec les paramètres océanographiques de leur environnement, comme cela a été fait dans d'autres écosystèmes (Ainley *et al.* 2005, Ballance *et al.* 2005). Toutefois, nous avons identifié des échelles spatiales pertinentes pour l'étude de la relation entre distribution des oiseaux marins et paramètres environnementaux, notamment dans le cas des alcidés qui est le taxon dont la distribution spatiale présente les caractères les plus importants d'échelle-dépendance (cf section 5.2.4).

En ce qui concerne les principaux habitats du golfe de Gascogne, nous avons confirmé les rôles prépondérants tenus par la zone jouxtant la rupture de pente du plateau continental et par les panaches fluviaux, deux zones déjà très étudiées car sièges importants de production primaire pour l'écosystème golfe de Gascogne (Laborde *et al.* 1999, Planque *et al.* 2004). L'effort doit maintenant porter sur la modélisation prédictive de l'évolution de ces habitats, notamment en identifiant les principaux facteurs environnementaux dynamiques susceptibles de faire varier au cours du temps la distribution spatiale des prédateurs supérieurs. Sur la base de nos résultats, nous pouvons espérer que les variables révélatrices de l'étendue des panaches fluviaux et notamment des fronts halins (gradients de salinité de surface par exemple) seront utiles pour modéliser la distribution spatiale des guillemots l'hiver. Egalement, de récents projets concernant la mise en évidence de structures tourbillonnaires sur le plateau du golfe de Gascogne (Segond *et al.* 2004) permettront peut être de comprendre la localisation de hot-spots locaux d'abondance de prédateurs, notamment dans le cas des fous de Bassan qui sont probablement l'espèce la plus réactive à la formation de telles structures à méso-échelle, productives mais éphémères. Notre travail a donc fourni les bases nécessaires à un zonage à large échelle du golfe de Gascogne (cf section 5.3.1) à partir d'habitats statiques. La

composante dynamique de ces habitats reste à étudier, pour comprendre comment les zones à large échelle peuvent évoluer au cours du temps, et surtout pour capturer la variabilité de distribution et d'abondance qui s'exprime à des échelles plus fines.

8.2.2- Relations proie-prédateur.

Comme nous l'avons brièvement évoqué dans le chapitre 6, et comme d'autres études le soulignent (Fauchald *et al.* 2002), les processus de couplage proie/prédateur en milieu océanique sont difficiles à mettre en évidence. Une des raisons vient de l'importante variabilité spatio-temporelle ayant cours dans le milieu marin. Un second facteur est que les prédateurs échantillonnés en mer ne sont pas forcément engagés dans des activités de recherche alimentaire. Un troisième problème est la définition explicite des biomasses de proies biodisponibles à partir des biomasses totales. Un quatrième élément peut être attribué à une question d'échelle : la mise en relation, par l'analyse, de distributions de proies et de prédateurs doit se faire en fonction de l'échelle à laquelle ils interagissent, et le fait de considérer des échelles trop larges ou trop petites peut nuire à la mise en évidence du processus proie/prédateur (Rose & Leggett 1990). Dans notre tentative (chapitre 6), nous avons dû nous limiter à la détection de phénomènes à large échelle. La compréhension des interactions proie/prédateur à des échelles spatiales fines requiert un échantillonnage simultané, et de plus amples investigations pourront être menées grâce aux campagnes PELGAS. En particulier, il pourrait être intéressant d'approcher le concept de proies biodisponibles, en tenant compte de la profondeur et de la densité des bancs échantillonnés : des bancs denses et proches de la surface constituent une ressource plus facile à capturer. Etablir dans un premier temps la relation stock de proies / stock biodisponibles, puis dans un second temps stock biodisponible / prédateurs supérieurs devrait permettre une inférence plus poussée entre prédateurs et stock de proies. Ce type d'approche pourrait être envisagé par l'intermédiaire de modèles hiérarchiques, permettant la décomposition d'un processus complexe en une succession de processus simples, et un contrôle du modèle par l'ajout d'informations environnementales. La grande difficulté viendra de la définition de la biodisponibilité des stocks de poissons, qui fera nécessairement appel à un certain nombre d'hypothèses difficilement vérifiables (à partir de quelle densité de proie ou de quelle profondeur la prédation est-elle rentable ?). Il sera également possible d'étudier l'échelle spatiale à laquelle les prédateurs répondent à la distribution de leur proie. Cette dernière question est primordiale, car elle permettra de définir l'échelle spatio-temporelle à laquelle les prédateurs supérieurs pourront être utilisés comme indicateurs des stocks halieutiques.

8.2.3- Etude des stratégies de recherche alimentaire.

Ce domaine de l'écologie est probablement celui dans lequel l'utilisation des analyses spatiales est véritablement novateur, et notamment grâce à l'introduction de considérations explicitement spatiales dans la théorie de recherche alimentaire sociale. Notre réflexion nous a conduit dans un premier temps à mettre en place un test statistique spécifique dont l'utilisation peut être généralisée à de nombreux modèles d'études. Ensuite, nous avons mis en évidence de manière explicitement spatiale, chez le fou de Bassan, la notion de « réseau » d'individus interagissant pour rechercher leur nourriture. Cette étude apporte un regard neuf et complémentaire aux études précédentes qui se focalisaient sur les trajectoires individuelles, et est un pas supplémentaire vers l'établissement d'un pont entre écologie comportementale et analyse spatiale. L'introduction de la dimension spatiale dans l'étude des groupements d'animaux s'est également faite dans le cadre de migrations exceptionnelles de troupeaux d'herbivores, ou dans le cas de la formation et du comportement des bancs de poissons (Couzin & Krause 2007). Ce type d'étude fait appel à la théorie d'auto-organisation, où un ensemble de règles individuelles simples aboutissent à des structures complexes de groupe susceptibles de fournir des avantages sélectifs à chacun des individus qui le compose. Les modèles d'études auxquels ont été appliqués ces théories présentent des structures de groupe claires et très compactes. Notre étude se penche sur des groupes probablement éphémères et beaucoup plus « dynamiques », caractérisés par des interactions « faibles » entre organismes au sens où elles ne sont pas indispensables à la survie de l'animal, ce qui fait que la pression de sélection portant sur ces structures est probablement moins importantes que dans les cas d'un banc de sardine ou d'un gnou migrant au serengeti, pour qui la séparation d'avec le groupe signifie la mort de manière quasi-automatique. Nous pensons que cette différence de pression de sélection peut en partie expliquer la différence de structure, avec dans le cas des fou de Bassan une structure diffuse, très dynamique et pouvant évoluer très rapidement d'un type de structure à un autre.

8.3- Quelles sont les perspectives ouvertes par ce travail de thèse ?

8.3.1- Réalisation d'un modèle décrivant le fonctionnement du réseau trophique pélagique.

Nous l'avons évoqué à différents endroits au cours de cette thèse, une partie des informations que nous mettons à la disposition de la communauté scientifique a été produite pour être incorporée dans une approche plus globale du fonctionnement de l'écosystème. Nous avons

choisi de fournir ces informations à des échelles spatio-temporelles larges, sur la base de la variabilité observée au sein de la communauté de prédateur supérieurs.

En ce qui concerne la dimension spatiale, nous fournissons des estimations d'abondance et de consommation de biomasse pour trois zones qui se distinguent le long d'un gradient côte-large. C'est en effet le long de ce gradient que la communauté de prédateur évolue le plus significativement. Par exemple les guillemots se distribuent principalement en zone côtière ; les deux espèces principales de mammifères marins du golfe, dauphin commun et grand dauphin, présentent une forte ségrégation spatiale en fonction de ce même gradient ; les principaux patchs d'abondance des fous de Bassan sont également distribués isolément le long de ce gradient, et de manière globale la richesse de la communauté de prédateur supérieur observée à la côte et le long du talus continental contraste avec la pauvreté observée au centre du plateau. Nous pensons donc qu'un modèle décrivant le fonctionnement de l'écosystème golfe de Gascogne de manière réaliste aura probablement besoin de tenir compte des différences en termes de structure de communauté et d'abondance observée au sein de ces trois compartiments géographiques. En outre sur le plan temporel, nous avons distingué la période hivernale de la période estivale, où des différences d'abondance très importantes ont été notées chez les mammifères marins (qui semblent augmenter en été) et chez les oiseaux marins (présents essentiellement en hiver). Ces changements de communautés ont donc des conséquences sur les types de proies ciblées et sur les biomasses consommées dont il sera probablement nécessaire de tenir compte. C'est en effet sur ces aspects qualitatifs que se fera la différence, en termes d'impacts sur l'écosystème, entre le mode d'exploitation par la pêche et par les prédateurs supérieurs.

Un modèle du réseau trophique pélagique pourrait également intégrer un certain nombre de subtilités, par exemple tenir compte de la plasticité de régime alimentaire inhérente aux prédateurs supérieurs. En effet, ces espèces choisissent leurs proies en partie en fonction des abondances relatives de ces dernières. Une ressource abondante sera ciblée de manière préférentielle, et des changements de régime alimentaire peuvent être observés dans le cas de fluctuation de la densité de ressources. Ce n'est que lorsque ces changements de régime alimentaire ne sont plus rentables énergétiquement que des conséquences sur la reproduction et sur la survie des prédateurs peuvent apparaître. Du point de vue de leur adaptabilité à ces changements, les différentes espèces de prédateurs ne sont pas sur un pied d'égalité. Chez la mouette tridactyle, des variations des stocks de proies ont des conséquences immédiates en termes de survie et de reproduction tandis que les fous de Bassan disposent d'une plasticité comportementale qui leur permet d'ajuster leur effort de recherche alimentaire au niveau des

stocks de proies biodisponibles, tamponnant ainsi les effets des fluctuations environnementales.

8.3.2 Apports à la réflexion sur la formation d'aires marines protégées.

La définition d'aires marines protégées est une des mesures permettant de gérer et de conserver la biodiversité du milieu marin, en établissant des zones « clefs » pour l'écosystème qui doivent faire l'objet de mesures particulières (limitation ou interdiction de certaines activités humaines par exemple). La création d'aires marines protégées peut répondre à deux objectifs : la conservation de la biodiversité en milieu marin, et le maintien d'une activité durable de pêche en dehors de ces réserves. Un certain nombre de choix doivent être faits lors de la création d'aires marines protégées, notamment leur emplacement, leur taille et leur degré de fragmentation (vaut-il mieux une seule grande zone ou plusieurs petites zones organisées en réseau). Ces choix doivent être faits en fonction des interactions existant entre les espèces constituant l'écosystème à protéger, en fonction de la manière et de l'intensité avec laquelle cet écosystème est exploité, et en fonction des objectifs de création de l'aire marine protégée (Baskett *et al.* 2007).

Dans le cas spécifique du golfe de Gascogne, la prise en compte des patrons de distribution de prédateurs supérieurs dans le contexte de la création d'aire marine protégée ne nous apparaît pas pertinent, en effet ces espèces ne sont pour la plupart pas résidentes dans le golfe de Gascogne, mais l'exploitent au contraire à un moment précis de l'année. Ainsi la délimitation de zones pour la création d'aires marines protégées devrait plutôt s'appuyer sur les patrons de distributions et d'abondances des espèces clefs du réseau trophique, comme les petits poissons pélagiques, mais aussi sur les nombreuses interactions écologiques (compétition, prédation, mutualisme) existant entre les différents compartiments de l'écosystème et sur les caractéristiques écologiques de ces compartiments (reproduction, dispersion). C'est en effet à partir de ces critères que des choix peuvent être faits sur l'emplacement, la forme, la taille d'éventuelles aires marines protégées (Baskett *et al.* 2007).

En revanche, la recherche sur les prédateurs supérieurs trouve son utilité dans le contexte des aires marines protégées par le diagnostic qu'elle peut fournir sur l'ensemble de l'écosystème. Le suivi des populations de prédateurs supérieurs en terme d'abondance est un indice révélateur de la productivité des écosystèmes, et la comparaison de leurs patrons de distributions spatiales avant et après l'établissement d'aires marines protégées seront un indice facile et peu coûteux à collecter qui pourra démontrer l'effet réserve. En outre, dans le cas bien spécifique où l'objectif de la création d'une aire marine protégée est la protection des

prédateurs supérieurs (comme dans le cas du sanctuaire Pelagos en Méditerranée), les patrons de distribution et d'abondance fournis dans ce document de thèse pourront servir à identifier des zones pertinentes dans le golfe de Gascogne.

8.3.3 Mise en place de programmes de surveillance et de monitoring : définition de zones ateliers.

Dans le paragraphe précédent, nous avons mis l'accent sur le fait que les populations de prédateurs supérieurs pouvaient être utilisées comme outils de monitoring et d'évaluation de la qualité de l'écosystème. Le travail présenté dans ce document de thèse peut servir de base pour la mise en place de ce type de protocole spécifique. Un élément important des protocoles de monitoring est de pouvoir fournir l'information la plus cohérente possible tout en minimisant les coûts associés, de manière à maintenir l'activité de monitoring le plus longtemps possible et disposer ainsi de séries temporelles longues, couvrant une grande partie de la variabilité environnementale. Notre description de la communauté peut être utilisée de manière à définir des zones atelier indicatrices de l'état des populations. Un programme de monitoring efficace pourrait être constitué d'un effort d'échantillonnage régulier portant spécifiquement sur des zones clefs, c'est-à-dire les panaches fluviaux de la Gironde et de la Loire, ainsi que le talus continental et plus spécifiquement ses extrémités Nord-Ouest et Sud. Le reste du plateau continental du golfe de Gascogne pourrait ensuite être échantillonné de manière plus légère, avec des longueurs de trajets réduits. Ce type de protocole doit néanmoins pouvoir soutenir l'hypothèse que la fluctuation des populations de prédateurs dans les zones-clefs choisies reflète bien les fluctuations de ces populations au sein de l'ensemble du système. Des programmes de calibrage seront donc nécessaires à la validation de cette hypothèse.

8.3.4 Etude des stratégies de recherche alimentaires.

L'étude des stratégies de recherche alimentaire que nous avons présentée chez le fou de Bassan a été menée sous un angle empirique. Nous interprétons l'émergence des patrons de structure spatiale à fine échelle comme le symptôme d'un processus écologique impliquant un réseau d'oiseaux dont l'organisation varie en fonction des comportements de recherche alimentaire qu'ils adoptent. Une question importante relative à l'évolution des systèmes coopératifs est la résistance de ces derniers à l'invasion d'individus « tricheurs », tirant parti du signal honnête transmis par d'autres tout en ne participant pas à l'émission de ce signal (revue dans Lehmann & Keller 2006). Dans notre système, le « tricheur » serait l'oiseau qui ne participe pas à un

effort de recherche alimentaire mais bénéficie tout de même des trouvailles des autres. Cependant, lorsque ce tricheur se nourrit, il délivre tout de même un signal « honnête » à ses congénères. Une des conclusions que nous pourrions tirer de l'étude du modèle fou de Bassan est que même dans un système où il est impossible de tricher lors de la communication (le signal visuel délivré par le plongeon d'un fou ne peut pas mentir), le mode coopératif ne semble émerger que dans des conditions particulières, dans le cas des fous lorsque la ressource est à faible densité. Il y a donc, chez les fous de Bassan, des coûts associés à l'émergence de l'altruisme, et l'identification de ces coûts comme de ceux associés aux autres stratégies de recherche alimentaire adoptées par les fous de Bassan est une piste de recherche très intéressante.

Dans le système « fou de Bassan », le profiteur ne dispose pas d'un avantage sélectif et ne peut pas s'emparer ou monopoliser une ressource qu'un autre fou aura trouvé. Un oiseau « profiteur » ou « tricheur » sera donc tributaire du succès de recherche alimentaire des autres et aura en général une probabilité de succès inférieure à celle d'un individu producteur. Il faudra donc que l'économie d'énergie induite par le fait de « tricher » soit suffisante pour compenser la diminution du succès de recherche alimentaire. Le type de proie détectée est un autre paramètre important : le bénéfice qu'un individu peut tirer de la trouvaille d'un autre peut varier suivant s'il s'agit d'une proie isolée ou d'un patch permettant à plusieurs individus de se nourrir. Enfin, l'adoption de stratégies « mutualistes » ou un individu qui cherche sa nourriture tient également compte de la position des autres individus à proximité de manière à optimiser les chances de succès directes (trouver sa nourriture soi-même) et indirecte (bénéficier de la trouvaille d'un autre) implique probablement des mécanismes cognitifs plus complexes pouvant être associés à une dépense métabolique plus importante. Ainsi, les coûts et bénéfices associés à l'utilisation d'une stratégie donnée est fonction de plusieurs paramètres : le taux de succès des autres individus, qui est directement fonction de la densité de proies biodisponibles, la qualité des proies trouvées, et les coûts énergétiques propres à la stratégie choisie.

La détermination de l'importance relative de chacun de ces paramètres ne peut venir que de la construction d'un modèle théorique, qui serait un complément logique de notre étude empirique. Ce modèle devrait nous permettre d'améliorer nos prédictions, et devrait également nous éclairer sur l'influence de ces paramètres qui peuvent être difficiles à tester sur le terrain.

Références

- Aebischer, N. J., J. C. Coulson, and J. M. Colebrook. 1990. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* **347**:753-755.
- Ainley, D. G. 1977. Feeding methods in seabirds: a comparison of polar and tropical communities in the eastern Pacific Ocean. Pages 669-685 *in* G. A. Llano editor. *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Gulf publication, Houston.
- Ainley, D. G., L. B. Spear, C. T. Tynan, J. A. Barth, S. D. Pierce, R. G. Ford, and T. J. Cowles. 2005. Physical and biological variables affecting seabird distributions during the upwelling season of the northern California Current. *Deep-Sea Research II* **52**:123-143.
- Albaina, A., and X. Irigoien. 2004. Relationships between frontal structures and zooplankton communities along a cross-shelf transect in the Bay of Biscay (1995 to 2003). *Marine Ecological Progress series* **284**:75.
- Allredge, J. R., and C. E. Gates. 1985. Line transect estimators for left truncated distributions. *Biometrics* **41**:273-280.
- Allen T. F., and T. W. Hoekstra. 1992. *Toward a Unified Ecology*. Columbia University Press, New York.
- Anderson, R., D. Gordon, M. Crawley, and M. Hassell. 1982. Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature* **296**:245-248.
- Arcos, J. M. 2001. *Foraging Ecology of Seabirds at Sea: Significance of Commercial Fisheries in the NW Mediterranean*. University of Barcelone.
- Arcos, J. M., and D. Oro. 2002. Significance of fisheries discards for a threatened Mediterranean seabird, the Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus*. *Marine Ecological Progress series* **239**:209-220.
- Ashmole, N. P. 1971. Seabird ecology and the marine environment. *Avian Biology* **1**:223-286.
- Auffret, M., M. Duchemin, S. Rousseau, I. Boutet, A. Tanguy, D. Moraga, and A. Marhic. 2004. Monitoring of immunotoxic responses in oysters reared in areas contaminated by the "Erika" oil spill. *Aquatic living resource* **17**:297-302.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**:101-118.
- Baddeley A., P. Gregori, J. Mateu, R. Stoica, and D. Stoyan. 2006. *Case Studies in Spatial Point Process Modeling*. Springer, Berlin.
- Ballance, L. T., R. L. Pitman, and S. B. Reilly. 1997. Seabird Community structure along a productivity gradient: Importance of competition and energetic constraint. *Ecology* **78**:1502-1518.
- Ballance L.T., Pitman R.T., Spear L.B. & Fiedler P.C. 2005. Investigations into temporal patterns in distribution, abundance and habitat relationships within seabird communities of the eastern tropical Pacific. LJ-02-17, 1-79. Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service, NOAA. Report
- Barillé-Boyer, A. L., Y. Gruet, L. Barillé, and N. Harin. 2004. Temporal changes in community structure of tide pools following the "Erika" oil spill. *Aquatic living resource* **17**:323-328.
- Barlow, J., T. Gerrodette, and J. Forcada. 2001. Factors affecting perpendicular sighting distances on shipboard line-transect surveys for cetaceans. *Journal of cetacean resource management* **3**:201-212.
- Barnard, C. J., and R. M. Sibly. 1981. Producers and Scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour* **29**:543-555.

- Barnes, A., G. J. E. Hill, and G. R. Wilson. 1986. Correcting for incomplete sighting in aerial surveys of kangaroos. *Australian Wildlife Research* **13**:339-348.
- Barrett, R. T., and Y. V. Krasnov. 1996. Recent response to changes in stocks of prey species by seabird breeding in the southern Barents Sea. *ICES journal of Marine Science* **53**:713-722.
- Barrett, R. T., T. Anker-Nilssen, G. W. Gabrielsen, and G. Chapdelaine. 2002. Food consumption by seabirds in Norwegian waters. *ICES journal of Marine Science* **59**:43-57.
- Barta, Z., and L. A. Giraldeau. 2001. Breeding colonies as information centers: a reappraisal of information-based hypotheses using the producer-scrounger game. *Behavioural ecology* **12**:121-127.
- Baskett, M. L., F. Micheli, and S. A. Levin. 2007. Designing marine reserves for interacting species: Insights from theory. *Biological conservation* **137**:163-179.
- Belderson, R. H., and N. H. Kenyon. 1976. Long-range sonar views of submarine canyons. *Marine Geology* **22**:69-74.
- Bellier, E., P. Monestiez, J. P. Durbec, and J. N. Candau. 2007a. Identifying spatial relationships at multiple scales: principal coordinates of neighbour matrices (PCNM) and geostatistical approaches. *Ecography* in press.
- Bellier, E., B. Planque, and P. Petitgas. 2007b. Historical fluctuations in spawning site of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay from 1967 to 2004. *Fisheries Oceanography* **16**:1-15.
- Birkhofer, K., J. R. Henschel, and S. Scheu. 2006. Spatial-pattern analysis in a territorial spider: evidence for multi-scale effects. *Ecography* **29**:641-648.
- Bjornstad, O., N. C. Stenseth, and T. Saitoh. 1999. Synchrony and Scaling in Dynamics of Voles and Mice in Northern Japan. *Ecology* **80**:622-637.
- Bjornstad, O. 2000. Cycles and synchrony: two historical 'experiments' and one experience. *journal of animal ecology* **69**:869-873.
- Bjornstad, O., and J. Bascompte. 2001. Synchrony and second order spatial correlation in host-parasitoid systems. *journal of animal ecology* **70**:924-933.
- Blanchard, F., and J. Boucher. 2001. Temporal variability of total biomass in harvested communities of demersal fishes. *Fisheries Research* **49**:241-254.
- Bocquené, G., S. Chantereau, C. Clérendeau, E. Beausir, D. Ménard, B. Raffin, C. Minier, T. Burgeot, A. Pfohl Leszkowicz, and J. F. Narbonne. 2004. Biological effects of the "Erika" oil spill on the common mussel (*Mytilus edulis*). *Aquatic living resource* **17**:309-316.
- Bolliger, J. 2005. Simulating the spatial and temporal dynamics of landscapes using generic and complex models. *Ecological Complexity* **2**:107-116.
- Bonnel, M. L., and R. G. Ford. 1987. California sea lion distribution: A statistical analysis of aerial transect data. *Journal of wildlife management* **51**:13-20.
- Borcard, D., and P. Legendre. 2002. All scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**:51-68.
- Botsford, L. W., J. C. Castilla, and C. H. Peterson. 1997. The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* **277**:509-515.
- Bowman, R. I. 1955. Aerial reconnaissance of moose in summer. *Journal of wildlife management* **19**:382-387.

- Boyd, I. L., S. Wanless, and C. J. Camphuysen. 2006. Introduction. Pages 1-10 in I. L. Boyd, S. Wanless, and C. J. Camphuysen editors. *Top Predators in Marine Ecosystems: Their Role in Monitoring and Management*. Cambridge University Press, New York.
- Boyd I. L., S. Wanless, and C. J. Camphuysen. 2006. *Top Predators in Marine Ecosystems: their role in monitoring and management*. Cambridge University Press, New York.
- Bradshaw, C. J. A., M. A. Hindell, K. J. Michael, and M. D. Sumner. 2002. The optimal spatial scale for the analysis of elephant seal foraging as determined by geo-location in relation to sea surface temperatures. *ICES journal of Marine Science* **59**:770-781.
- Bretagnolle, V. 1993. Adaptive significance of seabird coloration: the case of procellariiforms. *The american naturalist* **142**:141-173.
- Bretagnolle, V., G. Certain, S. Houe, and M. Métais. 2004. Distribution maps and minimum abundance estimates for wintering auks in the Bay of Biscay, based on aerial survey. *Aquatic living resource* **17**:353-360.
- Briggs, K. T., W. B. Tyler, and D. B. Lewis. 1985a. Aerial survey for seabirds : methodological experiment. *Journal of wildlife management* **49**:412-417.
- Briggs, K. T., W. B. Tyler, and D. B. Lewis. 1985b. Comparison of ship and aerial surveys of bird at sea. *Journal of wildlife management* **49**:405-411.
- Briggs, K. T., K. F. Dettman, D. B. Lewis, and W. B. Tyler. 1987. Phalarope feeding in relation to autumn upwelling off California. Pages 51-63 in D. N. Nettleship, G. A. Sanger, and P. F. Springer editors. *Marine Birds, Their Feeding Ecology and Commercial Fisheries Relationships*. Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- Brothers, N. P. 1991. Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the Southern Ocean. *Biological conservation* **55**:255-268.
- Brown, J. L. 1983. Cooperation: A biologist's dilemma. *Advances in the Study of Behavior* **13**:1-37.
- Buckland S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Laake, D. L. Borchers, and L. Thomas. 2001. *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press.
- Buckley, N. J. 1997. Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds. *The american naturalist* **149**:1091-1112.
- Buechner, H. K., I. O. Buss, and H. F. Bryan. 1951. Censusing elk by airplane in the Blue Mountains of Washington. *Journal of wildlife management* **15**:81-87.
- Bunce, A. 2001. Prey consumption of Australian gannets (*Morus serrator*) breeding in Port Phillip Bay, southeast Australia, and potential overlap with commercial fisheries. *ICES journal of Marine Science* **58**:904-915.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, and J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife monographs* **72**:1-202.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1984. The need for distance data in transect counts. *Journal of wildlife management* **48**:1248-1254.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, and J. L. Laake. 1985. Efficiency and bias in strip and line transect sampling. *Journal of wildlife management* **49**:1012-1018.
- Burnham K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference.*, 2 edition. Springer, New-York.

- Burrough, P. A. 1987. Spatial aspects of ecological data. Pages 213-251 in R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak, and O. F. R. van Tongeren editors. Data analysis in community and landscape ecology. PUDOC, Wageningen.
- Cadiou, B., L. Riffaut, K. D. McCoy, J. Cabelguen, M. Fortin, G. Gélinaud, A. Le Roch, C. Tirard, and T. Bouludier. 2004. Ecological impact of the "erika" oil spill: Determination of the geographic origin of affected common guillemots. *Aquatic living resource* **17**:369-378.
- Cadotte, M. W., and T. Fukami. 2005. Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecology Letters* **8**:548-557.
- Cairns, D. K. 1987. Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biological Oceanography* **5**:261-271.
- Camphuysen C.J., Fox A.D., Leopold M.F. & Petersen I.K. 2002. Towards standardised seabirds at sea census techniques in connection with environmental impact assessments for offshore wind farms in the U.K. 02-2002, 1-38. Cowrie Report.
- Camphuysen, C. J., and S. J. Garthe. 2004. Seabirds and commercial fisheries: Population trends of piscivorous seabirds explained? in M. J. Kaiser, and S. J. De Groot editors. The effects of fishing on non-target species and habitat: Biological, Conservation and Socio Economics issues.
- Caraco, T., J. L. Barkan, L. Brisbin, S. Lima, A. Mohan, J. A. Newman, W. Webb, and M. L. Withiam. 1989. Dominance and social foraging: a laboratory study. *Animal Behaviour* **38**:41-58.
- Caraco, T., and L. A. Giraldeau. 1991. Social foraging: Producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology* **153**:559-583.
- Carlile, D. W., J. R. Skalski, J. E. Batker, J. M. Thomas, and V. I. Cullinan. 1989. Determination of ecological scale. *Landscape Ecology* **2**:203-213.
- Castaing, P., J. M. Froidefond, P. Lazure, O. Weber, R. Prud'homme, and J. M. Jouanneau. 1999. Relationship between hydrology and seasonal distribution of suspended sediments on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research II* **46**:1979-2001.
- Castège, I., G. Hémerly, N. Roux, J. d'Elbée, Y. Lalanne, F. D'Amico, and C. Mouchès. 2004. Changes in abundance and at-sea distribution of seabirds in the Bay of Biscay prior to, and following the "Erika" oil spill. *Aquatic living resource* **17**:368.
- Caughley, G. 1974. Bias in Aerial Survey. *Journal of wildlife management* **38**:921-933.
- Caughley, G., R. Sinclair, and D. Scott-kemis. 1976. Experiments in aerial survey. *Journal of wildlife management* **40**:290-300.
- Certain G. & Bretagnolle V. Monitoring seabird population in pelagic ecosystem: the use of strip transect aerial survey. 2006. Submitted to Remote Sensing of Environment
- Chadoeuf J., Certain G., Bellier E., Bar-Hen A., Monestiez P. & Bretagnolle V. Estimating interaction distance for point processes with mixed spatial structures. 2007. in preparation.
- Chavez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota, and C. Miguel Niquen. 2003. From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science* **299**:217-221.
- Christensen, V., S. Guénette, and J. J. Heymans. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries* **4**:1-24.
- Claireaux, G., Y. Désaunay, F. Akcha, B. Aupérin, G. Bocquené, H. Budzinski, J. P. Cravedi, F. Davoodi, R. Galois, C. Gilliers, C. Goanvec, D. Guérault, N. Imbert, O. Mazéas, G. Nonnotte, L. Nonnotte, P. Prunet, P. Sébert, and A. Vettier. 2004. Influence of oil exposure on the physiology and ecology of the common sole *Solea solea*: Experimental and field approaches. *Aquatic living resource* **17**:335-351.

- Clancy, T. F., A. R. Pople, and L. A. Gibson. 1997. Comparison of Helicopter Line Transects with Walked Line Transects for Estimating Densities of Kangaroos. *Wildlife research* **24**:397-409.
- Clark, C. W., and M. Mangel. 1984. Foraging and flocking strategies: Information in an uncertain environment. *American Naturalist* **123**:626-641.
- Clark, R. W. 2007. Public information for solitary foragers: timber rattlesnakes use conspecific chemical cues to select ambush sites. *Behavioural ecology* in press.
- Cliff A. D., and J. K. Ord. 1981. *Spatial Processes: Models and Applications*. Pion Limited, London.
- Clua, E., and F. Grosvalet. 2001. Mixed-species feeding aggregation of dolphins, large tunas and seabirds in the Azores. *Aquatic living resource* **14**:11-18.
- Cornet, M., J. M. Bouchet, J. P. Lissalde, J. C. Sorbe, and L. Amoureux. 1983. Qualitative data on the benthos and suprabenthos of a transect on the continental shelf of the southern Bay of Biscay. *Cahiers de Biologie Marine* **24**:69-84.
- Cornulier, T., and V. Bretagnolle. 2006. Assessing the influence of environmental heterogeneity on bird spacing patterns: a case study with two raptors. *Ecography* **29**:240-250.
- Couzin, I. D., and J. Krause. 2007. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* in press.
- Cressie N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data*. Wiley inter-science, New York.
- Croll, D. A., B. R. Tershy, R. P. Hewitt, D. A. Demer, P. C. Friedler, S. E. Smith, W. Armstrong, J. M. Popp, T. Kiekhefer, R. V. Lopez, J. Urban, and D. Gendron. 1998. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep-Sea Research* **45**:1353-1371.
- Dacey, J. W. H., and S. G. Wakeham. 1986. Oceanic dimethyl sulphide: production during zooplankton grazing on phytoplankton. *Science* **233**:1314-1316.
- Dall, S. R. X., L. A. Giraldeau, O. Olsson, J. M. McNamara, and D. W. Stephens. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:187-193.
- Daly, K. L., and G. R. DiTullio. 1996. Particulate dimethylsulfoniopropionate removal and dimethyl sulfide production by zooplankton in the Southern Ocean. Pages 223-238 in R. P. Kiene, P. T. Visscher, M. D. Kellor, and G. O. Dirst editors. *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and related Sulfonium Compounds*. Plenum Press, New York.
- Davoren, G. K., W. A. Montevecchi, and J. T. Anderson. 2002. Scale dependent associations of predators and prey: constraints imposed by flightlessness of common murre. *Marine Ecological Progress series* **245**:259-272.
- Davoren, G. K., W. A. Montevecchi, and J. T. Anderson. 2003. Distributional patterns of a marine bird and its prey: habitat selection based on prey and conspecific behaviour. *Marine Ecological Progress series* **256**:229-242.
- DeMaster, D. P., L. F. Lowry, K. J. Frost, and R. A. Bengtson. 2001. The effect of sea state on estimates of abundance of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) in Norton Sound, Alaska. *Fishery Bulletin* **99**:197-201.
- Department for Environment F.a.R.A. UK small cetacean bycatch response strategy. 1-41. 2003. London, DEFRA Report.
- Diggle J. P. 2003. *Statistical analysis of spatial point pattern*, 2nd edition. Arnold.
- Doligez, B., E. Danchin, and J. Clobert. 2002. Public information and breeding habitat selection: birds discriminate quality from quantity. *Science* **297**:1168-1170.

- Dorel, D., C. Koutsikopoulos, Y. Desaunay, and J. Marchand. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* **27**:297-306.
- Downing, J. A. 1986. Spatial heterogeneity: evolved behaviour or mathematical artefact? *Nature* **323**:255-257.
- Drent, R., and P. Swiestra. 1977. Goose flocks and food finding: field experiments with barnacle geese in winter. *Wildfowl* **28**:15-20.
- Duffy, D. C. 1983. The foraging ecology of peruvian seabirds. *The Auk* **100**:800-810.
- Dungan, J. L., J. N. Perry, M. R. T. Dale, P. Legendre, S. Citron-Pousty, M. J. Fortin, A. Jakomulska, M. Miriti, and M. S. Rosenberg. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* **25**:626-640.
- Durrieu de Madron, X., P. Castaing, F. Nyffeler, and T. Courp. 1999. Slope transport of suspended particulate matter on the Aquitanian margin of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research II* **46**:2003-2027.
- Eberhardt, L. L. 1978. Transect Methods for population studies. *Journal of wildlife management* **42**:1-31.
- Ellis, H. I., and G. W. Gabrielsen. 2001. Energetics of free-ranging seabirds. Pages 359-407 *in* E. A. Schreiber, and J. Burger editors. *Biology of MARine Birds*. CRC Press, Florida.
- Evans, R. M. 1982. Foraging flock recruitment at a black billed Black-billed gull colony: Implication for the information center hypothesis. *The Auks* **99**:24-30.
- Fahrig, L. 1997. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theoretical population biology* **41**:300-314.
- Fauchald, P. 1999. Foraging in a hierarchical patch system. *The american naturalist* **153**:603-613.
- Fauchald, P., K. E. Erikstad, and H. Skarsfjord. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* **81**:773-783.
- Fauchald, P., and K. E. Erikstad. 2002. Scale dependent predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Marine Ecological Progress series* **231**:279-291.
- Fauchald, P., K. E. Erikstad, and G. H. Systad. 2002. Seabird and marine oil incident: is it possible to predict the spatial distribution of pelagic seabird? *Journal of Applied Ecology* **39**:349-360.
- Fauchald, P., and T. Tveraa. 2003. Using first passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* **84**:282-288.
- Fauchald, P., and T. Tveraa. 2006. Hierarchical patch dynamics and animal movement patterns. *Oecologia* **149**:383-395.
- Fels, D., A. A. Rhisiart, and F. Vollrath. 1995. The selfish crouton. *Behaviour* **132**:49-55.
- Fernandez, E., J. Cabal, J. L. Acuna, A. Bode, A. Botas, and C. Garcia-Soto. 1993. Plankton distribution across a slope current-induced front in the southern Bay of Biscay. *journal of Plankton research* **15** :619-641.
- Fleisher, S. J., P. E. Blom, and R. Weisz. 1999. Sampling in precision IPM: when the objective is a map. *Phytopathology* **89**:1112-1118.
- Fortin, M. J. 1999a. Effect of sampling unit resolution on the estimation of the spatial autocorrelation. *Ecoscience* **6**:636-641.
- Fortin, M. J. 1999b. The effects of quadrat size and data measurement on the detection of boundaries. *Journal of Vegetation science* **10**:43-50.

- Fortin M. J., and M. Dale. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Free, C. A., J. R. Beddington, and J. H. Lawton. 1977. On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *Journal of animal ecology* **46**:543-554.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**:16-36.
- Frouin, R., A. F. G. Fiuza, I. Ambar, and T. J. Boyd. 1990. Observations of a poleward surface current off the coasts of Portugal and Spain during winter. *Journal of Geophysical Research* **95**:679-691.
- Furness, R. W., K. Ensor, and A. V. Hudson. 1992. The use of fishery waste by gulls populations around the British Isles. *Ardea* **80**:105-113.
- Furness, R. W., and M. L. Tasker. 2000. Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reduction in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North sea. *Marine Ecological Progress series* **202**:253-264.
- Furness, R. W. 2006. How many fish should we leave in the sea ? Pages 211-222 *in* I. Boyd, S. Wanless, and C. J. Camphuysen editors. *Top Predators in Marine Ecosystem: Their Role in Monitoring and Management*. Cambridge University Press, New York.
- Garcia-Soto, C., I. de Madariaga, F. Villate, and E. Orive. 1990. Day-to-day variability in the plankton community of a coastal shallow embayment in response to changes in river runoff and water turbulence. *Estuarine, Coastal and shelf science* **31**:217-229.
- Garcia-Soto, C., R. D. Pingree, and L. Valdes. 2002. Navidad development in the southern Bay of Biscay: climate change and woody structure from remote sensing and in situ measurements. *Journal of Geophysical Research* **107**:24-42.
- Garthe, S., and O. Huppopp. 1999. Effect of ship speed on seabird counts in areas supporting commercial fisheries. *Journal of Field Ornithology* **70**:28-32.
- Gaston A. J., and I. L. Jones. 1998. *The Auks*. Oxford University Press, Oxford.
- Geffard, O., H. Budzinski, and K. LeMenach. 2004. Chemical and ecotoxicological characterization of the "Erika" petroleum: Bio-tests applied to petroleum water-accomodated fractions and natural contaminated samples. *Aquatic living resource* **17**:289-296.
- Genin, A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine systems* **50**:3-20.
- Gerkema, T., F. P. A. Lam, and L. R. M. Maas. 2004. Internal tides in the Bay of Biscay: conversion rates and seasonal effects. *Deep-Sea Research II* **51**:2995-3008.
- Gerrodette, T., and J. Forcada. 2005. Non-recovery of two spotted and spinner dolphin populations in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **291**:1-21.
- Gil, J. 2003. Changes in the pattern of water masses resulting from a poleward slope current in the Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and shelf science* **57**:1139-1149.
- Giraldeau, L. A., and G. Beauchamp. 1999. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:102-106.
- Giraldeau L. A., and T. Caraco. 2000. *Social Foraging Theory*, 1 edition. Princeton University Press, Princeton.
- Godin, J. G. J., and M. J. Morgan. 1985. Predator avoidance and school size in a cyprinodontid fish, the banded killifish. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **16**:105-110.

- Gohin, F., L. Lampert, J. F. Guillaud, A. Herbland, and E. Nézan. 2003. Satellite and in situ observations of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. *Continental shelf research* **23**:1117-1141.
- Gomes, M. C., E. Serrao, and M. de Fatima Borges. 2001. Spatial patterns of groundfish assemblages on the continental shelf of Portugal. *ICES journal of Marine Science* **58**:633-647.
- Gonzalez-Quirros, R., A. Pascual, D. Gomis, and R. Anadon. 2004. Influence of mesoscale physical forcing on trophic pathways and fish larvae retention in the central Cantabrian Sea. *Fisheries Oceanography* **13**:351-364.
- Goovaerts P. 1997. *Geostatistics for Natural Resource Evaluation*. Oxford University Press, New York.
- Gotmark, F., D. W. Winkler, and M. Andersson. 1986. Flock-feeding increases individual success in gulls. *Nature* **319**:589-591.
- Grenfell, B. T., O. N. Bjornstad, and J. Kappey. 2001. Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature* **414**:716-723.
- Grier, J. W., J. M. Gerrard, J. D. Hamilton, and P. A. Gray. 1981. Aerial-visibility bias and survey techniques for nesting bald eagles in Northwestern Ontario. *Journal of wildlife management* **45**:83-92.
- Grimm, V., E. Revilla, U. Berger, F. Jeltsh, W. M. Mooij, S. F. Railsback, H. H. Thulke, J. Weiner, T. Wiegand, and D. L. DeAngelis. 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science* **310**:987-991.
- Grünbaum, D., and R. R. Veit. 2003. Black-Browed Albatrosses foraging on Antarctic Krill: Density-dependence through Local Enhancement. *Ecology* **84**:3265-3275.
- Guisan, A., and N. E. Zimmerman. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.
- Haining R. 1990. *Spatial Data Analysis in the Social and Environmental Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hall P. 1988. *Introduction to the theory of coverage processes*.
- Hall, P., J. S. Horowitz, and B. Y. Jing. 1995. On blocking rules for the bootstrap with dependent data. *Biometrika* **82**:561-574.
- Halley, J. M., S. Hartley, A. S. Kallimanis, W. E. Kunin, J. J. Lennon, and S. P. Sgardelis. 2004. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* **7**:254-271.
- Hamer, K. C., S. Lewis, S. Wanless, R. A. Phillips, T. N. Sherratt, E. M. Humphreys, J. Hennenke, and S. Garthe. 2006. Use of gannets to monitor prey availability in the northeast Atlantic Ocean: colony size, diet and foraging behaviour. Pages 236-248 in I. L. Boyd, S. Wanless, and C. J. Camphuysen editors. *Top Predators in Marine Ecosystems: Their Role in Monitoring and Management*. Cambridge University Press, New York.
- Hammond, P. S., P. Berggren, H. Benke, D. L. Borchers, A. Collet, M. P. Heide-Jorgensen, S. Heimlich, A. R. Hiby, M. F. Leopold, and N. Oien. 2002. Abundance of harbour porpoise and other cetaceans in the North Sea and adjacent waters. *Journal of Applied Ecology* **39**:361-376.
- Hammond P.S., McLeod K. & Scheidat M. SCANS II Estimates of abundances. 2006. Internet Communication: <http://biology.st-andrews.ac.uk/scans2/>
- Hancock, P. A., E. J. Milner-Gulland, and M. J. Keeling. 2006. Modelling the many-wrong principle: The navigational advantages of aggregation in nomadic foragers. *Journal of Theoretical Biology* **240**:302-310.

- Hastie, G. D., R. J. Swift, G. Slessor, P. M. Thompson, and W. R. Turrell. 2005. Environmental models for predicting oceanic dolphin habitat in the Northeast Atlantic. *ICES journal of Marine Science* **62** :760-770.
- Hastie T. J., and R. J. Tibshirani. 1990. *Generalised additive models*. Chapman and Hall, London.
- Haynes, R., and E. D. Barton. 1990. A Poleward flow along the Atlantic coast of the Iberian peninsula. *Journal of Geophysical Research* **95**:11425-11441.
- Herzing, D. L., K. Moewe, and B. J. Brunnick. 2003. Interspecies interactions between Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, on Great Bahama Bank, Bahamas. *Aquatic mammals* **29**:335-341.
- Hiby, L., and P. Lovell. 1998. Using aircraft in tandem formation to estimate abundance of harbour porpoise. *Biometrics* **54**:1280-1289.
- Holt, R. S., and J. Cologne. 1987. Factors affecting line transect estimates of dolphin school density. *Journal of wildlife management* **51**:836-843.
- Hunt Jr, G. L. 1997. Physics, zooplankton, and the distribution of least auklets in the Bering Sea - a review. *ICES journal of Marine Science* **54**:600-607.
- Hunt Jr, G. L., F. Mehlum, R. W. Russell, D. B. Irons, M. B. Decker, and P. H. Becker. 1999. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. Pages 2040-2056 *in* Adams, N. J., and R. H. Slotow editors. *BirdLife South Africa*, Durban.
- Hunt, G. L., G. S. Drew, J. Jahncke, and J. F. Piatt. 2005. Prey consumption and energy transfer by marine birds in the Gulf of Alaska. *Deep-Sea Research II* **52**:781-797.
- Hyrenbach, K. D. 2001. Albatross response to survey vessels: implications for studies of the distribution, abundance, and prey consumption of seabird populations. *Marine Ecological Progress series* **212**:283-295.
- ICES. Report of the working group on Seabird Ecology. CM 2000/C:04, 1-75. 2000. Wilhelmshaven, Germany. Report.
- Irigoiien, X., O. Fiksen, U. Cotano, A. Uriarte, P. Alvarez, H. Arrizabalaga, G. Boyra, M. Santos, Y. Sagarminaga, P. Otheguy, E. Etxebeste, L. Zarauz, I. Artetxe, and L. Motos 2007. Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole. *Progress in Oceanography* in press.
- Jelinski, D. E., and J. Wu. 1996. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape Ecology* **11**:129-140.
- Jennings, S., S. P. R. Greenstreet, and J. D. Reynolds. 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *Journal of animal ecology* **68**:617-627.
- Jennings, S., M. J. Kaiser, and J. D. Reynolds. 2001. Multispecies assessment and Ecosystem modelling. Pages 159-177 *in* S. Jennings, M. J. Kaiser, and J. D. Reynolds editors. *Marine Fisheries Ecology*. Blackwell science.
- Jennings, S., and J. L. Blanchard. 2004. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of animal ecology* **73**:632-642.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, B. Cazelles, and H. Weimerskirch. 2005. Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* **108**:511-522.
- Joiris, C. R. 1991. At-sea distribution of seabirds and marine mammals around Svalbard, summer 1991. *Polar Biology* **16**:423-429.

- Joiris, C. R., J. Tahon, L. Holsbeek, and M. Vancauwenberghe. 1996. Seabirds and marine mammals in the eastern Barents Sea: late summer at-sea distribution and calculated food intake. *Polar Biology* **16**:245-256.
- Kaartvedt, S., A. Rostad, O. Fiksen, W. Melle, T. Torgersen, M. T. Breien, and T. A. Klevjer. 2005. Piscivorous fish patrol krill swarms. *Marine Ecology Progress Series* **299**:1-5.
- Kaitala, V., and E. Ranta. 1998. Travelling wave dynamics and self-organization in a spatio-temporally structured population. *Ecology Letters* **1**:186-192.
- Kendal, W. S. 2004. Taylor's ecological power law as a consequence of scale invariant exponential dispersion models. *Ecological Complexity* **1**:193-209.
- Kilpatrick, A. M., and A. R. Ives. 2003. Species interactions can explain Taylor's power law for ecological time series. *Nature* **422**:65-68.
- Kingsley, M. C. 2000. Numbers and distribution of beluga whales, *Delphiapterus leucas*, in James Bay, eastern Hudson, and Ungava Bay in Canada during the summer of 1993. *Fishery Bulletin* **98**:736-747.
- Kleiber M. 1975. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. Kreiger Publishing, New York.
- Koenig, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:22-26.
- Koops, M. A., and L. A. Giraldeau. 1996. Producer-scrourger foraging games in starlings: a test of rate maximizing and risk sensitive models. *Animal Behaviour* **51**:773-783.
- Kotliar, N. B., and J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* **59**:253-260.
- Koutsikopoulos, C., and N. Lacroix. 1992. Distribution and abundance of sole (*Solea solea* (L.)) eggs and larvae in the Bay of Biscay between 1986 and 1989. *Netherlands Journal of Sea Research* **29**:81-91.
- Koutsikopoulos, C., and B. Le Cann. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina* **60**:9-19.
- Krause J., and G. D. Ruxton. 2002. *Living in Groups*. Oxford University Press, New York.
- Krebs C. J. 2002. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: Hands-On Field Package*. Prentice Hall, San Francisco.
- Krebs, J. R. 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* **51**:99-134.
- Laborde, P., J. Urrutia, and V. Valencia. 1999. Seasonal variability of primary production in the Cap-Ferret Canyon area (Bay of Biscay) during the ECOFER cruises. *Deep-Sea Research II* **46**:2057-2079.
- Labry, C., A. Herbland, D. Delmas, P. Laborde, P. Lazure, J. M. Froidefond, A. M. Jegou, and B. Sautour. 2001. Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *Marine Ecological Progress series* **212**:117-130.
- Lack, D. 1967. Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. Pages 3-42 *in* Snow, D. W. editor. Blackwell, Oxford.
- Laidre, K. L., M. P. Heide-Jorgensen, M. L. Logsdon, R. C. Hobbs, R. Dietz, and G. R. VanBlaricom. 2004. Fractal analysis of narwhal space use patterns. *Zoology* **107**:3-11.
- Lakin, W. D., and P. Van Den Driessche. 1977. Time Scales in Population Biology. *SIAM Journal on Applied Mathematics* **32**:694-705.

- Lazure, P., and A. M. Jegou. 1998. 3D Modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica acta* **21**:165-177.
- Leatherwood, S., J. R. Gilber, and D. G. Chapman. 1978. An evaluation of some techniques for aerial censuses of bottlenosed dolphins. *Journal of wildlife management* **42**:239-250.
- Lee, P. C. 1994. Social structure and evolution. Pages 266-303 in P. J. B. Slater, and T. R. Halliday editors. *Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lefever, R., and M. Tidli. 1999. A model for the explanation of vegetation stripes (tiger bush). *Journal of Vegetation science* **10**:201-208.
- Legendre, P., and M. J. Fortin. 1989. Spatial pattern and Ecological analysis. *Vegetatio* **80**:107-138.
- Legendre, P. 2000. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial mantel tests. *Journal of statistical computing and simulation* **67**:37-73.
- Lehmann, L., and L. Keller. 2006. The evolution of cooperation and altruism - a general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology* **19**:1365-1376.
- Leitao, R., F. Martinho, J. M. Neto, H. Cabral, J. C. Marques, and M. A. Pardal. 2006. Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Kroyer 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1970) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and shelf science* **66**:231-239.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology* **73**:1943-1967.
- Lewison, R. L., L. B. Crowder, A. J. Read, and S. A. Freeman. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:598-604.
- Léauté, J. P. 1997. Les flotilles de pêche de l'Union Européenne dans le golfe de Gascogne vues du ciel. *Oceanologica acta* **21**:371-381.
- Lichten, J. W., T. R. Simons, S. A. Shriner, and K. E. Franzreb. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* **72**:445-463.
- Liebhold, A. M., W. D. Koenig, and O. Bjornstad. 2004. Spatial Synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35**:467-490.
- Logerwell, E. A., and N. B. Hargraves. 1996. The distribution of seabirds relative to their fish prey off Vancouver Island: opposing results at large and small scales. *Fisheries Oceanography* **5**:163-175.
- Lowen S. B., and M. C. Teich. 2005. *Fractal-Based Point Processes*. Wiley.
- Lyngs, P., and J. Durinck. 1998. Diet of Guillemots *Uria aalge* in the central Baltic Sea. in *Uria aalge fødevalg i den centrale del af Østersøen*.
- Mallory, M. L., H. G. Gilchrist, B. M. Braune, and A. J. Gaston. 2006. Marine Birds as Indicators of Arctic Ecosystem Health: Linking the Northern Ecosystem Initiative to Long-term Studies. *Environmental Monitoring and Assessment* **113**:31-48.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**:209-220.
- Marques, F. F. C., and S. T. Buckland. 2003. Incorporating covariates into standart line transect analyses. *Biometrics* **59**:924-935.
- Marquet, P. A., R. A. Quinones, S. Abades, F. Labre, M. Tognelli, M. Arim, and M. Rivadeneira. 2005. Scaling and power-laws in ecological systems. *The Journal of Experimental Biology* **208**:1749-1769.

- Marsh, H., and D. F. Sinclair. 1989. Correcting for visibility bias in strip transect aerial surveys of aquatic fauna. *Journal of wildlife management* **53**:1017-1024.
- Martinez-Fernandez, J., and A. Ceballos. 2003. Temporal Stability of Soil Moisture in a Large-Field Experiment in Spain. *Soil Science Society of America Journal* **67**:1647-1656.
- Massé, J., C. Koutsikopoulos, and W. Patty. 1996. The structure and spatial distribution of pelagic fish schools in multispecies clusters: an acoustic study. *ICES journal of Marine Science* **53**:155-160.
- McCullagh P., and J. A. Nelder. 1989. *Generalized linear models.*, 2 edition. London.
- McIntosh, R. P. 1991. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in Ecology. Pages 24-26 in J. Kolasa, and S. Pickett editors. *Ecological Heterogeneity*. Springer.
- Mehlum, F., N. Nordlund, and K. Isaksen. 1998. The importance of the "Polar Front" as a foraging habitat for guillemots *Uria* spp. breeding at Bjornoya, Barents Sea. *Journal of Marine systems* **14**:27-43.
- Mehlum, F., G. L. Hunt Jr, Z. Klusek, and M. B. Decker. 1999. Scale-dependent correlations between the abundance of Brünnich's guillemots and their prey. *Journal of animal ecology* **68**:60-72.
- Mellinck, E., J. Dominguez, and J. Luevano. 2001. Diet of Eastern pacific brown boobies *Sula Leucogaster Brewsteri* on isla San Jorge, North-Eastern Gulf of California, and an April comparison with diets in the middle Gulf of California. *Marine Ornithology* **29**:23-28.
- Meynier L. Food and feeding ecology of the common dolphin *Delphinus delphis*, in the Bay of Biscay: intraspecific dietary variation and food transfer modelling. 1-85. 2004. Aberdeen. Master Report.
- Miller, J., J. Franklin, and R. Aspinall. 2007. Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological Modelling* **202**:225-242.
- Monestiez, P., L. Dubroca, E. Bonnin, J. P. Durbec, and C. Guinet. 2006. Geostatistical modelling of spatial distribution of *Balaenoptera physalus* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecological Modelling* **193**:615-628.
- Montevicchi, W. A. 1993. Birds as indicators of changes in marine prey stocks. Pages 217-266 in R. W. Furness, and J. J. D. Greenwood editors. *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall, London.
- Morales, J. M., and S. P. Ellner. 2002. Scaling up Animal Movements in Heterogeneous Landscapes: The Importance of Behavior. *Ecology* **83**:2240-2247.
- Morales, J. M., D. T. Haydon, J. Frair, K. E. Holsinger, and J. M. Fryxell. 2004. Extracting more out of relocation data: Building movement models as mixtures of Random Walks. *Ecology* **85**:2436-2445.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* **37**:17-23.
- Morizur, Y., S. D. Berrow, N. J. C. Tregenza, A. S. Couperus, and S. Pouvreau. 1999. Incidental catches of marine-mammals in pelagic trawl fisheries of the northeast Atlantic. *Fisheries Research* **41**:297-307.
- Morvan, J., V. Le Cadre, F. Jorissen, and J. P. Debenay. 2004. Foraminifera as potential bio-indicators of the "Erika" oil spill in the Bay of Bourgneuf: Field and experimental studies. *Aquatic Living Resource* **17**:317-322.
- Mugglestone, M. A., and E. Renshaw. 1996. A Practical guide to the spectral analysis of spatial point process. *Computational statistics & Data Analysis* **21**:43-65.
- Nelson B. 2002. *The Atlantic Gannet.*, 2 edition. Fenix books Ltd, Great Yarmouth.
- Nettleship D. N., and D. C. Duffy. 1993. *Seabirds Populations*. Elsevier Applied Science, London.

- Nevitt, G. A. and R. R. Veit. 1999. Mechanisms of prey-patch detection by foraging seabirds. Pages 2072-2082 in Adams, N. J., and R. H. Slotow editors. *Birdlife South Africa*, Johannesburg.
- New, A. L., and R. D. Pingree. 1990. Evidence for internal tidal mixing near the shelf break in the Bay of Biscay. *Deep Sea Research part A* **37**:1783-1803.
- Nordell, S. E., and T. J. Valone. 1998. Mate choice copying as public information. *Ecology Letters* **1**:74-76.
- O'Neill, R. V., C. T. Hunsaker, S. P. Timmins, B. L. Jackson, K. B. Jones, K. H. Riitters, and J. D. Wickham. 1996. Scale problems in reporting landscape pattern at the regional scale. *Landscape Ecology* **11** :169-180.
- O'Neill, R. V., K. H. Riitters, J. D. Wickham, and K. B. Jones. 1999. Landscape pattern metrics and regional assessment. *Ecosystem health* **5**:225-233.
- Palka, D. L., and P. S. Hammond. 2001. Accounting for responsive movement in line transect estimates of abundance. *Canadian journal of Fisheries aquatic science* **58**:777-787.
- Pasquet, E. 1988. Contribution a l'étude du régime alimentaire des guillemots de Troil (*Uria aalge*) et petits pingouins (*Alca torda*) hivernant dans les eaux françaises. *Alauda* **56**:8-21.
- Patterson, I. A. P., R. J. Reid, B. Wilson, K. Grellier, H. M. Ross, and P. M. Thompson. 1998. Evidence for infanticide in bottlenose dolphins: an explanation for violent interactions with harbour porpoise ? *Proceedings of the Royal Society* **265**:1167-1170.
- Pauly, D., A. W. Trites, E. Capuli, and V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES journal of Marine Science* **55**:467-481.
- Pauly, D., V. Christensen, and C. Walters. 2000. Ecopathy, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES journal of Marine Science* **57**:697-706.
- Pebesma, E. J., and C. G. Wesseling. 1998. Gstat: a program for geostatistical modelling, prediction and simulation. *Computer & Geosciences* **24**:17-31.
- Perry, J. N. 1981. Taylor's Power Law for Dependence of Variance on Mean in Animal Populations. *Applied Statistics* **30**:254-263.
- Petitgas, P., J. Masse, P. Beillois, E. Lebarbier, and A. Le Cann. 2003. Sampling variance of species identification in fisheries-acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES journal of Marine Science* **60**:437-445.
- Petitgas, P. 2003. A method for the identification and characterization of clusters of schools along the transect lines of fisheries-acoustic surveys. *ICES journal of Marine Science* **60**:872-884.
- Petrides, G. A. 1953. Aerial deer counts. *Journal of wildlife management* **17**:97-98.
- Petrone, R. M., J. S. Price, S. K. Carey, and J. M. Waddington. 2004. Statistical characterization of the spatial variability of soil moisture in a cutover peatland. *Hydrological Processes* **18**:41-52.
- Phillips, R. A., M. K. Petersen, K. Lilliendahl, J. Solmundsson, K. C. Hamer, C. J. Camphuysen, and B. Zonfrillo. 1999. Diet of the northern fulmar *Fulmarus glacialis*: reliance on commercial fisheries ? *Marine Biology* **135**:159-170.
- Pikitch, E. K., C. Santora, E. A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D. O. Conover, P. Dayton, P. Doukakis, D. Fluharty, B. Heneman, E. D. Houde, J. Link, P. A. Livingston, M. Mangel, M. K. McAllister, J. Pope, and K. J. Sainsbury. 2004. Ecosystem-Based Fishery Management. *Science* **305**:346-347.
- Pinaud, D., and H. Weimerskirch. 2005. Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *journal of animal ecology* **74**:852-853.

- Pingree, R. D. 1969. Small-scale structure of temperature and salinity near Station Cavall. Deep Sea Research and Oceanographic abstracts **16**:275-278.
- Pingree, R. D., G. T. Mardell, and A. L. New. 1986. Propagation of internal tides from the upper slopes of the Bay of Biscay. Nature **351**:154-158.
- Pingree, R. D., and B. Le Cann. 1990. Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay region. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **70**:857-885.
- Pingree, R. D., and A. Le Cann. 1992. Three anticyclonic slope water oceanic Eddies (Swooddies) in the Southern Bay of Biscay in 1990. Deep Sea Research part A **39**:1147-1175.
- Pinheiro J. C., and D. M. Bates. 2002. Mixed-Effects Models in s and S-Plus. Springer.
- Planque, B., P. Lazure, and A. M. Jégou. 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. Climate research **28**:41-52.
- Planque, B., E. Bellier, and P. Lazure. 2007. Modelling potential spawning habitat of Sardine (*Sardina pilchardus*) and Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. Fisheries Oceanography **16**:16-30.
- Pollock, K. H., and W. L. Kendall. 1987. Visibility bias in aerial survey: a review of estimation procedures. Journal of wildlife management **51**:502-510.
- Pollock, K. H., H. D. Marsh, I. R. Lawler, and M. W. Alldredge. 2006. Estimating Animal Abundance in Heterogeneous Environments: An Application to Aerial Surveys for Dugongs. Journal of wildlife management **70**:255-262.
- Poulard, J. C. 2001. Distribution of hake (*Merluccius merluccius*, Linnaeus, 1758) in the Bay of Biscay and the Celtic sea from the analysis of French commercial data. Fisheries Research **50**:173-187.
- Poulard, J. C., and F. Blanchard. 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. ICES journal of Marine Science **62**:1436-1443.
- Poysa, H. 1992. Group foraging in a patchy environment - the importance of coarse level local enhancement. Ornis scandinavica **23**:159-166.
- Puillat, I., P. Lazure, A. M. Jégou, L. Lampert, and P. I. Miller. 2004. Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. Continental shelf research **24** :1143-1163.
- Pusineri, C., L. Meynier, J. Spitz, F. Le Loc'h, J. Desmercières, and V. Ridoux 2006. Assessment of the trophic relationships between cetaceans and fisheries in the neritic waters of the Bay of Biscay. Canadian journal of Fisheries aquatic science in press.
- Pusineri, C. 2006. Niches alimentaires et partage des ressources: les petits cétacés du golfe de Gascogne. Université de La Rochelle.
- Pusineri, C., V. Magnin, L. Meynier, J. Spitz, S. Hassani, and V. Ridoux. 2007. Food and Feeding Ecology of the Common Dolphin (*Delphinus delphis*) in the Oceanic Northeast Atlantic and Comparison with its Diet in Neritic Areas. Marine Mammal Science **23**:30-47.
- Qi, Y., and J. Wu. 1996. Effects of changing spatial resolution on the results of landscape pattern analysis using spatial autocorrelation indices. Landscape Ecology **11**:39-49.
- Quang, P. X., and R. B. Lanctot. 1991. A Line Transect Model for Aerial Surveys. Biometrics **47**:1089-1102.
- Quang, P. X. 1991. A non-parametric approach to size-biased line transect sampling. Biometrics **47**:269-279.

- Quang, P. X., and E. F. Becker. 1996. Line transect Sampling Under Varying Conditions with Application to Aerial Surveys. *Ecology* **77**:1297-1302.
- Quang, P. X., and B. H. Becker. 1997. Combining line transect and double count sampling techniques for aerial surveys. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics* **2**:1-14.
- R Foundation for Statistical Computing. R: A language and environment for statistical computing. [1.8.1]. 2003. R Foundation for Statistical Computing.
- Redfern, J. V., P. C. Viljoen, J. M. Kruger, and W. M. Getz. 2002. Biases in estimating population size from an aerial census: a case study in the Kruger National Park, South Africa. *South African Journal of Science* **98**:455-461.
- Reid, D. G., W. R. Turrell, M. Walsh, and A. Corten. 1997. Cross-shelf processes north of Scotland in relation to the southerly migration of Western mackerel. *ICES journal of Marine Science* **54**:168-178.
- Reinieking, B., M. Veste, C. Wissel, and A. Huth. 2006. Environmental variability and allocation trade-offs maintain species diversity in a process-based model of succulent plant communities. *Ecological Modelling* **199**:486-504.
- Renshaw, E., and E. D. Ford. 1984. The description of spatial patterns using two-dimensional spectral analysis. *Vegetatio* **56** :75-85.
- Richner, H., and P. Heeb. 1995. Is the information center hypothesis a flop ? *Advances in the Study of Behavior* **24**:1-45.
- Ridou, V., L. Lafontaine, P. Bustamante, F. Caurant, W. Dabin, C. Delcroix, S. Hassani, L. Meynier, V. Pereira da Silva, S. Simonin, M. Robert, J. Spitz, and O. Van Canneyt. 2004. The impact of the "Erika" oil spill on pelagic and coastal marine mammals: Combining demographic, ecological, trace metals and biomarkers evidences. *Aquatic living resource* **17**:379-387.
- Riffaut, L., K. D. McCoy, C. Tirard, V. L. Friesen, and T. Boulinier. 2005. Population genetics of the common guillemot *Uria aalge* in the North Atlantic: Geographic impact of oil spills. *Marine Ecology Progress Series* **291**:263-273.
- Ringelstein, J., C. Pusineri, S. Hassani, L. Meynier, R. Nicolas, and V. Ridoux. 2006. The food and feeding ecology of the striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the oceanic Northeast Atlantic. *Journal of Marine Biological Association of the UK* **86**:909-918.
- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society* **39**:172-212.
- Rohwer, S., and P. W. Ewald. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system. *Evolution* **35**:441-454.
- Rose, G. A., and W. C. Leggett. 1990. The importance of scale to predator-prey spatial correlations: an example of Atlantic fishes. *Ecology* **71**:33-43.
- Rossi, J. P., and P. Lavelle. 1998. Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Applied Soil Ecology* 195-199.
- Rossi, R. E., D. Mulla, A. G. Journel, and E. H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* **62**:277-314.
- Rubenstein, D. I., and M. E. Hohmann. 1989. Parasites and social behaviour of island feral horses. *Oikos* **55**:312-320.
- Russell, R. W., G. L. Hunt Jr, O. K. Coyle, and R. T. Cooney. 1992. Foraging in a fractal environment: Spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology* **7**:195-209.

- Ruxton, G. D., S. J. Hall, and W. S. C. Gurney. 1995. Attraction toward feeding conspecifics when food patches are exhaustible. *American Naturalist* 653-660.
- Ruxton, G. D. 1996. Group size and anti-predator vigilance: a simple model requiring limited monitoring of other group members. *Animal Behaviour* 51:478-481.
- Ruxton, G. D., C. Fraser, and M. Broom. 2005. An evolutionarily stable joining policy for group foragers. *Behavioral Ecology* 16:856-864.
- Sanchez, F., and J. Gil. 2000. Hydrographic mesoscale structures and Poleward Current as a determinant of hake (*Merluccius merluccius*) recruitment in southern Bay of Biscay. *ICES journal of Marine Science* 57:152-170.
- Sanchez, F., and J. Gil. 2004. 3D structure, mesoscale interactions and potential vorticity conservation in a swoody in the Bay of Biscay. *Journal of Marine systems* 46:47-68.
- Saunders, S. C., J. Chen, T. D. Drummer, E. J. Gustafson, and K. D. Brososke. 2005. Identifying scales of pattern in ecological data: a comparison of lacunarity, spectral and wavelet analyses. *Ecological Complexity* 2:87-105.
- Schneider, D. C., and D. C. Duffy. 1985. Scale-dependent variability in seabird abundance. *Marine Ecology Progress Series* 25 :211-218.
- Schneider, D. C., and J. F. Piatt. 1986. Scale-dependent correlation of seabirds with schooling fish in a coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 32:237-246.
- Schoenherr, J. L. 1991. Blue whales feeding on high concentrations of euphausiids around Monterey Submarine Canyon. *Canadian Journal of Zoology* 69:583-584.
- Schröder, B., and R. Seppelt. 2006. Analysis of pattern-process interactions based on landscape models- Overview, general concepts, and methodological issues. *Ecological Modelling* 199:505-516.
- Schwarz, G. 1978. Estimating the Dimension of a Model. *The Annals of Statistics* 6:461-464.
- Segond, M., S. Mahler, D. Robilliard, C. Fonlupt, B. Planque, and P. Lazure. 2004. Ant Algorithm for Detection of Retentive Structures in Coastal Waters. Pages 166-176 in Springer Verlag.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala, and D. M. Swift. 1987. Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies. *BioScience* 37:789-799.
- Shanks, A. L., and L. Brink. 2005. Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 302:1-12.
- Sibuet, M. 1977. Repartition et diversité des échinodermes (Holothurides-Astérides) en zone profonde dans le golfe de gascogne. *Deep Sea Research* 24:549-563.
- Silva, M. A. 1999. Diet of common dolphin, *Delphinus delphis*, off the Portuguese continental coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:531-540.
- Silverman, E. D., R. R. Veit, and G. A. Nevitt. 2004. Nearest neighbors as foraging cues: information transfer in a patchy environment. *Marine Ecology Progress Series* 277:25-35.
- Sinclair, M., R. Arnason, J. Csirke, Z. Karnicki, J. Sigurjonsson, H. Rune Skjoldal, and G. Valdimarsson. 2002. Responsible fisheries in the marine ecosystem. *Fisheries Research* 58:255-265.
- Siniff, D. B., and R. O. Skoog. 1964. Aerial censusing of caribou using stratified random sampling. *Journal of wildlife management* 28:391-401.
- Skov, H., and J. Durinck. 2001. Seabird attraction to fishing vessels is a local process. *Marine Ecological Progress series* 214:289-298.

- Southall, E. J., D. W. Sims, M. J. Witt, and J. D. Metcalfe. 2006. Seasonal space-use estimates of basking sharks in relation to protection and political-economic zones in the North-east Atlantic. *Biological conservation* **132**:33-39.
- Southwell, C. 1994. Evaluation of walked line transect counts for estimating macropod density. *Journal of wildlife management* **58**:348-356.
- Southwood T. R. E. 1978. *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. Chapman et al., London, U.K.
- Spear, L., N. Nur, and D. G. Ainley. 1992. Estimating absolute densities of flying seabirds using analyses of relative movement. *The Auks* **109**:385-389.
- Spear, L. B., and D. G. Ainley. 1997. Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis* **139**:221-233.
- Spear, L. B., D. G. Ainley, and S. W. Webb. 2003. Distribution, abundance and behaviour of Buller's, Chatman Island and Salvin's Albatrosses off Chile and Peru. *Ibis* **145**:253-269.
- Spitz, J., Y. Rousseau, and V. Ridoux. 2006a. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: An argument in favour of interference competition for food ? *Estuarine, Coastal and shelf science* **70**:259-270.
- Spitz, J., E. Richard, L. Meynier, C. Pusineri, and V. Ridoux. 2006b. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic waters of the Bay of Biscay. *Journal of Sea Research* **55**:309-320.
- Springer, A. M., C. P. McRoy, and M. V. Flint. 1996. The Bering sea green belt: shelf-edge processes and ecosystem production. *Fisheries Oceanography* **5**:223.
- Staelens, J., A. De Schrijver, K. Verheyen, and N. E. C. Verhoest. 2006. Spatial variability and temporal stability of throughfall deposition under beech (*Fagus sylvatica* L.) in relationship to canopy structure. *Environmental Pollution* **142**:254-263.
- Steele, J. H., and . 1989. The ocean "landscape". *Landscape Ecology* **3**:185-192.
- Stenseth, N. C., W. Falck, K. S. Chan, O. N. Bjornstad, M. O'Donoghue, H. Tong, R. Boonstra, S. Boutin, C. J. Krebs, and N. G. Yoccoz. 1998. From Pattern to Processes: phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proceedings of national academy of science of USA* **95**:15430-15435.
- Stenseth N. C., G. Ottersen, J. W. Hurrell, and A. Belgrano. 2005. *Marine Ecosystems and Climate Variation: The North Atlantic: A Comparative Perspective*. Oxford University Press, New York.
- Stevens, J. R., F. A. Cushman, and M. D. Hauser. 2005. Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual review of ecological and evolutionary system* **36**:499-518.
- Suryan, R. M., D. B. Irons, E. D. Brown, P. G. R. Jodice, and D. D. roby. 2006. Site-specific effects on productivity of an upper trophic-level marine predator: Bottom-up, top down, and mismatch effects on reproduction in a colonial seabird. *Progress in Oceanography* 328.
- Tasker, M. L., P. H. Jones, T. J. Dixon, and B. F. Blake. 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk* **101**:567-577.
- Tasker, M. L., C. J. Camphuysen, J. Cooper, S. Garthe, W. A. Montevecchi, and S. J. M. Blaber. 2000. The impacts of fishing on marine birds. *ICES journal of Marine Science* **57**:531-547.
- Taylor, A. D. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an Overview. *Ecology* **71**:429-433.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* **189**:732-735.

- Taylor, L. R., I. P. Woiwod, and J. N. Perry. 1978. The Density-Dependence of Spatial Behaviour and the Rarity of Randomness. *journal of animal ecology* **47**:383-406.
- Taylor, L. R., I. P. Woiwod, and J. N. Perry. 1980. Variance and the large scale spatial stability of aphids, moths and birds. *journal of animal ecology* **49**:831-854.
- Taylor, L. R., and I. P. Woiwod. 1980. Temporal stability as a density-dependent species characteristic. *journal of animal ecology* **49**:209-224.
- Taylor, L. R., and I. P. Woiwod. 1982. Comparative synoptic dynamics. I. Relationships between inter- and intra-specific spatial and temporal variance/mean population parameters. *journal of animal ecology* **51**:879-906.
- Templeton, J. J., and L. A. Giraldeau. 1995. Public information cues affect the scrounging decisions of starlings. *Animal Behaviour* **49**:1617-1626.
- Templeton, J. J., and L. A. Giraldeau. 1995. Patch assessment in foraging flocks of European Starlings - evidence for the use of public information. *Behavioral Ecology* **6**:65-72.
- Templeton, J. J., and L. A. Giraldeau. 1996. Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**:105-114.
- Thogmartin, W. E., J. R. Sauer, and M. G. Knutson. 2004. A Hierarchical spatial model of Avian Abundance With Application to Cerulean Warbler. *Ecological Applications* **14**:1766-1779.
- Thompson, S. K., F. L. Ramsey, and G. A. F. Seber. 1992. An Adaptive Procedure for Sampling Animal Populations. *Biometrics* **48**:1195-1199.
- Thompson S. K., and G. A. F. Seber. 1996. Adaptive sampling. Wiley, New York.
- Tietjen, B., and A. Huth. 2006. Modelling dynamics of managed tropical rainforests- an aggregated approach. *Ecological Modelling* **199**:432.
- Tilman D., and P. Kareiva. 1997. *Spatial Ecology: the Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Titmus, G. 1983. Are animal species really aggregated? *Oikos* **40**:64-68.
- Tobin, P. C. 2004. Estimation of the spatial autocorrelation function: consequences of sampling dynamic populations in space and time. *Ecography* **27**:767-775.
- Tregenza, N. J. C., and A. Collet. 1998. Common dolphin *Delphinus delphis* bycatch in pelagic trawl and other fisheries in the northeast Atlantic. Report of the International Whaling Commission **48**:453-459.
- Treguer, P., P. Le Corre, and J. R. Grall. 1979. The seasonal variations of nutrients in the upper waters of the Bay of Biscay region and their relation to phytoplankton growth. *Deep Sea Research part A* **26**:1121-1152.
- Treherne, J. E., and W. A. Foster. 1980. The effects of group size on predator avoidance in a marine insect. *Animal Behaviour* **28**:1119-1122.
- Trenkel, V. M. 2003. Density estimator for strip transects when animals show directional movement and observation speed is slow. *Computational statistics & Data Analysis* **44**:305-312.
- Trites, A. W., and C. P. Donnelly. 2003. The decline of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska: a review of the nutritional stress hypothesis. *Mammal review* **33**:3-28.
- Turner, W. R., and E. Tjorve. 2005. Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* **28**:721-730.

- Uriarte, A., and P. Lucio. 2001. Migration of adult mackerel along the Atlantic European shelf edge from a tagging experiment in the south of the Bay of Biscay in 1994. *Fisheries Research* **50**:129-139.
- Vachaud, G., A. P. D. Silans, P. Balabanis, and M. Vauclin. 1985. Temporal stability of spatially measured soil water probability density function. *Soil Science Society of America Journal* **49**:822-828.
- Valone, T. J., and J. J. Templeton. 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical transactions of the Royal Society* **357**:1549-1557.
- Van den Koppel, J., R. D. Bardgett, J. Bengtsson, C. Rodriguez-Barrueco, M. Rietkerk, M. J. Wassen, and V. Wolters. 2005. The Effects of Spatial Scale on Trophic Interactions. *Ecosystems* **8**:801-807.
- Veit, R. R., J. A. McGowan, D. G. Ainley, T. R. Wahl, and P. Pyle. 1997. Apex marine predator declines 90% in association with changing oceanic climate. *Global Change Biology* **3**:23-28.
- Velarde, E., E. Ezcurra, M. A. Cisneros-Mata, and M. F. Lavin. 2004. Seabird Ecology, El Nino anomalies, and prediction of Sardine Fisheries in the gulf of California. *Ecological Applications* **14**:607-615.
- Venables W. N., and B. D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer.
- Vickery, W. L., L. A. Giraldeau, J. J. Templeton, D. L. Kramer, and C. A. Chapman. 1991. Producers, Scroungers and Group foraging. *The American naturalist* **137**:847-863.
- Votier, S. C., R. W. Furness, S. Bearhop, J. E. Crane, R. W. G. Caldow, P. Catry, K. Ensor, K. C. Hamer, A. V. Hudson, E. Kalmbach, N. I. Klomp, S. Pfeiffer, R. A. Phillips, I. Prieto, and D. R. Thompson. 2004. Change in fisheries discard rates and seabirds communities. *Nature* **427**:727-730.
- Wackernagel H. 2003. *Multivariate Geostatistics*, 3 edition. Springer-Verlag.
- Wagner, H., and M. J. Fortin. 2005. *Spatial Analysis of Landscapes: Concepts and Statistics*. *Ecology* **86**:1975-1987.
- Wagner, R. H., and E. Danchin. 2003. Conspecific copying: a general mechanism of social aggregation. *Animal Behaviour* **65**:405-408.
- Wanless, S., M. Frederiksen, F. Daunt, B. E. Scott, and M. P. Harris. 2007. Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: Evidence from long term studies. *Progress in Oceanography* **72**:30-38.
- Webster R., and M. Oliver. 2001. *Geostatistics for Environmental Scientists*. Wiley, Chichester.
- Wedekin, L. L., F. G. Daura-Jorge, and P. C. Simoes-Lopes. 2004. An Aggressive Interaction Between Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) and Estuarine Dolphins (*Sotalia guianensis*) in Southern Brazil. *Aquatic mammals* **30**:391-397.
- Weimerskirch, H., and R. P. Wilson. 2000. Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* **406**:955-956.
- Weimerskirch, H., M. Le Corre, S. Jaquemet, M. Potier, and F. Marsac. 2004. Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* **22**:91-98.
- Weimerskirch, H., M. Le Corre, S. Jaquemet, and F. Marsac. 2005. Foraging strategy of a tropical seabird, the red footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series* **288**:251-261.
- Wiegand, T., F. Jeltsch, I. Hanski, and V. Grimm. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* **100**:209-222.
- Wiens, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecological Systems* **7**:81-120.

- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* **3**:385-397.
- Wilson, B., P. M. Thompson, and P. S. Hammond. 1997. Habitat use by bottlenose dolphins: seasonal distribution and stratified movement patterns in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Applied Ecology* **34**:1365-1374.
- Wilson O. E. 1975. *Sociobiology, the modern synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wood, S. N. 2001. mgcv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R. *Rnews* **1/2**:20-25.
- Wood, S. N., and N. H. Augustin. 2002. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling* **157**:157-177.
- Yen, P. W., W. J. Sydeman, and K. D. Hyrenbach. 2004. Marine bird and cetacean associations with bathymetric habitats and shallow-water topographies: implications for trophic transfer and conservation. *Journal of Marine systems* **50**:79-99.
- Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled fo the sake of fisheries ? *Trends in Ecology and Evolution* **16**:78-84.
- Yoshida, H., K. Shirakihara, H. Kishino, and A. Takemura. 1998. Finless porpoise abundance in Omura Bay, Japan: Estimation from aerial sighting surveys. *Journal of wildlife management* **62**:286-291.

Distribution maps and minimum abundance estimates for wintering auks in the Bay of Biscay, based on aerial surveys

Vincent Bretagnolle^{1,a}, Grégoire Certain^{1,2}, Sylvie Houte¹ and Michel Métais³

¹ Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Beauvoir sur Niort, France

² LBEM, Université de La Rochelle, 23 avenue Albert Einstein, 17071 La Rochelle Cedex 9, France

³ Ligue pour la Protection des Oiseaux, La Corderie Royale, 17305 Rochefort, France

Received 9 January 2004; Accepted 20 September 2004

Abstract – The “*Erika*” oil spill has killed more seabirds than any before in Europe: nearly 70 000 guillemots (*Uria aalge*) were found dead or alive on beaches, and many more are thought to have been killed. This unexpectedly high number highlighted how poor our knowledge was on spatial and temporal patterns in seabird distribution in the Bay of Biscay. The purpose of our research project, “*ERIKA-Avion*”, was to fill this gap, providing the first distribution maps and abundance estimates of seabirds wintering in the entire shelf of the Bay of Biscay. In particular, we analysed fine-grained distribution maps for the wintering auks, comparing their areas of highest density with the oil drift area, and proposing for the first time (although preliminarily) minimal abundance estimates for these birds in this area.

Key words: Oil spill / Seabirds / *Uria aalge* / Common guillemot / Distribution / Abundance / Kriging

Résumé – **Distribution géographique et estimation d'abondance préliminaire des alcidés en hivernage dans le golfe de Gascogne à partir de suivis effectués par avion.** La marée noire de l'« *Erika* » a tué davantage d'oiseaux marins que toutes les précédentes en Europe : presque 70 000 guillemots (*Uria aalge*) ont été retrouvés échoués (morts ou vivants) sur les plages, et il est probable que d'autres guillemots ont été tués. Ce nombre exceptionnellement élevé, inattendu, a révélé à quel point notre connaissance sur la distribution spatiale et temporelle des oiseaux marins dans le golfe de Gascogne était partielle. L'objectif de cette étude est de cartographier entièrement le golfe de Gascogne (100 000 km²) du point de vue de la distribution et des estimations d'abondance des alcidés en hivernage. En particulier, nous analysons la distribution de ces guillemots (produisant des cartes selon une maille de 400 km²), comparons leurs aires de répartition à celles des nappes de pétrole les plus denses, et proposons pour la première fois, bien que de manière préliminaire, des estimations minimales d'abondance pour cette région et ces oiseaux.

1 Introduction

The *Erika* oil spill has been a major ecological disaster for seabirds, unique in the history of oil spills for several reasons. First, the ship sank (on 12 December 1999) nearly 100 km offshore, and freed c. 20 000 tons of fuel which drifted at sea for 15 days (Fig. 1a). Second, the hurricane *Lothar* that occurred on 28–29 December precipitated the oil spill on the coast, which covered nearly 500 km of the French Atlantic coast. Finally, this oil spill killed more seabirds than any before in Europe: nearly 70 000 guillemots (*Uria aalge*) were found dead or alive on beaches (Cadiou et al. 2004). For comparison, the *Exxon-Valdez* oil spill killed c.35 000 birds, though the estimated total of dead birds was 250 000–300 000 (Piatt et al. 1990; Ford et al. 1996).

The number of birds killed was unexpectedly high, and highlighted how poor our knowledge was on spatial and temporal patterns in seabird distribution in the Bay of Biscay. Actually, since 1976, ship-based surveys have been performed from the seashore up to c.100 km off the coast (Hémery et al. 1986; Castège et al. 2004). However, before the *Erika* oil spill, no abundance estimates were made available, and maps were produced only for a small area (5000 km²) in Recorbet (1996, 1998). More recent maps are now available in Castège et al. (2004), nevertheless i) no abundance estimates are advanced, ii) those maps only cover approximately one third of the continental shelf of the Bay of Biscay, and iii) those missed most of the area where the oil spill drifted at sea during 15 days.

The purpose of our research project, “*ERIKA-Avion*”, is to fill those gaps, providing the first distribution maps of seabirds wintering in the entire Bay of Biscay and abundance estimates for major species. In order to estimate abundance, a sampling

^a Corresponding author: breta@cebc.cnrs.fr

scheme must provide density data (i.e., number of birds/area unit, not just number of birds/time unit). Then, to draw distribution maps, an appropriate geographical scale (i.e., covering entirely the expected distribution area of the birds) must be chosen. In this paper, we use data obtained on auks with aerial surveys to highlight methodological issues related to data collection and analysis, and we provide distribution maps for the wintering auks in the entire Bay of Biscay, comparing their areas of highest density with the oil drift area. Finally, we propose, for the first time although preliminarily, minimal abundance estimates for these birds in this area, following the oil spill.

2 Material and methods

2.1 Study area, transects and seabird counts

As the ship sinking and oil drifting at sea occurred in pelagic waters (c.100 km from the coast, Fig. 1a), we had to investigate seabird distribution at a very large scale. No information was available in 2001 on the location of wintering auks (except in Recorbet 1996), especially on the maximum distance from the coast where auks could be, and if seasonal movements of wintering auks were expected to occur, they were not precisely known. We therefore sampled repeatedly (on a monthly basis) the entire Bay of Biscay, i.e. around 100 000 km², covering the complete shelf area (Fig. 1b). Continental shelf waters are an important habitat for most seabirds, usually more suitable than deeper, oceanic waters, at least for piscivorous seabirds (Stone et al. 1995; Reid et al. 2001; Fauchald et al. 2002).

Traditionally, the methods for conducting at-sea seabird survey are ship-based. Aerial surveys, although first used in the seventies (e.g. Joensen 1968), have become popular only recently with GPS technology (Komdeur et al. 1992; Fox et al. 2003). Aerial surveys are far better aimed at sampling large areas for reduced costs (a plane is able to survey c.10 times more surface than a ship): in our case, we were able to sample 100 000 km² with 5000 km of aerial transects in just 6 days. Two ships would have been required simultaneously every day during one month for achieving the same spatial coverage. Moreover, as a plane moves far faster than the seabirds, there is virtually no bias due to animal movement and/or interactions between counting platform and seabirds (see Spear et al. 1992; Clarke et al. 2003; Lloyd et al. 2003 for discussions on technical problems associated with this particular problem in ship-based methods). Briggs et al. (1985a) compared experimentally ship- and aerial-based surveys, and found that significantly higher mean densities (three to six times) were counted in aerial, than in ship-based surveys (even for auks, presumably the most difficult seabirds to detect). Species level identification was however less in aerial surveys (77–96%) than in ship-based surveys (95–97%). These authors finally concluded that aircraft was best used to obtain population density and distribution (Briggs et al. 1985a), although, as with ship-based surveys, detection coefficients ($g(0)$, that presumably varies among species) are to be evaluated for aerial surveys (e.g. Laake et al. 1997; see below).

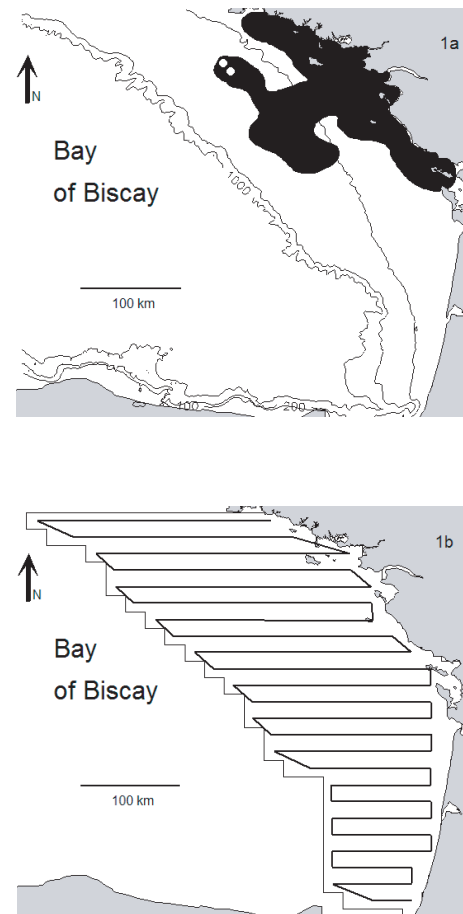


Fig. 1. (a) Map of the study area showing the bathymetry of the Bay of Biscay, the location where the ship sank (white dots) and the extent of oil drift at sea between December 12, 1999 and December 31, 1999 (source: CEDRE); (b) The survey design showing the study area (black line) as well as the transect sampling scheme.

In order to cover such a large study area, we used an aircraft, and flew with a twin engine Senna aircraft. The whole continental shelf of the Bay of Biscay was sampled six times (once a month) between October 2001 and March 2002. On board, two observers (one on each side), equipped with a GPS system and a laptop computer continuously recorded seabirds (and other objects). Speed and altitude of the plane were also recorded every 10 min, as well as sunshine (specifically, glare) and intensity of waves for each transect. We opted for the strip-transect method (Buckland et al. 1993), using a systematic sampling scheme composed of 24 transects perpendicular to the coast, and spaced every 20 km (Fig. 1b). Each transect was c.200 m wide. Transect sampling allows modelling abundance for even rare objects, and is additionally simple in planning and implementation. For these reasons, transect sampling is an attractive spatial sampling technique (Oliver and Webster 1986). Although aerial surveys are often performed at an altitude of 250 feet (78 m) with a speed of 100 knots (185 km h⁻¹; see Briggs et al. 1985b), we preferred to fly at 150 km h⁻¹ and at an altitude of 150 m.

2.2 Statistical analyses

Standardisation of data

Data collected from the aerial surveys takes the form of a discrete variable, the group size which could be mapped on the entire shelf area as raw data (Fig. 2 for data on auks cumulated over the six months). In order to analyse this discrete variable, we first converted group size into density (a continuous variable). Transect data were therefore divided into smaller intervals (“lags”) of varying length. Therefore, the area surveyed per lag was lag length (in km) \times 0.2 km, and auk density per km² was obtained as the cumulated number of auks along the lag/area surveyed. Figure 2 shows raw data, every survey pooled together, with a lag length of 5 km (area surveyed = 1 km²).

Abundance for a given species is usually positively correlated in space, a pattern that results from exogenous (interaction with environment) as well as endogenous (aggregative behaviour) ecological processes (Lichtein et al. 2002). Seabird spatial distribution is well known to be scale-dependent and patchy over a large range of scales (Fauchald et al. 2002). The choice of the lag length was therefore not set a priori, but determined according to the aggregative response of auks. This spatial structure is obtained by using the variogram function. Only when the lag length approaches the scale of the aggregative behaviour of a particular species of seabird is the spatial structure in the data best detected and modelled, as are the estimates of abundance more accurate and robust. Aggregative behaviour of several auk species has already been studied, and values found range between 1 and 10 km (Schneider and Piatt 1986; Mehlum 1999; Davoren et al. 2002, 2003; see also discussion below). We therefore chose to produce variograms, maps and abundance estimates using data at three different spatial scales: lags of 1, 5 and 10 km were successively used in order to best capture and depict the spatial structure of auk distribution.

Spatial statistics

Distribution maps and abundance estimates of auks were generated using density interpolation of values calculated within strips, with the kriging method (Cressie 1993), a method already used to study biological pattern (e.g. Paramo and Roa 2003; Ettema and Yates 2003). This method explicitly takes into account spatial dependence among data: autocorrelation in space leads to false evaluation of the variance of the abundance estimate when using more classical techniques, while the geostatistical approach uses variance spatial structure to provide robust abundance estimates (Rivoirard et al. 2000).

Kriging (i.e. optimal prediction) is a collection of linear regression techniques that takes into account the stochastic dependence (spatial autocorrelation) among the data (Marinoni 2003). It is based on the semivariogram, a function that describes the spatial structure of a random variable by calculating the variance between two locations as a function of distance (h) between them. Estimate of the semivariogram is given by $2\hat{\gamma} = \frac{1}{n(h)} \sum_{s_i-s_j=h} (z(x_i) - z(x_j))^2$, with $\hat{\gamma}$ the semivariance. Using the spatial structure of a random variable $Z(\cdot)$, the

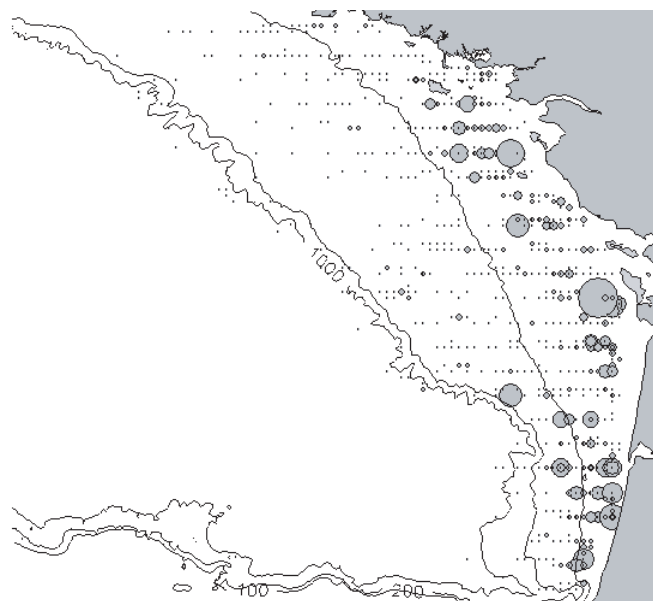


Fig. 2. Raw data showing the distribution of all observations of auks made between October 2001 and March 2002 (dot size proportional to group size). Bathymetry shown (first line = 100 m).

kriging procedure makes an inference of non-observed values of the variable of interest, i.e. auk density in our case.

In our data, autocorrelation among lags was best detected when using log-transformed values in the form of $L = \ln(1 + Z/b)$, with which semivariograms were estimated. Then, a back-transformation was applied to the model following Guiblin (1995), providing semivariogram estimates and a model for non-transformed data:

$\gamma(h) = [(m + b)^2 + \text{var}(Z)][1 - e^{-(\sigma^2 \gamma(h)/\text{var} L)}]$ with $\sigma^2 = \ln[1 + \text{var}Z/(m + b)^2]$, with m the mean of the variable, b a constant that we choose equal to 1, $\text{var} L$ the variance of the log transformed data, and $\gamma(h)$ the log-transformed semivariogram estimate.

We used block-kriging (Cressie 1993) for interpolation: a prediction grid composed of blocks had thus to be defined for our study area. Block size was chosen according to our sampling design, such that every block had to be sampled at least once during a monthly survey, a strategy that minimizes variance in kriging abundance estimates. As transects were 20 km apart, block size was fixed at 20 km \times 20 km = 400 km². The number of birds inside each 400 km² block was estimated separately, with a weighted average of the observations inside and around the block. The weights assigned to each sampled value depended on the underlying spatial correlations as obtained with the semivariogram. The resulting system of linear equations yields ($\forall j = 1, \dots, n$):

$$\gamma_{j0} = \sum_{i=1}^n \lambda_i \gamma_{ij} + \mu, \quad (1)$$

with μ the Lagrange parameter, γ_{ij} the semivariogram values among the sampled values, γ_{j0} the semivariogram value between the j th known sample value and the location to estimate, λ_i the weight assigned to the i th sample value, and n the number of samples being considered in the estimate.

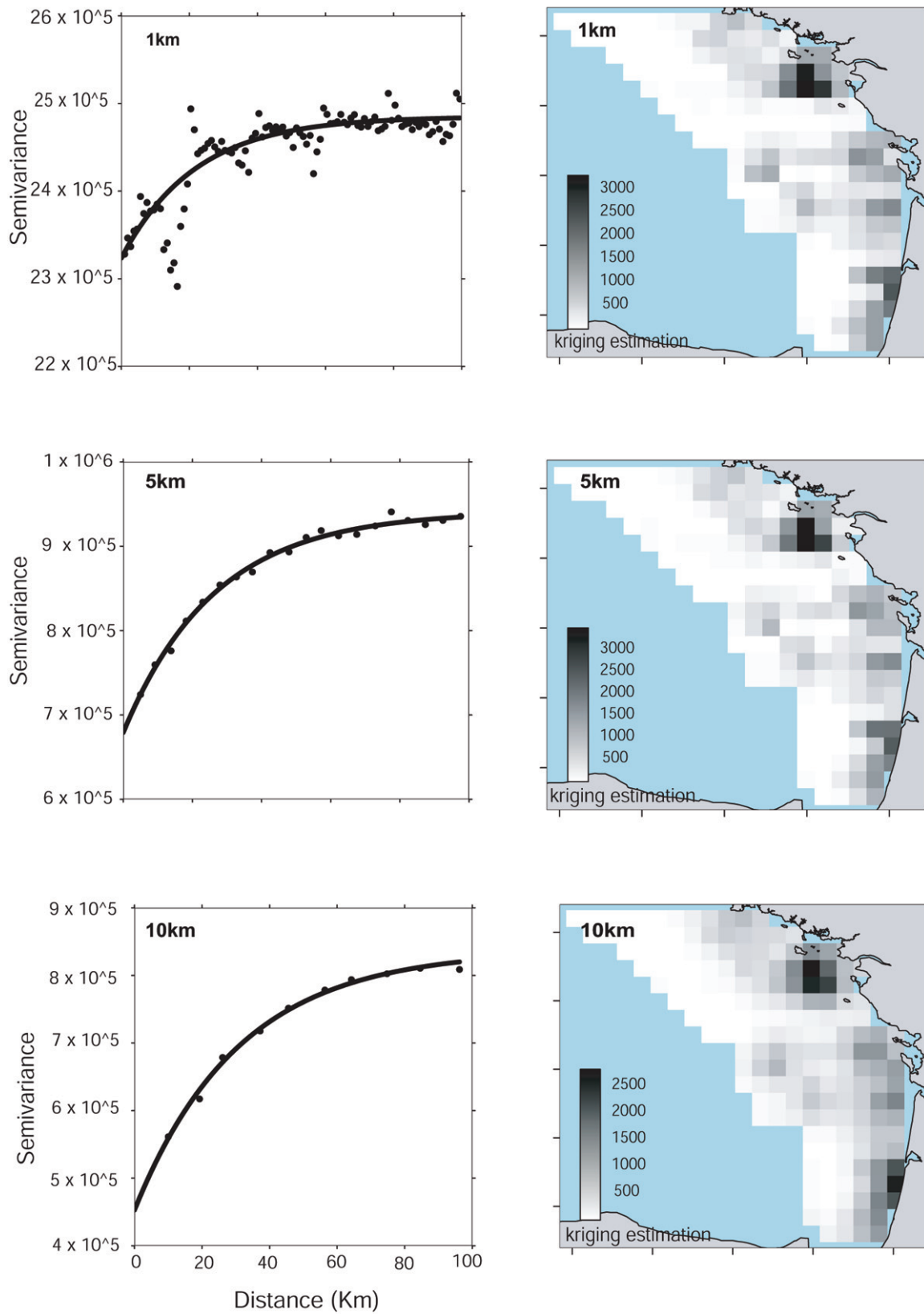


Fig. 3. Effect of lag length (from 1 km to 10 km) on semi-variogram and distribution map obtained using block-kriging (see methods). Data from February 2002 are used as an example.

With the solution of equation (1), the estimated value itself is determined as a weighted average of observed value around, with $z^*(x_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i z(x_i)$, where $z^*(x_0)$ is the estimated value at location x_0 , $z(x_i)$ is the available sample at location x_i , and λ_i is the weight assigned by the structure of the variogram to i_{th} available sample.

The number of neighbour (i.e., number of sampled value used for a block estimation), $z^*(x_0)$ was determined for each map according to the following criteria: the ratio $\frac{E(z^*(x_0))}{E(z(x_i))}$ should converge to 1, such that kriging estimate is equivalent to mean of data, thus preventing from any global bias in the abundance estimate.

3 Results

Our six months survey generated more than 60 000 observations of seabirds, cetaceans, fishing vessels and wastes, of which 2632 were auk observations, totalling 4362 auks. We were unable to distinguish in most cases between Guillemot, Razorbill *Alca torda* and Puffin *Fratercula arctica*, and thus mixed all three species within the general category “auks”. In winter, in this area, the latter two species were however rare for the second and very rare for the third (Recorbet 1996; Cadiou et al. 2004 for mortality rates among auks).

Once data were standardised, semivariograms of auk density showed spatial autocorrelation up to c.50 km, irrespectively of lag lengths (from 1 to 10 km: see Fig. 3 for an example using February data). Spatial autocorrelation was particularly strong until c.20 km, and then declined regularly. Nugget and semi-variance values however, as expected, varied to a much greater extent with lag length (Fig. 3). Block kriging interpolation was then achieved on the distribution of auks during winter. The resulting distribution maps (Fig. 3, lower part) were quite similar to each other except that using larger lags resulted in smoothed distributional patterns.

We found evidence for a wide seasonal distribution pattern (Fig. 4), together with varying abundance according to location and month. We used intermediate lag length for the analysis of seasonal distribution, i.e. 5 km. To our knowledge, these are the first available seasonal maps of wintering auk distribution over the entire Bay of Biscay (although obtained only for the winter 2001–2002). The peak abundance in winter 2001–2002 was obtained in February for the entire shelf, and our first and preliminary minimal abundance estimates for this month are between 94 000 (lag of 1 km, 44 neighbours) and 102 000 auks (lag of 10 km, 50 neighbours). This is the first estimate of abundance ever proposed for this area of the western palearctic for auks, although this abundance estimate is currently not corrected by undetected birds (either diving at the time the aircraft flew over them, or missed by the observer), and thus it must be taken with care and viewed as strictly minimal.

Interestingly, auks were mainly present close to the coast, avoiding more pelagic waters (Fig. 4, lower right). However, rather high numbers of wintering auks could occur up to 100 km from the coast, probably in relation to the particular bathymetry of the Bay of Biscay (Fig. 2), where water depth of less than 80 m can occur as far as 200 km from the seashore. The northernmost area of high abundance fits precisely the

area where oil drift occurred during 14 days after the ship sank, and we suggest that hurricane *Lothar* accentuated bird mortality by pushing tons of oil over thousands of km² at sea within a few hours, possibly collecting numerous auks that were concentrated by the storm especially close to the seashore. This may partly explain why the number of birds killed was so high.

4 Discussion

Recent advance in technical instrumentation (e.g. GPS technology) has allowed a massive increase in the use of aerial transect for investigating distribution and abundance of seabirds and marine mammals at a large scale (Briggs et al. 1985a; Yoshida et al. 1998). This sampling methodology, used together with statistical tools recently made available, such as distance sampling (Buckland et al. 2001) and geostatistics (e.g. van der Meer and Leopold 1995), offer promising perspectives in terms of modelling and predictive approaches by using covariates in order to optimize prediction sensitivity (see Estrada-Pena 1999 for a geostatistical approach using satellite imagery). Marine physical parameters are known to affect seabird behaviour and distribution (Begg and Reid 1997; Daunt et al. 2003), therefore oceanographic factors can spatially structure the community (e.g. Carl Schoch and Dethier 1996), and geostatistics can further be used to characterize interactions between animals or between animals and vessels (Jelinski et al. 2002).

Our aircraft sampling method and geostatistical analysis have provided the first published distribution maps of wintering auks at the geographical scale of the entire shelf of the Bay of Biscay. The winter distribution of auks suggests a strong bathymetrical preference, between 30 and 100 m, a depth that is already known to be the usual diving depth of these birds (Burger and Simpson 1986; Mehlum et al. 1998). Within the Bay of Biscay, three particular areas hold most of the wintering auks: two are in front of large estuaries (Gironde and Loire), and a further is to the south of these, just south of the Arcachon Basin (that is, to some extent, a large estuary). Apart from these three concentration areas, a high number of isolated birds was also observed as far as 200 km from the coast, suggesting that auks are able to exploit a vast area over the continental shelf, and not just coastal areas as is often stated.

We found spatial autocorrelation in auks up to 50 km. Spatial scales at which correlations were found previously between common or other murre species and their prey vary from 0.25–15 km for auks in general (Schneider and Piatt 1986), 3–8.75 km (Schneider and Piatt 1986), 3 km (Fauchald et al. 2000), 0.4–4 km (Davoren et al. 2002), and 4–5 km (Davoren et al. 2003) in common murre, and 2–4 km in Brunnich’s Guillemot (Mehlum et al. 1999). These values are all lower than the spatial autocorrelation detected in this study. It is possible that spatial aggregation due to prey is within the range 1–10 km for auks, but that other processes (social, hydrological?) lead to farther aggregation, up to 50 km as detected in our study.

Auk abundance was highest in January and February, with around 100 000 birds estimated each month. Fewer birds (around 50 000) were counted in other months. Again we should stress that these numbers must be viewed as minimal

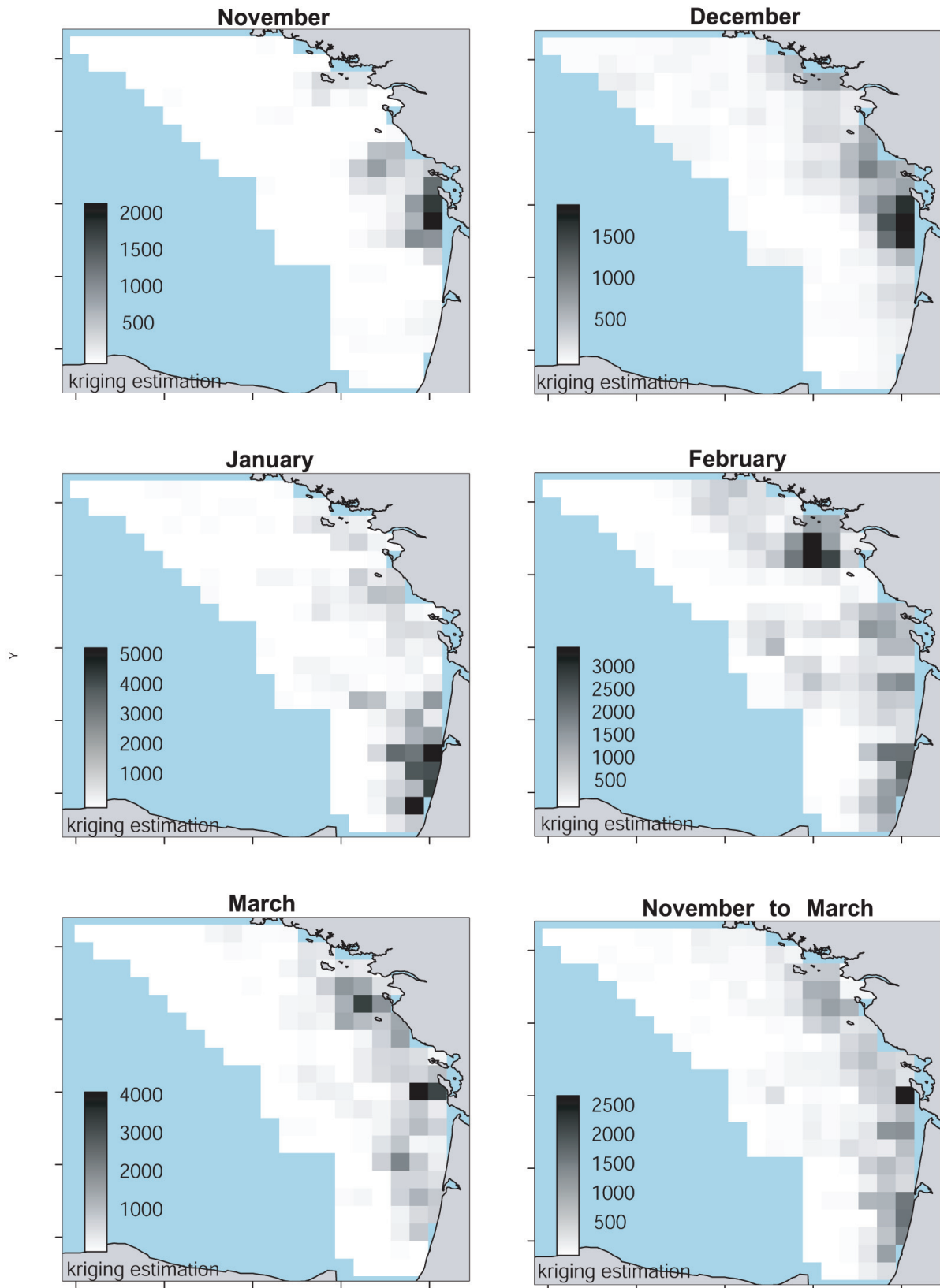


Fig. 4. Distribution and abundance of auks in the Bay of Biscay according to month, from November to March. The right-lower map considers all data cumulated from November to March.

estimates. Moreover, we do not know anything about seasonal turnover rates, and it is clearly possible that in terms of numbers of individuals frequenting the Bay of Biscay during winter, the figure could be much over 100 000 birds. This is nevertheless an interesting figure to compare with the estimate of Guillemots killed by the *Erika* oil spill (varying from 70 000 to 125 000, Cadiou et al. 2004). The orders of magnitude are similar, and may suggest that the oil spill could have killed the entire wintering population of guillemots in the northern half of the Bay of Biscay that year. However, this has to remain speculative until we evaluate experimentally the detection probability of auks along the aerial transect (Quang and Becker 1996 for analytical procedures using log-linear modelling approach), and assess the potential effects of additional factors (meteorological conditions, proportion of auks diving when the aircraft pass over the transect etc.).

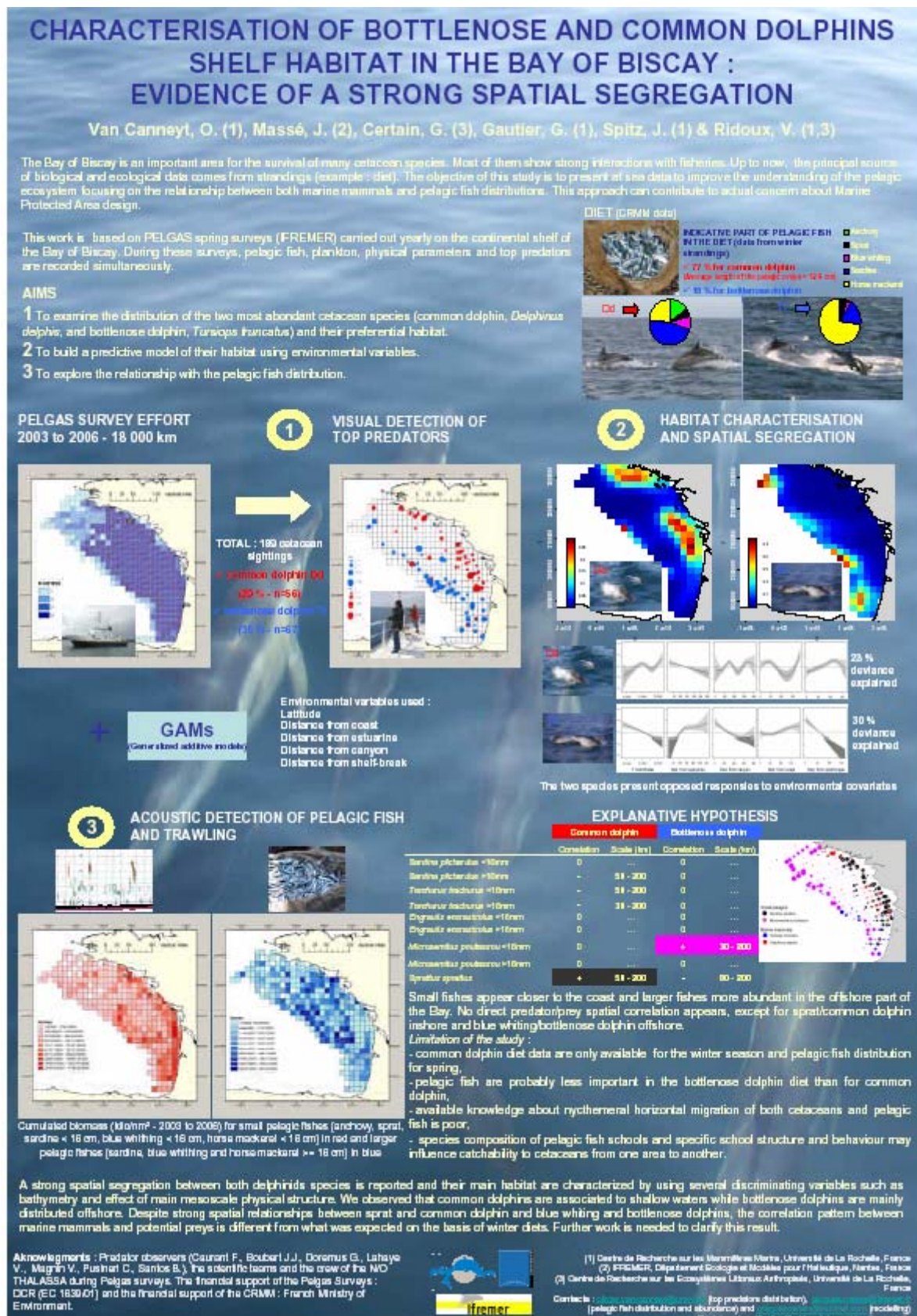
Acknowledgements. We thank Olivier Robinet, Laure Vigneron and Jacques Wintergest from the Ministère de l'Environnement, as well as the DIREN Pays de Loire, who have funded and supported this program. Thomas De Cornulier made the first statistical analyses, and Pierre Petitgas (IFREMER, Nantes) provided much help with block kriging. Thanks also to the field workers (Rodolphe Bernard and Thibault Dieuleveut) and Stéphane Hétaïn (pilot from ATS Society). We wish to thank finally Morgane Lemoigne (INERIS Ifremer) for help at various stages of the program, Bernard Cadiou (Bretagne Vivante) and the CEDRE for providing unpublished results and data, and Timothée Cook and David Carslake for improving the English.

References

- Barrett R.T., 2002, Atlantic puffin *Fratercula arctica* and common guillemot *Uria aalge* chick diet and growth as indicators of fish stocks in the Barents Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 275-287.
- Begg G.S., Reid J.B., 1997, Spatial variation in seabird density at a shallow sea tidal mixing front in the Irish Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 54, 552-565.
- Briggs K.T., Tyler W.B., Lewis D.B., 1985a, Comparison of ship and aerial surveys of birds at sea. *J. Wildl. Manage.* 49, 405-411.
- Briggs K.T., Tyler W.B., Lewis D.B., 1985b, Aerial surveys for seabirds: Methodological experiments. *J. Wildl. Manage.* 49, 411-417.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., Borchers D.L., Thomas L., 2001, *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press.
- Burger A.E., Simpson M., 1986, Diving depths of Atlantic Puffins and common Murres. *Auk* 103, 828-829.
- Cadiou B., Riffaut L., McCoy K., Cabelguen J., Fortin M., Gélinaud G., Le Roch A., Tirard C., Bouludier T., 2004, Ecological impact of the "Erika" oil spill: Determination of the geographic origin of the affected common guillemots. *Aquat. Living Resour.* 17, 369.
- Carl Schoch G., Dethier M.N., 1996, Scaling up: The statistical linkage between organismal abundance and geomorphology on rocky shorelines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 201, 37-72.
- Castège I., Hémerly G., Roux N., d'Elbée J., Lalanne Y., d'Amico F., Mouchès C., 2004, Changes in abundance and at-sea distribution of seabirds in the Bay of Biscay prior to, and following the "Erika" oil spill. *Aquat. Living Resour.* 17, 361.
- Clarke E.D., Spear L.B., McCracken M.L., Marques F.F.C., Borchers D.L., Buckland S.T., Ainley D.G., 2003, Validating the use of generalized additive models and at-sea surveys to estimate size and temporal trends of seabird populations. *J. Appl. Ecol.* 40, 278-292.
- Clua E., Grosvalet F., 2001, Mixed-species feeding aggregation of dolphins, large tunas and seabirds in the Azores. *Aquat. Living Resour.* 14, 11-18.
- Cressie N.A.C., 1993, *Statistics for spatial data*. Wiley.
- Daunt F., Peters G., Scott B., Grémillet D., Wanless S., 2003, rapid-response recorders reveal interplay between marine physics and seabird behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 255, 283-288.
- Davoren G.K., Montevecchi W.A., Anderson J.T., 2002, Scale-dependent associations of predators and prey: Constraints imposed by flightlessness of common murres. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 259-272.
- Davoren G.K., Montevecchi W.A., Anderson J.T., 2003, Distributional patterns of a marine bird and its prey: Habitat selection based on prey and conspecific behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 256, 229-242.
- Estrada-Pena A., 1999, Geostatistics and remote sensing using NOAA-AVHRR satellite imagery as predictive tools in tick distribution and habitat suitability estimations for *Boophilus microplus* (Acari: Ixodidae) in south america. *Vet. Parasitol.* 81, 73-82.
- Ettema C.H., Yeates G.W., 2003, Nested spatial biodiversity patterns of nematode genera in a New Zealand forest and pasture soil. *Soil Biol. Biochem.* 35, 339-342.
- Fauchald P., Erikstad K.E., Skarsfjord H., 2000, Scale-dependent predator-prey interactions: The hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81, 773-783.
- Fauchald P., Erikstad K.E., 2002, Scale dependent predator-prey interactions: The aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 231, 279-291.
- Fauchald P., Erikstad K.E., Systad G.H., 2002, Seabirds and marine oil incidents: Is it possible to predict the spatial distribution of pelagic seabirds? *J. Appl. Ecol.* 39, 349-360.
- Ford R.G., Bonnell M.L., Varoujean D.H., Page G.W., Sharp B.E., Heinemann D., Casey J.L., 1996, Total direct mortality of seabirds from the Exxon Valdez oil spill. *Am. Fish. Soc. Symp.* 18, 684-711.
- Fox A.D., Petersen I.K., Hedley S.L., 2003, Calculating density estimates for seabirds based upon aerial survey transect counts. Progress report on development techniques. NERI Report to the Danish Energy Agency.
- Furness R.W., Tasker M.L., 2000, Seabird-fishery interactions: Quantifying the sensitivity of seabirds to reduction in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202, 253-264.
- Guiblin P., Rivoirard J., Simmonds E.J., 1995, Analyse structurale de données à distribution dissymétrique : exemple du hareng écosais. *Ecole des Mines, Paris. Cah. Géostat.* 5, 59-137.
- Hémery G., Pasquet E., Yésou P., 1986, Data banks and population monitoring in France. In: Monbailliu X. (Ed.), **MEDMARAVIS**, Mediterranean Marine Avifauna, Populations Studies and Conservation, pp. 163-177.
- Jelinski D.E., Krueger C.C., Duffus D.A., 2002, Geostatistical analyses of interactions between killer whales (*Orcinus orca*) and recreational whale-watching boats. *Appl. Geogr.* 22, 393-411.
- Joensen A.H., 1968, Wildfowl counts in Denmark in November 1967 and January 1968. *Danish Rev. Game Biol.* 8, 1-42.

- Komdeur J., Bertelsen J., Cracknell G., 1992, Manual in counting birds from aircraft and ship. IWRB Spec. Publ. 19. IWRB, Slimbridge.
- Laake J.L., Calambokidis J., Osmek S.D., Rugh D.J., 1997, Probability of detecting harbor porpoise from aerial surveys: Estimating $g(0)$. *J. Wildl. Manage.* 61, 63-73.
- Lichten J.W., Simons T.R., Shriener S.A., Franzreb K.E., 2002, Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecol. Monogr.* 72, 445-463.
- Lloyd H., Cahill A., Jones M., Mardsen S., 2003, Estimating bird densities using distance sampling. In: Expedition field technique, pp. 34-51.
- Marinoni O., 2003, Improving geological models using a combined ordinary-indicator kriging approach. *Eng. Geol.* 69, 37-45.
- Mehlum F., Hunt G.L., Klusek Z., Decker M.B., 1999, Scale-dependent correlations between the abundance of Brunnich's guillemots and their prey. *J. Anim. Ecol.* 68, 60-72.
- Mehlum F., Nordlund N., Isaksen K., 1998, The importance of the "Polar Front" as a foraging habitat for guillemots *Uria* spp. breeding at Bjornoya, Barents Sea. *J. Mar. Syst.* 14, 27-43.
- van der Meer J., Leopold M.F., 1995, Assessing the population size of the European storm petrel (*Hydrobates pelagicus*) using spatial autocorrelation between counts from segments of criss-cross ship transects. *ICES J. Mar. Sci.* 52, 809-818.
- Oliver M.A., Webster R., 1986, Combining nested and linear sampling for determining the scale and form of spatial variation of regionalized variables. *Geogr. Anal.* 18, 227-242.
- Paramo J., Roa R., 2003, Acoustic-geostatistical assessment and habitat-abundance relations of small pelagic fish from the Colombian Caribbean. *Fish. Res.* 60, 309-319.
- Piatt J.F., Lensink C.J., Butler W., Kendziorek M., Nysewander D.R., 1990, Immediate impact of the "Exxon Valdez" oil spill on marine birds. *Auk* 107, 387-397.
- Quang P.X., Becker E.F., 1996, Line transect sampling under varying conditions with application to aerial surveys. *Ecology* 77, 1297-1302.
- Recorbet B., 1996, Composition, abundance, distribution et vulnérabilité aux pollutions par hydrocarbures de l'avifaune marine côtière du Sud Bretagne/Nord Gascogne. Thèse, École Pratique des Hautes Études, Montpellier.
- Recorbet B., 1998, Phénologie, distribution et abondance de quelques oiseaux marins au large de l'estuaire de la Loire. *Spatule* 6, 3-116.
- Rivoirard J., Simmonds J., Foote K.G., Fernandes P., Bez N., 2000, Geostatistics for Estimating Fish Abundance, Blackwell Science Ltd, Osney Mead (Ed.), Oxford, pp. 1-5.
- Reid J.B., Pollock C.M., Mavor R., 2001, Seabirds of the Atlantic Frontier, north and west of Scotland. *Cont. Shelf Res.* 21, 1029-1045.
- Schneider D.C., Piatt J.F., 1986, Scale-dependent correlation of seabirds with schooling fish in a coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32, 237-246.
- Spear L., Nur N., Ainley, D.G., 1992, Estimating absolute densities of flying seabirds using analyses of relative movements. *Auk* 109, 385-389.
- Stone C.J., Webb A., Tasker M.L., 1995, The distribution of auks and Procellariiformes in north-west European waters in relation to depth of sea. *Bird Study* 42, 50-56.
- Yoshida H., Shirakihara K., Kishino H., Shirakihara M., Takemura A., 1998, Finless porpoise abundance in Omura Bay, Japan: Estimation from aerial sighting surveys. *J. Wildl. Manage.* 62, 286-291.

Annexe 2:



Estimating inter-group interaction radius for point processes with nested spatial structures

Chadœuf⁽¹⁾ J, Certain⁽²⁾ G, Bellier⁽¹⁾ E, Bar-Hen⁽³⁾ A,
Couteron⁽⁴⁾ P, Monestiez⁽¹⁾ P, Bretagnolle⁽²⁾ V

⁽¹⁾ INRA, Biométrie, Domaine St Paul, Site Agroparc
84914 AVIGNON Cedex9, FRANCE

⁽²⁾ CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-Bois
F-79360 BEAUVOIR SUR NIORT, FRANCE

⁽³⁾ Université Paris 5, 54 rue des Saints-Pères,
75270 Paris cedex 06, FRANCE

⁽⁴⁾ IFP, 11 St Louis Street, Pondicherry, 605001 INDIA
IRD-AMAP, Montpellier, F-34000, FRANCE.

July 18, 2007

abstract

We developed a statistical procedure to estimate the interaction radius between the points of a non-stationary point process when the process can locally present several kind of structure, such aggregated or regular pattern. We consider a hierarchical process with two levels: points (individuals) organized in clusters. Points or clusters are independent as soon as they are located beyond a given interaction radius, and are assumed to interact if

their distance is less or equal than this interaction radius. Starting from one realization of a given point process, clusters of interacting individuals are identified and formed. Our procedure is robust against non-stationarity in spatial distribution of groups, a common characteristic of ecological data. It is a local approach, based on the spatial repartition of a set of points with respect to its neighbors. Conversely to more classical approaches, our method makes no assumption on the point spatial distribution inside the clusters. Several applications are presented in animal and vegetal ecology.

1 Introduction.

Statistical analysis of point patterns has mainly been focused on the study of regular or aggregated processes. Most classical studied processes are (i) Cox processes, i.e. Poisson processes with a stationary random intensity and where the aggregation is due to variations of the intensity, (ii) Neyman-Scott processes obtained by attaching independently to a each point of a set of Poisson parents a random set of daughter points, the aggregation being due to the presence of clusters of daughters around each parent, (iii) Strauss point processes where the presence of a point at a given location depends on the location of neighbouring points in a given radius. For all these processes, the spatial relation between the points is supposed constant, up to a given radius. However, ecological data can present multiple structures that can vary from aggregation to regularity in the same realisation.

This especially true in behavioral ecology where one of the main focus is on interaction between individuals of a group (social living, Krause & Ruxton 2002). Animals within a group can interact in a very complex way and several behavioral processes can be acting together. As a result, groups of individuals can present several type of spatial pattern reflecting the dominant ecological process which is acting within each group at the current time of sampling.

The spatial organization of animals is often hierarchical, in the sense that at large scale their spatial distribution is for example dependent from environmental variables (either prey distribution, landscape, habitats), and at fine scale their spatial distribution is rather governed by local processes such interindividual interactions (Levin 1992, Fortin & Dale 2005). Therefore, one can find several groups with different spatial structures in one spatial sample of a population, these groups being independently distributed in space conditionally to the large scale variables. For exemple, groups of predators will be more frequent in zones where preys are numerous, but

animals a group will be aggregated if they have found preys, or regularly spaced if they are looking for them. The same kind of pattern may be found in plant ecology. Plants can be found in aggregated patterns in which each plant finds better conditions than if it was in isolated situations, but present also a regular pattern due to competition if the local plant density is high enough. The methods commonly proposed to analyze a point process (maximum of likelihood, pseudo-likelihood see for example Møller & Waagepetersen 2004 or Guyon 1993) will then fail because they generally suppose that interactions rules do not vary or that the causes of the variations of these interaction rules can be modelled. This problem will become even more difficult to deal with, because clusters are not defined beforehand.

The problem encountered in such cases is to analyze point processes presenting locally different kinds of spatial structure, generally in a non-stationary spatial context. One solution can then be to identify and separate the different clusters to analyze separately (i) the process of cluster distribution and (ii) the processes of point distribution within the clusters. To this end, methods for identifying clusters are critically required. Up to now, the main methods used to separate clusters of points are based on the variation of local point intensity. The most popular are the scan statistic developed by Kulldorf (1997) and the method proposed by Kellsall & Diggle (1995), which basically test if the mean number of points per unit area in a given area is significantly larger than outside this area. In both cases, the two main problems is that (i)they assume a Poisson distribution for the points under the null assumption, (ii)they assume that clusters are sufficiently isolated to be able to distinguish between them.

In the previous examples, clusters of points are not defined by a higher intensity with respect to a neighborhood, but by the fact that points belonging to two different clusters do not interact because they are separated by a larger distance than the interaction radius. Even in the basic case of the hard-core point process with hard-core distance R_0 , each point is a cluster as it does not interact with other points located farther than R_0 . Such a process is stationary, its regularity increases with the process density and can become very regular. In this case the scan statistic and the method of Kellsall & Diggle will fail.

In this paper we propose a statistical procedure to estimate the maximum interaction radius, in order to define clusters of interacting individuals within a sample of a population. The main assumption upon which the method we propose is developed is that two individuals do not interact between themselves as soon as they are located beyond the interaction radius of the other. For animals, this radius may correspond to the maximum distance

over which no behavioral process is at work. For plants, it may correspond to the distance over which no shadowing of a plant by the other one exists, or over which roots cannot have any contact. This is a common assumption in statistical models: in Strauss models, this corresponds to the interaction radius ; in Neyman-Scott models, the interaction radius can be defined as twice the maximum possible distance from a parent to a daughter as soon as this bound exists. To estimate this radius, we propose to (i) define random sets as the boolean union of circles centered on the points of the point process with a common radius R , (ii) then analyze whether these sets are randomly distributed with respect to the condition that they do not intersect. To perform such a test, several disconnected sets have to exist, so that we have to assume that the process is sparse enough. Finally, as the local intensity of the point process cannot be assumed constant in many applications, we use local statistics in order to minimize the effect of non-stationarity in the process of cluster distribution.

In a section 2, we present the model we are dealing with, the proposed statistics and we develop some asymptotical results on this statistics. The method is tested on simulated examples in a section 3. Its application to the analysis of tree spatial interactions is done in section 4. In section 5, we look at the spatial repartition of gannets in the Bay of Biscaye who motivated this study.

2 Model and estimation.

2.1 Statistical framework.

We consider in the following a point process X in \mathbb{R} or \mathbb{R}^2 . For B a borel set of \mathbb{R} , the number of points of X inside B is a random variable $X(B)$. We note $\lambda(\cdot)$ its intensity. It verifies $E(X(B)) = \int_B \lambda(x)dx$.

•We suppose that a finite interaction radius R_0 exists, that is that the process presents a markovian property:

let B a compact set, $B \oplus B(0, R_0)$ the dilation of B by the disk of radius R_0 , X_u a finite subset of X , then

$$P(X_u = x_u \mid X_u \in B, X \setminus X_u) = P(X_u \mid X_u, (X \setminus X_u) \cap B \oplus B(0, R_0))$$

That is, the position of a set of points inside a subset conditionally to the position of the other points of the process depends only on the positions of the points of the process inside a neighborhood of the subset. This property is verified for pair interaction with finite range processes, as for example the Strauss process.

As a consequence if B_1 and B_2 are two compact sets of \mathbb{R}^n , verifying

- in the case of $n = 2$, a closed curve without intersection C exists so that B_1 belong to the interior of $C_{R_0} = C \oplus B(0, R_0)$ and B_2 belongs to its exterior,
- B_1 lies on one side of C_{R_0} and B_2 lies on the other side,

then

$$P(X(B_1)X(B_2) | X(C_{R_0}) = 0) = P(X(B_1) | X(C_{R_0}) = 0)P(X(B_2) | X(C_{R_0}) = 0)$$

This property is classically used by coding methods to build independent sub-samples from one realization (Guyon 1993).

- we assume that the process is α -mixing or at least ergodic. More precisely, we assume that if V_x is a bounded random vector measured at point $x \in X$ depending on $B(x, D) \cap X$, then, if W is a compact convex set,

- there exists a vector V such that $\frac{1}{|X(W)|} \sum_{x \in X \cap W} V_x \rightarrow V$ in probability when $W \rightarrow \mathbb{R}^n$
- there exists a matrix Σ_V such that $\sqrt{|W|} \left(\frac{1}{|X(W)|} \sum_{x \in X \cap W} V_x - V \right) \rightarrow \mathcal{N}(0, \Sigma_V)$ in law when $W \rightarrow \mathbb{R}^n$

This property is necessary to ensure that estimators based on coding methods are statistically convergent and asymptotically gaussian once normalized.

2.2 Interaction radius estimation.

2.2.1 Defining groups.

Let $R > 0$ a proposed interaction radius. To X is associated $C_R(X)$, the set of R -connected groups defined as follows. If A and B are two points of X , A and B belongs to the same $2R$ -connected group if there exists a finite set of points x_1, \dots, x_n belonging to X such that:

- $\|A - x_1\| \leq R$,
- $\|x_i - x_{i+1}\| \leq R$ for $i < n$,
- $\|x_n - B\| \leq R$

For the set of points in Figure 1(a), $R = 0.05$ Figure 1(c) presents the groups of R -connected points.

2.2.2 Defining neighbors.

Let $V(X)$ the voronoi tessellation associated with the point process X and denote $v(x)$ the cell with centroid x for $x \in X$. To each point x is associated a set of neighbors, two points being neighbors if their voronoi cells have a common edge. Let $N(x)$ denote the neighbors of x . Figure 1(b) shows the voronoi tessellation obtained with points of Figure 1(a)

Let s be a R -connected group. The neighbors of s are $N(s) = \cup_{y \in s} N(y) \setminus s$. $N(s)$ is composed of the points of X having a common edge with the $v(s) = \cup_{y \in s} v(y)$. $v(s)$ being a finite connex set a.s., the set $N(s)$ can be ordered, for example with respect to the trigonometric orientation, and they define a polygon $P(N(s))$. Points connected by a thin line in Figure 1(d) correspond to neighbours of the group in the center of Figure 1(c)

2.2.3 Testing whether a distance R is greater than the true interaction radius R_0 .

Computing a statistics for each group and a given distance R . Suppose that $\lambda(x) = \lambda$, i.e. that the point process X is stationary. If $R > R_0$, then s is randomly uniformly distributed in $P(N(s)) \ominus B(0, R) = P_R(s)$, the eroded set of $P(N(s))$ by the disc centered on 0 and of radius R , conditionally to the fact that s is included in $P_R(s)$. The eroded set associated to the group of points in Figure 1(c) is the set limited by thick lines in Figure 1(d).

Let $d(s) = \min\{\|x - y\|; x \in s, y \in N(s)\} = P_{R_0}^{-1}(U)$ the minimum distance between the points of s and the points of its neighborhood, where U is the p -value of $d(s)$ under $H(R_0)$, which represents the uniform repartition inside $P_{R_0}(s)$. If $R > R_0$, then $\widehat{U}_R = P_R(d(s))$, the p -value of $d(s)$ under the uniform spatial repartition of s in $P_R(s)$ is uniformly distributed in $[0 - 1]$. It present departures to this uniform distribution if $R < R_0$, the departure depending on the local properties of the model. If the model is aggregative around s , one expects to find more frequently s near the nodes of the polygon $P(N(s))$, and the distribution of \widehat{U}_R should be peaked around 0, whereas it should present a peak around 1 if the process is locally regular around s .

Computing a global statistics for a given radius R . To build a global test, we proceeded as in coding methods (Besag 1974, Guyon 1993). Let S the set of all R -connected sets of X ; define a coding \mathcal{A}_R as a subset of S such that if s and s' belong to \mathcal{A}_R , then $s' \notin N(s)$. Then, conditionally to $S \setminus \mathcal{A}_R$, any two surfaces $P_R(s)$ and $P_R(s')$ are distant of R or more by construction for s and s' in \mathcal{A} , so that, if $R > R_0$, the spatial repartitions of s and s' in these areas are independent. The p -values $(\widehat{U}_R(s))_{s \in \mathcal{A}_R}$ are then an i.i.d. sample

of the uniform distribution and any statistics $T(R) = T(\widehat{U}_R(s))$, $s \in \mathcal{A}_R$ classically used to test adequacy to the uniform distribution can be used.

Choosing the test statistic T . As mentioned before, any test of uniformity can be theoretically used. The choice of T can also be directed by the structure of the point process if prior information exists. (i) Suppose that the point pattern structure in each group is constant, either aggregative or regular. A natural choice is then to look at an extremum, either the min or the max, of the empirical distribution, as this statistics will be very sensitive to departures from uniform distribution in this direction. (ii) If the two kinds of structures can be present, a more useful approach will be to use the maximum distance between the empirical distribution and the first diagonal, then use a Kolmogorov-Smirnov. (iii) Another approach can be to use the mean value, which will be sensitive to the ratio of aggregative structures against regular structures.

2.3 Estimator's asymptotic behavior when estimating R_0 using the mean of U_s .

Let R be a given distance. For $R > R_0$, U_s is uniform between 0 and 1 and $E(U_s) = m(R_0, R) = 1/2$. For $R < R_0$, $U_s = Q_{R\emptyset}P_R^{-1}(V_s)$ where V_s is a uniform random variable on $[0 - 1]$, and Q and P_R are respectively the uniform cumulative function under uniform distribution of the group s and the cumulative distribution function under the actual distribution of the statistics used to measure the distance of the group to the neighboring groups. Its expectation, $E(U_s) = E(Q_{R\emptyset}P_R^{-1}(V))$ with respect to Q_R depends on the configurations in the neighborhood of width R_0 of $P(s)$ and the ergodicity assumption leads to $\frac{1}{n(R)} \sum_s E(U_s) \rightarrow m(R_0, R)$

If (R_j) are J ordered distances, $R_1 < R_0$, $R_J > R_0$, the function

$$S(R) = \sum_{j \leq J} \left(\frac{1}{n(R_j)} \sum_s (U_s - m(R, R_j))^2 \right)$$

is then a contrast (Dacunha-Castelle et Dufflo). :

- when the sampling window tends to infinity, $S(R)$ tends to the function

$$\sum_{j \leq J} (m(R_0, R_j) - m(R, R_j))^2$$

which is minimum at $R = R_0$

- the vector $|W| \left(\frac{1}{n(R_j)} \sum_s U_s \right)$ is asymptotically gaussian if W denotes the sampling window. So if Σ denotes its asymptotic variance matrix, then $\lim_{|W| \rightarrow \infty} \text{var}(\text{grad}(S(R))) = 4\text{grad}(m(R, \cdot))'_{|R=R_0} \Sigma \text{grad}(m(R, \cdot))_{|R=R_0}$

- $\lim_{|W| \rightarrow \infty} \frac{d^2 S(R)}{dR^2} = -2\text{grad}(m(R, \cdot))'_{|R=R_0} \text{grad}(m(R, \cdot))_{|R=R_0}$

so that

- $\hat{R}_0 = \text{argmin} S(r)$ is asymptotically consistant
- $\sqrt{|W|}(\hat{R}_0 - R_0)$ is asymptotically gaussian with mean 0 and variance $\frac{\text{grad}(m(R, \cdot))'_{|R=R_0} \Sigma \text{grad}(m(R, \cdot))_{|R=R_0}}{\left(\text{grad}(m(R, \cdot))'_{|R=R_0} \text{grad}(m(R, \cdot))_{|R=R_0} \right)^2}$

The functions $m(R_0, R)$ are unknown for $R < R_0$. Supposing that for a given group s , if P_R is a K left-side derivable at R_0 , then $Q_R \circ P_R^{-1}$ is K times left-side derivable at R_0 and we propose to approach $m(R_0, R)$ by using polynomial functions :

$$m(R_0, R) = 1/2 + 1_{R < R_0} \sum_{1 < k < K} a_k (R - R_0)^k.$$

The values a_k correspond to the ergodic limits of the mean of the k term of the development of $Q_R \circ P_R^{-1}$. The asymptotic limits cannot be explicitied, all the more when $R < R_0$. Confidence intervals of the curve $R \rightarrow S(R)$ and of \hat{R}_0 must then be approached by resampling methods either block-bootstrap (Lahiri 1999) or a Sample Reuse Method (Garcia-Soidan & Hall 1997).

Remark : Estimating R_0 using the p -value of the Kolmogorov-Sirnov statistics on the U_s is not so straightforward. The main reason is that for $R > R_0$ it is uniformly distributed so that the preceding method will not work. One will then rely on other procedures, as for example estimating R_0 as the first value under which the tests remains constantly outside its confidence interval under uniform assumption. However, this means dealing with mutiple dependant tests, for which the global rejection level is not known.

2.4 Dealing with non-stationarity.

When scanning large windows, individual and group spatial repartitions cannot generally be assumed stationary. These trends can be due for exemple

to environmental large scale regular variations. In the stationary case, the probability density of the typical point X_0 of a group $B \oplus X$ inside the polygon S_R , $p(X_0 | X_0 \in S_R) = p(B \oplus X_0, W_B)$, depends on the local interactions between $B \oplus X_0$ and the points W_B in the neighborhood of $B \oplus X_0$. It so depends only of the relative position of $B \oplus X$ with respect to W_B . In the non-stationary case, suppose that these interactions, depending on local behavior between individual, do not change, but that the probability to find a group at given location depends on the location. In such a case, the probability to find the typical point at X_0 conditionnally to the neighborhood W_B may depend also on the location X_0 :

$$p(X_0 | X_0 \in S_R) = p(a(X_0); B \oplus X_0, W_B)$$

Suppose that $|a(x)| \rightarrow 0$, then $(a(X_0); B \oplus X_0, W_B) = p(B \oplus X_0, W_B) + a(X_0)\alpha(B \oplus X_0, W_B) + o(a)$

and the p -value of the statistics T is $Q_a(t) = Q(t) + \int_{S_t} a(x)\alpha(B \oplus dx, W_B)dx + o(a)$ if S_t denotes the subset of S_R on which $T(x) \geq t$.

so that the estimated p -value of $Q(U) = T(X_0)$ verifies

$$\begin{aligned} P(T(X_0)) &= P o Q_a^{-1}(U) \\ &= P o Q^{-1}(U) - \frac{\int_{\partial S_{T(X_0)}} dx}{\int_{S_R} dx} \frac{\int_{\partial S_{T(X_0)}} a(x)\alpha(B \oplus x, W_B)dx}{\int_{S_R} p(B \oplus x, W_B)dx} + o(a) \end{aligned}$$

and the proposed global statistics are biased consequently. In particular, the bias of the mean value tends to 0 if the relative non-stationarity $a(x)$ tends to 0.

The proposed statistic is local, in the sense that it depends on the position of the typical points conditionally to the fact that it belongs to a given bounded subset. Therefore, it does not depend on the absolute value of the non-stationarity, but only on its relative variations inside the subset.

To illustrate this fact, consider the case of an inhomogeneous Poisson point process X on the horizontal line with intensity $\lambda(x)$. Classical tests of Poisson distribution in the homogeneous case are based on the distribution of the distance between to consecutive segments.

Then, for a given tested distance R , a group of connected points is composed of points whose consecutive distances are less R . Let the typical point of such a group be the left point of the group, l the length of the group, Y_0 the left neighbour point of X_0 and Y_1 the right neighbour point of the group. Under the model, the probability density of observing the length

$X_0 - Y_0$ conditionally to the fact that $X_0 - Y_0 > R$ is $p(X_0 - Y_0 | R) = \lambda(X_0) \exp\{-\int_{Y_0+R}^{X_0} \lambda(x)dx\}$ whereas the probability to observe the typical point at X_0 knowing Y_0, Y_1 and l is $q(X_0 | Y_0, Y_1, l, R) = \frac{\lambda(X_0)}{\int_{Y_0+R}^{Y_1-R-l} \lambda(x)dx}$

If $M = (Y_0 + Y_1 - 2R - l)/2$ is the the middle of the segment $[Y_0 + R, Y_1 - R - l]$, let us denote $\lambda(x) = \lambda(M)(1 + a(x))$. $a(x)$ is the relative variation of $\lambda(x)$ around M . The two density probabilities become $p(Y_0 - X_0 | R) = \lambda(M) \exp\{-\lambda(M) \int_{Y_0+R}^{X_0} (1 + a(x))dx\}$ and $q(X_0 | Y_0, Y_1, l, R) = \frac{1+a(X_0)}{\int_{Y_0+R}^{Y_1-R-l} (1+a(x))dx}$

For small values of $a(x)$, $q(X_0)$ is the density of the uniform distribution, up to a bounded term in $a(x)$, whereas $p(X_0)$ can vary greatly even if $a(x)$ is small, as it depends on $\lambda(M)$, i.e. the value of the intensity itself, which be submitted to large variations, even if its relative variations are small.

3 Tests on simulated examples.

3.1 Neyman Scott process.

The proposed procedure was first applied on a realization of a Neyman-Scott model. Parent points followed a Poisson point process with constant intensity 100. Five daughter points were spread independently from each other around each parent point, uniformly on the square of side length 0.03 centered on the parent point.

The process of daughter points was observed in a square sampling window of side length 1. Figure 2a presents a realization of the process. A group is then defined as the set of daughter points around a given parent point, or the union of such sets if their distances (defined as the minimum distance) are less than 0.03.

Figures 2b and 2c present the results of the proposed global tests. Plain lines correspond to the changes of each global test with respect to R_0 , dotted lines the individual confidence bounds at 95% obtained using a random block bootstrapping method (Lahiri 1999), the side length of a square block being 1/5. 500 bootstrap pseudo repetitions were used. The two statistics show globally the same results. Tests based on the Kolmogorov-Smirnov show however a much sharper change, allowing a much easier graphical estimation of R_0 . The confidence bands are on the other side more smaller for the mean p -value statistics.

Estimation based on the curve modeling of the mean p -value leads to $\hat{R}_0 = 0.0203$, with a confidence band at 95% equal to $[0.0199; 0.0227]$. The

estimator is biased, the confidence bound does not contain the theoretical value of 0.03. This is due to the low dependence between points when $r > 0.02$. This dependence, measured through the pair correlation density (Stoyan, Kendall & Mecke 1995) is equal to

$$\rho(r) = 1 + \frac{4}{20\pi} \frac{f(r)}{r}$$

if $f(r)$ denotes the probability density of the distance of two random points in the square of side length 0.03. This pair correlation density, shown on Figure 2e, is close to 1 for $r > 0.02$.

The original groups, as defined by the Neyman-Scott model, are well found except in two cases: (a) if the original groups are very close from each other the method will consider them as one group, (b) if points inside a group are far apart, the procedure will not recognize them as belonging to the same group, due to an under-estimated interaction radius. In our simulated example, case (a) corresponds to 25 original groups whereas case (b) corresponds to only 5 original groups on total of 100. Case (a) is not a problem, since points in such groups interact with respect to our definition of the interaction radius. Case (b) can be more a problem if one wants to know exactly which points are interacting.

3.2 Hard-core process.

The preceding test was based on a realization where clusters of points were randomly spread in space. We focus now on a drastically different example where a cluster is composed of only one point and where the cluster spatial distribution is very regular : a hard-core process. Figure 3a presents a realization of such a point process with intensity 200 on the unit square. Interaction radius is equal to 0.025. It was obtained by exact simulation, using the procedure “rStrauss” from the package “spatstat” in R (Baddeley & Turner, 2005).

Figure 3b and 3c present the changes of the two proposed statistics together with their individual confidence intervals at the 5% level using a block-bootstrap procedure with 500 pseudo-repetitions and a square-block of size length 1/5.

Estimated interaction radius estimation was equal to $\hat{R}_0 = 0.0224$ and a confidence interval equal to [0.015, 0.061]. The distribution of the bootstrap pseudo-repetitions are given in Figure 3d. The procedure estimates accurately the interaction radius, but with a large upper confidence value.

4 Estimation of the interaction radius between trees.

4.1 Local dependance analysis in a patch of vegetation.

Figure 4(a) presents the spatial distribution of trees in a patch of vegetation in a tiger bush in South-West Niger. (see Couteron et al 2000 for details on the site). Trees, observed in a $50\text{m}\times 50\text{m}$ area, are mainly *C. micranthum* G Don (about three-fourths of the population). If trees present an aggregated pattern at a global scale, as can be seen on Figure 4(a), they present at a local scale a regular pattern, as shown by the position of the nearest neighbour distance function (Diggle 1984) which lies outside the bounds of the individual confidence band built under Complete Spatial Randomness at the 5% level(Figure 4e).

The proposed statistics, the changes with R of the mean and the p -value of the Kolmogorov-Smirnov statistics computed of the p -values of the individual statistics respectively, are presented in Figure 4b and 4c, together with their individual confidence bounds computed by block-bootstrapping with $10\text{m}\times 10\text{m}$ blocks. Estimated R_0 is $\hat{R}_0 = 0.8\text{m}$ with an estimated confidence interval $[0.61, 1.3]$ at 5%level.

The distribution of \hat{R}_0 , obtained by block-bootstrap, is shown in Figure 4(e). It is peaked around the estimated value, with a relatively small standard deviation equal to 0.22m , but presents large values with low probability densities.

4.2 local dependance analysis for trees in a periodic vegetation pattern.

Figure 5a presents the spatial distribution of a small tree, *pterocarpus lucens* Lepr. in a $320\text{m}\times 320\text{m}$ area in NW Burkina-Faso. The overall tree pattern is marked by periodic bands devoid of trees which wavelength is ca $60\text{-}70\text{m}$ (see Couteron 2001 for more details). Trees present here an aggregated pattern, as shown with the nearest neighbour distance function. It lies outside or on the upper bound of the individual confidence band built under Complete Spatial Randomness at the 5% level as long as the distance is less than 1.5m (Figure 5e).

The proposed statistics, the changes with R of the mean and the p -value of the Kolmogorov-Smirnov statistics computed of the p -values of the individual statistics respectively, are presented in Figure 5b and 5c, together with their individual confidence bounds computed by block-bootstrapping with $10\text{m}\times 10\text{m}$ blocks. Contrarily to the preceeding case, no consistent variation of the mean statistics appears. It mainly oscillates around 0.5 , this

value being outside the confidence band for R around 3m only. Same pattern appears with the Kolmogorov statistics. Consequently, no local dependance is detected and no R_0 value can be estimated. In fact it corresponds to a very low interaction radius.

4.3 Conclusion.

These two data sets were previously studied in order to test if they were locally independant, i.e could be considered as realisations of inhomogeneous Poisson point processes (Couteron *et al* 2003). Results obtained lead to the same conclusions. Moreover, the present method gives us an additional information, an estimation of the interaction radius R_0 .

5 Estimation of the interaction radius between northern gannets.

5.1 Data and objective.

This method had been applied to seabirds count data collected during aerial surveys in the Bay of Biscay, (100 000 km on the French Atlantic coast). Sightings of northern gannets were collected during 30 000 km of aerial strip transect carried in winter 2001-2002 from October to March. Each sightings corresponds to one or several individuals very close together ($< 40\text{m}$). Data recording was achieved using a classical strip transect method (Briggs *et al* 1985a,b). Figure 6a presents the observation collected in January 2002. One can notice the presence of first-order non-stationarity in sightings distribution, less animals being observed in the centre of the studied area. Northern gannets are known to feed in groups, and it is commonly accepted that they share information on the location of prey patches (Nelson, 2002). Our aim was to define up to which interaction radius R_0 a gannet could share information and interact with a neighbor, in order to define clusters of foraging gannets. Theoretically, this interaction radius R_0 is bounded by the perception capacities of gannets.

5.2 Estimation of the interaction radius between gannets.

We based the R_0 estimation on the coordinates of the projected groups on the transect axis, so that the analysis is based on the relative position of coordinate X_{2i} with respect to coordinates X_{2i-1} , X_{2i+1} once clusters along a transect are ordered with respect to their position along the transect axis.

Samples verifying $|X_{2i+1} - X_{2i-1}| > 10\text{km}$ were excluded from the analysis to ensure the asymptotic estimator convergence.

Block bootstrap was performed conditionally to the observation date. block length were equal to 40km. Figure 6b and 6c shows the variations with respect to R of the mean statistic and of the Kolmogorov-Smirnov statistic together with their confidence bands at 5%. One may notice a regular increase of the Kolmogorov statistics, with a sharp increase of its confidence bound (Figure 6c). The confidence bound of the mean value statistics changes more regularly, but remains large enough to allow very different mean value shapes, and so a large confidence bound of the estimated R_0 . Estimated value was $\hat{R}_0 = 2512\text{m}$ with a confidence interval of $[1810, 6400]$ at 95% level. Figure 6d shows the distribution of \hat{R}_0 obtained by block bootstrap together with the estimated value (vertical line). The distribution is very peaked with a mode around 2507m, but a slow decrease for large R values is responsible for a large confidence interval.

5.3 Effect of non-stationarity.

To check if the non-stationarity affected the estimation, we looked for a spatial dependance between estimated p -values. First, to check if the relative position of a group with respect to its neighbours was not influenced by the non-stationarity, for example if it was more often near the neighbour having the largest process local intensity, we computed the variogram of the p -values and tested by randomisation if some spatial dependance existed. Second, to test if the process intensity could affect the interaction radius, we computed the variogram of the absolute value of the local p -values minus 0.5, $|\hat{U}(s) - 0.5|$. Figure 6e and 6f shows these variograms together with their confidence bounds. No spatial dependence is detected. To check if a possible effect of observation date existed, we plotted the mean and variance of the p -values for each observation date (not shown). No date effect was detected.

5.4 Discussion on the estimated interaction radius.

First we should mention that the interaction radius estimated in this case study is a projected distance in one dimension of a biological distance in two dimension. So the reader must keep in mind that the real, biological distance is probably a little bit greater than the estimated one. Nonetheless, our result is coherent with the biology of the animal under study: gannets have a very performing sight (Nelson, 2002) and in open sea areas it is

easy to detect objects at great distances. If the interaction radius R_0 is bounded by the perception capacities of gannets, it is also function of the reward one individual can expect by joining a foraging neighbors. This reward depends on the distance separating both individuals. Therefore, two limits exist, the perception distance and the distance up to which a bird is ready to join another bird. These two limits are varying according to environmental conditions, physics and resource and can lead to estimation uncertainty. By comparison, studies on other, less dynamic systems such as plant distributions shown in section 5 provided more restricted confidence intervals.

6 Conclusion.

Interaction radius can be estimated without assuming an explicit interaction model. Then, groups of interacting individuals can be identified with respect to the existence of an interaction radius instead of defining them as local departure from the Poisson distribution. The proposed method does not rely on the structure of groups, either from an internal point of view as one can do by assuming a point process model, or from an external point of view as one can do when looking at local departures from de Poisson assumption.

This method is more particularly useful when the point process is organized in groups which can present several local structures. One can then first identify groups by the proposed method, then look at i)point repartition inside groups and ii)the spatial repartition of group characteristics. The proposed method relying only on group positions with respect to neighbours, the bias in group structure analysis by group definition is then minimized.

Interaction radius estimates were near the theoretical ones for the simulated examples, in the expected range for the data sets. So, the groups identified afterward were very similar to the groups defined by the simulation method. If the distribution mode is clear, the tail of the distribution is slowly decreasing. Therefore the confidence intervals of the interaction radius remain very large. Because the number of individual statistics drops dramatically as the value of the tested interaction radius increases, the power of the global test decreases accordingly which contributes to inflate the upper-limit of the confidence interval.

- BADDELEY A. & TURNER R. 2005. Spatstat: an **R** package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12, 6, 1-42.
- BESAG J. 1974. Spatial interaction and the statistical analysis of lattice systems. *JRSS B*, 36, 192-236.
- BRIGGS, K.T., TYLER, W.B. & LEWIS, D.B. 1985. Aerial survey for seabirds : methodological experiment. *Journal of wildlife management* 49, 412-417.
- BRIGGS, K.T., TYLER, W.B. & LEWIS, D.B. 1985. Comparison of ship and aerial surveys of bird at sea. *Journal of wildlife management* 49, 405-411.
- COUTERON P., MAHAMANE A., OUEDRAOGO P. & SEGHERI J. 2000. Differences between banded thickets (tiger bush) at two sites in West Africa. *J. Veg. Sci.* 11: 321-328.
- COUTERON P. 2001. Using spectral analysis to confront distributions of individual species with an overall periodic pattern in semi-arid vegetation. *Plant Ecol.* 156: 229-243.
- COUTERON P., SEGHERI J. & CHADŒUF J. 2003. A test for spatial relationships between neighbouring plants at various densities. *J. Veg. Sci.* 14: 163-172.
- DIGGLE P.J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London, UK.
- GARCIA-SOIDAN P.H.& HALL P. 1997. On Sample Reuse Methods for Spatial Data. *Biometrics*, 53, 273-281.
- GUYON X. 1993. *Champs aléatoires sur un réseau*. Masson, Paris, 226p.
- KELSALL J.E. & DIGGLE P.J. 1995. Kernel estimation of relative risk. *Bernoulli*, 1, 3-16.
- KULLDORFF M. 1997. A spatial scan statistic. *Communications in Statistics. Theory and Methods*, 6, 1481-1496.
- LAHIRI S.N. 1999. Theoretical comparisons of block bootstrap methods. *Annals of Statistics*, 27,1, 386-404.

- MØLLER J. & WAAGERPETERSEN R.P. 2004. *Statistical inference and simulation for spatial point processes*. Chapman & Hall, Boca Raton, 315p.
- STOYAN D. & GRABARNIK P. 1991. Statistics for the stationary Strauss Model by the cusp point method. *Statistics*, 22,2,283-289.
- STOYAN D., KENDALL W. & MECKE J. 1995. *Stochastic Geometry and Its Applications*. John & Sons, Chichester, Second Edition.

list of figures

Figure 1: definition of a group and its neighborhood. (a) original set of points. (b) Voronoi tessellation based on the points in (a). (c) points of (a) whose distance is less than R are connected together and define groups. (d) for a given group, here in the center of the picture, points of a not belonging to the group and neighbors of the point of the group define a polygon around the group (in thin lines), the bound eroded set of this polygon by the union of the discs of radius R centered on the points of group at the center of the picture appears in thick lines.

Figure 2: Test of the estimation procedure based on a Neyman-Scott model. (a) Simulated data set, parent point process is Poisson with intensity λ , 5 daughter points are spread independently around each parent point in a square of side length 0.03. (b) Evolution of the global statistics based on the mean value of p -values of individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (c) Evolution of Kolmogorov-Smirnov statistics of p -values individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (d) Distribution of the block-bootstrap estimates of the interaction radius. (e) Pair correlation function for the Neyman-Scott model defined in (a).

Figure 3: Test of the estimation procedure based on an hard-core model. (a) Simulated data set of a Strauss model with hard-core radius 0.025 and intensity 200. (b) Evolution of the global statistics based on the mean value of p -values of individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (c) Evolution of Kolmogorov-Smirnov statistics of p -values individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (d) distribution of the block-

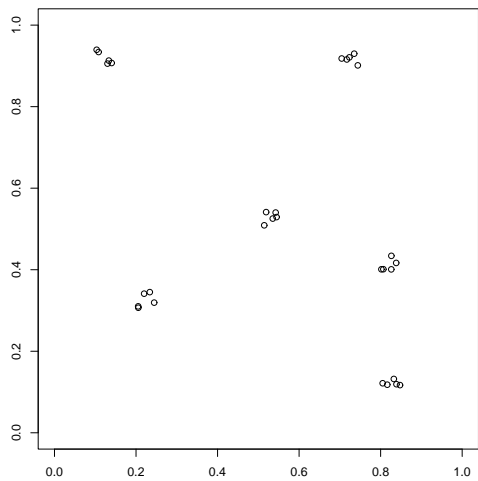
bootstrap estimates of the interaction radius.

Figure 4: Estimation of the interaction radius between trees in a tiger bush forest. (a) Trees distribution in a $50\text{m}\times 50\text{m}$ area. (b) Evolution of the global statistics based on the mean value of p -values of individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (c) Evolution of Kolmogorov-Smirnov statistics of p -values individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (d) distribution of the block-bootstrap estimates of the interaction radius. (e) Nearest neighbour distance distribution computed on map (a), together with its individual confidence band under independence assumption.

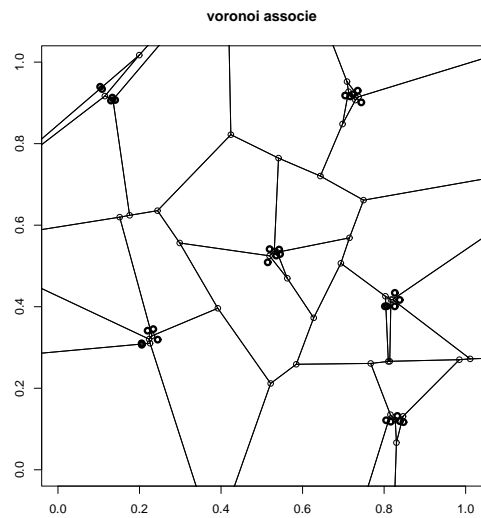
Figure 5: Estimation of the interaction radius between *pterocarpus lucens* in a Burkina-Fasso forest. (a) Trees distribution in a $320\text{m}\times 320\text{m}$ area. (b) Evolution of the global statistics based on the mean value of p -values of individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (c) Evolution of kolmogorov-smirnov statistics of p -values individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (d) Nearest neighbour distance distribution computed on map (a), together with its individual confidence band under independence assumption.

Figure 6: Estimation of the interaction radius between gannet sightings in the Bay of Biscaye. (a) Spatial distribution of sightings observed in January 2002. (b) Evolution of the global statistics based on the mean value of p -values of individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (c) Evolution of Kolmogorov-Smirnov statistics of p -values individual statistics with respect to tested distances, together with its individual confidence band. (d) Distribution of the block-bootstrap

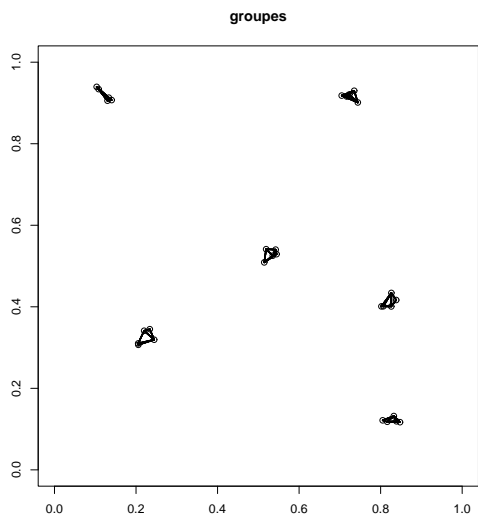
estimates of the interaction radius. (e) variogram of the individual p -values p_i together with its individual confidence band under independence. (f) variogram of $|p_i - 0.5|$ with its individual confidence band under independence.



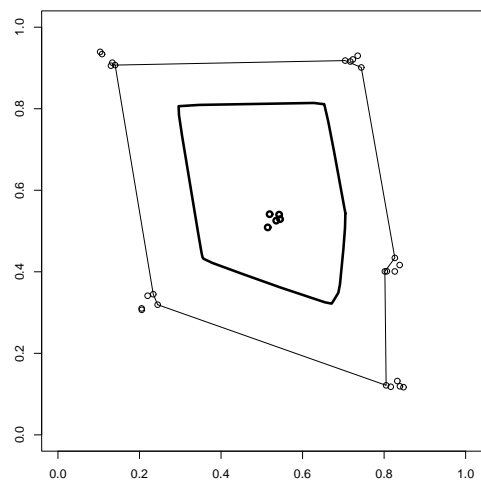
(a)



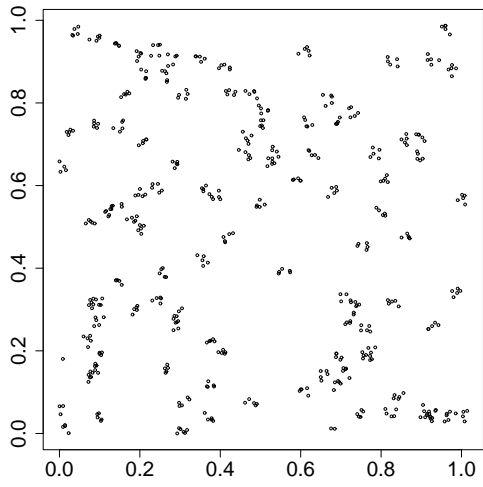
(b)



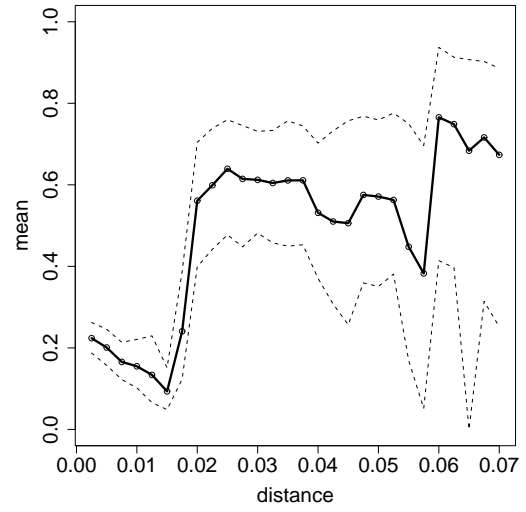
(c)



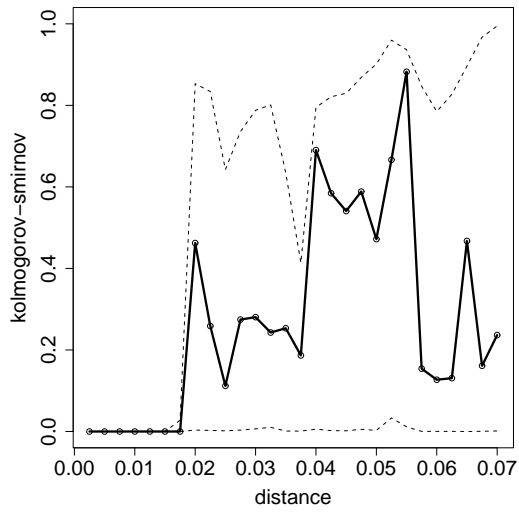
(d)



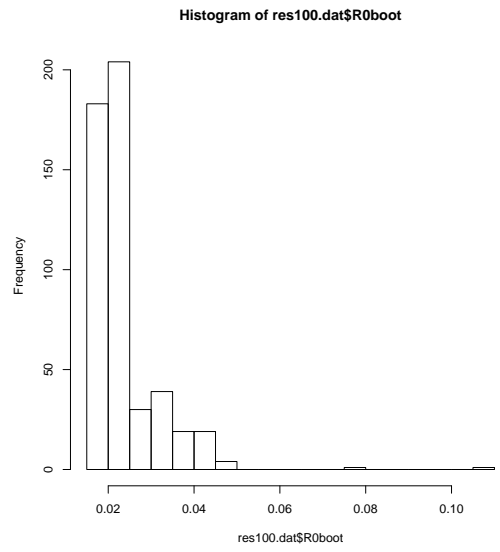
(a)



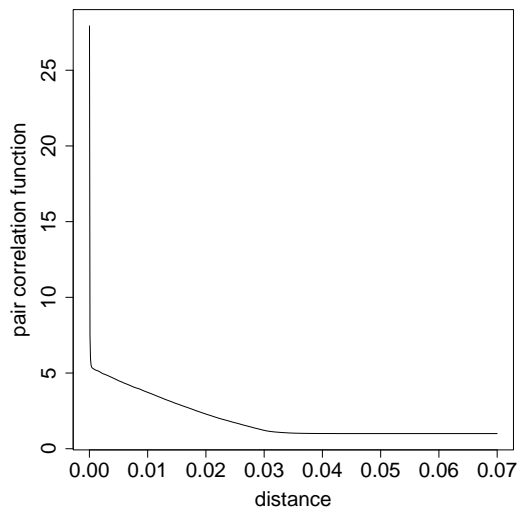
(b)



(c)

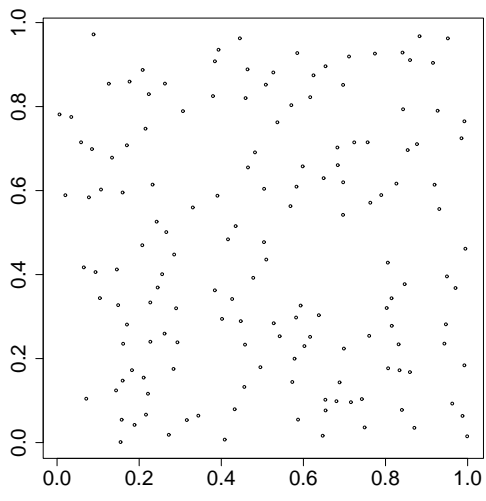


(d)

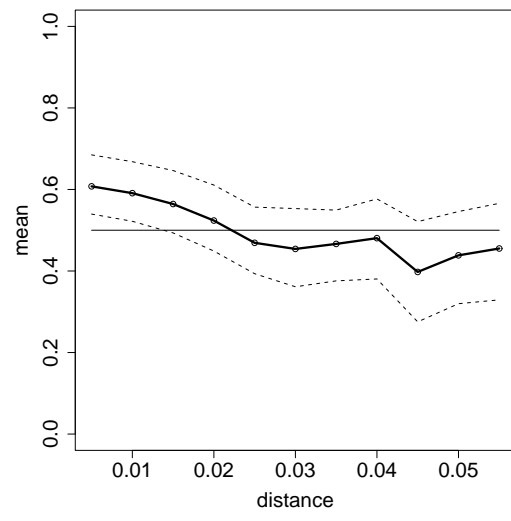


(e)

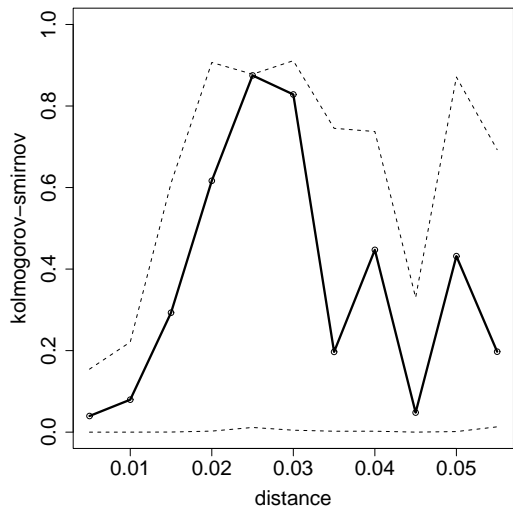
(f)



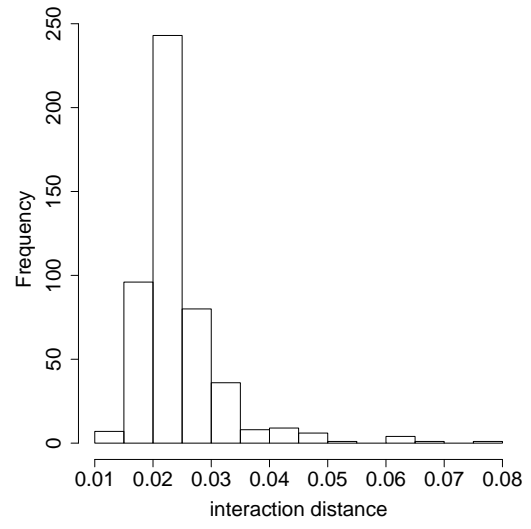
(a)



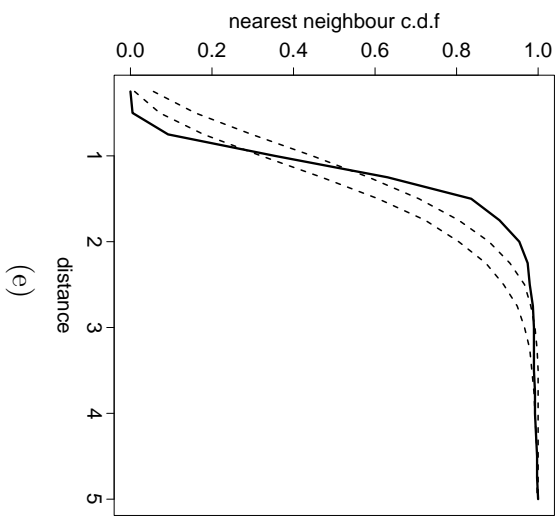
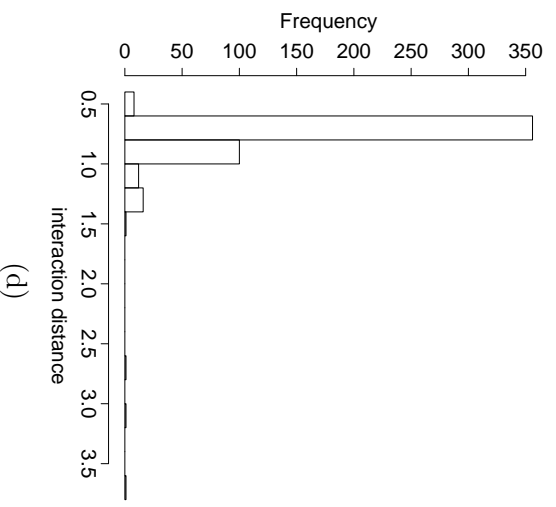
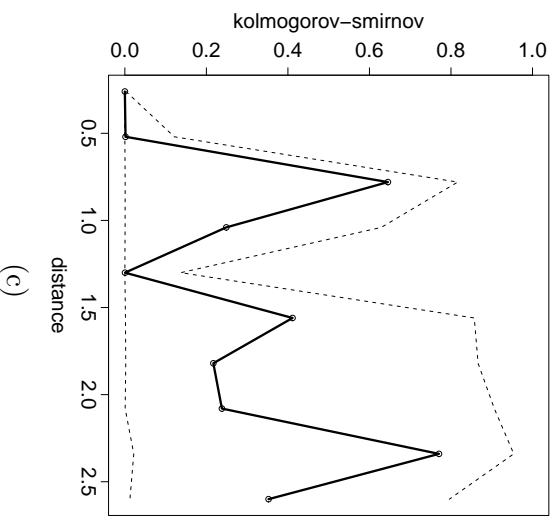
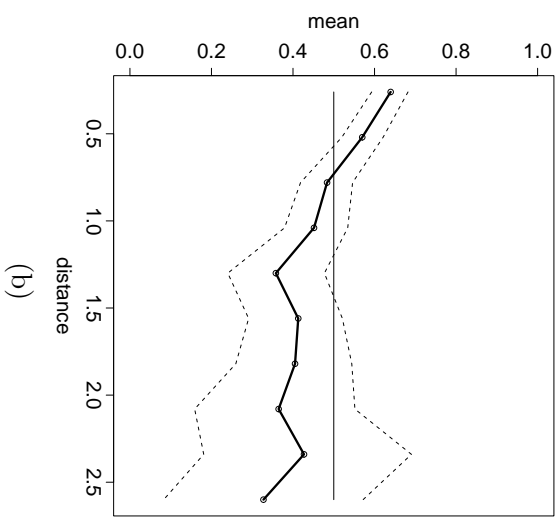
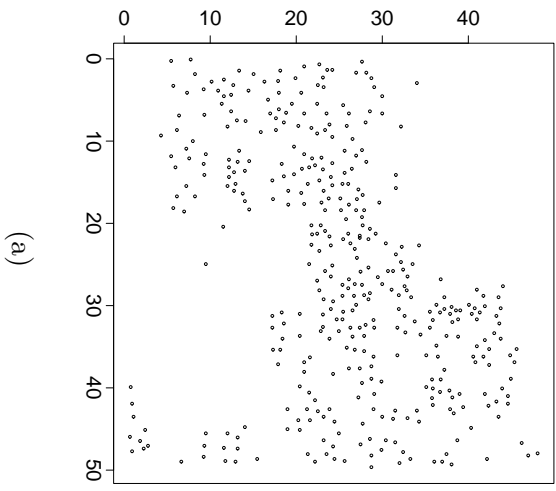
(b)

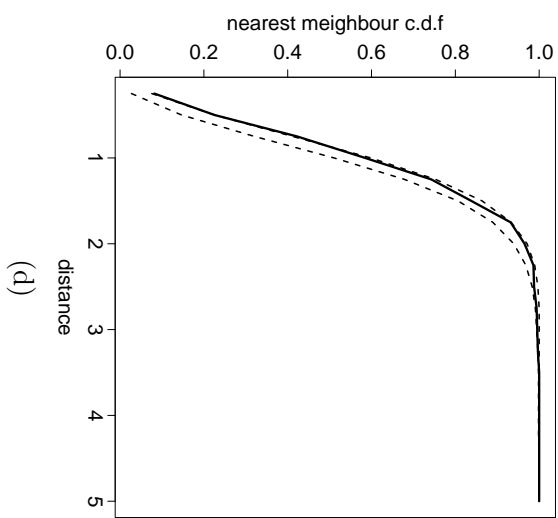
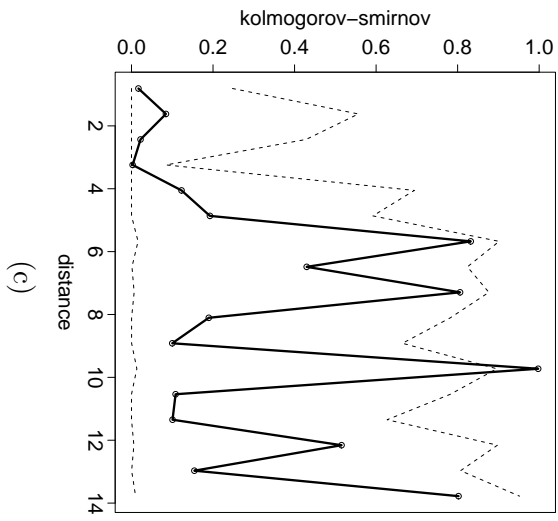
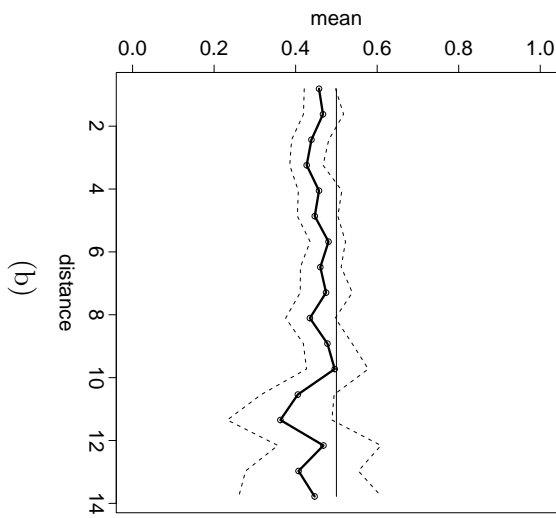
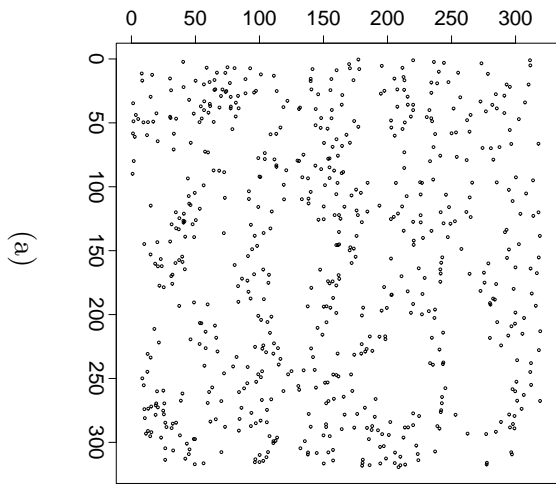


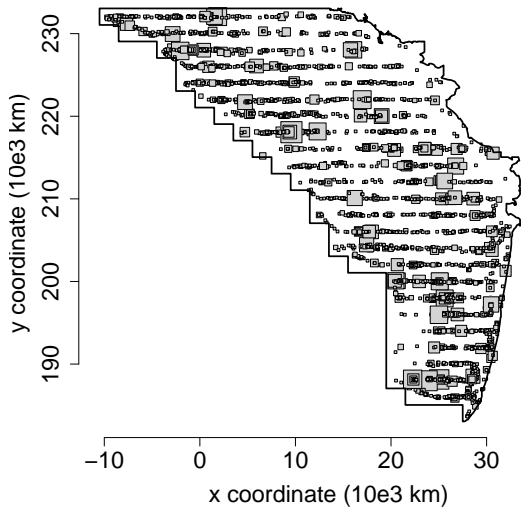
(c)



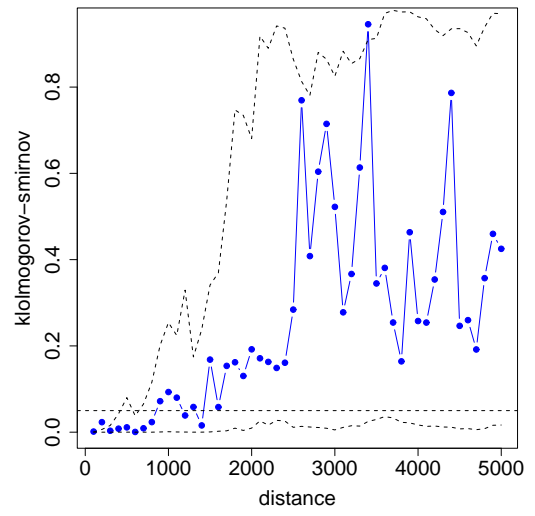
(d)



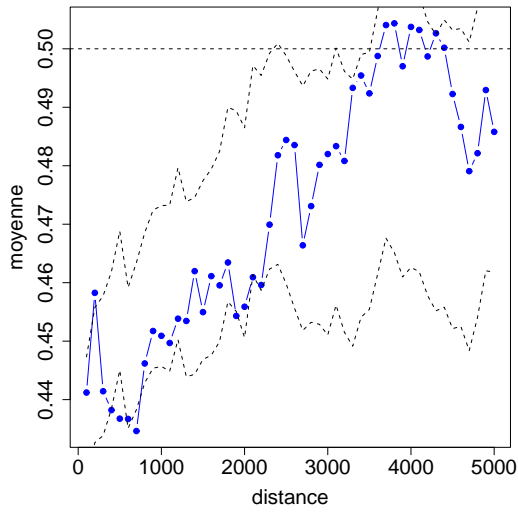




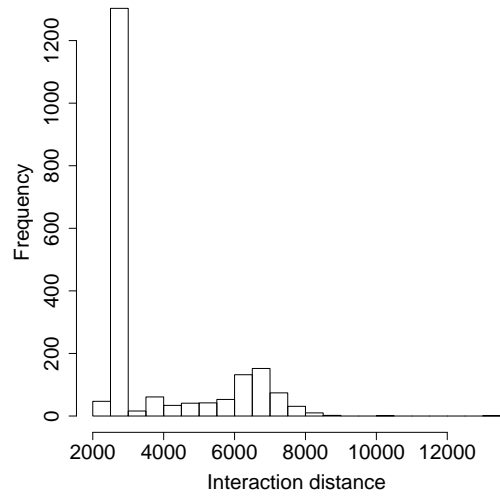
(a)



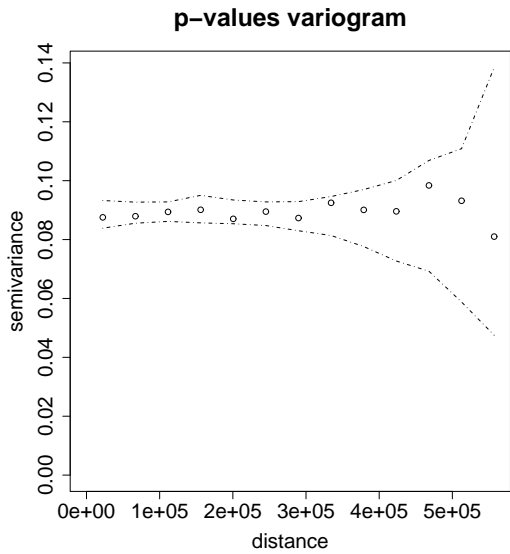
(b)



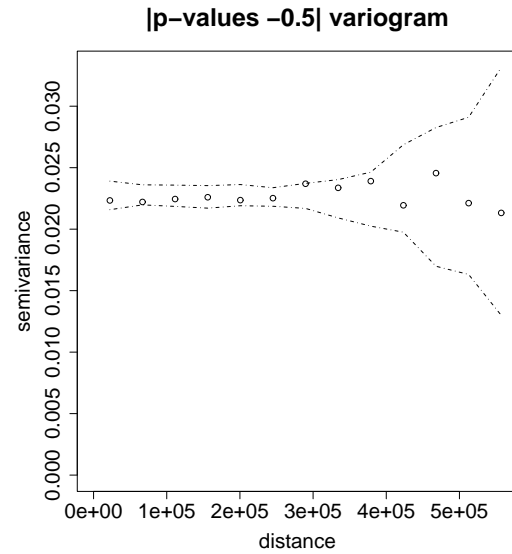
(c)



(d)



(a)



(b)

Distribution, abondance et stratégies de recherche alimentaires chez les prédateurs supérieurs du golfe de Gascogne : Une approche spatialisée.

Cette étude propose de jeter un regard neuf sur une communauté d'animaux mal connue et étudiée, la communauté des prédateurs supérieurs (oiseaux/mammifères marins) du golfe de Gascogne. Sur la base de transects réalisés à la fois en avion et en bateau, et en nous appuyant sur les outils de l'analyse spatialisée, nous caractérisons pour la première fois la distribution et l'abondance de ces prédateurs sur le plateau continental atlantique français, offrant ainsi des outils supplémentaires de gestion dans le contexte de la mise en place des aires marines protégées. Après une étude approfondie des biais associés aux échantillonnages aérien en mer, notre travail s'articule autour de trois axes principaux : distribution spatiale et variabilité temporelle, abondance et consommation de nourriture, enfin stratégies de recherche alimentaires. Du point de vue fondamental, nous proposons une approche novatrice pour mesurer la variabilité temporelle de la distribution spatiale des animaux. Cette approche nous a permis de mettre en évidence les zones les plus stables et les plus variables de la distribution des oiseaux marins du golfe de Gascogne, ainsi que les échelles spatiales auxquelles s'exprime cette variabilité. Nous avons également modélisé les habitats à large échelle des mammifères marins, mettant en évidence les zones les plus importantes pour leur distribution. Nos estimations d'abondance, couplées aux travaux plus anciens sur le régime alimentaire des prédateurs nous a également permis d'estimer que leurs consommations en proies était du même ordre de grandeur, en biomasse, que les volumes prélevés par l'activité de pêche. Enfin, en nous appuyant sur le modèle d'étude « fou de bassan », nous mettons en évidence une organisation spatiale à fine échelle en réseau qui permet aux oiseaux de collecter efficacement l'information publique provenant de leurs congénères, augmentant ainsi leur chance de trouver de la nourriture au sein d'un milieu marin hautement variable, dynamique et imprévisible. Ces résultats montrent l'importance de l'utilisation des outils et des concepts de l'écologie spatiale pour répondre à des questions à la fois fondamentale et appliquées sur la structure, le fonctionnement et la gestion des populations.