



HAL
open science

**Suivi des populations de petits cétacés sédentaires :
optimisation des méthodes de suivi des grands dauphins
en mer de la Manche. Du protocole de terrain à
l'analyse des indicateurs**

Pauline Couet

► **To cite this version:**

Pauline Couet. Suivi des populations de petits cétacés sédentaires : optimisation des méthodes de suivi des grands dauphins en mer de la Manche. Du protocole de terrain à l'analyse des indicateurs. Ecologie, Environnement. Université Paris sciences et lettres, 2020. Français. NNT : 2020UPSLP041 . tel-03177641

HAL Id: tel-03177641

<https://theses.hal.science/tel-03177641>

Submitted on 23 Mar 2021

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.



THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**Suivi des populations de petits cétacés sédentaires :
optimisation des méthodes de suivi des grands
dauphins en mer de la Manche. Du protocole de terrain à
l'analyse des indicateurs.**

Soutenue par

Pauline COUET

Le 08 octobre 2020

École doctorale n° 472

**École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études**

Spécialité

**Biologie des populations,
génétique et éco-éthologie**

Composition du jury :

Roger, PRADEL D.R., CNRS CEFE UMR 5175	<i>Président Rapporteur</i>
Christophe, BARBRAUD Chargé de Recherche, CEBC UMR 7372	<i>Rapporteur</i>
Philippe, LENFANT Professeur, CEFREM UMR 5110	<i>Examineur</i>
Serge, PLANES D. R., CRIOBE USR 3278	<i>Examineur</i>
Aurélien, BESNARD MCF, EPHE CEFE UMR 5175	<i>Directeur de thèse</i>
François, GALLY Directeur, GECC	<i>Co-encadrant</i>



Remerciements

Tout d'abord, merci Aurélien de m'avoir fait confiance et accepté de monter ce projet de thèse avec François et moi. J'ai ainsi pu plonger dans le monde merveilleux des méthodes CMR. Merci pour tous tes conseils et pour avoir partagé ton expérience sur le métier de chercheur à l'interface avec la gestion.

Un grand merci à François pour m'avoir permis d'embarquer dans le monde des cétacés, d'abord en tant que bénévole, puis en stage de master et enfin pour ce travail de thèse. Que de chemin parcouru depuis 2013, et encore beaucoup de projets à venir. Merci pour ces nombreuses sorties en mer, souvent par beau temps, mais avec des souvenirs mémorables de certaines tempêtes.

Je tiens à remercier les membres de mon comité de thèse, Eric Feunteun, Olivier Gimenez et Pascal Monestiez pour leurs conseils avisés tout au long de la thèse.

Merci aussi à mon jury : Christophe Barbraud, Philippe Lenfant, Serge Planes et Roger Pradel, pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Merci aux organismes qui ont financé ces travaux de thèse et qui financent aussi le travail du GECC : l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, l'Office Français de la Biodiversité, l'Association Nationale Recherche Technologie et les assurances MAAF. Sans votre soutien financier, cette thèse n'aurait pas été possible.

Merci à mes stagiaires, Valentine, Morgane, Laila, Lola et Laura pour votre bonne humeur permanente mais aussi votre sérieux et votre enthousiasme sur l'analyse de données grands dauphins. Ce fut un plaisir de découvrir, grâce à vous, le rôle d'encadrant.

Un grand merci à toute l'équipe du GECC, ceux présents depuis des années et ceux de passage. Merci pour tout le travail que vous faites pour collecter les données sur le terrain, et les (énormes) efforts investis pour identifier ensuite tous ces ailerons de dauphins (au point d'en rêver la nuit). Sans vous, je n'aurais pas eu beaucoup de données à analyser dans cette thèse. Un merci particulier pour Cyrielle, Mano et Charlotte, pour votre soutien, pour votre bonne humeur, pour les soirées jeux au Shake It (qui sont encore au programme) lors de mes premiers pas dans l'asso. Enfin, merci à Louiselle pour toute la gestion administrative, mais surtout les relectures attentives de différents rapports. Tes remarques étaient d'une aide précieuse, pas toujours formulées de façon diplomate, mais le résultat en valait la peine (le plan, le plan, le plan !) !

Côté Montpellier, merci à toute l'équipe BEV et à la nouvelle équipe HAIR pour votre accueil au CEFÉ durant ces 4 années, ceux qui sont encore au CEFÉ pour quelques temps et ceux qui ont déjà quitté le navire pour voguer vers d'autres horizons, Emilie, Marie, Alicia, Julie, Jules, Tim, Thani, William, Laetitia, Jessica, Thibaut, Guillaume, Jean-Yves, Seb, Bobby, etc. Merci pour les conseils et échanges scientifiques, mais aussi pour les pauses café dans la rotonde, les

sorties, les randos (avec banane volante) et les soirées ! Sans oublier le week-end camping/rando/vautours (le cellophane c'est essentiel !) et bien sûr les escape games. Une mention spéciale pour notre Khaleesi, sous ta direction l'avenir de l'équipe est entre de bonnes mains. Merci à mes co-bureaux de la salle 109, Pierrick, Santa, Guillaume pour votre soutien quotidien.

Un très grand merci à Leyli, pour tous tes conseils, ton soutien sans faille tout au long de la thèse, ton enthousiasme, tu es notre maman poule ! J'ai vraiment été ravie de faire ta connaissance et de te compter maintenant dans mes amis proches, tu viens à Cherbourg quand tu veux. Merci Tyftouf pour ta personnalité pétillante, courage la fin de thèse arrive bientôt (on se sent beaucoup mieux après). Merci à mes collocs, Popo numéro 2 pour tout ce que tu m'as appris sur les kangourous et les recettes vegan (surtout les desserts !), et Talvi pour son soutien discret mais très apprécié en cette fin de thèse. Et Coco, un immense merci pour tout, les voyages (la Norvège c'était magique !), les ballades, les sessions créations, ma nouvelle addiction aux sushis, l'hébergement d'urgence lors de l'épisode neigeux 2018, etc. Les dauphins du Cotentin seront ravis de te revoir, alors n'hésite pas à venir faire un tour en Normandie.

Enfin, merci à toute ma famille pour leur soutien sans faille et leur présence tout au long de cette thèse (ça y est, après avoir bien gratté les dauphins, je sais maintenant combien il y en a dans la Manche), vous êtes mon point d'ancrage. Un merci particulier à Pierre et Maman pour vos relectures consciencieuses du manuscrit.

Sommaire

Remerciements	3
Introduction générale	7
1. Management et conservation en milieu marin	8
1.1. Importance du milieu marin et menaces.....	8
1.2. Protection de l'environnement marin	12
1.3. Les mammifères marins.....	15
2. Quels indicateurs pour le suivi des populations ?	19
2.1. Taille de la population.....	19
2.2. Paramètres démographiques.....	20
2.3. Structure sociale	22
2.4. Utilisation de l'espace.....	23
3. Le suivi des populations en milieu marin.....	23
3.1. Les défis du suivi en milieu marin	23
3.2. Identification individuelle	25
3.3. Méthodes Capture – Marquage – Recapture (CMR)	26
4. Le cas de la population de grands dauphins en mer de la Manche.....	28
4.1. Présentation de l'espèce.....	28
4.2. Cas particulier de la population de grands dauphins de la Manche.....	29
5. Les objectifs de la thèse	31
Chapitre 1 Estimer les probabilités de survie et de reproduction en tenant compte de l'incertitude sur l'état reproducteur	33
Chapitre 1 Annexes	65
Discussion.....	81
Chapitre 2 Utiliser les informations issues de la structure sociale et de l'effort de recherche pour estimer la probabilité de survie et la taille de la population	83
Chapitre 2 Annexes	115
Discussion.....	125
Chapitre 3 Effets de l'effort de recherche sur les estimations de la probabilité de survie et de la taille de la population	127
Chapitre 3 Annexes	151
Discussion.....	157
Discussion générale	159
1. Pertinence et limites des indicateurs de suivi des populations.....	160
1.1 Taille de la population.....	160
1.2. Probabilité de survie	163

1.3 Paramètre de la reproduction.....	164
1.4 La structure sociale	167
1.5. La structuration spatiale	168
2. Recommandations pour le suivi de la population du Cotentin	170
3. Perspectives	171
3.1. Photo-identification	171
3.2. Les modèles de capture-marquage-recapture	173
3.3. Les modèles matriciels.....	174
3.4. Les modèles IPM	174
4. Au-delà du suivi de la population	175
Bibliographie Générale	177

Introduction générale



1. Management et conservation en milieu marin

1.1. Importance du milieu marin et menaces

Les mers et océans représentent plus de 70% de la surface de la Terre, ce qui fait du milieu marin un élément primordial de la biosphère. Ils ont un rôle central dans la régulation du climat global (Yao et al. 2017, Cassou et al. 2018) et vont donc affecter l'ensemble des écosystèmes marins et terrestres. Ils abritent des écosystèmes très diversifiés en termes d'habitats et d'espèces (Mora et al. 2011) qui fournissent de nombreux services directs et indirects à l'Homme, appelés « services écosystémiques ». Pour les écosystèmes marins, le service le plus évident est la production de ressources alimentaires. La pêche en mer représente plus de 80 millions de tonnes de ressources par an et l'aquaculture marine en produit plus de 25 millions de tonnes (FAO 2016). La consommation de poissons varie selon les pays entre 1 et 100 kg par personne et par an, et est particulièrement importante pour les pays en développement où le poisson représente plus de 50% des apports en protéines animales (Bangladesh, Cambodge, Ghana, Indonésie, Sierra Leone et Sri Lanka par exemple) (FAO 2016). Les écosystèmes marins côtiers sont aussi indispensables pour la maintenance des pêcheries en offrant des habitats propices aux nurseries et au développement des espèces commerciales. Ces milieux côtiers regroupent également des services écosystémiques dont les bénéfices sont moins facilement quantifiables, mais tout aussi importants pour la survie et le bien-être des populations humaines et des autres espèces en général. Les herbiers, les marais salants, les mangroves, mais aussi les plages et les dunes jouent un rôle important dans la purification de l'eau en assimilant les nutriments et la pollution et en permettant le dépôt des particules en suspension dans l'eau des fleuves (Barbier et al. 2011). Les systèmes racinaires des mangroves, de la végétation sur les dunes de sable et des herbiers marins agissent également sur la stabilisation des sédiments en retenant les sols et limitent ainsi l'érosion côtière. Les récifs coralliens et les herbiers marins atténuent et dissipent les vagues ce qui protège les côtes de l'érosion. Les mangroves protègent les habitats et les populations contre les tempêtes et les inondations (Barbier et al. 2011). Avec près d'un tiers de la population mondiale vivant près des côtes (2.6 milliards, et en augmentation, Neumann et al. 2015), les écosystèmes côtiers sont aussi propices à de nombreuses activités récréatives et touristiques, qui génèrent des revenus importants. En Europe, les activités maritimes de tourisme emploient par exemple environ 3,2 millions de personnes et représentent plus d'un tiers de l'économie maritime, soit environ 180 milliards d'euros (Commission européenne 2014).

La croissance démographique de la population humaine et l'élévation du niveau de vie entraînent une augmentation des demandes en espaces et en ressources, et donc une intensification des activités humaines pour répondre à ces demandes. Ces activités humaines génèrent des pressions sur les écosystèmes marins et côtiers, qui regroupent la pollution (macrodéchets, chimique, sonore, lumineuse), la destruction d'habitats (pêche, aménagement du littoral), la surexploitation des ressources, les prises accidentelles de la pêche, l'introduction d'espèces invasives, l'augmentation de la température de l'eau en surface due au réchauffement climatique, ou encore l'acidification des océans due à l'absorption de CO₂. Halpern et al. (2015) estiment ainsi que 66% des océans sont soumis à ces pressions anthropiques croissantes, les zones particulièrement touchées étant les régions tropicales, subtropicales et côtières, avec 77% des ZEE (Zone Economique Exclusive, c'est-à-dire l'espace maritime où un État riverain dispose de l'exclusivité d'exploitation des ressources et qui s'étend jusqu'à 200 miles nautiques, soit environ 370 km, Figure 1) enregistrant une hausse de ces pressions anthropiques. Les augmentations moyennes les plus importantes sont constatées dans les territoires français de l'océan Indien, de la Tanzanie et des Seychelles. A l'inverse, seuls 13% de l'océan mondial seraient peu impactés ou sous des pressions décroissantes (Halpern et al. 2015). Les régions concernées sont le Pacifique Nord et Centre et l'Atlantique Est, avec les baisses moyennes les plus importantes dans les ZEE des îles isolées du Pacifique, les côtes de l'Alaska et de plusieurs pays européens (Slovénie, Albanie, Danemark et Pays-Bas).

Ces pressions anthropiques ont des conséquences sur les espèces et les habitats qui forment les écosystèmes marins et côtiers, comme des modifications de comportements (Lusseau 2005), une augmentation des dépenses énergétiques pour la recherche de nourriture (Williams et al. 2006) ou encore une diminution de l'abondance (Bejder et al. 2006) et la réduction de la reproduction et de la survie.

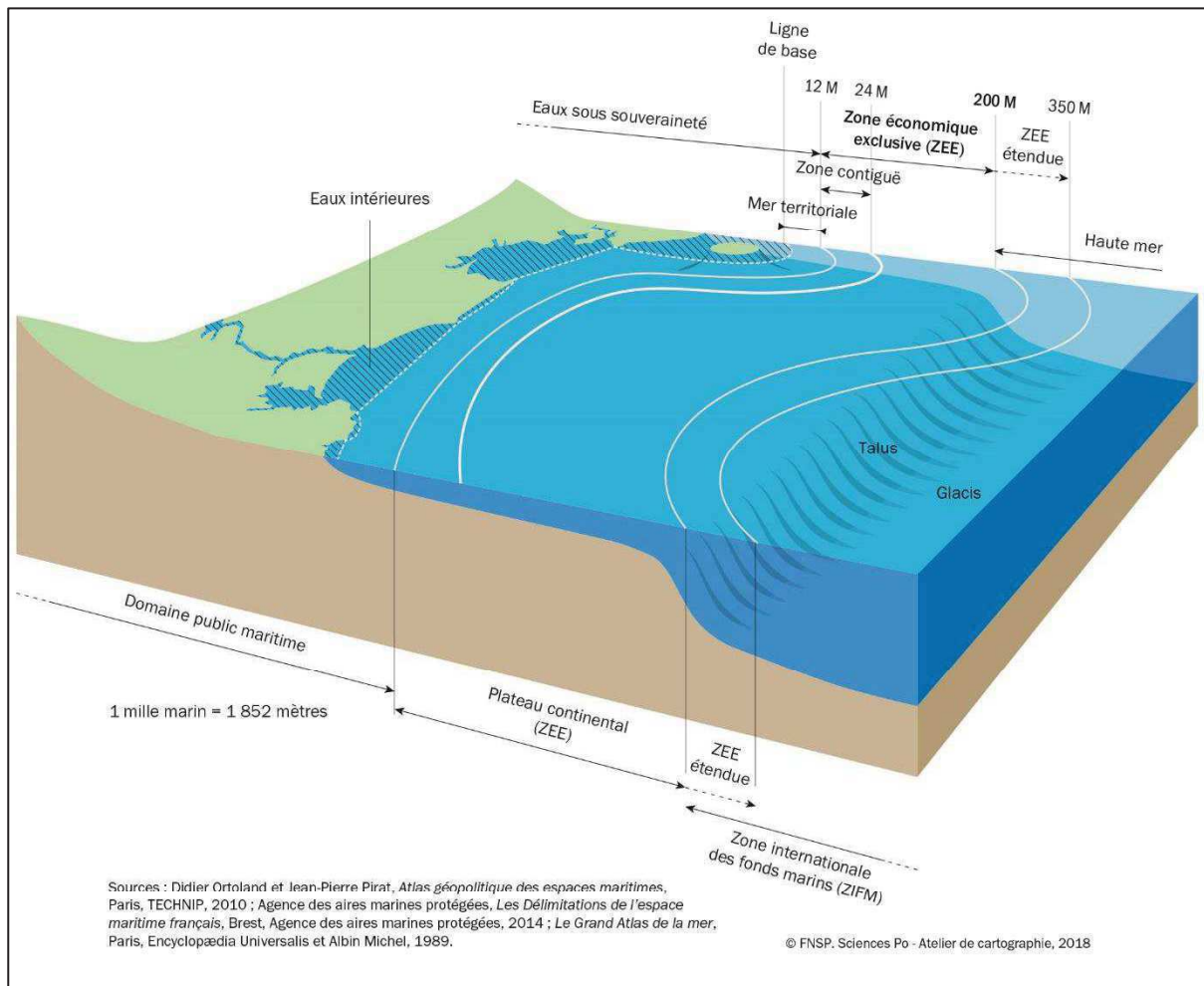


Figure 1 : Limites des zones maritimes. Source Didier Ortoland et Jean-Pierre Pirat, *Atlas géopolitique des espaces maritimes*, Paris, TECHNIP, 2010 ; Agence des aires marines protégées, *Les Délimitations de l'espace maritime français*, Brest, Agence des aires marines protégées, 2014 ; *Le grand Atlas de la mer*, Paris, Encyclopædia Universalis et Albin Michel, 1989

En premier lieu, la pollution est une source importante d'impact humain, et peut prendre plusieurs formes, macrodéchets, contaminants chimiques, mais aussi pollution sonore ou lumineuse. Par ailleurs, 80% de la pollution marine viendrait de la terre (Kwiatkowska 1984), et impacte donc en premier les écosystèmes côtiers. Les déchets en mer, et en particulier les plastiques, constituent une source importante de pollution (Gall & Thompson 2015). Les concentrations de plastiques peuvent aller jusqu'à 580 000 pièces par km² de mer (Barnes et al. 2009, Cózar et al. 2014). Les deux menaces principales sur la mégafaune sont les enchevêtrements et les ingestions (Derraik 2002). L'ingestion de plastiques peut réduire la quantité de nourriture ingérée en réduisant le volume de l'estomac, ce qui limite la capacité de faire des réserves de graisses, affecte la fitness et potentiellement l'effort de reproduction (Ryan 1988, Spear et al. 1995). Les débris plastiques peuvent aussi bloquer physiquement le tube

digestif (Ryan 1987), causant des dommages internes pouvant conduire à la mort (Carpenter et al. 1972, Ryan 1988). Les éléments ingérés peuvent aussi diffuser des composants chimiques toxiques dans l'organisme (Teuten et al. 2009, Rochman et al. 2013), notamment des PCB qui peuvent amener des troubles de la reproduction, altérer la régulation des hormones, et aller jusqu'à la mort des individus (Ryan 1988, Lee et al. 2001). Les enchevêtrements quant à eux entraînent la diminution de la capacité à attraper de la nourriture et à échapper aux prédateurs, entraînent des blessures dues à l'action abrasive/coupante des débris, réduisent les capacités de déplacements, et peuvent conduire à la mort des individus par noyade ou étouffement (Derraik 2002). Cette pollution plastique impacte une grande diversité d'espèces, depuis les petits organismes filtreurs et détritivores jusqu'aux cétacés (Pawar et al. 2016), et peut aggraver le déclin des populations (e.g. Fowler 1987).

En termes de pollution chimique, les océans accumulent des polluants d'origines diverses : industrielle (métaux lourds, textiles, énergies, raffinage, transports), agricole (engrais, élevages, pesticides), ou encore domestique (produits ménagers, cosmétiques et pharmaceutiques) (Hargrave et al. 1992, Ternes & Wilken 1999, Ansari et al. 2004, Doney 2010, Berradi 2016, Juliano & Magrini 2017, Mishra et al. 2019). Ces éléments ont des impacts importants sur les espèces marines, comme l'altération du système endocrinien (Rochman et al. 2014) ou des troubles de la reproduction (Zhao et al. 2014). Ces substances toxiques touchent une grande majorité des espèces marines (Duis & Coors 2016) et notamment celles qui sont consommées par l'espèce humaine (Dórea 2006, Smith et al. 2008). Les impacts des éléments chimiques sur la santé humaine concernent des infections sanguines, des dommages au foie, aux reins et aux intestins, la perturbation des hormones reproductrices ou encore la dégradation de l'ADN et des protéines (Meeker et al. 2009).

La surexploitation des ressources, notamment des ressources alimentaires (Sadovy de Mitcheson et al. 2013), pose des questions sur l'approvisionnement des futures générations (Garcia & Rosenberg 2010). De plus, l'impact des pêcheries industrielles s'étend au-delà des espèces avec un intérêt commercial, et concerne aussi bien des espèces de poissons, de mammifères marins ou encore d'oiseaux, à la fois par la réduction des stocks de proies pour ces espèces et par les captures accidentelles (Pope 2000, Kock 2001). Ces captures accidentelles représentent 40% des prises des pêcheries à l'échelle mondiale (Davies et al. 2009). En ce qui concerne les tortues, les oiseaux et les mammifères marins, le taux de captures accidentelles varie selon les régions du monde et le type de pêcheries (Lewison et al. 2014). Les zones les plus critiques sont le sud-ouest de l'Atlantique et la Méditerranée pour les tortues,

l'est de l'océan Pacifique pour les mammifères marins, et le sud-ouest de l'Atlantique pour les oiseaux de mer. Read et al. (2006) ont estimés que des centaines de milliers de mammifères marins sont ainsi tués chaque année à l'échelle mondiale, ce qui peut avoir des impacts importants sur la démographie et la viabilité des populations.

Enfin, l'acidification des océans (Doney et al. 2009) et les changements climatiques (e.g. Hayward 1997, Stachowicz et al. 2002) sont également des menaces importantes sur la biodiversité à l'échelle globale.

La dégradation des écosystèmes marins, et particulièrement les milieux côtiers, impacte fortement toutes les populations qui en dépendent. Par conséquent, il est urgent de mettre en place des mesures de gestion et de conservation des écosystèmes marins et côtiers. Ces mesures sont nécessaires afin de maintenir les populations en bonne santé, freiner l'extinction des populations et des espèces, mais aussi assurer la continuité des services offerts par les écosystèmes.

1.2. Protection de l'environnement marin

La protection de l'environnement marin et la gestion durable des ressources présentent un intérêt grandissant auprès des politiques publiques. Un ensemble de conventions et de mesures administratives internationales, nationales et régionales ont été établies pour la protection du patrimoine naturel, des espèces et des habitats. Elles appuient la mise en place de programmes de suivis des populations et de l'environnement, et accompagnent les modifications liées aux activités humaines pour réduire leurs impacts sur les espèces et les habitats.

A l'échelle mondiale, la convention sur la diversité biologique (CDB, 1993) est un traité international qui impose aux états signataires (193 Parties à ce jour), d'établir des stratégies et des plans d'actions nationaux pour la conservation de la diversité biologique : la diversité de milieux, la diversité d'espèces et la diversité génétique. Les pays qui ont signé cette convention s'engagent notamment à constituer un réseau cohérent d'aires marines protégées (AMP) à l'échelle mondiale. Les aires marines protégées sont des espaces maritimes délimités par les Etats en application de conventions internationales ou de traités régionaux. En France, cet engagement dans la CDB se manifeste par la création de nombreuses AMP de statuts divers comme les parties maritimes des parcs nationaux, des parcs régionaux, des réserves naturelles,

des sites Natura 2000 et des réserves nationales de chasse et de faune sauvage, ainsi que les parcs naturels marins, les zones de conservation halieutiques et les domaines relevant du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres (Office Français de la Biodiversité 2019). Ces AMP sont des outils au service de la gestion durable du milieu marin et des espaces littoraux. Ils visent à concilier les enjeux de protection des espèces et des habitats avec le développement des activités humaines. La création d'une AMP répond à une ou plusieurs finalité(s) qui diffèrent selon le statut de l'AMP, comme le bon état écologique des habitats et des espèces, le retour des fonctions écologiques clefs (nurseries, repos, alimentation, migration, ...), l'exploitation durable des ressources, ou encore le maintien du patrimoine maritime culturel par exemple (Office Français de la Biodiversité 2012).

Au niveau mondial, le pourcentage d'aires protégées en milieu terrestre est en constante augmentation depuis 1990, mais c'est seulement à partir de 2004 que les efforts de conservation en milieu marin ont pris de l'essor (UNEP-WCMC and IUCN 2016, Figure 2), même si la couverture globale reste faible (UNEP-WCMC and IUCN 2016, Figure 3). En effet les aires protégées couvrent aujourd'hui moins de 15% des zones terrestres, un peu plus de 10% des zones marines et côtières relevant de juridictions nationales, et environ 4% de l'océan au niveau mondial. La France est le deuxième espace maritime du monde (plus de 10 millions de km²) et en 2019, 22.3% des eaux françaises étaient couvertes par au moins une AMP, dont la grande majorité se trouve en Polynésie française (47%), dans les îles subantarctiques (16%) et en Nouvelle Calédonie (14%) (Office Français de la Biodiversité 2019).

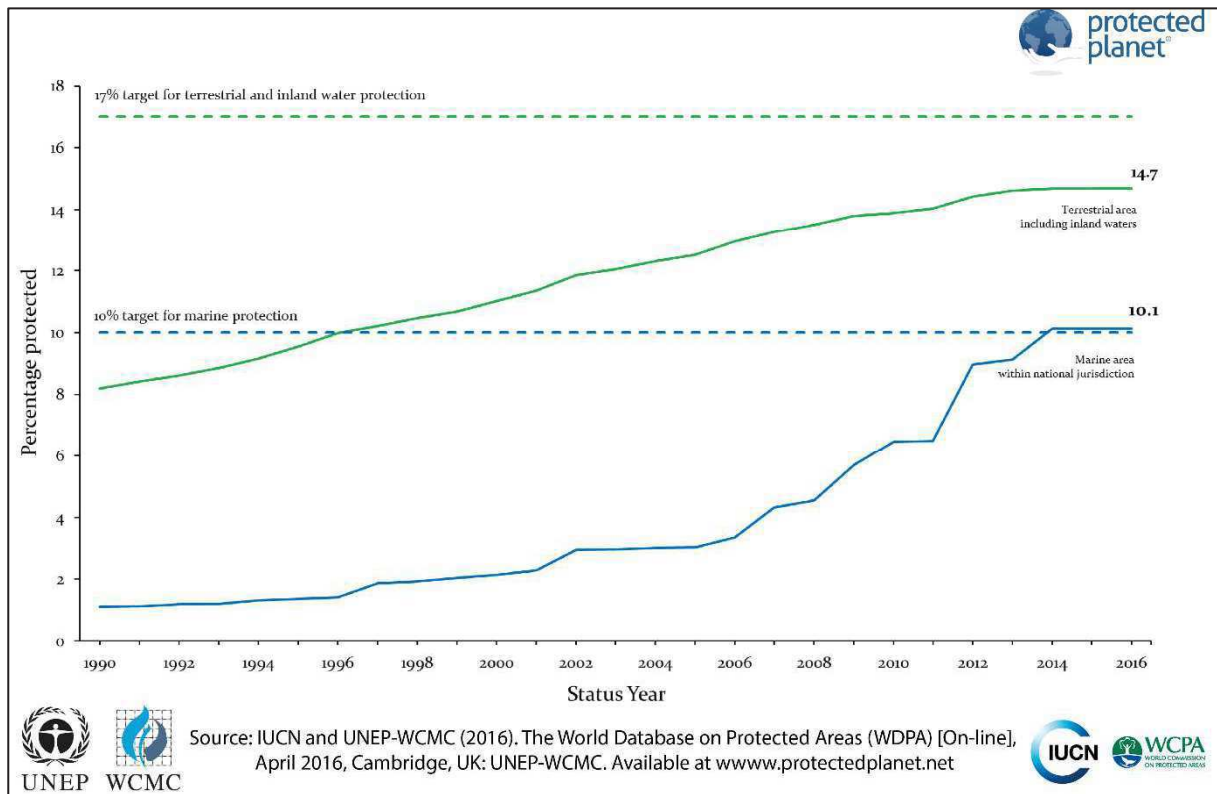


Figure 2 : Evolution du pourcentage de zones protégées entre 1990 et 2016 pour les zones terrestres et maritimes, d'après UNEP-WCMC and IUCN (2016).

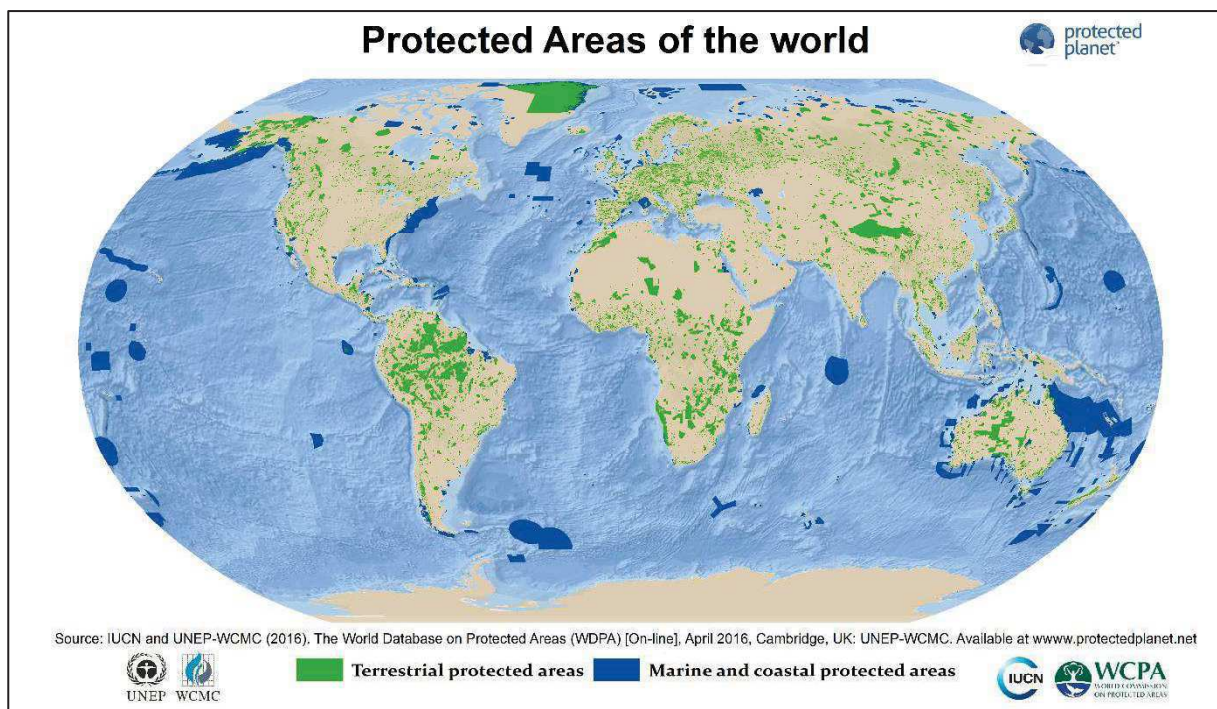


Figure 3 : Répartition globale des zones protégées en milieu marin et milieu terrestre en 2016 (UNEP-WCMC & IUCN 2016).

Parmi les politiques publiques visant à protéger l'environnement marin à l'échelle européenne, la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) constitue le pilier environnemental de la politique maritime intégrée de l'Union européenne et s'applique aux pays européens dotés d'une façade littorale. Adoptée en 2008, elle s'organise autour d'autres politiques en lien avec le milieu marin, à la fois sur l'aspect environnemental (Directive Habitats Faune Flore et la Directive Cadre sur l'Eau) et sur l'aspect activités humaines (Politique Commune de la Pêche). L'objectif de la DCSMM est d'atteindre un bon état écologique du milieu marin tout en maintenant les activités humaines en mer, dans une perspective de développement durable. En France, l'application de la DCSMM se fait via les Plans d'Action pour le Milieu Marin (PAMM) qui définissent des indicateurs de l'état écologique des eaux marines et accompagnent la mise en place de programme de surveillance en vue de l'évaluation permanente de l'état des eaux marines. Les indicateurs concernent en particulier le bon état des stocks d'espèces exploitées (poissons et crustacés), la surveillance des niveaux de concentration des contaminants et des déchets marins, ainsi que la préservation des fonds marins. Une mesure concrète de ces plans d'actions concerne par exemple la gestion des mouillages pour limiter l'impact des ancres sur les herbiers de posidonies en Méditerranée. Parmi les différents indicateurs listés pour suivre l'état écologique des eaux marines, les mammifères marins sont cités pour informer sur le maintien de la diversité d'espèces, l'équilibre de la chaîne alimentaire, le suivi du niveau de contaminants en mer, l'impact des déchets et la pollution sonore produite par les énergies marines renouvelables.

1.3. Les mammifères marins

Les mammifères marins ne forment pas un groupe monophylétique et regroupent les cétacés (baleines et dauphins, Figure 4), les siréniens (lamantins et dugongs), les pinnipèdes (phoques, otaries, morses), mais également les loutres de mer et les ours polaires (Jefferson et al. 1993). Avec plus de 120 espèces répertoriées, dont la masse varie de quelques dizaines de kilogrammes pour les loutres de mer (Bodkin et al. 2000) jusqu'à 170 tonnes pour les rorquals bleus (*Balaenoptera musculus*, Sears & Perrin, 2009), les mammifères marins couvrent un large éventail de régimes alimentaires incluant des herbivores (siréniens), des consommateurs d'invertébrés benthiques (baleines grises et morses), de planctons et de petits poissons (mysticètes), des poissons de taille moyenne (la plupart des pinnipèdes et des cétacés), ainsi que des prédateurs supérieurs (orques et ours polaires). De plus, les populations de mammifères

marins colonisent toutes les latitudes, des régions polaires aux zones tropicales (Jefferson et al. 1993), y compris en eau douce, près des côtes ou au large (Jefferson et al. 1993). Bien que ces espèces restent majoritairement proches de la surface, liées au besoin de respirer, certaines évoluent dans les grandes profondeurs, plus de 2500 m pour le Ziphius de Cuvier (*Ziphius cavirostris*, Schorr et al. 2014). Les capacités de mouvements sont également très variées entre les espèces, et parfois au sein d'une même espèce, avec des populations sédentaires et d'autres migratrices dont les individus peuvent parcourir la moitié du globe. Par exemple, une population de grands dauphins en Nouvelle-Zélande est présente toute l'année dans le fiord Doubtful Sound (Currey et al. 2007), alors que les baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*) effectuent des migrations saisonnières de plus de 6500 km (Rasmussen et al. 2007). L'ensemble de ces critères montrent que les mammifères marins étendent leur influence sur une large diversité d'écosystèmes, dans une grande variété de contextes et sur une large échelle spatiale.

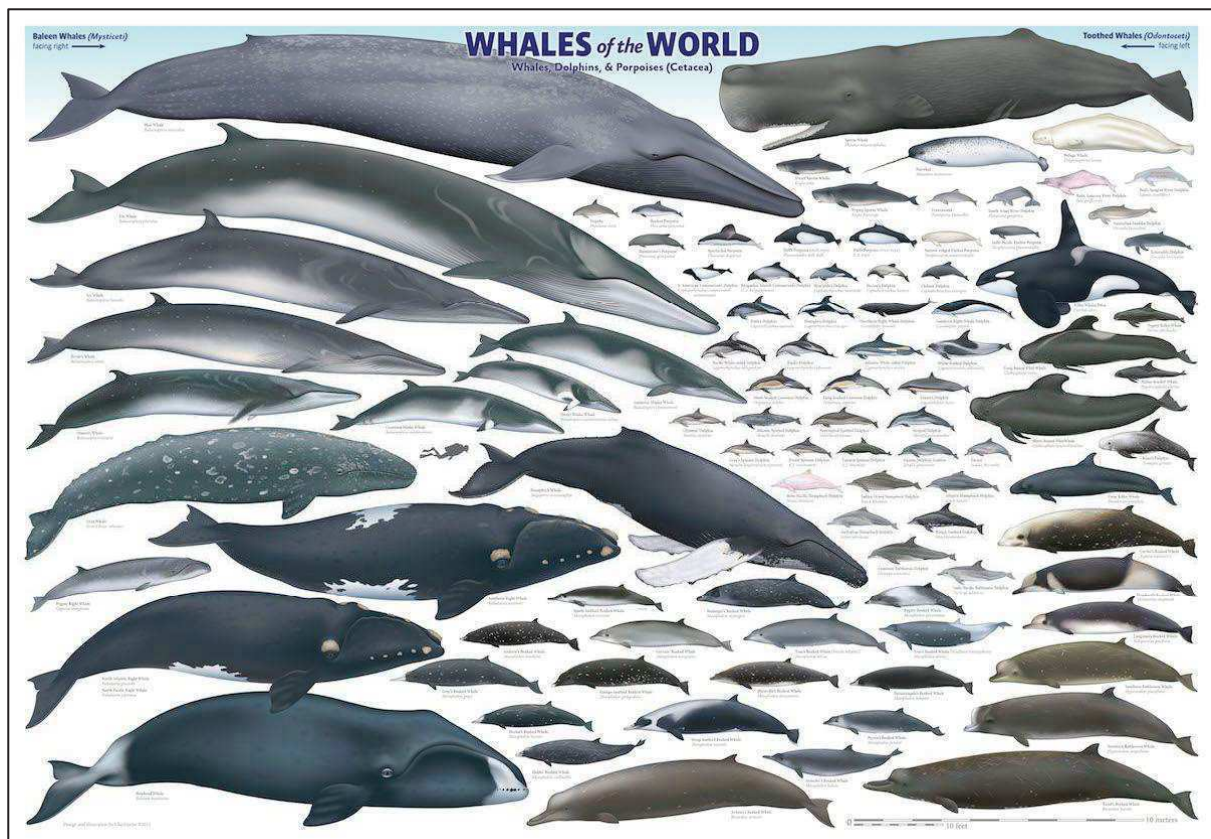


Figure 4 : Les différentes espèces de cétacés dans le monde. Source : Uko Gorter, 2019 Whales of the World, Natural History Illustration

Beaucoup d'études sur les mammifères marins se sont concentrées sur le comportement et le régime alimentaire des populations (Bowen et al. 2002, Sargeant et al. 2007) ainsi que sur l'impact des facteurs biotiques (disponibilité des proies, risque de prédation ; Thompson et al. 1991, Heithaus and Dill 2002, Wirsing et al. 2008) et abiotiques (Forney 2000, Gregr et al. 2013) du milieu marin sur la distribution, l'abondance et les comportements des populations. Plus récemment, d'autres études se sont intéressées à la compréhension des effets des activités anthropiques sur l'abondance et le comportement (Bejder et al. 2006, Holt et al. 2011, Pirotta et al. 2015a), ainsi que les effets des changements climatiques sur les modifications de distribution des populations (MacLeod 2009). Les études sur le rôle écologique des mammifères marins, recherchent notamment comment les populations affectent la dynamique des proies (Roman et al. 2014), stimulent la production primaire (Roman & McCarthy 2010), facilitent l'alimentation d'autres espèces (par exemple les oiseaux marins et les hommes ; (Martin 1986, Daura-Jorge et al. 2012). Elles sont également importantes pour comprendre les conséquences de variations dans les populations sur les écosystèmes. Les mammifères marins sont aussi concernés par l'ingestion de plastiques et les problèmes d'empêchement dans les filets de pêche (Baulch & Perry 2014), qui provoquent la mort des individus, et peuvent être utilisés comme indicateurs de la pollution des macrodéchets en mer. Enfin, les mammifères marins sont sensibles au bruit sous-marin, et les effets de la pollution sonore, en particulier les études sismiques et les sonars, qui vont du dérangement à la perte d'audition et la mortalité (Weilgart 2007). En somme, les populations de mammifères marins sont sensibles aux variations de l'environnement et jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes, ce qui en fait de très bons indicateurs de l'état des systèmes. Le suivi des populations de mammifères marins est ainsi essentiel pour comprendre leur fonctionnement et développer des mesures de gestion qui pourront profiter à l'ensemble de l'écosystème.

Le suivi des changements concernant l'abondance des populations et le comportement des individus peut révéler la présence de perturbations pouvant affecter l'ensemble de l'écosystème (Kiszka et al. 2015). Ces populations sont également utilisées comme des espèces sentinelles pour le suivi des niveaux de polluants d'origine anthropique (e.g. Woshner et al. 2001, Kucklick et al. 2002, Hoekstra et al. 2005) et les blooms d'algues toxiques (e.g. Flewelling et al. 2005). Les mammifères marins peuvent aussi servir de point d'entrée pour sensibiliser le grand public aux enjeux de conservation en milieu marin, car ce sont des espèces charismatiques.

Les mammifères marins sont l'un des groupes fonctionnels retenus par la plupart des Etats membres de la DSCMM pour la surveillance de la biodiversité. Dans le cadre de la DCSMM, le suivi des populations de mammifères marins est pertinent pour les descripteurs 1, 4, 8, 10 et 11 du bon état écologique (Santos and Pierce 2015). Le descripteur (1) concerne le maintien de la diversité biologique, les mammifères marins est l'un des groupes fonctionnels retenus par la plupart des Etats membres pour la surveillance de la biodiversité. Le descripteur (4) renvoie à la notion de chaîne alimentaire et précise que tous les éléments connus de la chaîne alimentaire marine doivent se trouver en abondance et diversité suffisante pour assurer l'abondance à long terme des espèces. Pour le descripteur (1) comme le descripteur (4), les suivis de l'abondance, de la distribution et des paramètres démographiques des populations de mammifères marins sont aussi pertinents de par leur rôle de prédateurs supérieurs. Le descripteur (8) s'intéresse au niveau de concentration des contaminants. La surveillance des contaminants se fait typiquement par le biais des poissons, des coquillages et des sédiments ; cependant les mammifères marins accumulent les polluants dans leur graisse par bioaccumulation et sont donc de bons indicateurs de la présence et de la concentration de ces composés dans le milieu marin. Le descripteur 10 vise les déchets marins et la limitation de leur impact sur l'environnement marin et côtier, qui concerne directement les mammifères marins à cause de l'ingestion de plastiques et des problèmes d'empêtrements dans les filets de pêche. Enfin, le dernier descripteur (11) s'intéresse aux énergies marines et notamment le bruit sous-marin dont les effets sur les mammifères marins, vont du dérangement à la perte d'audition et la mortalité. Le suivi de ces espèces inclue le monitoring de leur abondance, leur aire de répartition, les paramètres démographiques des populations et les impacts des menaces (captures accidentelles, pollution, bruit, collisions) sur la viabilité des populations via notamment des programmes d'observation, le suivi des échouages et la surveillance à bord des bateaux pour les prises accidentelles.

En résumé, les mammifères marins sont essentiels pour le fonctionnement des écosystèmes marins et le suivi de ces populations représente également un intérêt pour la surveillance du bon état écologique des eaux marines. De plus, ils participent largement aux services écosystémiques et à l'économie en mer, ainsi la conservation de ces populations contribue au bien-être des générations futures.

2. Quels indicateurs pour le suivi des populations ?

Le groupe des mammifères marins, tout comme les oiseaux marins d'ailleurs, est couramment utilisé pour évaluer l'état d'un système (Santos & Pierce 2015). Il est donc essentiel de définir des indicateurs capables de renseigner l'état des populations de ces espèces, afin de déterminer si les actions mises en place par les programmes de surveillance des écosystèmes ont l'effet souhaité mais aussi pour détecter, dans l'idéal rapidement, des perturbations affectant ces populations. Ces indicateurs doivent assurer une bonne compréhension de l'évolution du système dans l'espace et dans le temps. Idéalement, ces indicateurs doivent permettre également de traduire des informations complexes sur le fonctionnement des populations en message simples et clairs pour communiquer avec les décideurs politiques et les usagers du milieu.

Plusieurs indicateurs sont utilisés pour la surveillance des populations. La taille de la population est couramment utilisée car elle est assez facile à estimer, mais elle donne peu d'informations sur les mécanismes sous-jacents qui pilotent la dynamique des populations. Les paramètres démographiques (par exemple, la survie, la reproduction ou le recrutement) permettent de mieux comprendre l'évolution des populations, cependant ils sont plus difficiles à estimer. L'étude de la structure sociale et de la distribution spatiale est rarement employée dans une logique de suivi régulier de l'état d'une population, cependant des changements observés dans l'un ou l'autre peut indiquer une réponse de la population face à une perturbation (Brakes 2017, Agrelo et al. 2019) et pourrait donc constituer un élément intéressant pour le suivi. Chaque indicateur apporte un éclairage spécifique sur le fonctionnement et l'évolution des populations et tous comprennent leurs lots d'avantages et d'inconvénients.

2.1. Taille de la population

La taille de la population est un indicateur largement utilisé par la communauté scientifique et les gestionnaires. C'est le paramètre qui intéresse la plupart des programmes de recherche et de surveillance (gestion, conservation) des populations animales (Nichols & MacKenzie 2004). En effet, ce paramètre est relativement facile à estimer et donne une vision globale de l'état de la population puisqu'il résume tous les mécanismes qui agissent sur son évolution. L'estimation répétée de la taille de population permet de calculer des taux de croissance et d'estimer des tendances sur l'évolution des effectifs des populations au cours du temps. Ainsi, il est possible

de savoir si la population est croissante, stable ou éventuellement en déclin, ce qui devrait déclencher des mesures de conservation surtout dans le dernier cas.

Cependant, l'étude des tendances de la taille de la population à elle seule ne suffit pas pour assurer le suivi des populations. Il est important d'étudier d'autres paramètres qui reflètent les processus sous-jacents de la dynamique des populations, comme la survie, la reproduction ou encore le recrutement et les mouvements des individus. Par exemple, Whitehead and Gero (2015) ont étudié une petite population de cachalots (*Physeter macrocephalus*) dans les Caraïbes, dont le taux de croissance estimé sur la base des observations était strictement positif (+ 3.4% par an), alors que le taux de croissance prédit à partir des probabilités de survie et de reproduction était strictement négatif (-2.7% par an). L'explication la plus probable serait une immigration importante d'individus vers leur zone d'étude (zone d'alimentation particulièrement favorable), mais avec une mortalité élevée chez les adultes empêchant la population d'augmenter trop rapidement et les ressources de s'épuiser. Ce niveau de compréhension de la dynamique de la population n'aurait pas été possible avec la simple estimation du taux de croissance ou de la taille de la population.

2.2. Paramètres démographiques

Les facteurs qui expliquent les changements dans la taille de la population sont d'un grand intérêt pour l'écologie des populations, la conservation et la gestion des populations. Ils permettent de comprendre les mécanismes sous-jacents de la dynamique des populations et ainsi de déterminer quels sont les paramètres les plus importants et ceux qui sont le plus impactés par les pressions de l'environnement. Il est donc plus facile de proposer des mesures de gestion adaptées si, par exemple, la survie juvénile est plus affectée par une perturbation que la survie adulte.

Par ailleurs, les paramètres démographiques (par exemple survie des adultes, survie des jeunes, fécondité) ne contribuent pas tous de la même façon au taux de croissance de la population, donc à la viabilité de celle-ci (Caswell 2001). Pour les espèces longévives dont les cétacés, le taux de croissance de la population est plus sensible aux variations de la probabilité de survie des adultes qu'aux variations des paramètres de reproduction (voir Oli and Dobson 2003). C'est donc un paramètre important à prendre en compte dans le suivi des populations de mammifères

marins puisqu'un faible changement dans la survie adulte aura de grandes conséquences sur la trajectoire des populations.

Cependant, le concept de « canalisation environnementale » (Gaillard & Yoccoz 2003) indique que les paramètres démographiques qui impactent le plus la viabilité des populations sont aussi les moins sensibles aux variations environnementales puisque les espèces développent des adaptations morphologiques, physiques ou comportementales pour limiter les variations de ces paramètres. Ainsi, en l'absence de forte perturbation environnementale qui pourraient affecter la survie des adultes (par exemple, réduction drastique de la disponibilité en ressources, destruction d'habitats essentiels, épizooties), les variations de dynamique des populations des espèces longévives seraient gouvernées par des variations dans la reproduction, la survie juvéniles ou le recrutement (Genovart et al. 2018). Par conséquent, si la survie est toujours mise en avant par les études de sensibilité sur les espèces longévives, les autres paramètres démographiques ne doivent pas être négligés pour autant. Dans le cadre du suivi et de la gestion des populations sauvages d'espèces longévives, il est donc nécessaire d'intégrer la surveillance d'autres paramètres démographiques, comme la reproduction ou la survie des jeunes, en complément de la survie adulte afin de ne pas passer à côté d'éléments cruciaux pour comprendre la trajectoire des populations et les gérer efficacement (Manlik et al. 2018, voir aussi Beston (2011) chez les ours, Gaillard et al. (1998) pour les ongulés, Genovart et al. (2018) pour les oiseaux longévifs et Manlik et al. (2016) pour les mammifères marins). Par exemple, Finkelstein et al. (2010) ont montré qu'il est possible de ralentir le déclin d'une population d'albatros en augmentant la survie juvénile à terre, notamment en limitant l'usage de peinture au plomb qui empoisonne les jeunes. Ces actions sont plus faciles à mettre en place que des actions en mer pour améliorer la survie adulte (réduction des prises accidentelles par les pêcheries internationales par exemple) et ont un impact mesurable et significatif sur la viabilité de la population. Manlik et al. (2016) ont montré que la différence de viabilité entre deux populations de grands dauphins (une stable et une en déclin) était liée à une différence dans les taux de reproduction et non à la probabilité de survie des adultes. Il est donc plus important pour assurer la pérennité de ces populations d'identifier les facteurs qui contribuent à la diminution de la reproduction et s'efforcer de réduire leur impact, plutôt que se focaliser sur la survie adulte.

2.3. Structure sociale

D'autres indicateurs que les paramètres démographiques peuvent renseigner sur l'évolution des populations face à des perturbations naturelles ou anthropiques. C'est le cas de la structure sociale, en particulier chez les espèces sociales comme les cétacés. Elle peut être définie comme l'étude des liens entre les individus ou les groupes d'individus qui composent la population (Hinde 1976). Elle peut être liée à des facteurs biologiques et comportementaux communs tels que le sexe, l'âge, la stratégie alimentaire, le comportement, l'utilisation de l'habitat ou encore les compagnons préférentiels ou les compagnons évités (Krause et al. 2002).

L'étude de la structure sociale est rarement intégrée comme un outil pour informer les démarches de conservation des populations (Snijders et al. 2017). Elle représente cependant un élément important de la dynamique des populations, et par conséquent permet de comprendre les impacts des pressions anthropiques subies par les populations et guider les actions de conservation. Par exemple, Davidson et al. (2011) montrent un changement du comportement social et de la distribution spatiale des lions durant les périodes précédant et suivant un moratoire sur la chasse au trophée des lions. Ansmann et al. (2012) ont mis en évidence la restructuration du réseau social d'une population de grands dauphins (*Tursiops aduncus*) suite à une réduction de la pêche commerciale dans leur aire de distribution. Certains individus peuvent avoir un rôle social très important et donc avoir une grande influence sur la structure de la population (Lusseau 2007). La mort de ces individus peut ainsi déstabiliser toute la population (Flack et al. 2006, Williams & Lusseau 2006) et ils peuvent nécessiter une attention particulière dans les actions de conservation lorsqu'ils sont identifiés. La viabilité des populations dépend aussi de la connectivité entre les individus. Par exemple, la fragmentation des habitats peut diminuer les rencontres entre les individus, changer les interactions sociales, affecter le choix de partenaire ou le comportement anti-prédateurs et ainsi modifier le succès reproducteur et la survie des individus (Banks et al. 2007).

Lorsqu'une population est formée de plusieurs groupes sociaux ou communautés, il est important d'identifier les liens entre les communautés (les zones d'interactions par exemple) pour orienter les décisions de conservation dans la mesure où la rupture de ces liens peut fragmenter la population et augmenter les risques d'extinction locale (Wang et al. 2015). Cette division en communauté est très souvent liée à la distribution spatiale des individus, les différentes communautés fréquentant des zones distinctes. Si la ségrégation spatiale de la

population n'est pas prise en compte dans les mesures de conservation, celles-ci ne bénéficieront pas à l'ensemble de la population.

2.4. Utilisation de l'espace

Plus largement, identifier l'utilisation de l'espace est important pour connaître les mouvements des individus et avoir une image plus précise de l'utilisation de l'habitat. Les actions de conservation peuvent ainsi protéger des zones critiques pour la survie et la reproduction de ces espèces (Barnett et al. 2011). De plus, les espèces très mobiles comme les prédateurs marins supérieurs se déplacent souvent sur de larges zones et font influencer de nombreuses espèces dans plusieurs systèmes et habitats (Jorgensen et al. 2010). La caractérisation de l'utilisation spatio-temporelle de l'habitat pour ces espèces est donc essentielle pour comprendre comment elles affectent les systèmes pour protéger à la fois ces prédateurs et les systèmes dont ils dépendent.

Idéalement, l'étude combinée de plusieurs indicateurs est à privilégier pour avoir une vision globale du fonctionnement des populations cibles. La taille de la population renseigne sur le taux de croissance, le suivi de la survie adulte est un bon indicateur de fortes perturbations, la survie juvénile et la reproduction ont des variations plus aléatoires mais peuvent tout de même indiquer des changements dans la population avant la survie adulte. Enfin, l'utilisation de l'espace et la structure sociale sont aussi des indicateurs de l'évolution de la population, possiblement impactés en premier lieu, c'est-à-dire avant les paramètres démographiques.

3. Le suivi des populations en milieu marin

3.1. Les défis du suivi en milieu marin

L'estimation de paramètres utilisés comme indicateurs tels que la taille de la population, les paramètres démographiques, la structure sociale ou encore la distribution spatiale, repose sur des méthodes qui nécessitent presque toutes le comptage et/ou l'observation d'individus (Williams et al. 2002). Le comptage exhaustif des individus est cependant rarement possible, à cause de contraintes logistiques du terrain et du comportement des espèces. Les mammifères marins, et particulièrement les cétacés, passent en effet la plupart de leur temps sous l'eau, avec

une activité de surface réduite, par conséquent le suivi par bateau ou avion ne permet pas en général de détecter tous les individus. De plus, la probabilité de détection d'un individu ou d'un groupe d'individus peut varier selon les observateurs (Nichols et al. 2000), les conditions environnementales comme la météo (Hoare et al. 2009), ou les individus eux-mêmes (Cubaynes et al. 2010) puisqu'ils ne sont pas tous identiques (âge, sexe, condition corporelle, statut social) et n'adoptent pas tous les mêmes comportements notamment en présence des observateurs (Tuytens et al. 2014). Par exemple, les observateurs inexpérimentés ont tendance à sous-estimer la proportion de sites occupés par rapport aux observateurs expérimentés (Fitzpatrick et al. 2009). La prise en compte de cette détection imparfaite des animaux et de la variabilité de cette détection est un défi pour la grande majorité des suivis, afin d'estimer de véritables changements des paramètres démographiques, de la taille de la population ou de la structure sociale plutôt que des variations de la détection. En effet, si les variations de détection entre les individus (hétérogénéité de détection) n'est pas prise en compte, la taille de la population (Pollock et al. 1990, Cubaynes et al. 2010) et la probabilité de survie (Prévot-Julliard et al. 1998) peuvent être sous-estimées. Des variations de probabilité de détection au cours du temps ou dans l'espace, peuvent aussi masquer des tendances ou des différences de densité (Archaux et al. 2012).

Par ailleurs, il est nécessaire de rechercher et d'utiliser des méthodes adaptées à l'écologie de la population cible et aux contraintes du travail de terrain pour obtenir des estimations fiables et précises des indicateurs comme la taille de la population, les paramètres démographiques ou la structure sociale. Une grande variété de méthodes est disponible pour suivre les populations de cétacés (Evans & Hammond 2004), principalement en surface à partir d'un bateau, mais également depuis la terre ou les airs, et plus récemment depuis l'espace (Fretwell et al. 2014, Guirado et al. 2018). Comme les individus passent beaucoup de temps sous l'eau, et que l'effort d'échantillonnage est souvent hétérogène, les méthodes d'analyse de données doivent prendre en compte la détectabilité des individus et ses variations dans l'espace et dans le temps. Les méthodes basées sur le simple comptage des individus ne sont donc pas adaptées pour le suivi des populations avec une détectabilité imparfaite comme les cétacés. La méthode de « Distance sampling » (Kaschner et al. 2012), très fréquemment utilisée chez les cétacés (voir par exemple Ballance and Pitman 1998, Bashir et al. 2010, Becker et al. 2012, Hakamada et al. 2017) permet d'estimer les probabilités de détection des individus et fournit des estimations non-biaisées de la densité et la taille de la population. Pour aller plus loin dans la compréhension de la dynamique des populations et obtenir des informations sur les paramètres démographiques, les

méthodes de « Capture-Marquage-Recapture » (CMR par la suite) sont en général nécessaires. Elles sont basées sur l'identification individuelle d'une partie de la population qui est suivie dans le temps par des répétitions successives d'événements de détection et de non-détection, et sont des outils efficaces pour faire face à la détection imparfaite des individus (Kellner & Swihart 2014), et notamment aux variations de l'effort d'échantillonnage (Agresti 1994). L'étude de la structure sociale nécessite également de disposer d'informations sur l'identification individuelle des animaux.

3.2. Identification individuelle

Il existe deux types de marquage pour identifier les individus d'une population : le marquage artificiel et le marquage naturel. L'utilisation des marques artificielles est très largement répandue en milieu terrestre, en particulier chez les oiseaux (bagues, marques alaires, Curtis et al. 1983, Spina 1999), mais aussi chez les tortues (entailles carapaces, Cagle 1939) et les mammifères (colliers, Ealey and Dunnet 1956). Pour le suivi des populations de cétacés, cette méthode est beaucoup moins répandue (mais voir Irvine et al. 1980, ou Wursig and Wursig 1980), principalement à cause de la taille souvent imposante des animaux et des difficultés de manipulation qu'ajoutent les conditions physiques du milieu marin. La pose de marques peut par ailleurs représenter un danger potentiel pour les animaux et le personnel (Andrews et al. 2019), c'est pourquoi l'utilisation des marques naturelles est généralement privilégiée chez ce groupe.

Les marques naturelles sont utilisées aussi bien en milieu marin qu'en milieu terrestre et peuvent prendre plusieurs formes allant des patterns de pigmentation (grands félins, reptiles et amphibiens, Waye 2013, Hedges et al. 2015) aux marqueurs génétiques (crottes, poils – beaucoup d'espèces dont chauves-souris, ours, loups, Woods et al. 1999, Echegaray and Vilà 2010), en passant par les cicatrices (lamentins, cétacés, Urian et al. 2015). L'utilisation des marques naturelles présente l'avantage considérable d'être une méthode non invasive et donc de supprimer le stress et les coûts liés à la capture physique des animaux. L'inconvénient majeur de cette technique repose dans le risque de mauvaise identification des individus, c'est-à-dire attribuer le même identifiant à deux individus différents car leurs marques sont proches, ou encore donner un nouvel identifiant à un individu déjà connu car ses marques n'ont pas été reconnues ou ont évolué (Stevick et al. 2001). Dans le cas des marques acquises, comme les cicatrices, leur évolution au cours du temps peut créer ces erreurs d'identification. Il est donc

nécessaire d'effectuer un suivi régulier des individus pour prévenir ce type d'erreur. Lee et al. (2019) estiment que 90% des marques de dents chez le grand dauphin ne sont plus visibles après 400 jours, mais l'évolution générale des ailerons peut être assez lente pour reconnaître les individus pendant 18 ans (Wells et al. 1987). Les conséquences de ces mauvaises identifications peuvent être importantes sur l'estimation des paramètres démographiques (Lukacs & Burnham 2005, Yoshizaki et al. 2009). De plus, les marques naturelles sont généralement restreintes à une partie de la population (Da-Silva et al. 2003, Da-Silva 2007), en particulier si elles sont le résultat d'interactions sociales comme c'est le cas chez les cétacés. Par exemple, chez les dauphins, ces marques sont généralement plus nombreuses et plus marquées chez les adultes et surtout les mâles parce qu'elles sont fréquemment liées à des agressions (Benedetto Leone et al. 2019, Lee et al. 2019). Dans de telles situations les estimations des paramètres démographiques obtenues ne sont valables que pour cette partie de la population et pas obligatoirement représentatives de la population dans son ensemble. Il est donc important de les interpréter avec précaution et en connaissance de cause.

Dans le cas particulier des cétacés, la reconnaissance individuelle est principalement faite à partir des cicatrices sur les nageoires dorsales ou le dos pour les petits cétacés et plutôt sur les nageoires caudales pour les grands cétacés. L'identification directe par observation sur le terrain est, pour ainsi dire, irréaliste et repose donc en général sur l'utilisation de photographies pour reconnaître les individus, c'est la technique de « photo-identification » (Urian et al. 2015). Pour éviter les fausses identifications, il est important de choisir les données des individus bien marqués et sélectionner les photos de meilleure qualité pour éviter la surreprésentation des individus très bien marqués, qui seront identifiables même sur les photos de mauvaise qualité. Par exemple, les erreurs d'identification peuvent artificiellement augmenter la taille de la population (Stevick et al. 2001). L'inconvénient majeur de la technique de photo-identification est l'investissement considérable qui est requis pour trier et identifier toutes les photographies. De récents développements en informatique et algorithmes permettent cependant de réduire le temps requis pour l'analyse de ces données (Pollicelli et al. 2020).

3.3. Méthodes Capture – Marquage – Recapture (CMR)

Les méthodes de capture-marquage-recapture (CMR) prennent en compte la détectabilité imparfaite des individus pour corriger les estimations de la taille de la population et des paramètres démographiques (Jolly 1965, Seber 1965, Cormack 1972). Elles reposent sur

l'identification individuelle des individus marqués, répétée au cours de plusieurs sessions de terrain successives pour estimer la probabilité de détection. Ces méthodes regroupent plusieurs catégories de modèles, les rendant hautement flexibles, et peuvent donc s'adapter à un grand nombre de situations (Kendall & Pollock 1992, Pradel 2005, Schofield & Barker 2011, Borchers 2012, Mcclintock et al. 2014, Worthington et al. 2018).

Les premiers modèles CMR, développés dans les années 1960 et largement utilisés depuis les années 1980, sont des modèles dits en « population fermée » (Darroch 1958). Ils supposent que la population est géographiquement et démographiquement fermée (« close » en anglais, terme parfois utilisé tel quel en français) durant la période d'étude (pas de naissance, de mort, d'émigration ou d'immigration) et permettent d'estimer la taille de la population (Chao 2001). Les études s'intéressent aussi aux mécanismes qui pilotent les variations de la taille de la population, comme la probabilité de survie des individus. Les premiers modèles CMR dits en « population ouverte » autorisent le gain (naissances, immigration) et la perte d'individus (morts, émigrations) dans la population et fournissent des estimations des probabilités de survie (Cormack 1964). Pollock (1982) a développé un type de modèle, le « Pollock Robust Design », qui combine les propriétés des modèles en « population fermée » et en « population ouverte ». Il estime à la fois la taille de la population et la probabilité de survie, en tenant compte des mouvements des individus entrant ou sortant de la zone d'étude. Par la suite (années 1990-2000), l'attention des études s'est portée sur les transitions entre des états écologiques (état reproducteurs, sites occupés, etc), via les modèles CMR multi-états (Nichols & Kendall 1995) et les modèles CMR multi-événements (Pradel 2005). Ces derniers apportent des informations sur la dispersion, la reproduction, la transmission des maladies, le recrutement, mais aussi le taux de croissance de la population et les migrations.

Ce super-ensemble de modèles présente l'avantage de pouvoir ajuster l'estimation de la probabilité de détection et des paramètres démographiques selon les contraintes de terrain (effort de recherche hétérogène, conditions d'observations, changement dans le protocole ou dans les observateurs, par exemple), et ce que l'on sait de l'écologie de l'espèce étudiée (classes d'âge, de sexe, structure spatiale, patterns de migration).

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

4.1. Présentation de l'espèce

Le grand dauphin, *Tursiops truncatus* (Montagu 1821), est une espèce de cétacés à dents, ou odontocètes, de la famille des delphinidés (*Figure 5*). Elle est présente dans la majorité des mers et des océans, à la fois dans les écosystèmes côtiers et en pleine mer (Leatherwood & Reeves 1989, Wells & Scott 1999), à l'exception des zones polaires (*Figure 6*). Les populations peuvent être sédentaires (voir par exemple, Wilson et al. 1999, Currey et al. 2009) ou migratrices (Taylor et al. 2016). C'est une espèce longévive, pouvant atteindre une quarantaine d'années (Gol'din & Gladilina 2015). La maturité sexuelle tardive, autour de la dixième année de vie (Wells et al. 1987, Leatherwood & Reeves 1989), et le taux de reproduction assez faible, environ un petit tous les 3 ans (Mann et al. 2000).



Figure 5 :Grand dauphin (*Tursiops Truncatus*). Source : GECC, www.gecc-normandie.org

Comme l'ensemble des mammifères marins, le grand dauphin est protégé par plusieurs conventions européennes et internationales. Sur la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) le grand dauphin est classé en "préoccupation mineure", l'espèce n'étant pas en déclin à l'échelle internationale, malgré les multiples menaces qui pèsent sur ce cétacé et son habitat. La directive européenne 92/43/CEE, qui concerne la conservation des habitats naturels de la faune et de la flore sauvage, liste le grand dauphin dans

ses annexes II et IV, lui offrant ainsi des mesures spéciales de protection, dont la création de Zones Spéciales de Conservation.

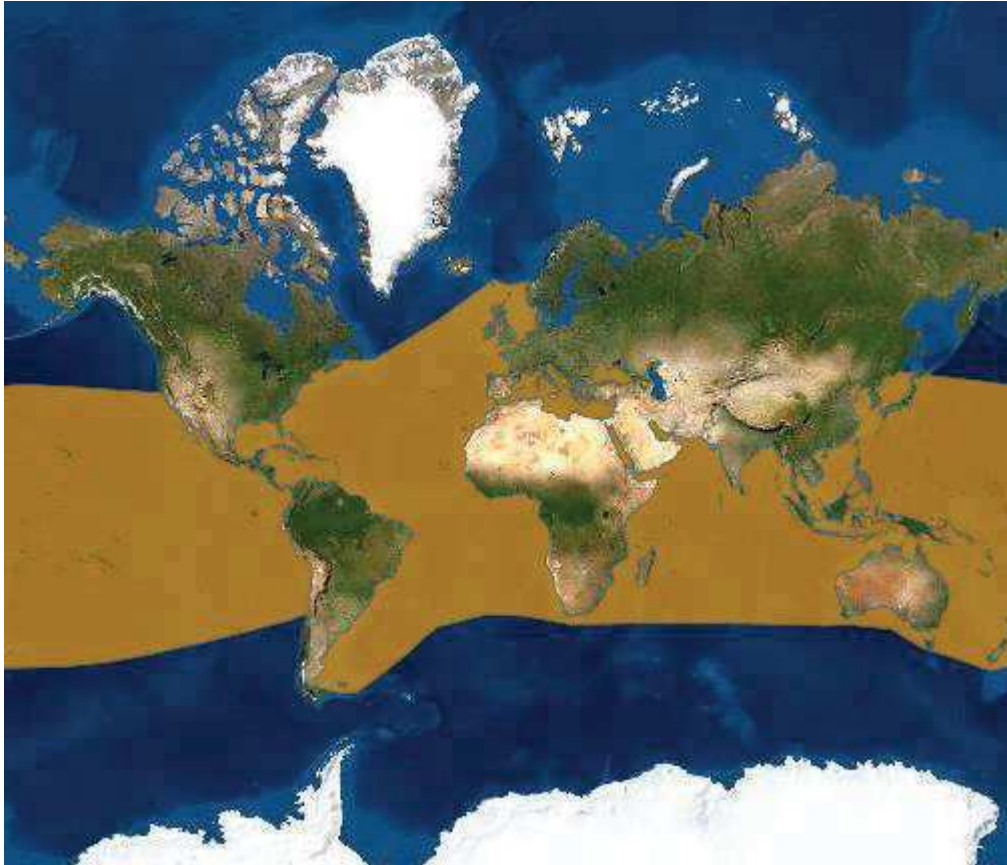


Figure 6 : Distribution du grand dauphin (*Tursiops truncatus*). Source : IUCN (International Union for Conservation of Nature) 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. www.iucnredlist.org

4.2. Cas particulier de la population de grands dauphins de la Manche

La mer de la Manche est une des zones avec le trafic maritime le plus dense du monde, avec 300 à 400 navires de plus de 300 tonnes passant d'Est en Ouest chaque jour, tandis qu'une centaine de navettes traversent du Nord au Sud pour transporter des biens et des personnes entre le Royaume-Uni et la France (Halpern et al. 2008, Glegg et al. 2015). L'intensité de ce trafic maritime, auquel s'ajoutent la pêche, l'aquaculture, le minage sous-marin et le tourisme, font de la Manche une zone avec de forts enjeux de conservation de la biodiversité face à ces nombreuses pressions anthropiques (McClellan et al. 2014).

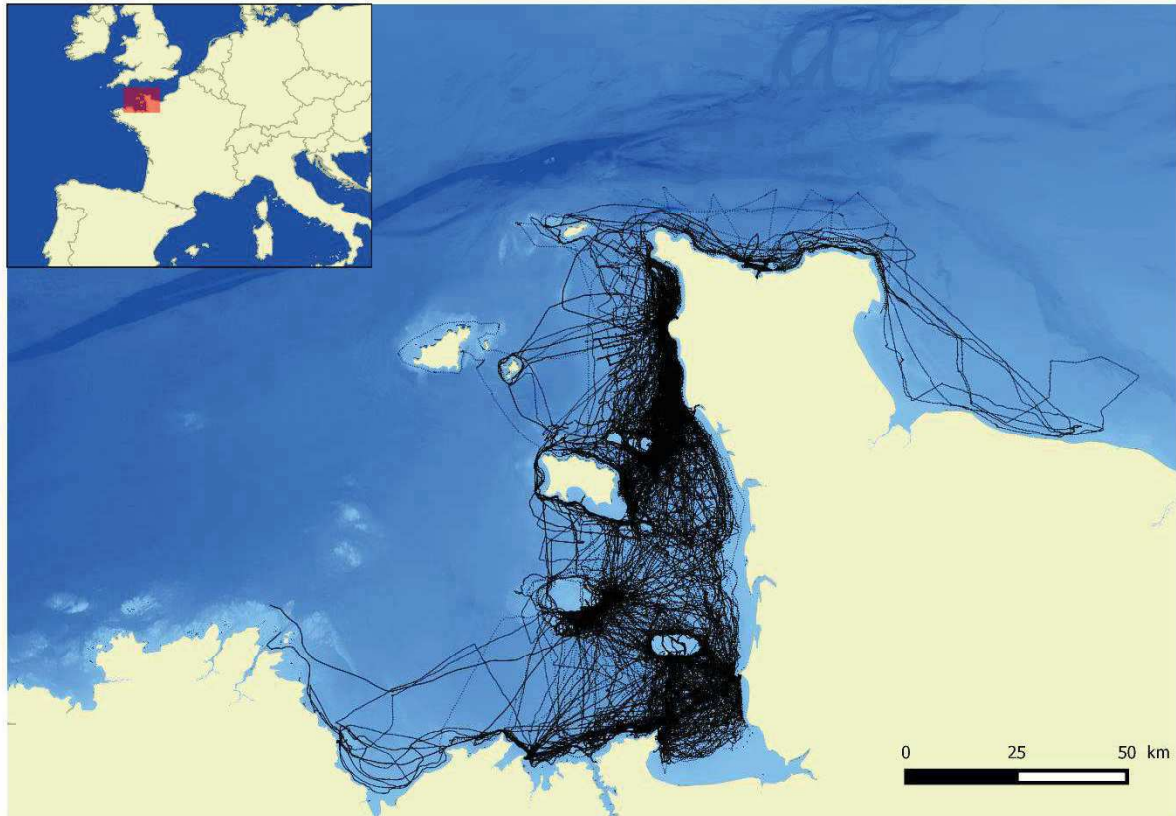


Figure 7 : Carte de la zone d'étude autour de la pointe du Cotentin. Les lignes noires représentent le trajet du bateau entre 2008 et 2017. Raster bathymétrique : SHOM, 2015 MNT Bathymétrique de façade Atlantique (Projet Homonim). http://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84

La zone côtière autour de la pointe du Cotentin (Normandie, France, Figure 7) abrite une population de grands dauphins qui y réside toute l'année (Gally et al. 2018). En raison du chevauchement de leur domaines vitaux avec des zones d'activités humaines considérables, les populations de cétacés occupant des habitats proches du rivage sont particulièrement menacées (voir par exemple, Rojas-Bracho et al. 2006, Slooten et al. 2006, 2013). Ces menaces justifient le développement d'indicateurs pour le suivi de la population et la préservation de son environnement, démarche qui s'inscrit dans les objectifs de la DSCMM.

Le suivi de cette population est assuré par le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (GECC), une association à but non lucratif créée en 1995. Elle constitue depuis 2007 une base de données reposant sur l'identification des grands dauphins de la zone par photo-identification. Actuellement, cette base regroupe des données sur plus de 900 individus pour un total de plus de 90 000 photos prises tout au long des mois de l'année. La zone prospectée par le GECC s'étend de la baie de Seine à la baie de Saint-Brieuc, et comprend une partie des îles anglo-

normandes (Figure 7). Elle a été délimitée en fonction des observations régulières de grands dauphins appartenant à la population de la mer de la Manche et correspond à une surface d'environ 7000 km².

Les précédentes estimations de la taille de la population, montrent que cette population côtière est l'une des plus importantes en Europe (Gally 2014, Louis et al. 2015). Entre 2010 et 2012, des biopsies ont été collectées pour analyser la structure génétique de la population, et les résultats ont montré que les individus sont génétiquement isolés des populations voisines (Louis et al. 2014), ce qui rend la population vulnérable en cas de perturbation majeure. Ces échantillons ont également été utilisés pour évaluer la contamination chimique des individus (Zanuttini et al. 2019). Les niveaux de certains polluants étaient particulièrement élevés et au-dessus des seuils de toxicité, notamment le mercure, le cadmium et les PCB. Il est difficile de prévoir les effets de ces substances sur les individus, possiblement sur le système immunitaire et la reproduction. Par contre, le bisphénol A, les pesticides organochlorés et d'autres polluants métalliques, présentaient des concentrations faibles, probablement du fait de mesures de régulation.

5. Les objectifs de la thèse

L'objectif fondamental de la thèse est donc de déterminer quelles sont les approches méthodologiques les plus efficaces pour caractériser la dynamique d'une population de petits cétacés, sachant les fortes contraintes de terrain rencontrées pour l'étude de ces espèces (animaux évoluant sous l'eau, individus très mobiles, large zone d'étude). L'objectif plus appliqué est d'apporter concrètement au GECC une procédure fiable et optimisée pour le suivi de la population de grands dauphins, depuis le protocole de terrain jusqu'à l'analyse des indicateurs.

Le premier axe s'intéresse à l'efficacité des méthodes CMR pour l'étude de la reproduction chez les populations de cétacés. Comme pour toutes les espèces longévives, la croissance et la dynamique des populations de cétacés et donc de grands dauphins est plus sensible à des changements de la survie adulte que des paramètres de reproduction (Young & Keith 2011). Mais des études récentes ont montré que le suivi de la reproduction ne peut pas être négligé chez les espèces longévives et représente une information essentielle pour bien comprendre la dynamique d'une population (Manlik et al. 2016). Nous avons de ce fait cherché à déterminer

si le suivi par photo-identification des mères et de leurs jeunes pouvait être utilisé pour estimer ces paramètres de reproduction.

Le deuxième axe s'intéresse au potentiel des méthodes récentes de modélisation des données de suivis individuels pour l'étude des populations de cétacés, notamment l'estimation de la taille de la population et de la probabilité de survie à l'aide de modèles CMR en « Robust-Design » (Kendall & Pollock 1992). Les cétacés sont des espèces très mobiles et l'aire de répartition des populations est souvent vaste, par conséquent la zone d'étude est particulièrement étendue et il est difficile de la couvrir de façon homogène pendant une session de terrain. Ces variations de l'effort d'échantillonnage peuvent générer un biais dans les estimations de la taille de la population (Alisauskas et al. 2009) mais aussi des paramètres démographiques (Symons et al. 2018) si elles ne sont pas prises en compte à l'aide de méthodes analytiques appropriées. Des estimations peu fiables des paramètres informant le suivi des populations peuvent à leur tour avoir des conséquences importantes sur les mesures de gestion (Kéry & Schmidt 2008). Et pourtant, cette hétérogénéité spatiale de l'effort de recherche est assez peu prise en compte dans les études sur les cétacés. Nous avons donc cherché à développer un cadre méthodologique simple pour ajouter de l'information spatiale concernant la localisation des individus et l'effort de recherche.

Le frein majeur à l'établissement de programmes de conservation est souvent le coût associé à la collecte et à l'analyse des données. Par conséquent, il est important d'optimiser au maximum les informations collectées en estimant plusieurs indicateurs. Le troisième axe reprend donc les résultats du deuxième axe afin de simuler plusieurs scénarios concernant l'effort de recherche et proposer des recommandations sur le protocole de terrain, pour obtenir des estimations précises de la taille de la population et de la probabilité de survie. Pour cela, nous avons adopté deux approches : la dégradation du jeu de données existant et la simulation de jeux de données mimant une population.

Chapitre 1

Estimer les probabilités de survie et de reproduction en tenant compte de l'incertitude sur l'état reproducteur



Comme je l'ai présenté en introduction, la probabilité de survie des adultes est un élément important de la dynamique des populations d'espèces longévives, mais il ne faut pas négliger la reproduction. L'objectif de ce chapitre est de proposer un cadre méthodologique pour estimer les paramètres de reproduction et de survie dans une population de petits cétacés sédentaires à partir de données de Capture-recapture par photo-identification. Généralement, la caractérisation des paramètres de la reproduction chez les cétacés se base sur des méthodes descriptives (voir par exemple Herzing 1997, Rossi et al. 2017). Cependant, ces méthodes fournissent des estimations non biaisées des paramètres de reproduction ou de survie uniquement si la probabilité de détection des individus est de 1. Cette situation est peu plausible lors de l'étude de populations sauvages, d'autant plus pour les cétacés, des animaux qui passent une grande partie de leur temps sous l'eau. Alors que les problèmes de détection sont couramment intégrés dans les estimations de survie ou de la taille de la population chez les cétacés, il y a très peu d'études sur la reproduction des cétacés qui prennent en compte la détection imparfaite (mais voir les travaux récents de Rankin et al. 2014, Cheney et al. 2019, Chero et al. 2020).

Lorsque la détection des individus est imparfaite et hétérogène entre les individus, le taux de reproduction peut être surestimé si les femelles reproductrices sont plus facilement détectées et inversement sous-estimé si les femelles non reproductrices sont plus facilement détectées. De plus, les problèmes de détection sont aussi valables pour les jeunes qui accompagnent les femelles. En effet, les jeunes peuvent être cachés par les femelles ou ne pas être détectés à cause de leur petite taille. Il se peut donc qu'une femelle soit notée comme étant seule alors qu'en réalité elle était avec un jeune, ce qui va entraîner une sous-estimation de la probabilité de se reproduire (pour les femelles vues une seule fois par exemple), une surestimation de l'estimation de la mortalité des jeunes (si une femelle est vue avec un jeune puis sans jeune) ou une incertitude sur le statut reproducteur de la femelle (pour les femelles vues plusieurs fois successivement, avec et sans jeune). L'importance de la prise en compte de l'incertitude sur ce statut de reproduction a été montrée dans certaines études de la reproduction notamment pour des espèces en milieu terrestre (Nichols et al. 2007, Pradel 2009, Desprez et al. 2018, Catlin et al. 2019), mais n'a jusqu'à présent pas été modélisée explicitement chez les cétacés.

Pour prendre en compte la détectabilité imparfaite des femelles et l'incertitude sur leur statut reproducteur, j'ai utilisé un modèle CMR multi-événements (Pradel 2005). Ce type de modèle permet de différencier l'état réel d'un individu (reproducteur ou non reproducteur, avec un jeune vivant ou non) de ce qui est observé sur le terrain (individu seul ou accompagné d'un

jeune). Ce modèle permet d'estimer simultanément la probabilité de reproduction des femelles adultes et la probabilité de survie des jeunes entre 0 et 3 ans ainsi que la probabilité de survie des femelles adultes.

**Joint estimation of survival and breeding probability in female dolphins
and calves with uncertainty in state assignment**

Pauline COUET^{1,2}, François GALLY², Coline CANONNE^{1,3}, Aurélien BESNARD¹

¹ EPHE, PSL Research University, CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France

² Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin, Place des Justes, 50130 Cherbourg-Octeville, France

³ ONCFS, Direction Recherche et Expertise, Saint-Benoit, 78610 Auffargis, France

Published in *Ecology and Evolution*, volume 9, issue 23

Abstract

While the population growth rate in long-lived species is highly sensitive to adult survival, reproduction can also significantly drive population dynamics. Reproductive parameters can be challenging to estimate as breeders and non-breeders may vary in resighting probability and reproductive status may be difficult to assess. We extended capture–recapture (CR) models previously fitted for data on other long-lived marine mammals to estimate demographic parameters while accounting for detection heterogeneity between individuals and state uncertainty regarding reproductive status. We applied this model to data on 106 adult female bottlenose dolphins observed over 13 years. The detection probability differed depending on breeding status. Concerning state uncertainty, offspring were not always sighted with their mother, and older calves were easier to detect than young-of-the-year (YOY), respectively 0.79 (95% CI 0.59–0.90) and 0.58 (95% CI 0.46–0.68). This possibly led to inaccurate reproductive status assignment of females. Adult female survival probability was high (0.97 CI 95% 0.96–0.98) and did not differ according to breeding status. Young-of-the-year and 1-year-old calves had a significantly higher survival rate than 2-year-old (respectively 0.66 CI 95% 0.50–0.78 and 0.45 CI 95% 0.29–0.61). This reduced survival is probably related to weaning, a period during which young are exposed to more risks since they lose protection and feeding from the mother. The probability of having a new YOY was high for breeding females that had raised a calf to the age of 3 or lost a 2-year-old calf (0.71, CI 95% 0.45–0.88). Yet this probability was much lower for non-breeding females and breeding females that had lost a YOY or a 1-year-old calf (0.33, 95% CI 0.26–0.42). The multievent CR framework we used is highly flexible and could be easily modified for other study questions or taxa (marine or terrestrial) aimed at modelling reproductive parameters.

1. Introduction

Population dynamics studies rely on the estimation of several demographic parameters, such as survival by age class and fecundity (Caswell 2001), which may contribute differently to the population growth rate (Kroon et al. 1986). In long-lived species, several studies have demonstrated that the population growth rate, and thus population viability, is much more sensitive to variations in adult survival than to reproductive parameters (i.e. a modification of adult survival have much larger impact on population growth rate than a modification of reproductive parameters, see for example, Oli & Dobson, 2003). Nonetheless, recent studies have pointed out that reproductive parameters should not be neglected when investigating the population dynamics of long-lived species, especially in the context of population management (Manlik et al. 2018). The concept of environmental canalization (Gaillard & Yoccoz 2003) state that demographic parameter with high sensitivity to population viability is less sensitive to environmental variations as this species usually developed some morphology, physiological or behavioural adaptations to limit survival variations. Thus, in long-lived species, the temporal variability of adult survival is quite low compared to juvenile survival or adult reproduction. In the absence of strong environmental perturbations (reduction of food availability, disease, destruction of core habitat) affecting the adult survival, variations in population trajectories can then be govern by juvenile survival or adult reproduction that can suffer higher level of variations (Genovart et al. 2018). Several studies have demonstrated that variations in reproductive parameters actually drive the population dynamics of long-lived species (e.g. Beston, 2011 on bears; Gaillard, Festa-Bianchet, & Yoccoz, 1998 on ungulates; Manlik et al., 2016 and Currey et al., 2009 on marine mammals; and Genovart et al., 2018 on long-lived birds).

Studying reproductive parameters in wild populations of long-lived species can, however, be challenging. One difficulty is that estimating these parameters relies on long-term studies, ideally using individual longitudinal data. Another is that several traits are involved in reproduction, such as the proportion of breeding females or the reproductive success, and some of these are more difficult to estimate than others. Furthermore, the detection probability of breeders and non-breeders could be different. For instance, the proportion of non-breeding individuals is often extremely challenging to estimate as these animals may be difficult to detect (Bailey et al. 2004), may occupy a different area than reproducing individuals, may spend little time on monitored sites, or may disperse outside of the study area. Reproductive success may also be challenging to estimate in some taxa, such as birds, as individuals that

suffer early breeding failure may be difficult to observe (Ponchon et al. 2017). Young individuals can also be difficult to detect and correctly assigned to the mother (Cheney et al. 2019).

In this study, we were particularly interested in estimating the reproductive parameters of a population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) with a new approach which could be used for other cetacean species. In wild cetacean populations, methods aiming at providing estimates of the reproductive rate, reproductive success, calf survival and proportion of breeding female usually relied on raw count of breeding and non-breeding adults, newborns and juveniles, for purely descriptive statistics (see, for instance, Herzog 1997, Rossi et al. 2017). Other studies used inferential statistical methods, like linear regression (Baker et al. 2018) or general linear mixed models (Brough et al. 2016). These methods provide unbiased estimates only when the detection probability of animals is 1, or at least is not heterogeneous between individuals, years or sites. In studies of wild populations, this condition is rarely fulfilled, as individuals are seldom all sighted due to field constraints or animal behaviour (Richman et al. 2014). This imperfect detection can occur on several levels. In case of reproductive status assessment, adult females usually have a detection probability of less than 1, except if the field effort is huge or the population very small. Equally, detection probability can also vary between reproductive states. For example, non-breeding humpback whales most likely occupy deep waters offshore (Smulter 1994). In such situations, the reproductive rate would be overestimated if breeding females are easier to detect, and underestimated if non-breeding females are easier to detect. The same biases arise for estimating the proportion of breeding females. The second level of imperfect detection is related to juveniles. In cetaceans, observation conditions can be difficult: while an adult female may be seen, its true breeding status can be difficult to observe with certainty. Young can be hidden by the female or missed because they are small. Such omissions can lead to an underestimation of breeding rates if a calf dies before it can be observed, or an overestimation of calf mortality rates if an offspring is alive but not sighted.

Detection issues in estimating demographic parameters are traditionally dealt with Capture–Recapture models (CR hereafter, Lebreton et al. 1992). These methods are largely used to provide unbiased estimates of population size or survival probability (Kendall & Pollock 1992), with a recent and growing focus on reproductive parameters for species breeding and calving on land (Desprez et al. 2014; Desprez et al. 2018 ; Garnier et al. 2016; Oosthuizen et al. 2019). Cetacean populations are however more difficult to study than species breeding on land, as

calving is at open sea, which poses specific challenges to estimate the reproductive parameters. Thus, the use of CR methods to study reproduction for those species is much less widespread (but see Cheney et al. 2019 and Rankin et al. 2014). The main constraint is the need for large datasets collected over several years on multiple animals that have been individually identified. Rankin et al. (2014) estimated calving intervals and breeding rate, as well as subadult and adult survival probability, but they do not account for uncertainty regarding breeding state assignment. Yet while a female observed with a calf is undoubtedly breeding, a female seen alone could be either non-breeding or breeding but its calf was undetected. Only a few studies accounted for reproductive status uncertainty for marine mammal species with underwater calving (Cheney et al. 2019 on bottlenose dolphins and Kendall et al. 2003 on manatees). In this study, we aimed to estimate female survival probability, age-dependent calf survival probability, and breeding probability, while accounting for detection probability and uncertainty in reproductive state assignment in cetacean populations. We also examined the impact of calf survival on the next breeding probability of a female, while considering age-related calf detection probability. To our knowledge, no previous publicly available study has accounted for calf age and fate in breeding probability in cetacean species; indeed, in small cetacean species, maternal care can last several years after a calf's birth (Oftedal 1997).

To this end, we studied a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population in France. Of cetacean species, the bottlenose dolphin is one of the most studied. While much information is available concerning its distribution and abundance (Currey et al. 2008, Laporta et al. 2016), reproductive parameters are more difficult to study, as it needs more field efforts and more detailed information on the reproductive state of the individuals. The vast majority of methods used to estimate reproductive parameters in this species did not account for detection probability (Baker et al. 2018 ; Brough et al. 2016 ; Haase and Schneider 2001; Tezanos-Pinto et al. 2014) and thus are subject to the detection issues we detailed above. To address this, we used multievent CR models (Pradel 2005) to estimate the probability of adult female survival and calf survival (age dependent), breeding probability (dependent on calf survival), female detection probability, and calf observation probability (given the state of the female, to account for uncertainty in breeding state assignment). For comparison, we also used a descriptive method based on Tezanos-Pinto et al. (2014) to estimate calf survival probability while not taking detection issues into account.

2. Methods

2.1. Sampling method and data collection

We studied a population of bottlenose dolphins inhabiting the French waters of the Normano-Breton Gulf in the English Channel (Figure 1). This population is resident year-round, and the individuals are located close to the coast (Gally 2014). The population size was estimated to be 389 individuals in 2016 (CI 95%: 367–412, Gally et al. 2018).

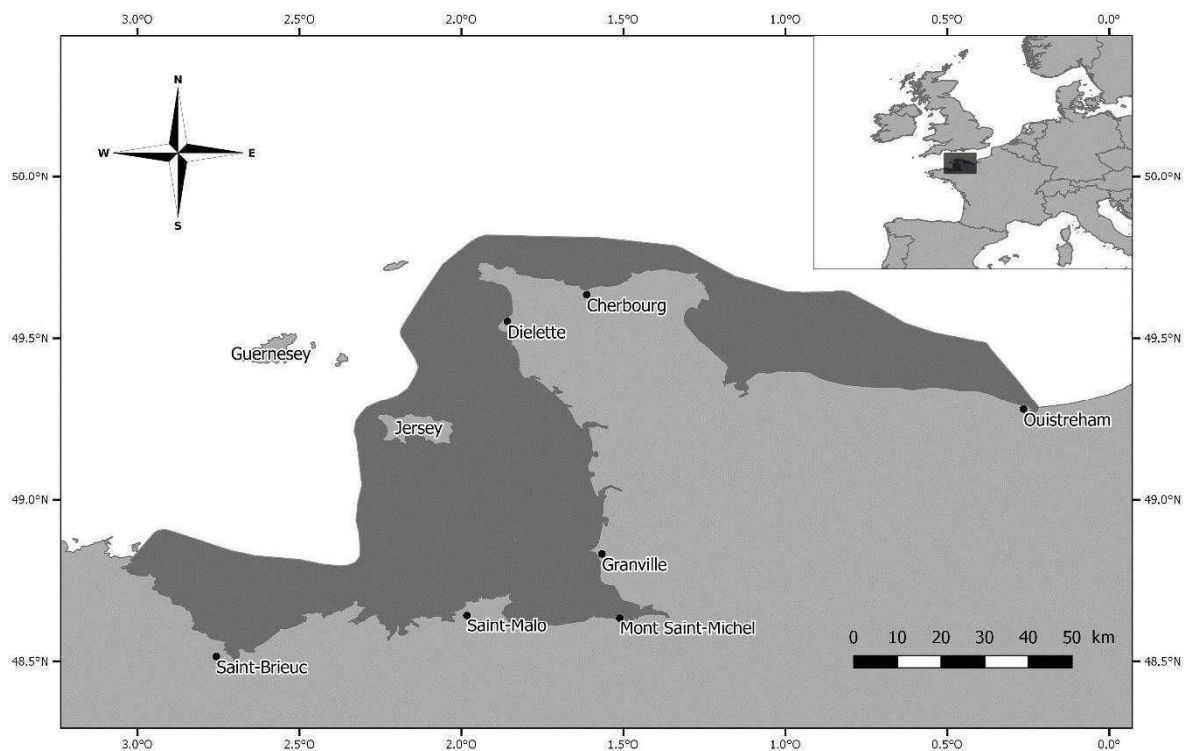


Figure 1: Map of the study area (dark grey) around the Normano-Breton Gulf off the northern coast of France, where surveys were carried out on the bottlenose dolphin population between 2004 and 2016. The 40-m bathymetric line defined the outer limit.

Each year from 2004 to 2016, we conducted dedicated boat surveys to survey the population. Some tests of systematic surveys were carried out in 2013 (unpublished results) but failed due to the large size of the area (approximately 7000 km², Gally 2014), the unpredictable weather conditions for observations and the constrained induced by port of departure. These conditions made difficult to plan for a systematic sampling protocol. Thus, we opted for opportunistic surveys. Nonetheless, we avoided going over the same way during consecutive boat trips, and we prioritized the less sampled zones when the weather was nice, so that the zone was almost

entirely covered each year. When a group of bottlenose dolphins was sighting, the boat approached the group slowly to allow photographs to be taken for identification. We tried to photograph all the animals in the group, and if young dolphins were present, efforts were made to have the young and the associated adult on the same picture. In this case, association means physical proximity, without space for another individual between the two animals. Sighting ended when all individuals were photographed or when the animals showed signs of boat avoidance or disturbance (e.g. extended diving, distancing, or other changes in behaviour).

Data was collected all year round, but we constrained the analysis to the period between July and November, which corresponds both to the birth peak (summer/autumn season, Mann et al. 2000) and the largest amount of data due to better weather conditions.

2.2. Photo identification

Using the photos, the individuals were identified based on scratches and notches on the dorsal fin, with some help from marks on the back and flanks. As young individuals usually don't have permanent mark, we only identified the adult female. An individual's sex was deduced by repeated association with a calf or by biopsy (previously done by Louis 2014, using the SRY plus ZFX/ZFY fragments amplification method described in Rosel 2003). For each resighting (identification in a photo) of a female, we document the presence or absence of a young individual, without identification of the young. They are easily distinguished from older animals by the size difference (Cheney, Wells, Barton, & Thompson, 2017), presence of foetal folds and lines, and infant position (Rossi et al. 2017). Thus, an identified female was classified as one of the following at each resighting: 'female alone', 'female with a young-of-the-year (YOY)' (age 0–1) or 'female with a calf' (over age 1). It was not possible to estimate the age of a young after age 1.

When a female was resighted several times between July and November of the same year, we grouped these information to keep the most relevant information on breeding status ("event" sensu multivalent CR method, see below) and to construct the CR histories. Hence, a female resighted at least once with a YOY was classified that year as a 'female observed with a YOY'. A female was classified as a 'female observed with a calf' when resighted at least twice with a calf, to limit the misclassification of a female mistakenly photographed next to a calf that was not hers. Since mother-calf association decreases with calf's age (Mann et al. 2000), an old calf

could sometimes be seen close to another adult. In all other situations, the female was classified as a ‘female alone’.

2.3. Multievent capture–recapture models

The multievent CR framework (Pradel 2005) distinguishes the visible layer (events that correspond to field observations) from the hidden layer (the true states). These observations can involve uncertainty regarding the latent state, modelled through the observation process. For instance, a breeding female could be misclassified as ‘alone’ if her YOY or calf was missed (e.g. if it was underwater when its mother surfaced, if there were too many individuals to see it, etc.).

In the model, we defined six possible states to characterize a female: her breeding status (‘NB’ for non-breeder or ‘B’ for breeder), the age of the offspring if she was breeding (four age classes: ‘YOY’ for a young-of-the-year, ‘c1’ for a 1-year-old calf, ‘c2’ for a 2-year-old calf or ‘c3’ for a 3-year-old calf, see Table 1), and a last possible state ‘D’ if the female was dead (Table 1). The “non-breeder” status meant that a female was not breeding a given year. The breeding status can change from year to year (see model description below). We assumed that a calf stayed with its mother until its third year (Mann et al. 2000), and that a given female could not have several young at the same time. This is corroborated by studies on calving intervals, which are estimated to be around 3 to 4 years in the bottlenose dolphin (Mann et al. 2000, Steiner & Bossley 2008, Fruet et al. 2015, Rossi et al. 2017). We defined four events that were coded in the capture histories: ‘0’ if a female was not resighted; ‘1’ if a female was sighted alone; ‘2’ if a female was with a YOY, and ‘3’ if a female was with a calf (over age 1).

At their first sighting, females could be in one of the five states (Figure 2: initial states of departure), excluding the ‘Dead’ state. They were entered in the dataset when they acquired distinctive natural markings and not according to a specific breeding state. The transition from one state to another from year t to $t+1$ was split into four steps, which were converted into transition matrices: (1) female survival, (2) young survival, (3) young ageing, and (4) breeding (Figure 2). Each step was conditional on all previous steps.

Table 1: The six states and the four intermediate states of the multievent model for reproductive status.

State description	
NB	Non-breeding adult female
Byoy	Breeding adult female with a young-of-the-year
Bc1	Breeding adult female with a 1-year-old calf
Bc2	Breeding adult female with a 2-year-old calf
Bc3	Breeding adult female with a 3-year-old calf
D	Dead female
Intermediate state description	
Byoy-D	Breeding adult female that had lost her young-of-the-year
Bc1-D	Breeding adult female that had lost her 1-year-old calf
Bc2-D	Breeding adult female that had lost her 2-year-old calf
Bc3-leave	Breeding adult female that raised her calf to the age of 3

The first matrix was 6*6 and included female survival probability from t to $t+1$. An adult female could survive with a probability of ϕ_a or die with a probability of $1-\phi_a$. This survival probability could depend on a female's state at t (Figure 2, step 1: adult female survival).

The second matrix was 6*9 and modelled the YOY and calf survival probability (Figure 2, step 2: young survival). It included the probability of offspring to survive ϕ_y or die $1-\phi_y$. When her offspring survived, the breeding female stayed in the same state, but when it died, she transitioned to an intermediate state (BYOY-D, Bc1-D or Bc2-D: 'D' here is dead offspring, Table 1). These intermediate states allowed us to keep the information about the death of young for the next matrices and to condition breeding probability to these states. For the 3-year-old calves, the survival probability could well be biased, as we could not discriminate between true mortality and calf emancipation from its mother (leading to a low association rate). To address this, we included an intermediate state, Bc3-leave (Table 1), and fixed survival probability to 1 as this parameter was unidentifiable.

The third matrix was 9×9 and allowed transitions in age class for young individuals (Figure 2, step 3: ageing). No parameters were estimated in this matrix as changes in age class for young was forced to 1 between t and $t+1$.

The fourth matrix was 9×6 and modelled breeding probability (Figure 2, step 4: breeding). It included the probability of giving birth γ or not $(1-\gamma)$ and could depend on the state of the female. Notably it could depend on whether a female was a non-breeder at t or had lost her offspring between t and $t+1$ (see the ‘young survival’ matrix).

Then the observation process, which linked events to states at time t , was split into two steps. The first step was a 6×6 matrix and modelled the detection probability ρ given the state of the female (Figure 2: detection). The second step was a 6×4 matrix and modelled the probability of observing a young individual δ or not $1-\delta$ for a breeding female (Figure 2: observation). We could not discriminate the age of a calf from the photos, so there were just two possible events for a breeding female with a calf between the age of 1 and 3: the calf was seen or not. However, the observation probability may differ between calf ages.

We started with a model in which all states have different values in initial probabilities (Π , Figure 2), adult and young survival (Φ_A and Φ_Y , Figure 2), breeding probabilities (Γ , Figure 2), adult and young detection probabilities (P and Δ , Figure 2). We included a temporal variation in an additive way for the adult detection probability (P), as sampling effort was not equal between years. We then adopted a sequential backward selection procedure from this general model that we progressively simplified. We began by first simplifying the observation process, then detection, adult female survival, young survival and, finally, breeding probability. The hypotheses tested for each parameter are presented in Table 2. They resulted in 19 models (see Appendix S1), which were ranked using Akaike information criteria adjusted for a small sample size (AICc, Burnham et al. 2002). We performed multi-state goodness-of-fit tests (GOF) using UCARE V2.3.2 software (Choquet et al. 2009a), and then fit the models in the E-SURGE V1.9.0 program (Choquet et al. 2009b). A description of their implementation in E-SURGE is available in Appendix S2.

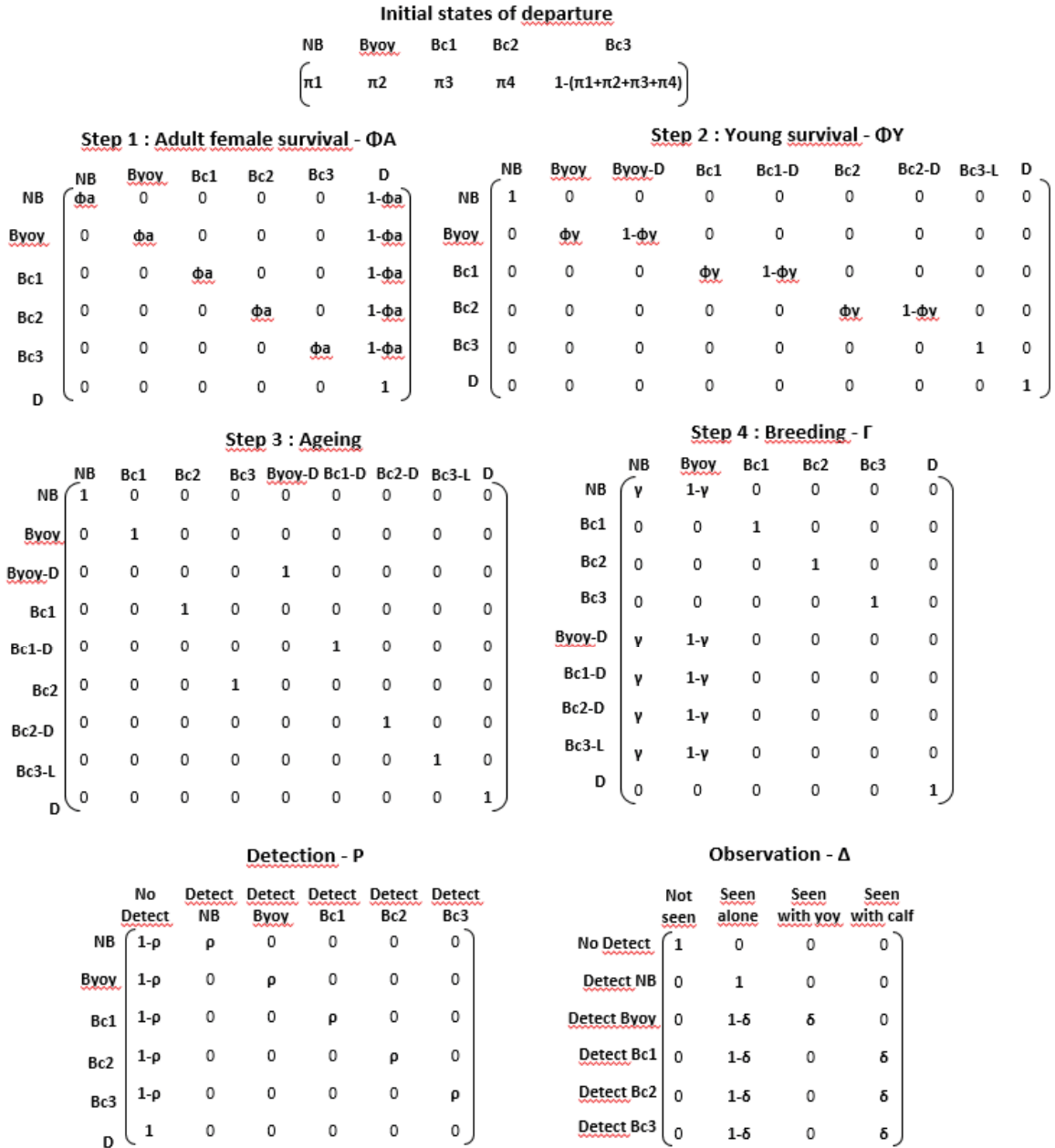


Figure 2: Modelling reproduction parameters for bottlenose dolphins: elementary matrices of state–state transitions and events (the states are described in Table 1). From the initial state of departure, the individual’s state was successively updated through four modelling steps: (1) adult female survival, (2) young survival, (3) young ageing and (4) breeding. The rows correspond to the departure state at time $t-1$ and the columns to the state of arrival at time t . The observation process was modelled with two steps: (1) detection and (2) observation.

Table 2: Detailed description of the assumptions tested for each parameter of the model. The meaning of abbreviations used is given in Table 1.

Parameter	Hypothesis	Abbreviations
Observation process (Δ)	Differed between a breeding female with YOY versus a breeding female with a calf	Byoy vs Bc1, Bc2 and Bc3
	Differed between a breeding female with a YOY or a 1-year-old calf versus a breeding female with an older calf	Byoy and Bc1 vs Bc2 and Bc3
	Equal for every breeding female	
Detection probability (P) (always with temporal variation as an additive effect)	Differed between a non-breeding female versus a female with a YOY versus a female with a calf	NB vs Byoy vs Bc1, Bc2 and Bc3
	Differed between a non-breeding female versus a female with a YOY or a 1-year-old calf versus a female with a 2- or 3- year-old calf	NB vs Byoy and Bc1 vs Bc2 and Bc3
	Differed between a non-breeding female or a female with a 2- or 3- year-old calf versus a female with a YOY or a 1-year-old calf	NB, Bc2 and Bc3 vs Byoy and Bc1
	Differed between a non-breeding female versus a female with young	NB vs Byoy, Bc1 Bc2 and Bc3
	Equal for all state	
	Equal for all state	
Adult survival (Φ_A)	Differed between a non-breeding female versus a breeding female	NB vs Byoy, Bc1 Bc2 and Bc3
	Equal for all state	
Young survival probability (Φ_Y)	Differed between YOY versus calf	Byoy vs Bc1 and Bc2
	Differed between YOY or 1-year-old calf versus a 2-year-old calf	Byoy and Bc1 vs Bc2
	Equal for all state	

Breeding probability (Γ)	Differed between a non-breeding female versus a female that lost a YOY or a calf versus a female that raised a calf to the age of 3	NB vs Byoy-D, Bc1-D and Bc2-D vs Bc3-leave
	Differed between a non-breeding female versus a female that lost a YOY or a 1-year-old calf versus a female that lost a 2-year-old calf or raised a calf to the age of 3	NB vs Byoy-D and Bc1-D vs Bc2-D and Bc3-leave
	Differed between a non-breeding female and a female that lost a 2-year-old calf or raised a calf to the age of 3 versus a female that lost a YOY or a 1-year-old calf	NB, Bc2-D and Bc3-leave vs Byoy-D and Bc1-D
	Differed between a non-breeding female versus a female that had a young	NB vs Byoy-D, Bc1-D, Bc2-D and Bc3-leave
	Equal for all state	

2.4. Estimation of parameters not dealing with detection issues

We estimated some reproductive parameters (e.g. young survival probability) with descriptive methods in order to compare them to the estimations provided by the CR multievent methods. The approach used in this study was derived from those described in Tezanos-Pinto et al. (2014). First-year calf survival probability was calculated as the number of observed YOY that survived their first year divided by the total number of YOY observed over the full study period. The same logic was applied for the second-year survival probability.

Like Tezanos-Pinto et al. (2014), we were unable to discriminate the age of the young more precisely than YOY or calf (age 1–3). For this reason, the dataset was filtered so it only retained the females sighted with young individuals since the YOY state, in order to determine the calf's age in subsequent resightings. When a female previously sighted with a calf was resighted alone, Tezanos-Pinto et al. (2014) assumed that the calf was dead as it did not reach weaning age. When a female was not resighted, the fate of the calf was unknown, so we did not consider this calf in the estimation of young survival probability using the descriptive approach.

3. Results

From 2004 to 2016, we carried out 379 surveys and made 486 sightings (see Appendix S3 for further details on the number of events and photos for each year). A total of 106 adult females were identified (96 by association with young and 10 by biopsy) and sighted on 13,347 identification photos taken during this period. Only 13 of these females were never sighted with offspring between July and November; their sex was confirmed by biopsy or when sighted with young between December and June.

The results of the GOF test showed no evidence of lack of fit ($\text{Chi}^2 = 88.945$, $p\text{-value} = 0.995$). In the initial model selection process, two parametrizations of the observation probability were very close in terms of AICc scores. We thus kept both and conducted two parallel selection processes, each based on one of the two combinations (all models, ranked by AICc, are shown in Appendix S1). The best model included the effect of offspring age on observation probability and survival probability, the effects of breeding status and additive temporal variation on the detection process, the effect of the fate of the previous calf on breeding probability, and no effect on adult survival probability.

The probability of missing an offspring when a female is actually breeding was high, and was greater for YOY than for calves. The probability of observing a YOY was estimated at 0.58 (95% CI 0.46–0.68) and of observing a calf at 0.79 (95% CI 0.59–0.90). The detection probabilities of offspring were clearly below 1 and varied strongly over time (between 0.32 and 0.94). The detection probability also differed depending on the state of the female (Figure 3): females with a YOY or a 1-year-old calf had a greater detection probability than non-breeding females or those with an older calf.

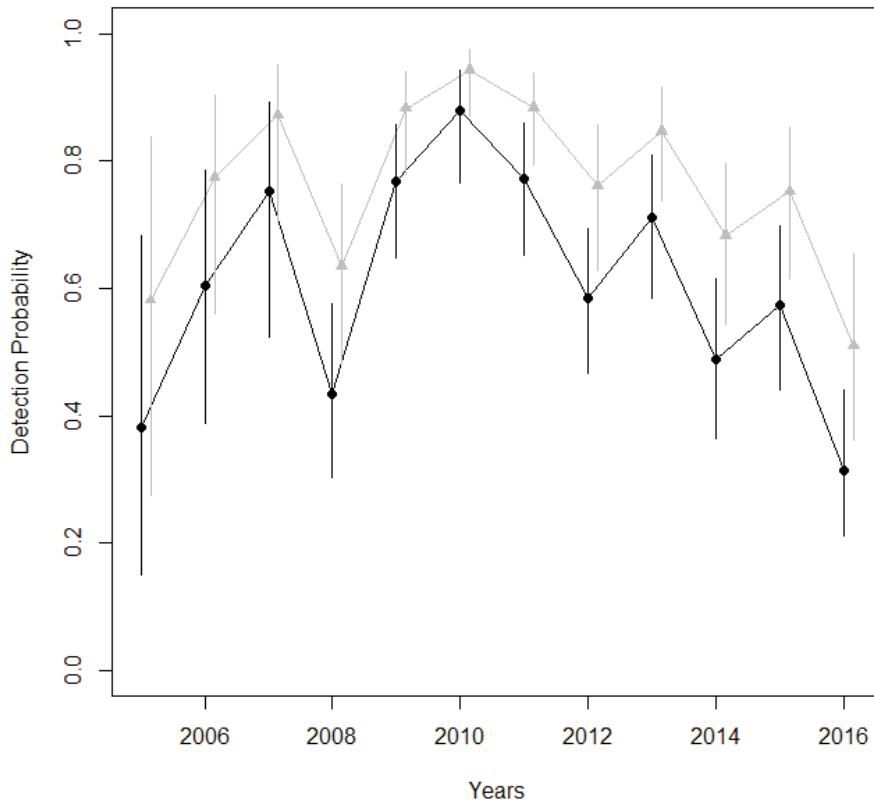


Figure 3: The detection probability of the adult female bottlenose dolphins in the study site (around the Normano-Breton Gulf in the English Channel) between 2005 and 2016. The black line shows the estimates for non-breeding females and breeding females with a 2- or 3-year-old calf. The grey line shows the estimates for breeding females with a YOY or a 1-year-old calf. Bars represent the 95% confidence intervals.

Female survival probability was estimated at 0.97 (95% CI 0.96–0.98) and did not differ between states. Young-of-the-year and 1-year-old calf survival was estimated at 0.66 (95% CI 0.51–0.79), while 2-year-old calf survival was estimated at 0.45 (95% CI 0.30–0.62).

Breeding probability varied depending on the breeding state: non-breeding females and females that had just lost their YOY or 1-year-old calf had a low probability of giving birth (0.33, 95% CI 0.26–0.42), whereas females that had lost their 2-year-old calf or raised it until the age of 3 had a greater probability of giving birth the next year (0.71, 95% CI 0.45–0.88).

Offspring survival probability estimated with the purely descriptive method was 0.53 (95% CI 0.42–0.63) for a YOY and 0.56 (95% CI 0.40–0.70) for a 1-year-old calf.

4. Discussion

4.1. Uncertainty in the observation process

The estimated detection probability was less than 1 for all states, with great variation between years certainly related to the heterogeneity in field effort among years. Indeed, the highest detection probabilities corresponded to the years with the greatest number of surveys (43 in 2010 and 39 in 2011), and the lowest to the years with few surveys (21 in 2005, 27 in 2008 and 21 in 2016). Furthermore, detection probabilities widely varied depending on state (from 0.32 to 0.94). A breeding female with a YOY or a 1-year-old calf had the highest detection probability (0.68 95% CI 0.54–0.80 in 2014), as compared to a non-breeding female or breeding female with a 2- or 3-year-old calf (0.49 95% CI 0.36–0.61 in 2014). This result may reflect observer bias, as there may have been a tendency to focus on females with a young calf in order to get accurate information on breeding status, resulting in taking less pictures of non-breeding females or females with an older calf. In terms of the observation probability of offspring (i.e. of seeing the young of a sighted breeding female), this was low for YOY (0.58, 95% CI 0.46–0.68), and while substantially higher for calves (0.79, 95% CI 0.59–0.90), both indicate that offspring were not always sighted with their mother. The notable difference in observation probability in these two age classes is a little perplexing, as the detection probability for a female with a YOY was higher than for a female with a calf. It is possible that this could be explained by the fact that ‘sighted’ in this study meant in reality ‘identified in pictures’. While observers made a greater effort to take pictures of females with a YOY (as reflected by the higher detection probability for these females), because of their small size (Rossi et al. 2017) and their proximity to their mother, which can mask them, YOY may remain unobserved in the pictures.

Imperfect detection of females and their young in turn affected the estimation of the other parameters. For example, the survival probability for a YOY or 1-year-old calf was estimated as 0.66 (95% CI 0.50–0.78) with the CR multievent framework. Yet the estimations using the descriptive method were much lower for the YOY (0.53 95% CI 0.42–0.63) and for the 1-year-old calf (0.56 95% CI 0.40–0.70). This discrepancy could be due to the fact that in the latter, when a female was seen alone, the calf was assumed dead, while it could have been alive and just not sighted. The CR approach revealed that 20% of the breeding females were sighted without their offspring, which indicates an underestimation of the offspring survival rate by the descriptive method.

These results illustrate the advantages of CR models in taking into account imperfect detection and unequal detection between states. In addition, employing a multievent framework in CR models allows the possibility of catching uncertainty in state assignment. Considering detection issues when estimating reproductive parameters has been recommended for terrestrial species (Beston 2011; Gaillard et al. 1998), but it is necessary for cetacean as well (Cheney et al. 2019; Rankin et al. 2014).

4.2. Adult female survival

The survival probability of adult females did not differ between states and was estimated at 0.97 (CI 0.96–0.98). This high survival rate for adult female is expected for long-lived mammals, for example in other populations of bottlenose dolphin: 0.96 in Scotland (95% CI 0.94–0.98, Arso Civil et al. 2019) and 0.94 in New Zeland (95% CI: 0.92–0.95, Currey et al. 2009). These rates are comparable to other CR studies on small cetaceans: orca (0.98, SE 0.01, Kuningas et al. 2013), and Indo-Pacific bottlenose dolphin (0.93, 95% CI 0.88-0.96, Dulau et al. 2017). We did not detect any effect of current reproduction status on survival probability. Trade-offs between life-history traits have been largely documented in theoretical studies (Stearns 1989), with the theory stating that a limited supply of resources should lead to a balance between life-history traits, as the energy invested in reproduction, for instance, would not be invested in maintenance or survival. Yet empirical studies have regularly demonstrated that such trade-offs are hard to detect in long-lived species (Moyes et al. 2011), since variation in individual quality could override the trade-off in normal conditions (Richard et al. 2017) and be observed only when environmental conditions are harsh (Garnier et al. 2016). Having said that, evidence of a trade-off between current and subsequent reproduction has been repeatedly reported in the literature on long-lived species (Beauplet et al. 2006), and these questions deserve further study focusing on potential inter-individual heterogeneity in cetaceans.

4.3. Offspring survival

The survival probability for a YOY or 1-year-old calf was estimated as 0.66 (CI 95% 0.50–0.78), and for a 2-year-old calf as 0.45 (CI 95% 0.29–0.61). Comparable survival probability for bottlenose dolphin YOYs has also been found in many other populations (some estimations are equivalent to ours, but most are higher, Table 3). Estimated survival probability between the age of 1 and 2 is rare, and is almost non-existent for survival between the age of 2 and 3

(Table 3), although some studies have estimated the probability of raising a calf until its third year (instead of its survival probability after the age of 2, Table 3). Our estimation of 1-year-old calf survival was in the range of the available estimations (Table 3), but the estimation for 2-year-old calf was much lower than calf's survival in other populations (Table 3). Yet, survival probability estimates between the age of 1 and 2 are rare and are almost non-existent for survival between the age of 2 and 3 (Table 3).

Higher survival of young calves than older ones have also been reported in other mammal species with late weaning (several years after birth), such as elephants (Young & Van Aarde 2010, Mumby et al. 2013) and great apes (Furuichi et al. 1998, Thompson et al. 2007). The weaning process is usually cited as a contributing factor for this declining survival. In the case of the bottlenose dolphin, weaning happens at around the age of 2 (Kastelein et al. 2002). This critical period involves leaving the mother's protection, stopping suckling to seek its own food, and socializing with other individuals (Lee, 1996). However, another process could have biased our estimation of YOY survival: very early offspring mortality. Of first-year young that do not survive, most seem to die during their first months of life (Mumby et al. 2013 for elephants, Henderson et al. 2014 for bottlenose dolphins). In this case, early mortality could have led to the overestimation of YOY survival probability and an underestimation of the proportion of breeding females, as we could have missed some newborns if they died before our surveys.

Table 1: Estimated apparent survival of YOY (young-of-the-year) and calves (age 1 and 2) in other bottlenose dolphin populations from selected studies.

	Species	Young apparent survival		
		YOY	1-year-old	2-year-old
Wells & Scott 1990	<i>Tursiops truncatus</i>	0.80 (SD 0.07)	-	-
Mann et al. 2000	<i>Tursiops sp</i>	0.71	0.82	0.97
Haase & Schneider 2001	<i>Tursiops truncatus</i>	0.8	-	-
Kogi et al. 2004	<i>Tursiops aduncus</i>	0.87	-	-
Steiner & Bossley 2008	<i>Tursiops aduncus</i>	0.70	0.54	-
Currey et al. 2009	<i>Tursiops sp</i>	0.86 (0.69–0.95)* 0.38 (0.21–0.58)*		
Henderson et al. 2014	<i>Tursiops truncatus</i>	0.67	To the age of 3: 0.4	
Tezanos-Pinto et al. 2014	<i>Tursiops truncatus</i>	0.66 (0.52-0.79)** 0.48 (0.34-0.63)**	0.85 (0.76-0.98)** 0.41 (0.25-0.59)**	-
Fruet et al. 2015	<i>Tursiops truncatus</i>	0.86 (0.75-0.92)	0.86 (0.75-0.92)	-
Robinson et al. 2017	<i>Tursiops truncatus</i>	From age 0 to 2 or 3: 0.83		
Rossi et al. 2017	<i>Tursiops truncatus</i>	0.75	-	-
Arso Civil et al. 2019	<i>Tursiops truncatus</i>	0.87 (0.79-0.92)	0.98 (0.78-0.99)	0.88 (0.71-0.96)
Cheney et al. 2019	<i>Tursiops truncatus</i>	0.78 (0.53–0.92)***	0.32 (0.19–0.48)	
		0.93 (0.82–0.98)***	0.55 (0.44–0.65)	

* Currey et al (2009), first period of the study, 1994-2001; and then the second period 2002-2008.

** Tezanos-Pinto et al. (2014) supposed that all calves never resighted were alive (first line) and then supposed that all calves never resighted were dead (second line).

*** Cheney et al (2019), first period of the study in 2001; then the second period in 2016.

4.4. *Breeding probability*

The best CR model showed that breeding probability depended on the previous reproductive state. Breeding probability was high for breeding females that had raised a calf to the age of 3 or lost a 2-year-old calf (0.71, CI 95% 0.45–0.88). Lower breeding probability was found for non-breeding females and breeding females that had lost a YOY or a 1-year-old calf (0.33, 95% CI 0.26–0.42). Similar results were found by Kendall et al. (2004) on manatees, in which the reproductive rate of females with a YOY was low (0.016, SE 0.015) and was higher for females with an older calf (0.38 SE 0.045). However, in contrast to our findings, they found that manatee females with no calf had a high reproductive rate, equal to a female with an older calf. Two factors may account for this discrepancy. First, in our study the non-breeding females may have been younger and older individuals, whose fecundity is often lower (inexperience and senescence, Beauplet et al. 2006). Second, it seems that the females that had lost offspring needed a resting period before investing in a new calf. The lactation period requires more energy than gestation (Kastelein et al. 2002 ; Lee 1996), hence the probability of a new birth is lower if an adult female loses an unweaned calf (as the female may need a resting period (Fedigan & Rose 1995). While two consecutive births for a given female have been reported in some studies (Kogi et al. 2004; Steiner & Bossley, 2008), these were occasional and seemed to involve only a few breeding females. In our dataset, consecutive sightings of YOY for a given female happened only six times over about 190 breeding attempts.

Adult female bottlenose dolphins invest heavily over several years to raise their offspring (Arso Civil et al. 2017), like other mammal species such as elephants (Lee, 1987) and chimpanzees (Van Lawick-Goodall 1968). Providing such intensive parental care may have an impact on the female's subsequent reproduction (cost of reproduction, Paterson et al. 2018), as well as other demographic traits (trade-offs) such as survival, which is the predominant trait for long-lived species. In this study, we did not observe a trade-off between current reproductive status and survival (see the 'Adult survival' section). We also did not detect a cost of the current reproduction on the next one. We would have expected a higher breeding probability for non-breeding females in case of a reproductive cost, but this was not the case here. The difference in breeding probabilities is likely to be explained by the age of the female or by heterogeneity in a female's quality in terms of breeding or offspring survival probabilities (Moyes et al. 2011, Richard et al. 2017). The models we used could easily be modified to incorporate heterogeneity and age effect if the amount of data was sufficient.

4.5. Perspectives

Despite its useful findings, our study suffers certain limitations that would deserve more attention in the future. First, the dataset consisted almost entirely of females that bred at least once. Indeed, as there is no sexual dimorphism in bottlenose dolphins, females were identified by their association with a YOY or a calf. Only 10 females with no association to a calf over the study period were included in our dataset. This could result in an overestimation of breeding probability, as females that never breed would not be accounted for in the analysis. Systematic genetic analysis might lower this potential bias. Second, we had no information on the age of the females, yet the literature on long-lived species cites many examples of age-related breeding and fecundity parameters (Moyes et al. 2011). Relying on natural markings for identification, which was necessary for resighting an animal over the years, may have led individuals of a certain age class or social status to be targeted, as the number of marks might be related to these parameters. Unfortunately, there is no easy solution to this problem, which is a limitation of all demographic analyses of cetacean populations. Some alternative to natural marks has recently emerged based on facial recognition of dolphins (Genov et al. 2018) and should be considered for identifying young animals in the future allowing for a more direct approach to estimate young survival probabilities.

5. Conclusion

Reproductive parameters are difficult to assess for long-lived species. Our results confirmed that considering imperfect detection via CR models was essential to obtain unbiased demographic parameters. In particular, multievent CR models can allow the simultaneous estimation of breeding probability, offspring survival probability and adult survival probability while accounting for uncertainty in reproductive status assignment. However, this method requires individual identification and, for long-lived species, multiple years of surveys. Such data are relatively rare in cetacean species.

The multievent CR framework we employed is highly flexible and could be easily modified to fit other situations and other taxa (marine or terrestrial) aiming at modelling reproductive parameters. For instance, individual heterogeneity in resighting probability (e.g. various behaviours to evade observation / camera trap) or in demographic traits can be easily incorporated using mixture models (Pledger & Phillpot 2008). While such CR models are commonly used to study survival and abundance (Kendall & Pollock 1992), they are much less

widespread to study reproduction. It is increasingly used for terrestrial species (Garnier et al. 2016) and marine species that breed on land (Desprez et al. 2014 ; Desprez et al. 2018; Garnier et al. 2016 ; Oosthuizen et al. 2019), but it is still rare for species breeding at sea (though see Cheney et al. 2019 and Rankin et al. 2014). We advocate for their systematic use in future studies on population dynamics to account for imperfect detection and state uncertainty assignment.

Data Accessibility Statement

The raw data are available in ObsenMer database (<http://www.obsenmer.org/>) and the CR matrix is available from the Dryad Digital Repository:

<https://doi.org/10.5061/dryad.5bh0587>.

Acknowledgements

We are grateful to the French Seine-Normandie Water Agency, the French Biodiversity Agency (AFB), the National Association of Research and Technology (ANRT), and the MAAF SA insurance for the funding enabling us to conduct this study. We would also like to thank Morgane Declerck for her invaluable help in analysing the huge number of dolphin identification pictures.

Author Contributions

PC, AB and CC conceived the ideas and designed methodology; FG collected the data; PC and CC analysed the data; PC and AB led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Literature Cited

Arso Civil M, Cheney B, Quick NJ, Islas-Villanueva V, Graves JA, Janik VM, Thompson PM, Hammond PS (2019) Variations in age- and sex-specific survival rates help explain population trend in a discrete marine mammal population. *Ecol Evol* 9:533–544.

Arso Civil M, Cheney B, Quick NJ, Thompson PM, Hammond PS (2017) A new approach to estimate fecundity rate from inter-birth intervals. *Ecosphere* 8.

Bailey LL, Kendall WL, Church DR, Wilbur HM (2004) Estimating survival and breeding probability for pond-breeding amphibians: A modified robust design. *Ecology* 85:2456–2466.

Baker I, O'Brien J, McHugh K, Berrow S (2018) Female reproductive parameters and population demographics of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Shannon Estuary, Ireland. *Mar Biol* 165:15.

Beauplet G, Barbraud C, Dabin W, Küssener C, Guinet C (2006) Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: Evidence of senescence and individual quality. In: *Oikos*. Munksgaard International Publishers, p 430–441

Beston JA (2011) Variation in life history and demography of the American black bear. *J Wildl Manage* 75:1588–1596.

Brough TE, Henderson S, Guerra M, Dawson SM (2016) Factors influencing heterogeneity in female reproductive success in a Critically Endangered population of bottlenose dolphins. *Endanger Species Res* 29:255–270.

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. SpringerScience & Business Media, New York.

Caswell H (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates.

Cheney B, Wells RS, Barton TR, Thompson PM (2017) Laser photogrammetry reveals variation in growth and early survival in free-ranging bottlenose dolphins. *Anim Conserv*:1–10.

Cheney BJ, Thompson PM, Cordes LS (2019) Increasing trends in fecundity and calf survival of bottlenose dolphins in a marine protected area. *Sci Rep* 9:1–9.

Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM, Pradel R (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography (Cop)* 32:1071–1074.

Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b) Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer Boston, p 845–865

Currey RJC, Dawson SM, Slooten E, Schneider K, Lusseau D, Boisseau OJ, Haase P, Williams JA (2009) Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in doubtful sound,

New Zealand: An information theoretic approach to assessing the role of human impacts. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 19:658–670.

Currey RJC, Rowe LE, Dawson SM, Slooten E (2008) Abundance and demography of bottlenose dolphins in Dusky Sound, New Zealand, inferred from dorsal fin photographs. *New Zeal J Mar Freshw Res* 42:439–449.

Desprez M, Gimenez O, McMahon CR, Hindell MA, Harcourt RG (2018) Optimizing lifetime reproductive output: Intermittent breeding as a tactic for females in a long-lived, multiparous mammal. *J Anim Ecol* 87:199–211.

Desprez M, Harcourt R, Hindell MA, Cubaynes S, Gimenez O, McMahon CR (2014) Age-specific cost of first reproduction in female southern elephant seals. *Biol Lett* 10:20140264–20140264.

Dulau V, Estrade V, Fayan J (2017) Identifying key demographic parameters of a small island-associated population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Reunion, Indian Ocean). *PLoS One* 12:1–19.

Fedigan LM, Rose LM (1995) Interbirth interval variation in three sympatric species of neotropical monkey. *Am J Primatol* 37:9–24.

Fruet PF, Genoves RC, Möller LM, Botta S, Secchi ER (2015) Using mark-recapture and stranding data to estimate reproductive traits in female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of the Southwestern Atlantic Ocean. *Mar Biol* 162:661–673.

Furuichi T, Idani G, Ihobe H, Kuroda S, Kitamura K, Mori A, Enomoto T, Okayasu N, Hashimoto C, Kano T (1998) Population Dynamics of Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *Int J Primatol* 19:1029–1043.

Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: Variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol Evol* 13:58–63.

Gaillard JM, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.

Gally F (2014) Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013.

Gally F, Couet P, de Riedmatten L (2018) Suivi de la population des grands dauphins sédentaires en mer de la Manche.

Garnier A, Gaillard J-M, Gauthier D, Besnard A (2016) What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecol Soc Am* 97:205–214.

Genov T, Centrih T, Wright AJ, Wu GM (2018) Novel method for identifying individual cetaceans using facial features and symmetry: A test case using dolphins. *Mar Mammal Sci* 34:514–528.

- Genovart M, Oro D, Tenan S (2018) Immature survival, fertility and density-dependence drive global population dynamics in a long-lived species. *Ecology*.
- Haase P a, Schneider K (2001) Birth demographics of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Doubtful Sound, Fjorland, New Zealand- preliminary findings. *New Zeal J Mar Freshw Res* 35:675–680.
- Henderson SD, Dawson SM, Currey RJC, Lusseau D, Schneider K (2014) Reproduction, birth seasonality, and calf survival of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand. *Mar Mammal Sci* 30:1067–1080.
- Herzing DL (1997) The life history of free-ranging Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*): Age classes, color phases, and female reproduction. *Mar Mammal Sci* 13:576–595.
- Kastelein RA, Vaughan N, Walton S, Wiepkema PR (2002) Food intake and body measurements of Atlantic bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in captivity. *Mar Environ Res* 53:199–218.
- Kendall WL, Hines JE, Nichols JD (2003) Adjusting multistate capture-recapture models for misclassification bias: manatee breeding propotions. *Ecology* 84:1058–1066.
- Kendall WL, Langtimm CA, Beck CA, Runge MC (2004) Capture-recapture analysis for estimating manatee reproductive rates. *Mar Mammal Sci* 20:424–437.
- Kendall WL, Pollock KH (1992) The Robust Design in Capture-Recapture Studies: A Review and Evaluation by Monte Carlo Simulation. In: *Wildlife 2001: Populations*. McCullough DR, Barrett RH (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 31–43
- Kogi K, Hishii T, Imamura A, Iwatani T, Dudzinski M (2004) Demographic Parameters of Indo-Pacific Bottlenose Dolphins (*Tursiops aduncus*) Around Mikura Island , Japan. *Mar Mammal Sci* 20:510–526.
- Kroon H de, Plaisier A, Groenendael J van, Caswell H (1986) Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology* 67:1427–1431.
- Kuningas S, Similä T, Hammond PS (2013) Population size, survival and reproductive rates of northern Norwegian killer whales (*Orcinus orca*) in 1986–2003. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 94:1–15.
- Laporta P, Fruet PF, Secchi ER (2016) First estimate of common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) (Cetacea, Delphinidae) abundance off Uruguayan Atlantic coast. *Lat Am J Aquat Mamm* 11:144–154.
- Van Lawick-Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Anim Behav Monogr* 1:161–311.
- Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecol Monogr* 62:67–118.

- Lee P (1996) The Meanings of Weaning: Growth, Lactation, and Life History. *Evol Anthropol* 6505:87–96.
- Lee PC (1987) Allomothering among African elephants. *Anim Behav* 35:278–291.
- Louis M (2014) Social, ecological and genetic structures of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton gulf and in the North-East Atlantic
- Manlik O, Lacy RC, Sherwin WB (2018) Applicability and limitations of sensitivity analyses for wildlife management. *J Appl Ecol* 55:1430–1440.
- Manlik O, McDonald JA, Mann J, Raudino HC, Bejder L, Krützen M, Connor RC, Heithaus MR, Lacy RC, Sherwin WB (2016) The relative importance of reproduction and survival for the conservation of two dolphin populations. *Ecol Evol* 6:3496–3512.
- Mann J, Connor RC, Barre LM, Heithaus MR (2000) Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behav Ecol* 11:210–219.
- Moyes K, Morgan B, Morris A, Morris S, Clutton-Brock T, Coulson T (2011) Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. *J Anim Ecol* 80:456–465.
- Mumby HS, Courtiol A, Mar KU, Lummaa V (2013) Birth seasonality and calf mortality in a large population of Asian elephants. *Ecol Evol* 3:3794–3803.
- Oftedal OT (1997) Lactation in Whales and Dolphins: Evidence of Divergence Between Baleen- and Toothed-Species. *J Mammary Gland Biol Neoplasia* 2:205–230.
- Oli MK, Dobson FS (2003) The Relative Importance of Life-History Variables to Population Growth Rate in Mammals: Cole’s Prediction Revisited. *Am Nat* 161:422–440.
- Oosthuizen WC, Pradel R, Bester MN, de Bruyn PJN (2019) Making use of multiple surveys: Estimating breeding probability using a multievent-robust design capture–recapture model. *Ecol Evol* 9:836–848.
- Paterson JT, Rotella JJ, Link WA, Garrott R (2018) Variation in the vital rates of an Antarctic marine predator: the role of individual heterogeneity. *Ecology* 99:2385–2396.
- Pledger S, Phillpot P (2008) Using Mixtures to Model Heterogeneity in Ecological Capture-Recapture Studies. *Biometrical J* 50:1022–1034.
- Ponchon A, Iliszko L, Grémillet D, Tveraa T, Boulinier T (2017) Intense prospecting movements of failed breeders nesting in an unsuccessful breeding subcolony. *Anim Behav* 124:183–191.
- Pradel R (2005) Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442–447.
- Rankin RW, Maldini D, Kaufman G (2014) Bayesian estimate of Australian humpback whale calving interval under sparse resighting rates: 1987-2009. *J Cetacean Res Manag* 13:109–121.

- Richard Q, Toïgo C, Appolinaire J, Loison A, Garel M (2017) From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore. *J Anim Ecol* 86:1497–1509.
- Richman NI, Gibbons JM, Turvey ST, Akamatsu T, Ahmed B, Mahabub E, Smith BD, Jones JPG (2014) To See or Not to See: Investigating Detectability of Ganges River Dolphins Using a Combined Visual-Acoustic Survey. *PLoS One* 9:e96811.
- Robinson KP, Sim TMC, Culloch RM, Bean TS, Cordoba Aguilar I, Eisfeld SM, Filan M, Haskins GN, Williams G, Pierce GJ (2017) Female reproductive success and calf survival in a North Sea coastal bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population. *PLoS One* 12:e0185000.
- Rosel PE (2003) PCR-based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conserv Genet* 4:647–649.
- Rossi A, Scordamaglia E, Bellingeri M, Gnone G, Nuti S, Salvioli F, Santangelo G, Scordamaglia E, Bellingeri M, Gnone G, Nuti S, Salvioli F (2017) Demography of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Mammalia : Delphinidae) in the Eastern Ligurian Sea (NW Mediterranean): quantification of female reproductive parameters. *Eur Zool J* 84:294–302.
- Smultea MA (1994) Segregation by humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) cows with a calf in coastal habitat near the island of Hawaii. *Can J Zool* 72:805–811.
- Stearns SC (1989) Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct Ecol* 3:259–268.
- Steiner A, Bossley M (2008) Some reproductive parameters of an estuarine population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Aquat Mamm* 34:84–92.
- Tezanos-Pinto G, Constantine R, Mourão F, Berghan J, Scott Baker C (2014) High calf mortality in bottlenose dolphins in the bay of islands, New Zealand—a local unit in decline. *Mar Mammal Sci* 31:540–559.
- Thompson ME, Kahlenberg SM, Gilby IC, Wrangham RW (2007) Core area quality is associated with variance in reproductive success among female chimpanzees at Kibale National Park. *Anim Behav* 73:501–512.
- Wells RS, Scott MD (1990) Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques.
- Young KD, Van Aarde RJ (2010) Density as an explanatory variable of movements and calf survival in savanna elephants across southern Africa. *J Anim Ecol* 79:662–673.

Chapitre 1

Annexes

APPENDIX S1: Models from the two selection procedures. In the initial model selection process, two parametrizations of the observation probability were very close in terms of AICc scores. We thus kept both and carried out two parallel selection processes, each with one of the two combinations.

Model abbreviations:

ΦA: adult female survival

ΦY: YOY and calf survival

Γ: breeding probability

P: detection probability

Δ: offspring observation probability

“.”: all equal

“allStates”: all different

NB: non-breeding female

Byoy: breeding female with a YOY

Bc1: breeding female with a 1-year-old calf

Bc1-D: breeding female that lost a 1-year-old calf

Bc2: breeding female with a 2-year-old calf

Bc2-D: breeding female that lost a 2-year-old calf

Bc3: breeding female with a 3-year-old calf

Bc3-L: breeding female that raises a calf to the age of 3

t: additive time effect on capture

Appendix S1: Table S1: Models from the first selection procedure, in which we kept $\Delta(\cdot)$ for the observation hypothesis.

Rank	Model	Np	AICc	$\Delta AICc$
1	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy Bc1 vs Bc2}), \Gamma(\text{NB Bc2-D Bc3-L vs Byoy-D Bc1-D}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	23	2358.93	0.00
2	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy Bc1 vs Bc2}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy-D Bc1}), \Delta(\cdot)$	26	2360.35	1.42
3	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy Bc1 vs Bc2}), \Gamma(\text{NB vs Byoy-D Bc1-D Bc2D Bc3-L}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	23	2360.61	1.68
4	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy Bc1 vs Bc2}), \Gamma(\text{NB vs Bc2-D Bc3-L vs Byoy-D Bc1-D}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	24	2360.70	1.77
5	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy Bc1 vs Bc2}), \Gamma(\text{NB vs Byoy-D Bc1-D Bc2-D vs Bc3-L}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	24	2361.42	2.49
6	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy vs Bc1 Bc2}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	26	2361.54	2.61
7	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{allStates}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	27	2362.03	3.10
8	$\Phi A(\text{NB vs Byoy Bc1 Bc2 Bc3}), \Phi Y(\text{allStates}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	28	2364.08	5.15
9	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\cdot), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	25	2364.11	5.18
10	$\Phi A(\cdot), \Phi Y(\text{Byoy Bc1 vs Bc2}), \Gamma(\cdot), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	22	2366.79	7.86
11	$\Phi A(\text{allStates}), \Phi Y(\text{allStates}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1}), \Delta(\cdot)$	31	2368.17	9.24
12	$\Phi A(\text{allStates}), \Phi Y(\text{allStates}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB vs Byoy Bc1 vs Bc2 Bc3}), \Delta(\cdot)$	32	2370.01	11.08
13	$\Phi A(\text{allStates}), \Phi Y(\text{allStates}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{allStates}), \Delta(\cdot)$	34	2372.02	13.09
14	$\Phi A(\text{allStates}), \Phi Y(\text{allStates}), \Gamma(\text{allStates}), \mathbf{P}(t, \text{NB vs Byoy Bc1 Bc2 Bc3}), \Delta(\cdot)$	31	2372.36	13.43

15	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), \mathbf{P} (t, allStates), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	35	2372.90	13.97
16	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), \mathbf{P} (t, NB vs Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3), Δ (.)	32	2374.00	15.07
17	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), \mathbf{P} (t, .), Δ (.)	30	2374.21	15.28
18	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), \mathbf{P} (t, allStates), Δ (Byoy Bc1 vs Bc2 Bc3)	35	2374.24	15.31
19	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), \mathbf{P} (t, allStates), Δ (allStates)	37	2377.23	18.30

Appendix S1: Table S2: Models from the second selection procedure, in which we kept Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3) for the observation hypothesis.

Rank	Model	Np	AICc	Δ AICc
1	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (Byoy Bc1 vs Bc2), Γ (NB Bc2-D Bc3-L vs Byoy-D Bc1-D), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	24	2356.81	0
2	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (Byoy Bc1 vs Bc2), Γ (NB vs Bc2-D Bc3-L vs Byoy-D Bc1-D), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	25	2358.88	2.07
3	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (Byoy Bc1 vs Bc2), Γ (allStates), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	27	2360.15	3.34
4	$\Phi A (\cdot), \Phi Y (\cdot), \Gamma$ (allStates), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	26	2360.35	3.54
5	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (Byoy vs Bc1 Bc2), Γ (allStates), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	27	2361.13	4.32
6	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (allStates), Γ (allStates), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	28	2362.18	5.37
7	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (Byoy Bc1 vs Bc2), Γ (NB vs Byoy-D Bc1-D Bc2D Bc3-L), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	24	2362.38	5.57
8	$\Phi A (\cdot), \Phi Y$ (Byoy Bc1 vs Bc2), Γ (NB vs Byoy-D Bc1-D Bc2-D vs Bc3-L), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	25	2363.57	6.76

9	ΦA (NB vs Byoy Bc1 Bc2 Bc3), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	29	2364.28	7.47
10	ΦA (.), ΦY (Byoy Bc1 vs Bc2), Γ (.), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	23	2365.68	8.87
11	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, NB Bc2 Bc3 vs Byoy Bc1), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	32	2367.88	11.07
12	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, NB vs Byoy Bc1 vs Bc2 Bc3), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	33	2369.78	12.97
13	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, NB vs Byoy Bc1 Bc2 Bc3), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	32	2370.47	13.66
14	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, .), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	31	2371.66	14.85
15	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, allStates), Δ (.)	34	2372.02	15.21
16	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, NB vs Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	33	2372.56	15.75
17	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, allStates), Δ (Byoy vs Bc1 Bc2 Bc3)	35	2372.90	16.09
18	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, allStates), Δ (Byoy Bc1 vs Bc2 Bc3)	35	2374.24	17.43
19	ΦA (allStates), ΦY (allStates), Γ (allStates), P (t, allStates), Δ (allStates)	37	2377.23	20.42

APPENDIX S2: Implementation of the multievent CR models in the E-SURGE program (E-SURGE can be downloaded free from the CEFE website: <http://www.cefe.cnrs.fr/en/biostatistics-and-biology-of-populations/software>).

First, we defined the states and events and provided the structure of the transition matrices using the GEPAT interface. The GEPAT structure remains the same for all models. The hypotheses were tested with the GEMACO interface. The symbol ‘*’ indicates the complement of the sum of a row, while the symbol ‘-’ indicates inactive cells corresponding to a probability of 0. Note that the same letter in two cells does not imply equality in parameter values.

Initial states of departure

	1	2	3	4	5
1	p	p	p	p	*

Initial states of departure

All states were considered, except the state ‘Dead’, which does not appear in GEPAT by default.

- 1: **NB** = non-breeding female
- 2: **Byoy** = breeding female with a young-of-the-year (YOY)
- 3: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf (c1)
- 4: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf (c2)
- 5: **Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf (c3)

Step 1: Adult female survival

	1	2	3	4	5	6
1	s	-	-	-	-	*
2	-	s	-	-	-	*
3	-	-	s	-	-	*
4	-	-	-	s	-	*
5	-	-	-	-	s	*
6	-	-	-	-	-	*

Step 1: Adult female survival

The six departure states (in rows) considered in this matrix were:

- Row 1: **NB** = non-breeding female alive at time $t-1$
- Row 2: **Byoy** = breeding female alive at time $t-1$ with a YOY

- Row 3: **Bc1** = breeding female alive at time $t-1$ with a 1-year-old calf
- Row 4: **Bc2** = breeding female alive at time $t-1$ with a 2-year-old calf
- Row 5: **Bc3** = breeding female alive at time $t-1$ with a 3-year-old calf
- Row 6: **D** = dead female at time $t-1$

The six arrival states (in columns) considered were:

- Column 1: **NB** = non-breeding female alive at time t
- Column 2: **Byoy** = breeding female alive at time t with a YOY
- Column 3: **Bc1** = breeding female alive at time t with a 1-year-old calf
- Column 4: **Bc2** = breeding female alive at time t with a 2-year-old calf
- Column 5: **Bc3** = breeding female alive at time t with a 3-year-old calf
- Column 6: **D** = dead female at time t

Step 2: Offspring survival

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	*	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	y	*	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	y	*	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	y	*	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-	*	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Step 2: Offspring survival

The six departure states (in rows) considered in this matrix were:

- Row 1: **NB** = non-breeding female at time $t-1$
- Row 2: **Byoy** = breeding female with a YOY alive at time $t-1$
- Row 3: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf alive at time $t-1$
- Row 4: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf alive at time $t-1$
- Row 5: **Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf alive at time $t-1$
- Row 6: **D** = dead female at time $t-1$

The nine arrival states (in columns) considered were:

- Column 1: **NB** = non-breeding female at time t
- Column 2: **Byoy** = breeding female with a YOY alive at time t
- Column 3: **Byoy-D** = breeding female with a dead YOY at time t
- Column 4: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf alive at time t

- Column 5: **Bc1-D** = breeding female with a dead 1-year-old calf at time t
- Column 6: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf alive at time t
- Column 7: **Bc2-D** = breeding female with a dead 2-year-old calf at time t
- Column 8: **Bc3-L** = breeding female with an emancipated 3-year-old calf (i.e. had left the mother) at time t
- Column 9: **D** = dead female at time t

Step 3: Ageing

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	*	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	*	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	*	-	-	-	-
4	-	-	*	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	*	-	-	-
6	-	-	-	*	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	*	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	*	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Step 3: Ageing

This matrix allowed offspring to transition in age class. No parameters were estimated in this matrix as changes in age class for calves was forced to 1 (*) between t and $t+1$.

The nine departure states (in rows) considered in this matrix were:

- Row 1: **NB** = non-breeding female at time $t-1$
- Row 2: **Byoy** = breeding female with a YOY alive at time $t-1$
- Row 3: **Byoy-D** = breeding female with a dead YOY at time $t-1$
- Row 4: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf alive at time $t-1$
- Row 5: **Bc1-D** = breeding female with a dead 1-year-old calf at time $t-1$
- Row 6: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf alive at time $t-1$
- Row 7: **Bc2-D** = breeding female with a dead 2-year-old calf at time $t-1$
- Row 8: **Bc3-L** = breeding female with an emancipated 3-year-old calf (i.e. had left the mother) at time $t-1$
- Row 9: **D** = dead female at time $t-1$

The nine arrival states (in columns) considered were:

- Column 1: **NB** = non-breeding female at time t

- Column 2: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf alive at time t
- Column 3: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf alive at time t
- Column 4: **Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf alive at time t
- Column 5: **Byoy-D** = breeding female with a dead YOY at time t
- Column 6: **Bc1-D** = breeding female with a dead 1-year-old calf at time t
- Column 7: **Bc2-D** = breeding female with a dead 2-year-old calf at time t
- Column 8: **Bc3-L** = breeding female with an emancipated 3-year-old calf (i.e. had left the mother) at time t
- Column 9: **D** = dead female at time t

Step 4: Breeding

	1	2	3	4	5	6
1	*	r	-	-	-	-
2	-	-	*	-	-	-
3	-	-	-	*	-	-
4	-	-	-	-	*	-
5	*	r	-	-	-	-
6	*	r	-	-	-	-
7	*	r	-	-	-	-
8	*	r	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	*

Step 4: Breeding

The nine departure states (in rows) considered in this matrix were:

- Row 1: **NB** = non-breeding female at time t
- Row 2: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf alive at time t
- Row 3: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf alive at time t
- Row 4: **Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf alive at time t
- Row 5: **Byoy-D** = breeding female with a dead YOY at time t
- Row 6: **Bc1-D** = breeding female with a dead 1-year-old calf at time t
- Row 7: **Bc2-D** = breeding female with a dead 2-year-old calf at time t
- Row 8: **Bc3-L** = breeding female with an emancipated 3-year-old calf (i.e. had left the mother) at time t
- Row 9: **D** = dead female at time t

The six arrival states (in columns) considered were:

- Column 1: **NB** = non-breeding female at time t
- Column 2: **Byoy** = breeding female with a YOY at time t
- Column 3: **Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf at time t
- Column 4: **Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf at time t
- Column 5: **Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf at time t
- Column 6: **D** = dead female at time t

Detection

	1	2	3	4	5	6
1	*	p	-	-	-	-
2	*	-	p	-	-	-
3	*	-	-	p	-	-
4	*	-	-	-	p	-
5	*	-	-	-	-	p
6	*	-	-	-	-	-

Detection

Detection probability given the state of the female.

The six departure states (in rows) considered in this matrix were:

- Row 1: **NB** = non-breeding female at time t
- Row 2: **Byoy** = breeding female at time t with a YOY
- Row 3: **Bc1** = breeding female at time t with a 1-year-old calf
- Row 4: **Bc2** = breeding female at time t with a 2-year-old calf
- Row 5: **Bc3** = breeding female at time t with a 3-year-old calf
- Row 6: **D** = dead female at time t

The six arrival states (in columns) considered were:

- Column 1: **Not detected**
- Column 2: **Detect NB** = non-breeding female detected at time t
- Column 3: **Detect Byoy** = breeding female with a YOY detected at time t
- Column 4: **Detect Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf detected at time t
- Column 5: **Detect Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf detected at time t
- Column 6: **Detect Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf detected at time t

Observation

	1	2	3	4
1	*	-	-	-
2	-	*	-	-
3	-	*	e	-
4	-	*	-	e
5	-	*	-	e
6	-	*	-	e

Observation

Probability of observing the offspring of detected breeding females.

The six departure states (in rows) considered in this matrix are:

- Row 1: **Not detected**
- Row 2: **Detect NB** = non-breeding female detected at time t
- Row 3: **Detect Byoy** = breeding female with a YOY detected at time t
- Row 4: **Detect Bc1** = breeding female with a 1-year-old calf detected at time t
- Row 5: **Detect Bc2** = breeding female with a 2-year-old calf detected at time t
- Row 6: **Detect Bc3** = breeding female with a 3-year-old calf detected at time t

The four possible events (in columns) were:

- Column 1: **0** = not sighted at time t
- Column 2: **1** = female sighted alone at time t
- Column 3: **2** = female sighted with a YOY at time t
- Column 4: **3** = female sighted with a calf (between the age of 1 and 3) at time t

Next, the GEMACO interface allowed effects of interest to be specified for each parameter (e.g. female survival, young survival, breeding, detection and observation). We tested the following hypotheses on the model.

Step 1: Female survival

- (1) all states different
from

(2) survival probability depended on breeding state (non-breeding female versus breeding female)

from(1,2:5)

(3) constant survival probability (no difference between states)

i

Step 2: Young survival

(1) all states different

from

(2) differs between YOY versus calf

from(2,3 4)

(3) differs between YOY or 1-year-old calf versus 2-year-old calf

from(2 3,4)

(4) equal for all young

i

Step 3: Ageing

No parameters were estimated in this matrix as changes in age class for calves was forced to 1 (*) between t and $t+1$. Gemaco information: **i**

Step 4: Breeding

(1) all states different

from

(2) differs between non-breeding females versus females that lost a YOY or a calf versus females that raised a calf to the age of 3

from(1,5 6 7,8)

(3) differs between non-breeding females versus females that lost a YOY or a 1-year-old calf versus females that lost a 2-year-old calf or raised a calf to the age of 3

from(1, 5 6, 7 8)

(4) differs between non-breeding females and females that lost a 2-year-old calf or raised a calf to the age of 3 versus females that lost a YOY or a 1-year-old calf

from(1 5 6, 7 8)

(5) differs between non-breeding females versus females that had offspring (dead or raised)

from(1,5:8)

(6) breeding probability equal for all states

i

Detection

We included a temporal variation (t) in an additive way for the detection probability, as sampling was not equal between years.

(1) all states different

firste+nexte.[from+t]

(2) differs between non-breeding females versus females with a YOY versus females with a calf (age 1 to 3)

firste+nexte.[from(1,2,3 4 5)+t]

(3) differs between non-breeding females versus females with a YOY or a 1-year-old calf versus females with a 2- or 3-year-old calf

firste+nexte.[from(1,2 3,4 5)+t]

(4) differs between non-breeding females or females with a 2- to 3-year-old calf versus females with a YOY or 1-year-old calf

firste+nexte.[from(1 4 5,2 3)+t]

(5) differs between non-breeding females versus females with offspring (YOY or calf)

firste+nexte.[from(1,2:5)+t]

(6) detection probability equal for all states

firste+nexte.[i+t]

Observation

(1) all states different

from

(2) differs between a breeding female with a YOY versus a breeding female with a calf (age 1 to 3)

from(3, 4 5 6)

(3) differs between a breeding female with a YOY or a 1-year-old calf versus a breeding female with an older calf

from(3 4,5 6)

(4) equal for every breeding female

i

APPENDIX S4: For each year of the study (from 2004 to 2016, in the period between July and November), details on event occurrence (event 1 = female sighted alone; event 2 = female sighted with a young-of-the-year; event 3 = female sighted with a calf between the ages of 1 and 3), the number of sighted females (a total of 106 females were sighted over the full study period), and the number of identification photos analyzed.

Year	Occurrence event 1	Occurrence event 2	Occurrence event 3	Sighted females	Number of photos
2004	10	0	1	11	74
2005	11	1	7	19	423
2006	13	0	7	20	275
2007	35	19	6	60	1793
2008	24	7	19	50	1057
2009	49	7	22	78	2229
2010	48	18	21	87	3179
2011	35	15	28	78	1179
2012	36	8	17	61	666
2013	32	15	23	70	1239
2014	29	11	11	51	839
2015	39	9	8	56	283
2016	21	4	8	33	111
Total	382	114	178	674	13347

Discussion

La méthode utilisée dans ce premier chapitre permet de corriger les estimations des paramètres démographiques pour la détectabilité imparfaite des femelles et l'incertitude sur leur statut reproducteur lors des observations. Elle assure des estimations non biaisées pour la survie des femelles et des jeunes, ainsi que pour la probabilité de reproduction. Cette approche est originale chez les cétacés et fait le parallèle avec des approches similaires développées en milieu terrestre (voir par exemple Cayuela et al., 2014; Souchay, Gauthier, & Pradel, 2014). L'importance de développer de tels cadres méthodologiques rigoureux pour l'étude de la reproduction chez les cétacés comme celui développé ici est d'ailleurs confirmé par la publication, quasiment simultanément à mon travail de deux autres articles utilisant des modèles CMR pour étudier la reproduction des cétacés (voir Cheney et al. 2019, Chero et al. 2020).

Reste que l'exercice d'estimer sans biais les paramètres de la reproduction chez les cétacés est complexe. La première difficulté dans le suivi de la reproduction est la détermination du sexe des individus pour identifier les femelles, puisque les petits cétacés sont des espèces où les différences entre les mâles et les femelles sont souvent faibles (Tolley et al. 1995). Généralement les individus adultes sont identifiés comme des femelles s'ils sont vus au moins une fois en association proche avec un jeune de l'année. Cette approche ne permet pas de suivre les femelles qui ne se reproduisent pas, ce qui va mécaniquement conduire à une surestimation du taux de reproduction et de la proportion de femelles reproductrices dans la population.

La seconde difficulté réside dans le fait que les jeunes animaux ne sont pas individuellement identifiables puisqu'ils n'ont pas encore acquis de marques naturelles utilisées pour l'identification avec les méthodes classiques, à savoir des griffures et des encoches. J'ai supposé qu'un jeune associé à une femelle formait nécessairement un lien de parenté, mais il est possible qu'un jeune s'associe à plusieurs femelles. Ce comportement a été observé lors de plusieurs sorties sur le terrain (Gally, com. pers.), et peut mener à une surestimation du taux de reproduction et de la proportion de femelles reproductrices. Il est possible d'intégrer cette incertitude sur le lien de parenté mère-jeune dans les modèles CMR multi-événements, mais une telle démarche demanderait une quantité de données plus importante que celle disponible pour cette population. Une autre solution serait de se tourner vers des méthodes d'identification complémentaires, par exemple l'identification faciale des animaux (Genov et al. 2018), pour

reconnaitre plus d'individus dont les jeunes, dont je reparlerai dans la discussion générale de la thèse.

L'étude de la reproduction est un élément essentiel pour comprendre le fonctionnement de la dynamique des populations, mais ce n'est pas le seul paramètre qui pilote cette dynamique. La méthode présentée dans ce chapitre permet également d'estimer la survie des femelles adultes, mais il serait préférable d'estimer la survie des adultes de la population dans son ensemble. Dans le chapitre suivant je me suis donc intéressée aux méthodes pour estimer la survie adulte (pas uniquement des femelles) et la taille de la population.

Chapitre 2

Utiliser les informations issues de la structure sociale et de l'effort de recherche pour estimer la probabilité de survie et la taille de la population



L'objectif de ce chapitre est d'estimer la probabilité de survie des adultes et la taille de la population, qui sont deux éléments importants pour le gestionnaire dans le suivi d'une population (voir introduction générale). La précision et la fiabilité de ces estimations dépendent fortement de la méthode d'échantillonnage, de la détection imparfaite des individus ainsi que de l'hétérogénéité de détection dans l'espace, dans le temps ou entre les individus (Wegge et al. 2004, Wilton et al. 2014). Nous l'avons vu précédemment avec les paramètres de la reproduction, cette hétérogénéité peut aussi générer des biais importants sur les estimations de la survie et de la taille de la population (Cubaynes et al. 2010, Abadi et al. 2013).

L'hétérogénéité de détection peut être induite par variations spatio-temporelles de l'effort sur le terrain et/ou une distribution non homogène des individus sur la zone d'étude. Ces deux situations s'appliquent dans cette étude. En effet, les sorties en mer réalisées pour collecter les données de photo-identification dépendent fortement des conditions météorologiques. L'effort de recherche sur la période d'étude est de ce fait hétérogène dans l'espace et dans le temps. De plus, la population est structurée spatialement en trois communautés (Louis et al. 2015), ce qui peut renforcer l'hétérogénéité de détection si ces communautés ne sont pas échantillonnées de façon homogène (efforts de prospection non-homogène entre les zones occupées par ces communautés).

Il y a peu d'études qui intègrent de manière explicite l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'effort d'échantillonnage dans des analyses de capture-recapture sur les populations de cétacés (mais voir Symons et al. 2018), malgré l'impact potentiel de cette hétérogénéité sur les biais et la précision des estimations. Dans ce chapitre, j'ai développé un cadre méthodologique dans le contexte des captures-recaptures pour intégrer l'information à la fois sur l'effort de recherche et sur la distribution spatiale des individus pour obtenir des estimations non-biaisées de la probabilité de survie des individus et de la taille de la population.

Dans un premier temps, je me suis attachée à explorer la structure sociale et spatiale des individus à partir des données de photo-identification en groupe collectées entre 2008 et 2016. En effet, des travaux antérieurs sur cette population (Louis et al. 2015) avaient montré que la population était divisée en trois communautés sociales qui occupaient des régions différentes de la zone d'étude. Ce travail a été fait dans le cadre d'un stage de M2 effectué par Laila Blandel. Dans un second temps, j'ai développé un modèle de type CMR multi-états en Robust Design pour estimer la taille de la population et la probabilité de survie adulte. Dans ce modèle, les états des individus représentaient les sites fréquentés par les différentes communautés. J'ai

aussi implémenté un proxy de l'effort de recherche, par sessions de terrain et par zone, sur les probabilités de détection des individus dans le but de réduire l'hétérogénéité de détection entre les individus. Les résultats obtenus ont été comparés avec des modèles CMR en Robust Design plus classique (sans prendre en compte les sites ou l'effort) pour évaluer en quoi ce cadre méthodologique améliorerait notre compréhension du système.

**Using information on social structure and sampling effort to improve
estimation of survival rate and abundance in a bottlenose dolphin
population**

Pauline COUET^{1,2}, Laila BLANDEL², François GALLY², Aurélien BESNARD¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ Paul Valéry
Montpellier 3, Montpellier, France

² Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin (Cotentin Cetacean Study Group), Place des
Justes, 50130 Cherbourg-Octeville, France

Submitted to *Marine Ecology Progress Series*

Abstract

Knowledge of the mechanisms involved in population dynamics is crucial for developing effective conservation actions in the context of global biodiversity loss. Yet major obstacles to acquiring this knowledge are imperfect detection and spatio-temporal variations in sampling effort when monitoring animals, especially for cetacean species, which are highly mobile, occupy large areas and spend most of their time underwater. These difficulties can result in detection heterogeneity between individuals, which can bias estimates of population size or demographic parameters. To address this in an English Channel bottlenose dolphin population that is spatially structured in three social communities that preferentially use different zones of the study area, we used multi-state robust design capture–recapture models to explicitly consider the spatial organisation and spatio-temporal variations of the sampling effort to estimate unbiased survival probability and population size. The selected model confirmed that movements between the zones were rare, but existed. Estimated survival probability was high, 0.95 (CI 95% 0.94–0.97), and the population size was around 400 to 450 individuals. Variation in sampling effort accounted for 32% of variation in detection probability. Yet contrary to our expectations, survival probability and population size estimates did not differ between models that did or did not account for spatio-temporal variation in sampling effort. The adaptive sampling scheme used in this study may have balanced out the potential bias related to the spatial distribution of the population. Nonetheless, we recommend accounting for variation in sampling effort in population dynamics studies, especially when sampling is heterogeneous.

1. Introduction

Biodiversity is facing many direct and indirect anthropogenic pressures, such as climate change (MacLeod 2009, Mawdsley et al. 2009), pollution (Derraik 2002), habitat degradation (Turner et al. 1999, Brooks et al. 2002), overexploitation (Scheffer et al. 2005, Burgess et al. 2013), by-catch (Hall et al. 2000, Harrington et al. 2005) and intrusive forms of tourism (Van Der Duim & Caalders 2002, Lusseau et al. 2006a). The significant decline in biodiversity (Ceballos et al. 2015) generated by these pressures calls for developing measures to reduce their impact. Yet the implementation of such conservation actions often relies on information from informal sources (e.g. common sense, personal experience, speaking to other managers), rather than scientific evidence (Pullin et al. 2004, Sutherland et al. 2004). The lack of reliable evidence to inform actions and assess their effectiveness can lead to unsuitable, and sometimes counterproductive, measures (see Sutherland et al. 2004 for examples). Evidence-based practices, based on knowledge of mechanisms in community and population dynamics, are crucial for designing successful conservation actions (Pullin et al. 2004).

At the scale of a species or a population, evidence-based management plans rely on effectively designed monitoring programmes (Pullin & Knight 2003). These monitoring programmes should aim at estimating demographic parameters, such as survival or recruitment probability or fecundity, to determine which will be most sensitive to actions and then to assess the population response to these. However, for long-lived species, a large amount of data is required to accurately estimate these demographic parameters. Long-term monitoring programmes, based on a rigorous sampling scheme and analysed with up-to-date methodologies, thus play a critical role in acquiring this essential knowledge (Hughes et al. 2017, Mann & Karniski 2017, White 2019).

One of the well-known difficulties in animal monitoring is that exhaustive observation of free-ranging individuals is nearly impossible (Kéry & Schmidt 2008, Kellner & Swihart 2014). Many aspects of fieldwork practices or species biology can contribute to imperfect detection, resulting in a situation in which detection of individuals is often below one and is also often heterogeneous in time, in space or between individuals. This heterogeneity may be due to the spatial-use patterns of individuals (e.g. related to social structure), or to variation in sampling effort over time or across space. Sampling effort depends on financial resources (Field et al. 2005) as well as on geographic configuration and accessibility of the sampling area (Dawson, S. Wade, P. Slooten 2008), weather conditions (Hoare et al. 2009) and observer skills

(Fitzpatrick et al. 2009). Sampling effort variation is thus a common issue in monitoring programmes – especially those conducted over the long term (Magurran et al. 2010). These variations in sampling effort may generate bias when estimating population size (Alisauskas et al. 2009) or demographic parameters (Symons et al. 2018) if appropriate analytical methods are not used to take them into account. Detection issues can thus lead to unreliable parameter estimates that in turn can have huge consequences on conservation actions (Kéry & Schmidt 2008).

Marine mammals, and especially cetaceans, are long-lived species, thus an understanding of their population dynamics usually requires long-term monitoring (Gerber et al. 1999). Because these animals spend most of their time underwater, they are particularly subject to detection issues (Helm et al. 2017). Individuals are highly mobile, and populations often occupy large areas (Tucker et al. 2014), making it difficult to cover the entire distribution of the population, which may lead to the presence of transient animals (Madon et al. 2012) or to heterogeneous detection between individuals (Couet et al. 2019). Capture–recapture (CR) models, which are based on the individual identification of a part of the population that is monitored over time by successive repetitions of detection and non-detection events, are effective tools to deal with imperfect detection (Kellner & Swihart 2014), and notably variations in sampling effort (Agresti 1994). Yet, to our knowledge, few studies have explicitly included spatio-temporal heterogeneity of sampling effort in CR analyses of cetacean populations (but see Symons et al. 2018), despite the fact that such spatio-temporal sampling heterogeneity can have significant consequences on population parameter estimates.

In this study, we aimed to investigate how the combination of information regarding the spatial structure of the population and the spatio-temporal variations in sampling effort can be included in CR analyses to obtain less biased estimates of population dynamics parameters. Our case study was a population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) inhabiting a French zone of the English Channel known as the Normano-Breton Gulf (Figure 1). The population is a year-round resident and lives close to the coast, within the limit of a 40-m water depth (Gally 2014). It is exposed to high anthropogenic pressure (e.g. tourism, maritime traffic, noise, contamination) and benefits from a long-term monitoring programme, which started in 2007 and is still ongoing. A previous study on the population’s social structure (Louis et al. 2015) showed that it consists of three spatially structured communities. Sampling effort has been heterogeneous over space, as the study area is particularly large and monitoring is conducted with a single boat docked at one port in the northern zone. Sampling has also been

heterogeneous over space and time. This sampling variation combined with the spatial structure of the population can lead to a high degree of heterogeneous detection between individuals, which in turn can lead to biased estimates of population size or demographic parameters.

Our aim was to use recent knowledge about the social structure and the spatial organisation of the identified communities combined with multi-state robust design CR models to explicitly consider the spatial organisation of the population and the heterogeneity in sampling effort to estimate survival probability and population size without bias.

2. Methods

2.1. Sampling method and photo identification

Each year from 2008 to 2017, we conducted dedicated boat surveys to monitor this year-round resident population (Gally 2014). Systematic surveys were too difficult to set up because of the size of the area used by the population (approximately 7000 km²) and the unpredictable weather conditions for observations. Consequently, we opted for opportunistic surveys, but used the boat's GPS tracking unit to systematically record the sampling effort and the extent of coverage of the study area. When a group of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) was spotted (a 'sighting', hereafter), the boat slowly approached the group to allow photo identification. The sighting ended when all individuals had been photographed or when animals showed signs of boat avoidance or disturbance (e.g. extended diving, distancing, changed behaviour).

For each photograph in the resulting dataset, visible dorsal fins were scored from M1 to M4 according to the amount of scratches and notches (M1: no marks, M4: many deep marks). When possible, animals were individually identified from these marks. Individuals scoring M1 were excluded from the analyses because they were very difficult to identify.

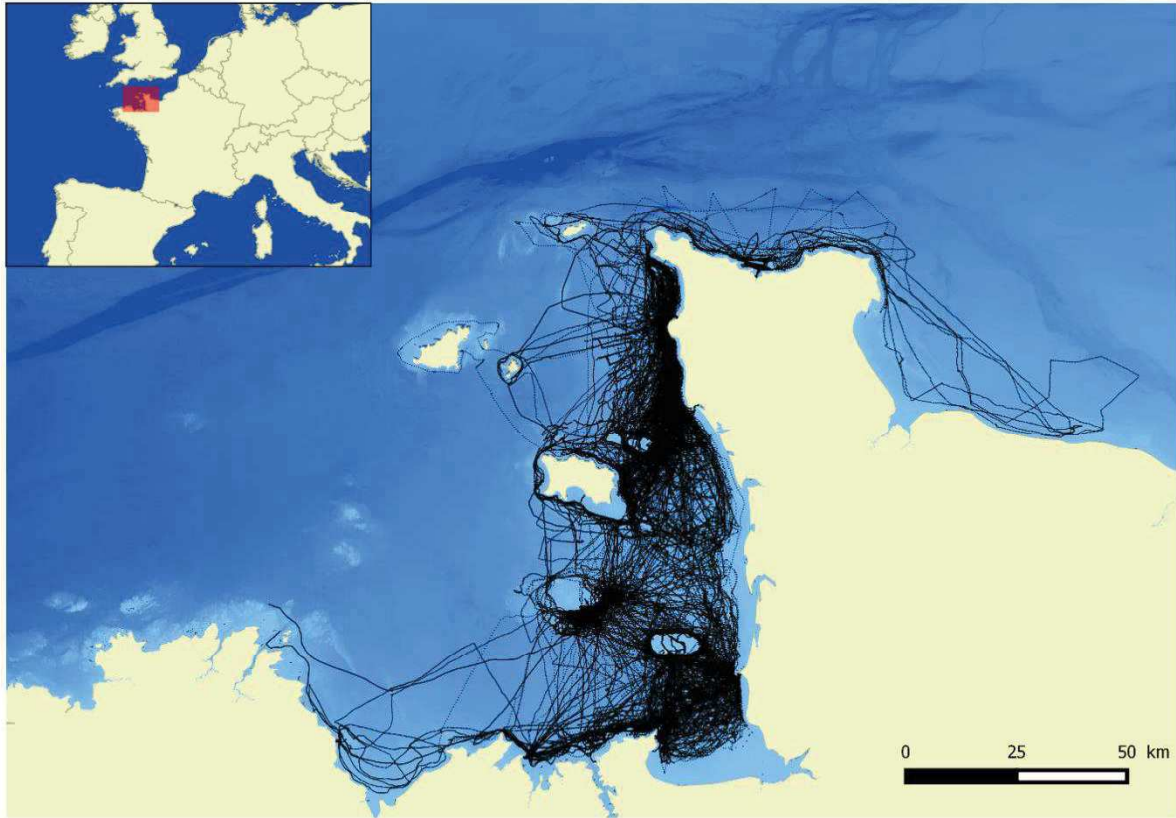


Figure 1: Map of the study area around the Normano-Breton Gulf off the northern coast of France. Black lines show the GPS boat tracks of surveys between 2008 and 2017. The 40-m bathymetric line defined the outer limit of the survey zone. Raster bathymetry: SHOM, 2015, DTM Bathymetry of the Atlantic Seaboard (Homonim project), http://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84.

2.2. Social structure analysis

We used the Simple Ratio Index (SRI, Ginsberg and Young 1992) to evaluate the association rate between individuals. This was defined as:

$$\frac{x}{x + y_{ab} + y_a + y_b}$$

with x the number of observation periods during which individuals A and B are observed together, y_{ab} the number of observation periods during which individuals A and B are both observed in separate groups, y_a the number of observation periods during which only individual A is observed, and y_b the number of observation periods during which only individual B is observed. Two animals were considered ‘observed together’ if they were in the same group during sightings.

The data was filtered to fit a robust and reliable social structure, by following the assumptions of the SRI index: (i) we used data collected from June to September (as the spring/summer period is more suitable for surveys for this population) to get a relatively homogeneous spatio-temporal sample; (ii) we only kept the groups that were fully photographed so that all individuals present in the group were observed; (iii) we only retained individuals for which we had at least five observations over the study period (Whitehead 2008). To ensure that associations were significantly different from a random pattern, we performed a Monte-Carlo permutation test with 10,000 permutations (Bejder et al. 1998).

The social network was then constructed based on the SRI values and analysed with a modularity coefficient to characterise the community structure within the studied population (Newman 2006). The modularity coefficient ranged from -1 to 1, with a value of 0 indicating a random community structure and a value of ≥ 0.3 suggesting a good split between communities (Newman 2004). A Mantel test with 10,000 permutations was carried out to ensure that the association index between individuals of the same community was significantly higher than between individuals from different communities. We performed Pearson's chi-squared tests to determine whether there was a statistically significant proportional difference in sex or markings (markings potentially being a proxy of age groups, Auger-Methe et al. 2009) between communities. We mapped the sighting position of each individual (all photos) in each community to look for any spatial structure in communities. We also calculated and mapped the median positions of the individuals. We found that the communities were spatially structured (see 'Results'), thus we defined three zones according to this community spatial structure and the GPS positions of individuals. Two contingency tables were constructed to ascertain that the defined zones were associated to each community. The first table presented the number of different individuals from each community observed in each zone. The second table presented the number of observations of all individuals from each community collected in each zone.

Analyses were performed with R software V3.5.0 (R Core Team 2019) and the package "asnipe" (Farine 2019).

2.3. *Multi-state robust design capture-recapture models*

We analysed the CR data using the robust design CR framework (Kendall et al. 1995, Kendall & Nichols 1995), which combines two nested time scales: primary sessions, between which the population is considered open and that allow estimation of survival probability; made up of several secondary sessions, in which the population is considered closed and that allow estimation of abundance. Primary sessions were defined as years, from 2008 to 2017, focusing on the spring/summer season – the season with the largest amount of data due to better weather conditions for fieldwork. Each secondary session was defined as one month, from May to September. Thus, the initial dataset included ten primary sessions made up of five secondary sessions each.

Specifically, we used multi-state robust design CR models (Nichols & Coffman 1999) that allowed us to include information about the state of the individual at the time of observation. We defined four possible states: three were related to the zones delineated from the results of the social structure analysis (see ‘Results’, Figure 2) – alive in the north zone (state 1), alive in the south zone (state 2) or alive in the Minquiers zone (state 3) – and one if the individual was dead. If an individual was observed in more than one zone on a given secondary occasion, we assigned the most frequently observed state (representing only 5.6% of the observations). Unlike most multi-state RD models (e.g. Muths et al. 2010, Pilcher and Chaloupka 2013, Boys et al. 2019), we allowed transitions between live states within a primary period.

At first sighting, an animal in one of the three ‘alive’ states (Appendix S1: initial states of departure). The transition from one state to another and from one secondary session to another was split into two steps, which were converted into two matrices: (1) survival and (2) movement between zones (Appendix S1). Each step was conditional on previous steps. The survival matrix included the probability to survive (ϕ) or die ($1-\phi$) from one occasion to another. The survival probability was fixed to 1 between the secondary periods, as the population is considered demographically closed in a RD context. The movement matrix allowed for movements between all zones (Appendix S1) for alive individuals within a primary period and between them. The detection matrix (Appendix S1) describes the detection probability of an individual conditional on its state (p).

For the model selection procedure, we first fitted a complex model with the following parameter assumptions: (1) the initial state probability was different for each state and different for each primary session (but equal within a primary session), (2) the survival probability

differed for each state, was fixed to 1 within a primary session and was constant between primary sessions over the entire study period, (3) the movement probability differed between state (zone) of departure and state of arrival, and (4) the detection probability differed between states, with temporal variation in interaction. We then operated a sequential backward selection process to gradually simplify this general model. We first simplified the detection process, then survival and finally movement probability. The hypotheses tested for each parameter are presented in Appendix S2, Table S1. The proxy of the sampling effort, calculated as the surface area of the zone travelled at least once by the boat (evaluated with a 1-km buffer around the GPS boat track) compared to the total surface area of the zone. This was included as a linear covariate on secondary sessions, in interaction with the zones.

Models were fitted in the E-SURGE V1.9.0 program (Choquet et al. 2009b) and ranked using Akaike information criteria adjusted for a small sample size (AICc, Burnham and Anderson 2002). Two models were assumed to be significantly different when the difference in AICc was greater than two. An ANODEV analysis (Grosbois et al. 2008) was performed to quantify the percentage of variation in detection probability explained by the sampling effort covariate.

Some individuals were observed only one year, i.e. ‘transient’ individuals. The 3.SR test from goodness-of-fit tests in U-Care (Choquet et al. 2009a) confirmed the presence of these transient individuals ($\text{Chi}^2 = 36.75$, $\text{df} = 35$, $p=0.011$), which can affect model estimates if not taken into account. They probably do not belong to our study population, and could lead to an underestimation of survival and detection probability (Pradel et al. 1997, Hines et al. 2003). To deal with this potential bias, we suppressed every first-year encounter of each individual (Pradel et al. 1997, Genovart et al. 2012). Thus, the first primary period in the final dataset is 2009.

2.4. Population size estimation

The estimation of the population size for each year was carried out in two steps. First, the number of marked individuals in the population was estimated using the formula proposed by Worthington et al. (2019). It allows for transitions between states (e.g. areas or breeding status), but assumes that there are no deaths or births in a primary period. Next, the total size of the population was obtained by adjusting the estimated number of marked animals with a correction factor ($\hat{\theta}$), which represents the proportion of these individuals in the population

(Whitehead et al. 1997). This factor was estimated with a binomial generalised linear model (GLM), based on the proportion of marked individuals in photos with at least two animals (response variable). The 95% confidence intervals (CI) of the number of marked individuals and total population abundance were calculated using parametric bootstrapping (n=10,000). All these analyses were carried out with R software (R Core Team 2019) with the “boot” (Canty & Ripley 2017) and “MASS” (Venables & Ripley 2002) packages.

To compare these estimations with the estimated abundance without considering spatial structure and spatio-temporal variations in sampling effort, we fitted simple Pollock RD models (Pollock 1982) with MARK software (White & Burnham 1999) to the same dataset (without transient individuals). We assumed a constant survival probability over the entire study period, no movement inside or outside the study area, and a different detection probability for each secondary occasion.

3. Results

3.1. *Social structure – spatial structure*

The original dataset used for the social structure analyses included 187 boat surveys, which recorded sightings of 387 groups and 427 individuals. After filtering this data (see ‘Materials & methods’), the final dataset included 279 groups and 235 identified animals. Of these, 106 were males, 106 were females and 23 were of unknown sex. There were 97 animals recorded as M2, 76 as M3, and 62 as M4.

The permutation test on SRI values was significant ($p < 0.001$), indicating that the observed associations between individuals were not random. The distribution of the SRI values (Appendix S4) revealed many small values (less than 0.01) – the average SRI was 0.033 (sd = 0.060) – suggesting that associations between individuals appeared to be short term and that there were few regular companions.

The modularity coefficient value was $Q=0.4$, which is higher than the threshold of 0.3 (Newman 2004). This divided the population into three communities, and the Mantel test confirmed that the associations within communities were stronger than between the communities ($p < 0.001$). The first community grouped together 93 individuals, the second 67 individuals, and the last 75 individuals. Chi-square tests did not reveal different proportions of

sex ($X^2 = 3.35$, $df = 6$, $p = 0.76$) or markings ($X^2 = 1.27$, $df = 6$, $p = 0.97$) between these three communities.

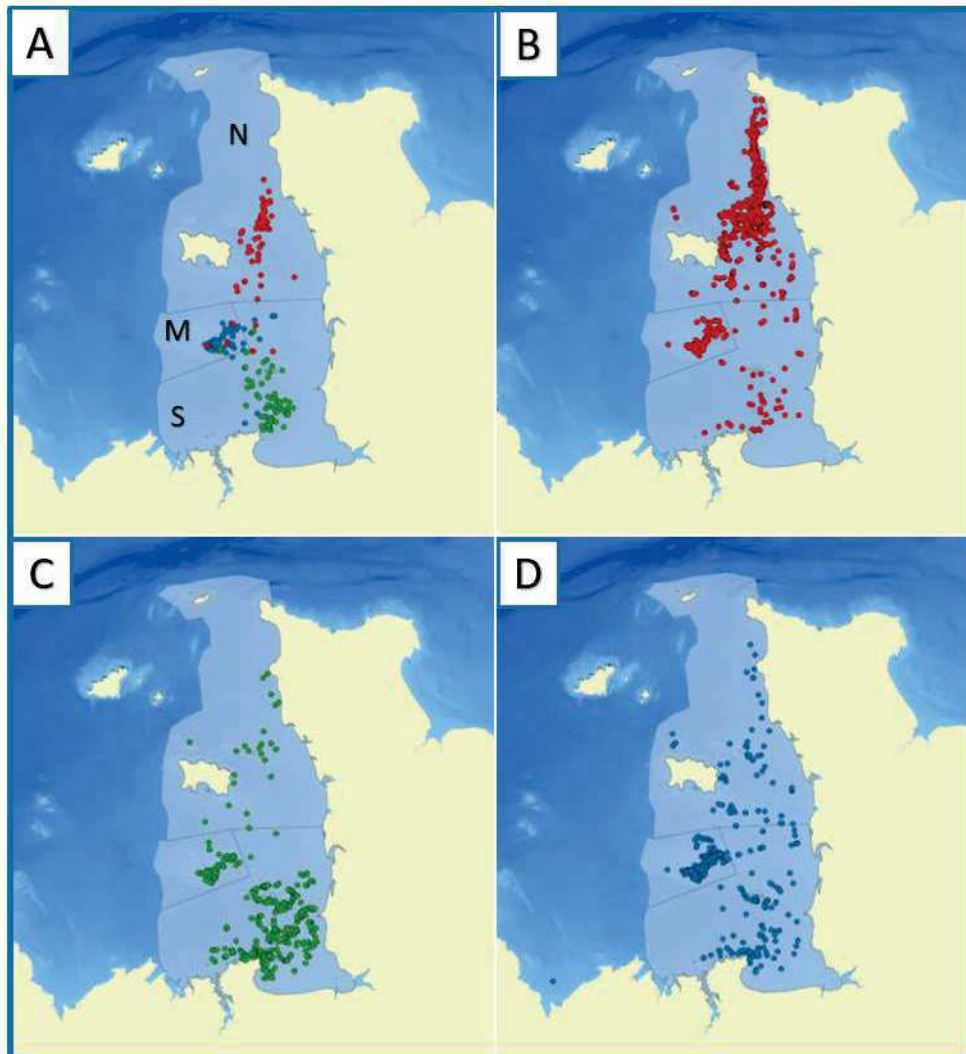


Figure 2: Geographic distribution of the sighting position of individuals from the three social communities. (A) median position for each individual, community 1 in red, community 2 in green and community 3 in blue. (B) all sighting positions for community 1. (C): all sighting positions for community 2. (D) all sighting positions for community 3. Areas in light blue were defined from the sighting positions of each community and GPS boat tracks of the surveys (Figure 1). Raster bathymetry: SHOM, 2015, DTM Bathymetry of the Atlantic seaboard (Homonim project), http://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84.

The communities appeared to be spatially structured, with the Minquiers archipelago attracting individuals from all communities (Figure 2). According to the median coordinates (Figure 2), the first community occupied the northern zone of the study area, the second preferentially used the southern zone, and the third was centred on the Minquiers archipelago. Based on the

definition of these three communities and the boat tracks, we designated three zones in the study area (Figure 2). The contingency tables of individuals and sightings from each community in the defined zones are shown in Table 1 and 2 respectively. The defined zones correspond to the communities, and the vast majority of the observations were within the community's preferred zones (Table 2). Nevertheless, individuals of each community were observed over all zones (Table 1), especially those from the Miquiers community.

Table 1: Contingency table of the social community (North, South or Miquiers) and the individuals observed in the three defined zones (northern zone, southern zone and Miquiers zone), and the percentage of individuals from each community observed in each zone.

	Number of observed individuals (northern zone)	Number of observed individuals (southern zone)	Number of observed individuals (Miquiers zone)
North community	93 100%	39 42%	50 54%
South community	16 24%	67 100%	34 51%
Miquiers community	38 51%	65 87%	75 100%

Table 2: Contingency table of the social community (North, South or Miquiers) and the observations in the three defined zones (northern zone, southern zone and Miquiers zone), and the percentage of observations of individuals from each community observed in each zone.

	Number of observations (northern zone)	Number of observations (southern zone)	Number of observations (Miquiers zone)
North community	1108 86%	63 5%	110 9%
South community	25 3%	656 84%	103 13%
Miquiers community	91 10%	212 23%	609 67%

3.2. CR model

The CR analyses used data from 198 boat surveys, which corresponded to sightings of 409 groups and 402 identified animals (with markings scored from M2 to M4) from 24,912 photos taken during the study period. After removing transient individuals, the final dataset included 321 individuals sighted over 9 primary sessions (2009–2017) and 44 secondary sessions. The proxy of the sampling effort was highly variable between sessions and zones (Appendix S3), ranging from 0 to 41% (median 16%) in the north zone, from 0 to 51% (median 19%) in the south zone, and from 0 to 46% (median 19%) in the Miquiers zone.

The selected CR model included a survival probability that was equal between states and constant over the entire study period. The movement probability was different between all transitions, and differed between primary sessions and secondary sessions. The detection probability was different for all states, in interaction with temporal variation.

The estimation of survival probability was 0.95 (CI 95% 0.94–0.97). The movement probability between zones was low, both between and within the primary sessions (Appendix S5). Movement probability was higher between the south and the Miquiers zones and between the north and the Miquiers zones than between the northern and the southern zones. The movements within primary sessions were difficult to interpret, as they represent the transitions between September (year n) and May (year $n+1$). Nonetheless, it seemed that certain movements never occur during this interval: from the south to the Miquiers zone and from the north to the southern zone, while movements from the Miquiers to the southern zone were frequent. It also appeared that there were some movements from the southern to the northern zone between primary sessions, which did not occur within primary sessions.

Detection probability was highly variable according to the state and the time. Values ranged from 0 to 0.81 (CI 95% 0.68–0.90) for the north, from 0 to 0.92 (CI 95% 0.31–0.99) for the south, and from 0 to 0.90 (CI 95% 0.22–0.99) for the Miquiers.

The ANODEV test was significant for the covariate ‘sampling effort’ ($F_{test} = 1.55$, $df = 34$ and 111 , $p = 0.046$), even if the best model in terms of AICc included full time-dependent detection probability ($\Delta AICc = 1277.47$, Appendix S2, Table S2). The slope of the estimation showed a sharp increase in detection probability with an increase in sampling effort for the northern zone and the Miquiers zone. The slope was a bit less steep for the southern zone

(Figure 3). The proportion of variance in detection probability attributable to the proxy of the sampling effort was 32%.

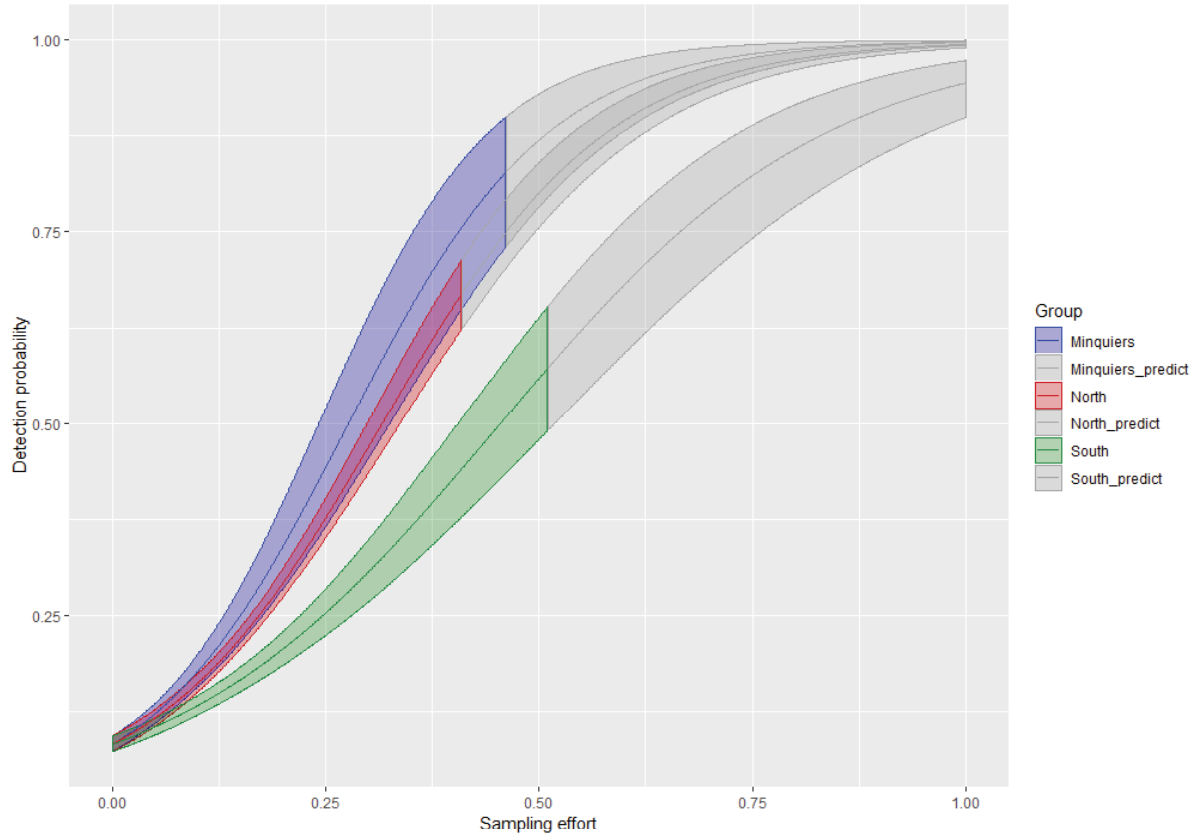


Figure 3: Effect size of the sampling effort in each zone of the Normano-Breton Gulf: north zone (red), south zone (green) and Minquiers zone (blue). Predicted values are in grey. The 95% confidence intervals are also indicated with areas around the curves.

3.3. Population size

The estimated population size for each year is shown in Appendix S6. Overall, the population was made up of about 400 or 450 animals. The first two years were probably biased by the removal of the first-year detection of each individual (to remove transients), which artificially reduced the number of individuals in 2009 and 2010. The lower estimate in 2015 was linked to a higher proportion of marked individuals in the observed groups, 0.61 (CI 95% 0.58–0.65) compared to the other years (approximately 0.50 or 0.55, Appendix S7), while the estimated number of these individuals was close to that of all other years (Appendix S6).

3.4. Multi-state RD model vs simple RD model

Contrary to our expectations, the yearly abundance estimated with the multi-state RD model and that estimated with the simple RD model was relatively similar (Figure 4). Estimated survival probability with the simple RD model was 0.95 (CI 95% 0.93–0.96), which was very close to the estimated 0.95 (CI 95% 0.94–0.97) from the multi-state RD model.

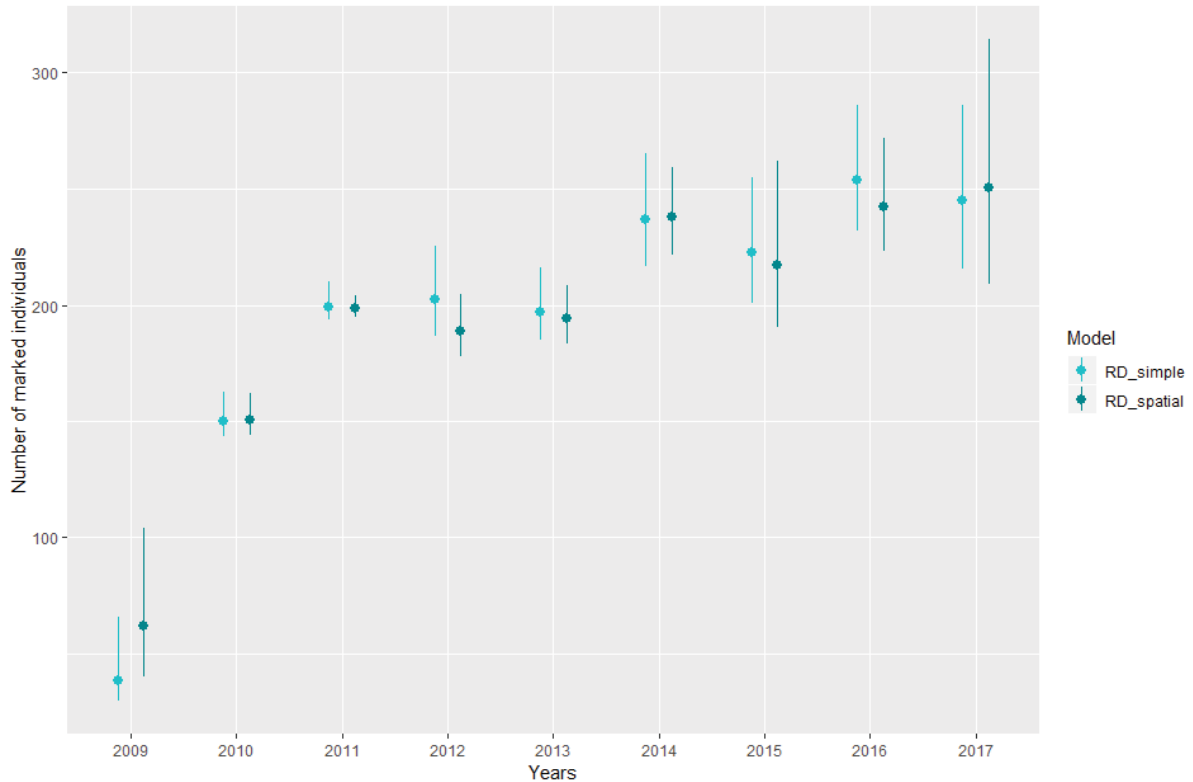


Figure 4: Estimates of the number of marked individuals in the population of bottlenose dolphins around the Normano-Breton Gulf in the English Channel between 2009 and 2017, comparing the multi-state RD model (dark blue) and the simple RD model (light blue dots). Bars represent the 95% confidence intervals.

4. Discussion

Our analysis of the social structure of the bottlenose dolphin population in the study area confirmed the presence of three communities. The analysis of the GPS positions of individual observations showed that these communities are spatially structured and preferentially associated to three different zones of the study area. The movements of individuals between these zones were generally low, and almost non-existent between the northern and southern

zones (Appendix S5). Yet contrary to our expectations, taking into account the high spatio-temporal heterogeneity in sampling effort in the modelling procedure did not modify the estimated population size or survival probability. Both estimates indicate that the studied population seems stable, with high adult survival probability expected for a long-lived species.

4.1 Social/spatial structure and movements between communities/sites

The SRI values were low, ranging from 0 to 0.83, on average 0.033 (SD = 0.060). This is typical of a fission–fusion society, where some associations exist, but are fluid and dynamic over time (see, for instance, Connor et al. 2000 in another population of bottlenose dolphins, De Silva et al. 2011 in Asian elephants, or Stratford et al. 2019 in spotted hyenas). This fluidity in the associations of individuals can be linked to the dynamics of environmental factors (e.g. availability of resources, presence of predators) and relationships between individuals (e.g. kinship ties, social activities) (Wittemyer et al. 2005, Archie et al. 2006). Despite this fluidity, our analysis of the social structure with the modularity coefficient confirmed that the population can be divided into three social communities in which individuals share stronger and more numerous associations than with individuals from different communities. Louis et al. (2015) also noted this geographic distribution of the communities; our study confirmed these results with a larger dataset than the one previously used. Chilvers and Corkeron (2001) and Lusseau et al. (2006b) have also documented bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) populations divided into social communities in Australian and Scottish waters.

The three social communities also clearly correspond to a spatial organisation of the population, which was also the case for the population studied by Lusseau et al. (2006b). However, this was not the case for the population studied by Chilvers and Corkeron (2001), in which both communities appeared to be structured by their feeding strategies (with or without association to trawlers) rather than by occupying different spatial areas. In our study population, the first community preferentially used the north of the study area, the second occupied the south, and the third preferentially used the Minquiers archipelago (a central zone in the study area). Yet none of the communities were strictly associated to only one area. Our CR modelling also confirmed this spatial organisation of the population, indicating small movement probability between these areas, either during the spring/summer season or between years. Movement probability was slightly higher between the southern and the Minquiers zones – these two zones are also geographically the closest. This spatial organisation could be

explained by foraging specialisation (Lusseau et al. 2006b, Louis et al. 2018), both in terms of diet and techniques used to capture prey (Whitehead & Rendell 2004, Krützen et al. 2005).

While one community is centred around the Miquiers archipelago, this zone seems special, as it is used by all the communities (Figure 2). We suspect that it could be an important area for exchanges and interactions between communities (e.g. socialization, reproduction), or a particularly attractive area for feeding (Doty & Oguri 1956). The individuals of the community associated to the Miquiers zone also appeared more mobile than individuals from the other two communities, as they were frequently observed in the southern and northern zones (Table 1 and Table 2). By comparison, while many individuals from the northern and southern communities were also seen outside their preferred area (Table 1), these sightings were much less frequent (Table 2). Lusseau et al. (2006b) also reported an overlap in the home range of social communities, with “broker” individuals (Lusseau & Newman 2004) moving between the different communities to share information throughout the all population (Rendell & Whitehead 2001). However, the apparent mobility of individuals from the Miquiers zone may also be an artefact, since this zone is smaller than the others, thus only giving the impression of greater mobility.

4.2. Adult survival

Survival probability did not differ between states and was constant over the study period. It was estimated at 0.95 (CI 95% 0.94–0.97). Such a high survival rate is expected for long-lived mammals. For example, survival of other bottlenose dolphin populations has been estimated at 0.96 (CI 95% 0.80–0.99) in Bangladesh (Mansur et al. 2012), 0.97 (SE 0.029) in the Azores (Silva et al. 2009), and 0.92 (CI 95% 0.88–0.96) in southern Brazil (Daura-Jorge et al. 2013). Despite the strong anthropogenic pressure in our study area, the survival probability is high and stable. The population growth rate is very sensitive to variations in adult survival for long-lived species (Oli & Dobson 2003), thus it is reassuring for the population viability. However, population monitoring should not be based solely on estimations of adult survival (Manlik et al. 2016).

4.3. Detection probability and sampling effort

Sampling effort and detection probability were highly variable in time and between zones. Detection probability ranged from 0 to 0.81 (CI 95% 0.67–0.90) in the north, from 0 to 0.92 (CI 95% 0.31–1) in the south, and from 0 to 0.90 (CI 95% 0.23–1) in the Minquiers. Weather is the main cause of this heterogeneity, as it is the primary limiting factor for the number and duration of field trips, and it varied considerably from month to month, between years and between zones. The fact that the monitoring programme relies on only one boat and that its home port is located in the northern zone could also strongly contribute to the spatio-temporal heterogeneity in sampling effort, as the trip to reach the southern zone is long (3 to 4 hours). Nonetheless, the number of trips in the southern zone was the same as in the northern zone, as we tried to obtain a spatially balanced sampling effort at the yearly scale.

The proxy of the sampling effort we used explained 32% of the variation in detection probability, which is not negligible. The detection probability increased greatly as the search effort increased (Figure 3): e.g. in the northern area, 6.74% coverage corresponded to 0.13 (95% CI 0.12–0.14) detection probability, while 34.94% coverage corresponded to 0.56 (95% CI 0.52–0.60) detection probability. Nonetheless, the slopes were different for each zone: the Minquiers and the north had the steepest slope, while the slope for the south was significantly less steep. Observations in the Minquiers zone were numerous for a small sampling effort, probably because this area hosts a large number of individuals in a small area, which explains the steep slope. The northern zone had many trips on the same paths, especially to return to port, which increased the probability of encounters without increasing the area surveyed, and therefore the detection probability was high compared to the sampling effort. In the southern zone, trips were frequent, but encounters were fewer, possibly related to a lower density of individuals in this zone, explaining the gentler slope. There are several examples of studies where detection probability has been correlated with sampling effort in different taxa (e.g. snakes, Bonnet et al. 2016, dolphins, Symons et al. 2018, birds, Chiffard et al. 2019). Bonnet et al. (2016) estimated that sampling effort explained 44% of the variation in detection probability. Our 32% finding shows that detection is highly correlated with effort, although this still leaves a fair amount of variance to explore. Two non-mutually exclusive explanations may explain why 68% of the detection probability remains unexplained by our proxy of sampling effort. First, for the same spatial coverage, the observation conditions – such as the weather or the experience of the observers – may differ considerably and lead to highly different detection probability due to heterogeneity in the number and quality of photos. For

instance, in May 2011, 15.8% of the southern zone was surveyed, but no individuals were observed. Second, our proxy, the percentage of surface area monitored at least once, may be too crude, as it does not take into account the number of visits per unit of surface area, nor the number of observers, nor the time spent in each unit. Studies that attempt to integrate sampling effort should therefore aim to define a proxy that is sufficiently detailed to accurately represent the sampling effort.

4.4. Population size

Abundance was estimated at around 450 animals over the entire study period. This confirms that the population is one of the largest coastal bottlenose dolphin populations in Europe (Bearzi et al. 2008, Berrow et al. 2012, Cheney et al. 2014). This population appears to be relatively stable, with a high probability of survival and a good reproductive rate (Couet et al. 2019), despite the numerous anthropogenic pressures occurring in the English Channel (Halpern et al. 2008). In 2015, total abundance was slightly lower than in other years, likely due to the higher proportion of marked individuals observed in the groups that year. Indeed, the number of photos with multiple individuals (necessary for estimating the proportion of marked individuals) was quite low in 2015 (about 200 photos compared to between 400 and 2,600 in other years), and nearly half contained only marked individuals, which overestimates the proportion of these individuals. This could be related to observational bias, i.e. a greater inclination to photograph marked individuals when there are few opportunities to encounter animals. The suppression of transient individuals prevented an overestimation of abundance, as they were not considered to belong to the population or to be involved in population dynamics. These animals were unlikely to have participated in reproduction, as the population is genetically isolated from other local populations of bottlenose dolphins (Louis et al. 2014). However, the suppression of the transients, and therefore any first-year detection of all individuals, led to an underestimation of the abundance in the first years of the study. Alternative parametrization of the multi-event model – for instance, using two states: transient/resident – may provide an alternative to limit this bias in future studies (Weinbach et al. 2018, Genovart & Pradel 2019).

We expected biased abundance estimations using simple RD models compared to multi-state RD models that corrected for sampling-effort heterogeneity. Indeed, because the population as well as the sampling effort is spatially structured, mean detection probability at the scale of the

whole area may over- or underestimate the number of individuals in each zone. However, we did not detect such a difference between the two methods. This counterintuitive result probably results from the fact that sampling effort was not arbitrary during a field season. The recording of the boat track at each field session was used to continuously adjust the following session, notably by preferentially targeting an area that was previously under-prospected. If sampling is highly heterogeneous between zones in a specific session, this procedure allows all zones to be monitored over the entire field season. This adaptive procedure may potentially have limited inter-zone detection heterogeneity at the annual scale. In addition, regular sampling in the Miquiers zone, which is used by all communities, allows the detection of animals from the three communities and could have partly compensated for lower efforts in the other zones. Further studies, based on simulations – for instance, including more extreme spatial heterogeneity in sampling effort – could be conducted to determine when the use of a multi-state RD including sampling effort as a covariate provides a substantial gain in terms of parameter estimates.

5. Conclusion

Dealing with spatio-temporal heterogeneity in sampling effort is a major issue in most conservation monitoring methods: in CR, as here, but also in other contexts such as species distribution models (Syfert et al. 2013, Rocchini et al. 2017). The increasing development of spatially explicit CR models (Borchers 2012, Efford & Fewster 2013) offers promising opportunities for modelling opportunistic data. Such models were initially developed for camera-trap studies and will need to be adjusted to fit opportunistic spatio-temporal sampling designs, like the one used here. Yet their increasing flexibility will eventually allow dealing with such situations. The analysis of similar data could, in the future, also benefit from the recent development of continuous-time models (Choquet et al. 2017), which allow removing subjective decisions from the definition session, inherent in RD models. While CR modelling is rapidly evolving and opens numerous perspectives for dealing with unstructured datasets, our findings show that spatio-temporal variation in sampling effort can be easily dealt with by available methods such as multi-state robust design models.

Acknowledgements

We are grateful to the French Seine-Normandy Water Agency, the French Biodiversity Agency (OFB), the National Association of Research and Technology (ANRT), and the MAAF SA insurance company for the funding that enabled us to conduct this study.

Literature Cited

- Agresti A (1994) Simple Capture-Recapture Models Permitting Unequal Catchability and Variable Sampling Effort. *Biometrics* 50:494.
- Alisauskas RT, Drake KL, Nichols JD (2009) Filling a Void: Abundance Estimation of North American Populations of Arctic Geese Using Hunter Recoveries. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, p 463–489
- Archie EA, Moss CJ, Alberts SC (2006) The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proc R Soc B Biol Sci* 273:513–522.
- Auger-Methe M, Marcoux M, Whitehead H (2009) Nicks and notches of the dorsal ridge: Promising mark types for the photo-identification of narwhals. *Mar Mammal Sci* 26:663–678.
- Bearzi G, Agazzi S, Bonizzoni S, Costa M, Azzellino A (2008) Dolphins in a bottle: Abundance, residency patterns and conservation of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the semi-closed eutrophic Amvrakikos Gulf Greece. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 18:130–146.
- Bejder L, Fletcher D, Bräger S (1998) A method for testing association patterns of social animals. *Anim Behav* 56:719–725.
- Berrow S, O'Brien J, Groth L, Foley A, Voigt K (2012) Abundance estimate of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Lower River Shannon candidate special area of conservation, Ireland. *Aquat Mamm* 38.
- Bonnet X, Lecq S, Lassay JL, Ballouard JM, Barbraud C, Souchet J, Mullin SJ, Provost G (2016) Forest management bolsters native snake populations in urban parks. *Biol Conserv* 193:1–8.
- Borchers D (2012) A non-technical overview of spatially explicit capture-recapture models. *J Ornithol* 152:435–444.
- Boys RM, Oliveira C, Pérez-Jorge S, Prieto R, Steiner L, Silva MA (2019) Multi-state open robust design applied to opportunistic data reveals dynamics of wide-ranging taxa: the sperm whale case. *Ecosphere* 10:e02610.
- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Rylands AB, Konstant WR, Flick P, Pilgrim J, Oldfield S, Magin G, Hilton-Taylor C (2002) Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conserv Biol* 16:909–923.
- Burgess MG, Polasky S, Tilman D (2013) Predicting overfishing and extinction threats in multispecies fisheries. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:15943–15948.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. SpringerScience & Business Media, New York.
- Canty A, Ripley B (2017) *Boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions*.

- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* 1.
- Cheney B, Corkrey R, Durban JW, Grellier K, Hammond PS, Islas-Villanueva V, Janik VM, Lusseau SM, Parsons KM, Quick NJ, Wilson B, Thompson PM (2014) Long-term trends in the use of a protected area by small cetaceans in relation to changes in population status. *Glob Ecol Conserv* 2:118–128.
- Chiffard J, Delestrade A, Yoccoz NG, Loison A, Besnard A (2019) Warm temperatures during cold season can negatively affect adult survival in an alpine bird. *Ecol Evol* 9:12531–12543.
- Chilvers BL, Corkeron PJ (2001) Trawling and bottlenose dolphins' social structure. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* 268:1901–5.
- Choquet R, Garnier A, Awuve E, Besnard A (2017) Transient state estimation using continuous-time processes applied to opportunistic capture–recapture data. *Ecol Modell* 361:157–163.
- Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM, Pradel R (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography (Cop)* 32:1071–1074.
- Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b) Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer Boston, p 845–865
- Connor R, Wells R, Mann J, Read A (2000) The bottlenose dolphin. In: *Cetacean societies. Field studies of dolphins and whales*. The University of Chicago Press, p 91–125
- Couet P, Gally F, Canonne C, Besnard A (2019) Joint estimation of survival and breeding probability in female dolphins and calves with uncertainty in state assignment. *Ecol Evol:ece3.5693*.
- Daura-Jorge FG, Ingram SN, Simoes-Lopes PC (2013) Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fisherman in southern Brazil. *Mar Mammal Sci* 29:293.
- Dawson, S. Wade, P. Slooten EB (2008) Design and field methods for sighting surveys of cetaceans in coastal and riverine habitats. *Mamm Rev* 38:19–49.
- Derraik JGB (2002) The pollution of the marine environment by plastic debris: A review. *Mar Pollut Bull* 44:842–852.
- Doty MS, Oguri M (1956) The island mass effect. *ICES J Mar Sci* 22:33–37.
- Van Der Duim R, Caalders J (2002) Biodiversity and tourism: Impacts and interventions. *Ann Tour Res* 29:743–761.
- Efford MG, Fewster RM (2013) Estimating population size by spatially explicit capture–recapture. *Oikos* 122:918–928.

- Farine DR (2019) *Asnipe: Animal Social Network Inference and Permutation for Ecologists*.
- Field SA, Tyre AJ, Possingham HP (2005) Optimizing allocation of monitoring effort under economic and observational constraints. *J Wildl Manage* 69:473–482.
- Fitzpatrick MC, Preisser EL, Ellison AM, Elkinton JS (2009) Observer bias and the detection of low-density populations. *Ecol Appl* 19:1673–1679.
- Gally F (2014) Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013.
- Genovart M, Pradel R (2019) Transience effect in capture-recapture studies: The importance of its biological meaning. *PLoS One* 14.
- Genovart M, Pradel R, Oro D (2012) Exploiting uncertain ecological fieldwork data with multi-event capture-recapture modelling: an example with bird sex assignment. *J Anim Ecol* 81:970–977.
- Gerber LR, Demaster DP, Kareiva PM (1999) Gray Whales and the Value of Monitoring Data in Implementing the U.S. Endangered Species Act. *Conserv Biol* 13:1215–1219.
- Ginsberg JR, Young TP (1992) Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Anim Behav* 44:377–379.
- Grosbois V, Gimenez O, Gaillard JM, Pradel R, Barbraud C, Clobert J, Møller AP, Weimerskirch H (2008) Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biol Rev* 83:357–399.
- Hall M, Alverson D, Metuzals K (2000) By-catch: problems and solutions. *Mar Pollut Bull* 41:204–219.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel C V., Micheli F, D’Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R, Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* (80-) 319:948–952.
- Harrington J, Myers R, Rosenberg A (2005) Wasted fishery resources: discarded by-catch in the USA. *Fish Fish* 6:350–361.
- Helm J, Lukacs P, Williams S, Gende S (2017) Confronting the Challenge of Whale Detection from Large Vessels. *Intermt J Sci* 23:97–97.
- Hines JE, Kendall WL, Nichols JD (2003) On the use of the Robust Design With Transient Capture-Recapture Models. *Auk* 120:1151–1158.
- Hoare J, O’Donnell C, Westbrooke I, Hodapp D, Lettink M (2009) Optimising the sampling of skinks using artificial retreats based on weather conditions and time of day. *Appl Herpetol* 6:379–390.
- Hughes BB, Beas-Luna R, Barner AK, Brewitt K, Brumbaugh DR, Cerny-Chipman EB, Close SL, Coblenz KE, De Nesnera KL, Drobnitch ST, Figurski JD, Focht B, Friedman M, Freiwald

J, Heady KK, Heady WN, Hettinger A, Johnson A, Karr KA, Mahoney B, Moritsch MM, Osterback AMK, Reimer J, Robinson J, Rohrer T, Rose JM, Sabal M, Segui LM, Shen C, Sullivan J, Zuercher R, Raimondi PT, Menge BA, Grorud-Colvert K, Novak M, Carr MH (2017) Long-Term studies contribute disproportionately to ecology and policy. *Bioscience* 67:271–278.

Kellner KF, Swihart RK (2014) Accounting for Imperfect Detection in Ecology: A Quantitative Review. *PLoS One* 9:e111436.

Kendall WL, Nichols JD (1995) On the use of secondary capture–recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *J Appl Stat* 22:751–762.

Kendall WL, Pollock KH, Brownie C (1995) A Likelihood-Based Approach to Capture-Recapture Estimation of Demographic Parameters under the Robust Design. *Biometrics* 51:293.

Kéry M, Schmidt BR (2008) Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecol* 9:207–216.

Krützen M, Mann J, Heithaus MR, Connor RC, Bejder L, Sherwin WB (2005) Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:8939–8943.

Louis M, Gally F, Barbraud C, Béreau J, Tixier P, Simon-Bouhet B, Rest K Le, Guinet C (2015) Social Structure and Abundance of Coastal Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel. *J Mammal* 96:481–493.

Louis M, Simon-Bouhet B, Viricel A, Lucas T, Gally F, Cherel Y, Guinet C (2018) Evaluating the influence of ecology, sex and kinship on the social structure of resident coastal bottlenose dolphins. *Mar Biol* 165:80.

Louis M, Viricel A, Lucas T, Peltier H (2014) Habitat-driven population structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the North-East Atlantic. *Mol Ecol*.

Lusseau D, Newman MEJ (2004) Identifying the role that animals play in their social networks. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* 271.

Lusseau D, Slooten L, Currey R (2006a) Unsustainable dolphin-watching tourism in Fiordland, New Zealand. *Tour Mar Environ* 3:173–178.

Lusseau D, Wilson B, Hammond P, Grellier K, Durban JW, Parsons KM, Barton TR, Thompson PM (2006b) Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *J Anim Ecol* 75:14–24.

MacLeod CD (2009) Global climate change, range changes and potential implications for the conservation of marine cetaceans: A review and synthesis. *Endanger Species Res* 7:125–136.

Madon B, Garrigue C, Pradel R, Gimenez O (2012) Transience in the humpback whale population in New Caledonia and implications for abundance estimation. *Mar Mammal Sci* 29:n/a-n/a.

- Magurran AE, Baillie SR, Buckland ST, Dick JMP, Elston DA, Scott EM, Smith RI, Somerfield PJ, Watt AD (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: Assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol Evol* 25:574–582.
- Manlik O, McDonald JA, Mann J, Raudino HC, Bejder L, Krützen M, Connor RC, Heithaus MR, Lacy RC, Sherwin WB (2016) The relative importance of reproduction and survival for the conservation of two dolphin populations. *Ecol Evol* 6:3496–3512.
- Mann J, Karniski C (2017) Diving beneath the surface: long-term studies of dolphins and whales. *J Mammal* 98:621–630.
- Mansur R, Strindberg S, Smith B (2012) Mark-resight abundance and survival estimation of Indo-Pacific bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*, in the Swatch-of-No-Ground, Bangladesh. *Mar Mammal Sci*.
- Mawdsley JR, O'Malley R, Ojima DS (2009) A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conserv Biol* 23:1080–1089.
- Muths E, Scherer RD, Lambert BA (2010) Unbiased survival estimates and evidence for skipped breeding opportunities in females. *Methods Ecol Evol* 1:123–130.
- Newman MEJ (2004) Analysis of weighted networks. *Phys Rev E - Stat Physics, Plasmas, Fluids, Relat Interdiscip Top* 70:9.
- Newman MEJ (2006) Modularity and community structure in networks. *Proc Natl Acad Sci* 103:8577–8582.
- Nichols JD, Coffman CJ (1999) Demographic Parameter Estimation for Experimental Landscape Studies on Small Mammal Populations. In: *Landscape Ecology of Small Mammals*. Springer New York, p 287–309
- Oli MK, Dobson FS (2003) The Relative Importance of Life-History Variables to Population Growth Rate in Mammals: Cole's Prediction Revisited. *Am Nat* 161:422–440.
- Pilcher N, Chaloupka M (2013) Using community-based monitoring to estimate demographic parameters for a remote nesting population of the Critically Endangered leatherback turtle. *Endanger Species Res* 20:49–57.
- Pollock K (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *J Wildl Manage* 46:752–757.
- Pradel R, Hines JE, Lebreton J-D, Nichols JD (1997) Capture-Recapture Survival Models Taking Account of Transients. *Biometrics* 53:60.
- Pullin AS, Knight TM (2003) Support for decision making in conservation practice: An evidence-based approach. *J Nat Conserv* 11:83–90.
- Pullin AS, Knight TM, Stone DA, Charman K (2004) Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? *Biol Conserv* 119:245–252.
- R Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing.

- Rendell L, Whitehead H (2001) Culture in whales and dolphins. *Behav Brain Sci* 24:309–324.
- Rocchini D, Garzon-Lopez CX, Marcantonio M, Amici V, Bacaro G, Bastin L, Brummitt N, Chiarucci A, Foody GM, Hauffe HC, He KS, Ricotta C, Rizzoli A, Rosà R (2017) Anticipating species distributions: Handling sampling effort bias under a Bayesian framework. *Sci Total Environ* 584–585:282–290.
- Scheffer M, Carpenter S, De Young B (2005) Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends Ecol Evol* 20:579–581.
- Silva M, Magalhães S, Prieto R (2009) Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration. *Mar Ecol Prog Ser* 392:263–276.
- De Silva S, Ranjeewa ADG, Kryazhimskiy S (2011) The dynamics of social networks among female Asian elephants. *BMC Ecol* 11:1–16.
- Stratford K, Stratford S, Périquet S (2019) Dyadic associations reveal clan size and social network structure in the fission–fusion society of spotted hyaenas. *Afr J Ecol*:aje.12641.
- Sutherland WJ, Pullin AS, Dolman PM, Knight TM (2004) The need for evidence-based conservation. *Trends Ecol Evol* 19:305–308.
- Syfert MM, Smith MJ, Coomes DA (2013) The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models. *PLoS One* 8.
- Symons J, Sprogis KR, Bejder L (2018) Implications of survey effort on estimating demographic parameters of a long-lived marine top predator. *Ecol Evol* 8:10470–10481.
- Tucker MA, Ord TJ, Rogers TL (2014) Evolutionary predictors of mammalian home range size: Body mass, diet and the environment. *Glob Ecol Biogeogr* 23:1105–1114.
- Turner SJ, Thrush SF, Hewitt JE, Cummings VJ, Funnell G (1999) Fishing impacts and the degradation or loss of habitat structure. *Fish Manag Ecol* 6:401–420.
- Venables W, Ripley B (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Fourth. Springer, New York.
- Weinbach A, Cayuela H, Grolet O, Besnard A, Joly P (2018) Resilience to climate variation in a spatially structured amphibian population. *Sci Rep* 8:1–9.
- White EER (2019) Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. *Bioscience* 69:26–39.
- White G, Burnham K (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–139.
- Whitehead H (2008) *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press, Chicago (IL).
- Whitehead H, Gowans S, Faucher A, Mccarrey SW (1997) Population analysis of northern bottlenose whales in the gully, Nova Scotia. *Mar Mammal Sci* 13:173–185.

Whitehead H, Rendell L (2004) Movements, habitat use and feeding success of cultural clans of South Pacific sperm whales. *J Anim Ecol* 73:190–196.

Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: Analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim Behav* 69:1357–1371.

Worthington H, McCrea RS, King R, Griffiths RA (2019) Estimation of Population Size When Capture Probability Depends on Individual States. *J Agric Biol Environ Stat* 24:154–172.

Chapitre 2

Annexes

APPENDIX S1: Modelling survival and movement parameters for bottlenose dolphins: elementary matrices of state transitions and detection. From the initial state of departure, the individual's state is successively updated through two modelling steps: (1) adult survival and (2) movement transition. The rows correspond to the departure state at time $t - 1$ and the columns to the state of arrival at time t . The detection process was modelled with one step. (N = North, S = South, M = Minquiers, D = Dead).

Initial states of departure								
		N	S	M				
		$\begin{pmatrix} \pi_1 & \pi_2 & 1-\pi_1-\pi_2 \end{pmatrix}$						
Step 1 : Adult survival - Φ		Step 2 : Movement transition- ω						
	N	S	M	D				
N	$\begin{pmatrix} \phi & 0 & 0 & 1-\phi \\ 0 & \phi & 0 & 1-\phi \\ 0 & 0 & \phi & 1-\phi \\ 0 & 0 & 0 & 1-\phi \end{pmatrix}$				N	S	M	D
S					$\begin{pmatrix} 1-\omega^{NS}-\omega^{NM} & \omega^{NS} & \omega^{NM} & 0 \\ \omega^{SN} & 1-\omega^{SN}-\omega^{NM} & \omega^{SM} & 0 \\ \omega^{MN} & \omega^{MS} & 1-\omega^{MN}-\omega^{MS} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$			
M								
D								
Detection - P								
	Not Seen	Seen north	Seen south	Seen Minquiers				
N	$\begin{pmatrix} 1-p & p & 0 & 0 \\ 1-p & 0 & p & 0 \\ 1-p & 0 & 0 & p \\ 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$							
S								
M								
D								

APPENDIX S2: Detailed description of the assumptions tested for each parameter of the model, and ranking of the models from the sequential backward selection procedure.

Appendix S2: Table S1: Detailed description of the assumptions tested for each parameter of the model

Parameter	Hypothesis
Detection (p)	1 - Different between states, without temporal variation
	2 - Different between states and with temporal variation in interaction
	3 - Different between states and with temporal variation related to the sampling effort
Survival (ϕ)	1 - Different for each state, fixed to 1 within a primary session and constant between primary sessions throughout the study period
	2 - Equal between states, fixed to 1 within a primary session and constant between primary sessions throughout the study period
Movement (ω)	1 - Differed between all transitions, without temporal consideration
	2 - Differed between all transitions, and differed between intra-primary sessions (all equal) versus inter-primary sessions (all equal)
	3 - Differed between all transitions, and differed between intra-primary sessions (all equal within a given primary session, but different from other sessions) versus inter-primary sessions (all equal)
	4 - Differed between all transitions, and differed between intra-primary sessions (all equal) versus inter-primary sessions (all different)
	5 - Differed between all transitions, and differed between intra-primary sessions (all equal within a given primary session, but different from others) versus inter-primary sessions (all different)

Appendix S2: Table S2: Models from the sequential backward selection procedure. Details of the parameter hypothesis are shown in Appendix S2: Table S1.

Rank	Model	Np	QAICc	Δ QAICc
1	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 2) p(\text{hyp } 2)$	146	10051.17	0.00
2	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 4) p(\text{hyp } 2)$	188	10056.81	5.64
3	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 1) p(\text{hyp } 2)$	140	10078.78	27.61
4	$\phi(\text{hyp } 1) \omega(\text{hyp } 1) p(\text{hyp } 2)$	142	10081.50	30.33
5	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 5) p(\text{hyp } 2)$	226	10113.15	61.98
6	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 3) p(\text{hyp } 2)$	190	10116.11	64.94
7	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 2) p(\text{hyp } 3)$	35	11328.64	1277.47
8	$\phi(\text{hyp } 2) \omega(\text{hyp } 2) p(\text{hyp } 1)$	34	11937.37	1886.20
9	$\phi(\text{hyp } 1) \omega(\text{hyp } 1) p(\text{hyp } 1)$	30	11981.75	1930.58

APPENDIX S3: Sampling effort (spatial coverage in %) in the Normano-Breton Gulf for each zone and each session.

Primary session year	Secondary session month	North zone	South zone	Minquiers zone
2009	May	3.68%	24.57%	25.57%
2009	June	3.63%	7.08%	0.00%
2009	July	21.47%	23.33%	12.82%
2009	August	8.40%	33.64%	28.50%
2009	September	11.81%	9.39%	13.82%
2010	May	14.68%	0.00%	0.00%
2010	June	10.41%	4.76%	0.00%
2010	July	20.66%	26.37%	31.64%
2010	August	8.39%	24.07%	40.82%
2010	September	19.41%	24.58%	30.18%
2011	May	17.81%	15.80%	35.92%
2011	June	10.16%	19.09%	18.11%
2011	July	23.04%	21.46%	21.43%
2011	August	16.23%	31.56%	29.45%
2011	September	21.61%	20.56%	21.88%
2012	May	16.81%	23.47%	26.86%
2012	June	0.00%	6.21%	9.34%
2012	July	12.48%	33.63%	29.08%
2012	August	6.38%	9.56%	0.00%
2012	September	9.31%	8.60%	0.00%
2013	May	18.05%	14.56%	38.19%
2013	June	6.74%	30.74%	9.56%
2013	July	28.76%	40.53%	31.35%
2013	August	40.96%	23.84%	26.97%
2013	September	21.16%	11.23%	16.67%
2014	May	8.24%	0.00%	0.00%
2014	June	24.58%	18.45%	0.00%
2014	July	24.85%	18.01%	6.25%

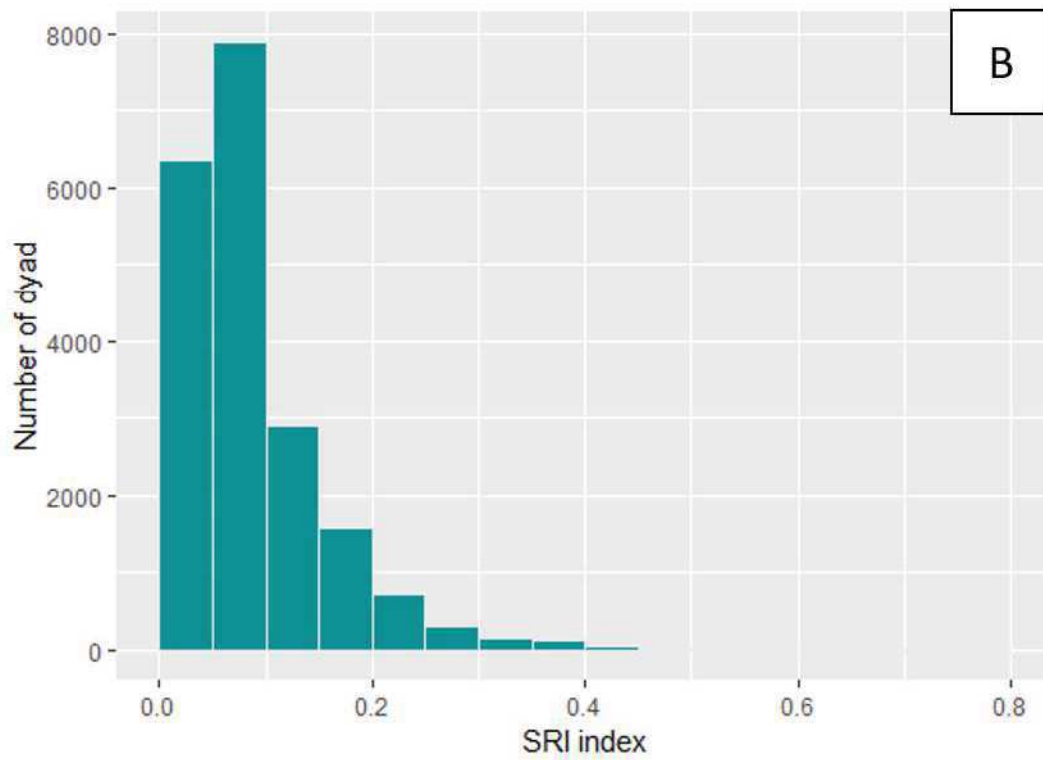
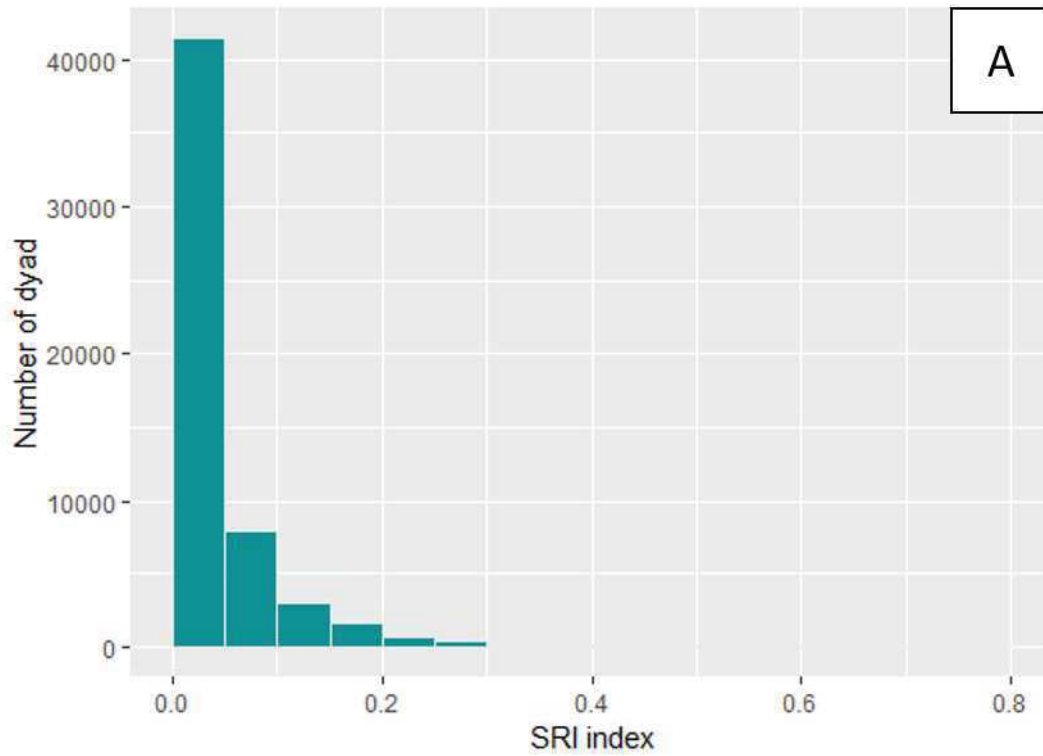
Chapitre 2 - Annexes

2014	August	13.27%	17.40%	26.61%
2014	September	20.63%	23.05%	23.43%
2015	June	26.05%	8.34%	19.67%
2015	July	15.81%	35.84%	26.19%
2015	August	33.49%	25.99%	11.94%
2015	September	10.97%	23.25%	6.27%
2016	May	34.94%	4.73%	23.12%
2016	June	9.47%	0.00%	0.00%
2016	July	21.80%	50.87%	46.41%
2016	August	16.67%	1.60%	11.06%
2016	September	9.58%	31.55%	20.43%
2017	May	24.20%	4.81%	18.04%
2017	June	36.71%	0.64%	19.94%
2017	July	19.64%	24.56%	14.44%
2017	August	16.22%	0.00%	0.00%
2017	September	9.36%	19.39%	8.30%

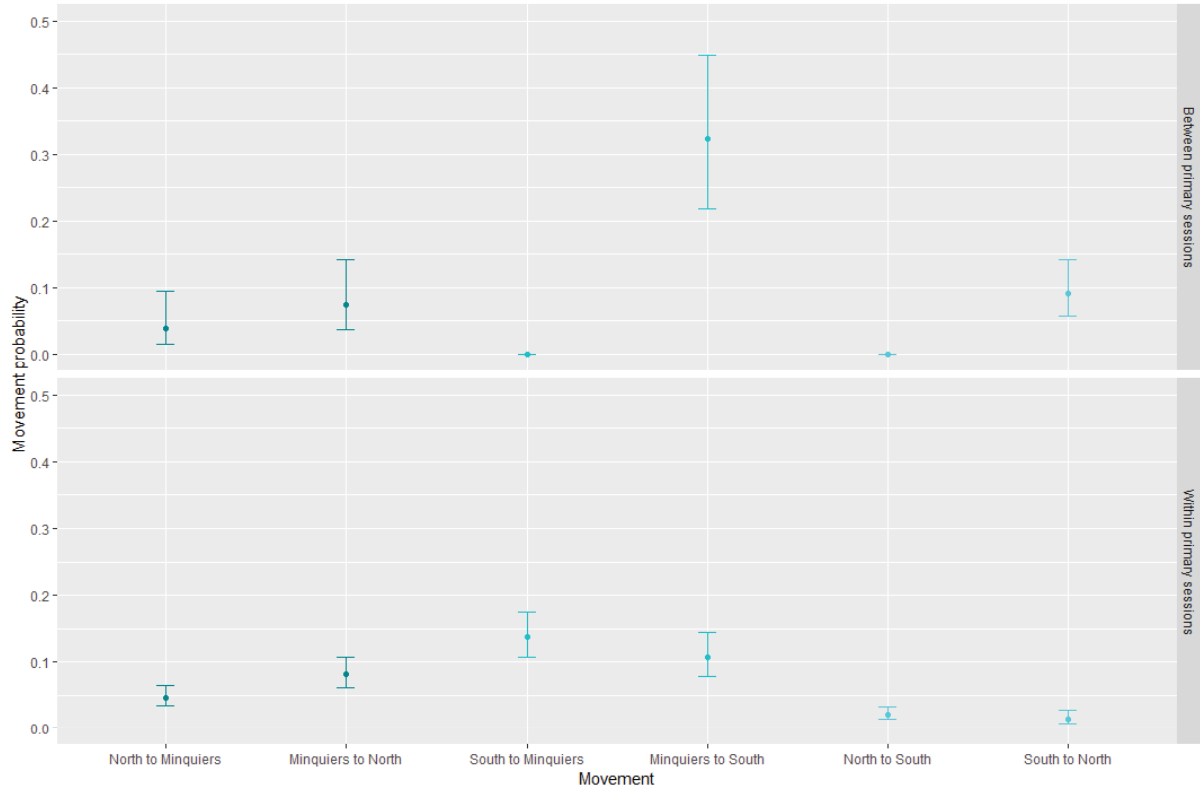
APPENDIX S4: Distribution of the SRI association values.

A: all SRI values.

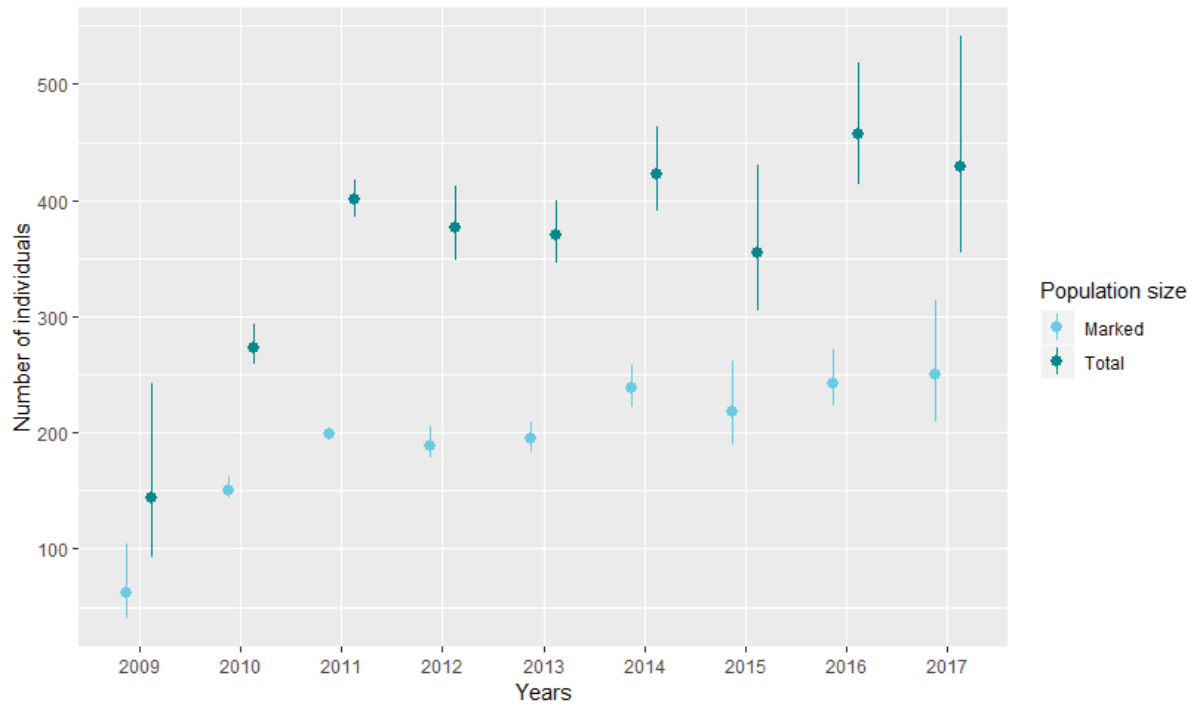
B: SRI values without null values.



APPENDIX S5: Movement probability of bottlenose dolphins between areas in the study site (north, south and Minquiers). Bars represent the 95% confidence intervals.



APPENDIX S6: Estimates of the bottlenose dolphin population size around the Normano-Breton Gulf in the English Channel between 2009 and 2017. Estimated number of animals marked (light blue). Estimated number of total animals in the population (dark blue). Bars represent the 95% confidence intervals.



Discussion

L'étude proposée dans ce chapitre fournit un cadre méthodologique simple pour analyser des données CMR en tenant compte de l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'effort de recherche et de la distribution spatiale des individus. D'autres méthodes plus avancées, les modèles CMR spatialement explicite, ou SECR (Borchers 2012), ont été spécialement développés pour prendre en compte l'effort de recherche et la distribution des individus dans l'analyse des données et cela de manière plus formelle que l'approche utilisée ici. Cependant ces méthodes sont conçues pour des données collectées à partir de points de détection fixes, par exemple les caméras trap (Wilton et al. 2014, Hedges et al. 2015). Ce type de protocole s'applique rarement au suivi des cétacés, et l'utilisation des méthodes SECR sur des données collectées depuis des trajets en bateau qui changent à chaque session de terrain demande quelques adaptations. Par exemple, Christiansen et al. (2015), ont converti les informations sur le trajet du bateau en un ensemble de détecteurs sur une grille pour étudier l'effet de perturbations sur une population de baleines de Minke (*Balaenoptera acutorostrata*).

Contrairement à notre hypothèse de départ, les résultats obtenus dans ce chapitre n'ont pas permis de montrer une différence significative entre les estimations obtenues par le modèle CMR multi-états en Robust Design, qui tenait compte de la distribution hétérogène des individus, et le modèle CMR en Robust Design « classique ». Ce résultat contre-intuitif résulte probablement du fait que l'effort d'échantillonnage est globalement bien réparti entre les différentes zones sur toute la saison estivale, malgré des variations importantes à l'échelle mensuelle. Il s'agit d'un résultat important pour les gestionnaires puisqu'il montre que la stratégie d'organisation de l'effort de terrain (adaptation des trajets sachant les trajets précédents dans le but de couvrir au mieux la zone) remplit bien son objectif et est donc à poursuivre.

Par ailleurs, les résultats de ce chapitre montrent que la précision des estimations de la taille de la population est correcte. Les intervalles de confiances de cette estimation représentent en effet un écart moyen de 11% autour de la valeur estimée. Cette précision est supérieure à celle obtenue précédemment pour cette population (entre 21% et 24%, Louis et al. 2015), mais également par rapport à d'autres populations de petits cétacés : 62% pour une population de grands dauphins en Espagne (Gomez De Segura et al. 2006), 19% pour une population de dauphins à long bec à Hawaï (*Stenella longirostris*, Tyne et al. 2014), 15% pour une population de grands dauphins en Ecosse (Cheney et al. 2014) et 16% pour une population de grands

dauphins en Uruguay (Laporta et al. 2016). Un calcul rapide avec ce degré de précision montre qu'il permet de détecter un déclin de 5% par an en 3 ans de suivi et un déclin de 2% par an en 7 ans de suivi, ce qui est plus fin que la plupart des études citées précédemment (Parra et al. 2006, Tyne et al. 2016, Symons et al. 2018).

Chapitre 3

Effets de l'effort de recherche sur les estimations de la probabilité de survie et de la taille de la population



Le niveau de précision des estimations (survie, taille de la population) a un impact important sur le temps nécessaire pour détecter un changement dans la population (Thompson et al. 2000, Tyne et al. 2016). Par ailleurs, les ressources financières allouées à la conservation sont souvent limitées et ces ressources doivent donc être investies dans un suivi efficace et optimisé pour limiter le gaspillage de ces ressources (Legg & Nagy 2006) et les gestionnaires doivent répartir ces ressources disponibles entre les programmes de suivi et les actions concrètes de conservation (Salzer & Salafsky 2006). Il est donc crucial que les suivis soient optimisés afin de ne pas réduire inutilement les ressources disponibles pour ces actions de conservation.

Dans ce contexte, le chapitre 3 présente un travail de simulations visant à évaluer l'impact de variations (ici une réduction) de l'effort de recherche sur la précision et la fiabilité des estimations de la survie adulte et de la taille de la population. Ce travail avait pour but de déterminer s'il était possible d'optimiser le terrain sur la population de grands dauphins du Cotentin, c'est-à-dire réduire l'effort sans réduire la capacité à détecter d'éventuels changements dans la population. Dans un premier temps, le jeu de données original a été dégradé pour simuler une réduction du nombre de sessions de terrain par année. Ces jeux de données dégradés ont ensuite été analysés avec le même modèle que celui utilisé dans le chapitre 2. Les résultats obtenus sont comparés avec ceux du chapitre 2 pour quantifier les biais et la perte de précision lié à la réduction du nombre de sessions de terrain. Dans un second temps, j'ai simulé une population avec un effectif stable au cours du temps et testé l'effet de plusieurs scénarios de couverture spatiale de l'effort de recherche sur le biais et la précision des estimations.

**Effect of sampling effort on estimates of abundance and apparent survival
of small cetaceans.**

Pauline COUET^{1,2}, François GALLY², Aurélien BESNARD¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier
3, Montpellier, France

² Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin, Place des Justes, 50130 Cherbourg-Octeville,
France

Abstract

With the general observation of global biodiversity loss, conservation programs are increasingly needed to improve conservation status of the species and ecosystems. However, as resources are limited, there is a need to ensure a good distribution of resources between monitoring programs and conservation actions. Monitoring programs usually aim at identifying species or populations that need some sort of management plans but also to assess the effectiveness of existing management policies, by estimating indicators of the state of the system of interest (e.g. population size or trends, demographic parameters). The bias and precision of these parameters depend of several factors such as species or individual detection rates, spatial and temporal variations in the sampling effort, or behavior of individuals. Yet, estimating such parameters have to rely on robust sampling scheme, while optimizing sampling effort to limit wasteful expenses. We developed a simple framework to conduct monitoring optimization in cetacean by the use of simulation works. We applied the framework to a concrete example of a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population. More specifically, we explored the impact of variations in this sampling effort on bias and precision of estimates of survival parameters and estimated population size, using two complementary methods: degradation of existing dataset and simulation of monitoring design on a virtual population based on different intensities of field effort. Our results showed that reducing the number of secondary sessions or reducing the intensity of field effort had virtually no impact on survival estimates, and results in a small bias in the estimates of population size. However, these changes in field effort lead to a substantial loss of precision of population size estimates. The loss of precision on demographic parameters can have important repercussions on population growth rate estimation as well as population viability analysis, and consequently on decision-making for population management and conservation.

1. Introduction

With the general observation of global biodiversity loss, conservation programs are increasingly needed to improve conservation status of the species and ecosystems. However, as resources are limited, there is increasing pressure from funders and government agencies to demonstrate the effectiveness of conservation projects (Stem et al. 2005) and to ensure that funds are invested in efficient actions. Such demonstration relies on effective monitoring, which has become the foundation of the evidence-based framework for action (Pullin & Knight 2003). In this context of constraint resources, conservation projects must however find a balance between conducting concrete conservation actions and use some of their resources to monitor the outcomes of their action on species or ecosystems as well as the evolution of potential threats (Salzer & Salafsky 2006). This balance has been the subject of an intense debates some years ago (Field et al. 2007, McDonald-Madden et al. 2010, Geupel et al. 2011).

This debate is particularly reinforced by the fact that most monitoring conducted in conservation programs have strong limitations in survey design, data quality and statistical power (Legg & Nagy 2006). In such situations, the monitoring is at least a waste of money but can even be detrimental to the conservation plan, first because it drives money from the conservation actions and second because it is potentially misleading about the efficiency of conducted conservation actions (Legg & Nagy 2006, Reynolds et al. 2011). For example, failing to account for imperfect detection of species or individuals in monitoring design and data analysis may bias the estimation of species distribution or abundance (Yoccoz et al. 2001), which can for instance mask population declines (Kéry & Schmidt 2008), or lead to a wrong selection of indicator species (Urban et al. 2012). Therefore, there is a crucial need to develop robust monitoring, based on adequate sampling scheme optimized in terms of resources allocation (Yoccoz et al. 2001).

The monitoring programs usually aim at identifying species or populations that need some sort of management plans but also to assess the effectiveness of existing management policies (Stelzenmüller et al. 2013). If most of these monitoring programs aim at estimating indicators of the state of the system of interest (e.g. population size or trends for population monitoring, Ham and Pearsons 2000, Seavy and Reynolds 2007), the definition of relevant management actions largely benefits from the estimations of the parameters that describe the dynamics of the system (e.g. survival, reproduction in population monitoring context (Saracco et al. 2008,

Margalida et al. 2014). Yet as for trends or population abundances, estimating such parameters have to rely on robust sampling scheme (Hayward et al. 2015, Nuno et al. 2015).

The bias and precision of the parameters of interest estimated to define the state or the dynamics of the system depend of several factors such as species or individual detection rates (Yoccoz et al. 2001) or spatial and temporal variations in the sampling effort (Symons et al. 2018). It can also depend on the behavior of studied individuals (Lanier et al. 2016). For example, a reduction in the intensity of the research effort may limit the ability to estimate the size of the home range (Symons et al. 2018) or the movements of individuals between study areas (Lilja et al. 2008). Variations in field period and effort may also affect the precision and accuracy of the probabilities of survival and reproduction (Lanier et al. 2016).

As monitored systems are highly diverse in terms of species, environmental conditions and available technical and financial resources, defining general advices in terms of monitoring optimization is difficult. Thus, such optimization procedures are usually conducted through simulation studies (e.g. Sanderlin et al. 2014, Gwinn et al. 2016). These simulations aim at testing many scenarios of the dynamics of the studied system in combination with different sampling design strategies to identify what are the most relevant monitoring scheme depending on the goal of the study. For example, Xu et al. (2017) assessed the appropriate number of sites to survey and their location, to detect biodiversity trends in China. Field et al. (2005) define the best allocation of a fixed budget between the number of sites surveyed and the number of visits at each site, to maximize statistical power for monitoring trends in woodland bird species. Such works aiming at optimizing monitoring programs have faced an increasing interest in the scientific community the last decades in very different context (e.g. Field et al. 2005, Rudders 2011, Lanier et al. 2016, Vicente et al. 2016, Xu et al. 2017, Lieury et al. 2017) (Field et al. 2005, Rudders 2011, Moore & McCarthy 2016, Lanier et al. 2016, Vicente et al. 2016, Xu et al. 2017, Lieury et al. 2017).

Yet, most of the published work regarding monitoring optimization targeted terrestrial species. The few studies regarding optimization of monitoring design in the marine environment mainly concern the estimation of abundances or trends in abundance relying on counts of fish (Bennett et al. 2009, Jones et al. 2015), of harbor seals (Teilmann et al. 2010) or cetaceans (Embling et al. 2015). In addition, optimization of the sampling design in relation to the estimation of demographic parameters is even less common in marine studies than terrestrial ones (but see Symons et al. 2018), while these parameters are of prime importance as they drive changes in

abundance and trend. These parameters are also usually difficult and expensive to estimate, thus sampling design optimization is particularly important.

In this paper, we developed a framework to conduct monitoring optimization in cetacean by the use of simulation works. We applied the framework to a concrete example of a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population. The monitoring of this population is based on the annual estimation of the population size (state) and the survival rate (mechanism) (Gally et al. 2018). The sampling effort showed great spatial and temporal heterogeneity over the study period as often in cetacean population monitoring. More specifically we explored the impact of variations in this sampling effort on bias and precision of estimates of survival parameters and estimated number of marked individuals using two complementary methods: degradation of existing dataset and simulation of monitoring design on a virtual population based on different intensities of field effort.

2. Methods

2.1. Study area and data collection

The field study was located in the French coastal waters of the Normano-Breton Gulf in the English Channel (France), and covered an area of approximately 7000 km² (Figure 1). We conducted dedicated boat surveys to study the bottlenose dolphin population living year-round in this area. The GPS tracks of each survey were recorded, and was used to continuously adjust the following survey session, notably by preferentially targeting area that were previously under-prospected to extend the coverage of the study area. The sampling effort was highly variable in space and time, mainly due to variable weather conditions. Sampling is based on a single vessel whose home port was located north of the study area (Figure 1), with a long distance to the south (3 to 4 hours to complete). Nonetheless, the number of trips in the southern zone was the same as in the northern zone, as we tried to obtain a spatially balanced sampling effort at the yearly scale (Couet et al. submitted).

When dolphins were observed (a ‘sighting’, hereafter), the boat stops and we took pictures of the dorsal fins, which would then allow us to identify the individuals by their natural marks, using the photo-identification technique (Urian et al. 2015). Efforts were made to photograph all individuals in the group, including those with no distinctive marks. Sighting ended when all individuals were photographed or when the animals showed signs of boat avoidance or

disturbance (e.g. extended diving, distancing, or other changes in behavior). For each photograph in the resulting dataset, visible dorsal fins were scored from M1 to M4 according to the amount of scratches and notches (M1: no notch, M4: many deep marks). Individuals scoring M1 were excluded from the analyses because they were very difficult to identify.

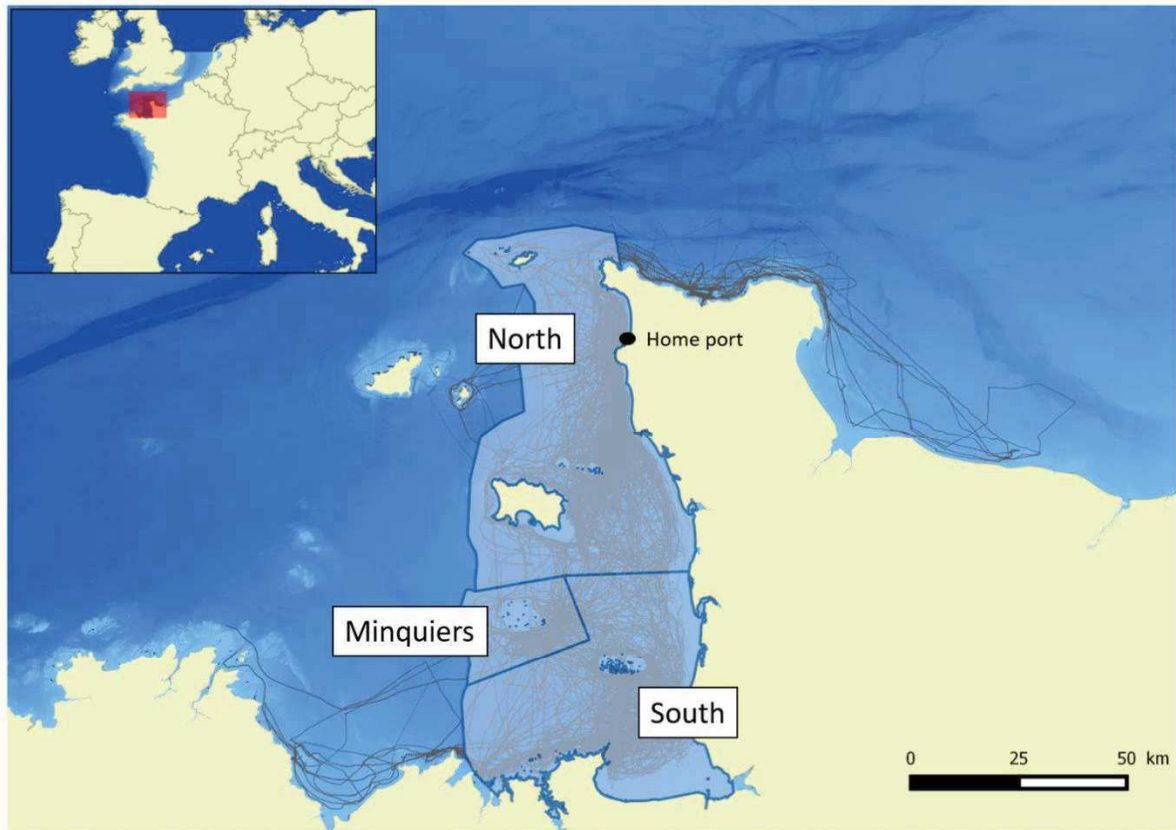


Figure 1: Map of the study area around the Normano-Breton Gulf off the northern coast of France. Grey lines show the GPS boat tracks of surveys between 2008 and 2017. Localisation of the three areas (North, South and Minquiers, in light blue) defined from the GPS boat tracks of the surveys (grey lines) and the sighting positions of each community. The 40-m bathymetric line defined the outer limit of the survey zone. Raster bathymetry: SHOM, 2015, DTM Bathymetry of the Atlantic Seaboard (Homonim project), http://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84.

The available data covered the years 2009 to 2017 and were filtered out over the spring-summer period, between May and September, when surveys were more numerous (because of better weather conditions during this season). The capture-recapture data were analyzed using the Robust Design CR framework (Kendall et al. 1995, Kendall & Nichols 1995) that combines two nested time scales: primary sessions, between which the population is considered open and that allow estimation of survival probability; which include several secondary sessions, among

which the population is considered close and allow estimation of abundance. Primary sessions were defined as years, and each secondary session was defined as a month of the spring-summer period.

Previous studies showed a spatial structuring of the individuals of the population around three areas (Louis et al. 2015, Couet et al. submitted), North, South and Minquiers (Figure 1), and the sampling effort on these different zones was highly variable at month scale. Couet et al. (submitted) used multi-state Robust Design CR models (Nichols & Coffman 1999) that allow to include information about the state of the individual at the time of observation. Four possible states were defined, three related to the preferential area of residence, alive in north zone, alive in south zone, alive in the Minquiers zone, and one for the dead state. The sampling effort was estimated by the percentage of area covered (calculate with a buffer zone of 1 km around the track of the boat) in relation to the total area of the zone. The results of this study indicated that the survival rate was constant over the study period (0.95, CI 95% 0.93-0.96) and the estimated number of marked individuals in the population varied between 151 (IC 95% 144-162) and 250 (IC 95% 209-314) depending on the year. The number of marked individuals will be referred as the population size thereafter.

2.2. Subsampling

The initial dataset included 5 secondary sessions per year (May to September), and we tested two sampling scenarios from there. The first scenario included four secondary sessions per year (scenario 4 sessions) and the second scenario included 3 secondary sessions per year (scenario 3 sessions). For each scenario, we randomly selected without replacement 3 or 4 secondary sessions among the 5 available each year. We performed 100 iterations of this subsampling strategy, leading to 100 datasets.

The capture histories built from these datasets were analyzed using the multi-state Robust Design CR models defined in Couet et al. (submitted). The transitions between alive states (movement between zones) inside a primary period were allowed, all transition probabilities were considered different, and also differed between intra and inter primary session. The detection probabilities were different between state and field sessions in interaction. The survival probability was equal between states, fixed to 1 within primary session and constant

between primary session over the entire study period. The model has been implemented in R to perform automated analysis on all replicates.

The precision of the estimates was assessed using two indicators, the bias and the RMSE (root mean square error). The calculation of these indicators is based on the following formulas:

$$Bias = \frac{\sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - y_i)}{n} \quad (1)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - y_i)^2}{n}} \quad (2)$$

2.3. Simulations

The second phase of the study investigated the effect of sampling effort on bias and precision of estimates of the survival probability and the population size. In the original dataset, the spatial coverage of the sampling effort is highly variable from one secondary session to another (Appendix S1), ranging from 0 to 50%. A previous study showed that variations in sampling effort had a non-negligible impact on detection probabilities, but there was still a large amount of unexplained residual variance in these detection probabilities (Couet et al. submitted). We used these information to build three scenarios regarding the spatial coverage of the different areas (north, south and Minquiers), based on the range of coverages usually achieved in the field in order to remain within realistic scenarios: a low coverage i.e. where coverage varies between 10 and 20% (scenario 10-20), a medium coverage between 20 and 30% (scenario 20-30) and a high coverage between 30 and 50% (scenario 30-50).

To simulate the individual capture histories, we used the initial states (zone of first capture) probability, the survival probability and the movement probabilities between zones, estimated in Couet et al. (submitted), as well as their variance-covariance matrix. For each individual, its initial state, states after each transition (between primary sessions) and state-depend recapture probabilities were all selected using a multinomial distribution as in (Kéry & Schaub 2011). Survival was forced to 1 and movement probabilities to 0 between secondary sessions. For each zone and each field effort scenario, a mean and a standard deviation of detection probabilities were calculated from detection probabilities estimated in Couet et al. (submitted), which were selected depending on the known field effort for each secondary session to reflect the conditions of each scenario (10-20%, 20-30% and 30-50%). Then the recapture probability

for each secondary session was randomly sampled in a normal distribution using this mean and standard deviation.

In order to keep the population size at 250 individuals, all dead individuals were replaced by new individuals at the next primary session. For each scenario, we simulated 1000 datasets over ten primary sessions, with five secondary sessions.

We used of MARK software (White & Burnham 1999) for the implementation of the multi-state Robust Design CR model was achieved via the R software (version 3.5.3, R Core Team 2019) with the Rmark package (version 2.2.7, Laake et al. 2019). The accuracy of the estimates was assessed using two same two indicators as the previous analysis, the bias (equation 1) and the RMSE (equation 2).

3. Results

3.1. Subsampling

In the initial dataset, the total number of individuals identified was 321 over the entire study period (9 primary and 44 secondary sessions). On average individuals were seen 6.88 times over the entire study period (sd = 4.70, range between 1 and 19 times). For scenario with 4 sessions per summer instead of 5, the total number of individuals identified was on average 305 (between 296 and 314). On average the individuals were seen 5.82 times (sd = 3.85, range 1 to 19 times). For scenario with 3 secondary sessions per summer, the total number of individuals identified was on average 279 (between 261 and 295). On average, individuals were seen 4.53 times (sd = 2.89, range 1 to 15 times).

Detection probabilities were extremely variable from one session to another (Appendix S2). The average detection probability was 0.32 for scenario with 4 sessions (range 0 to 1) and 0.34 for scenario with 3 sessions (range 0 to 1).

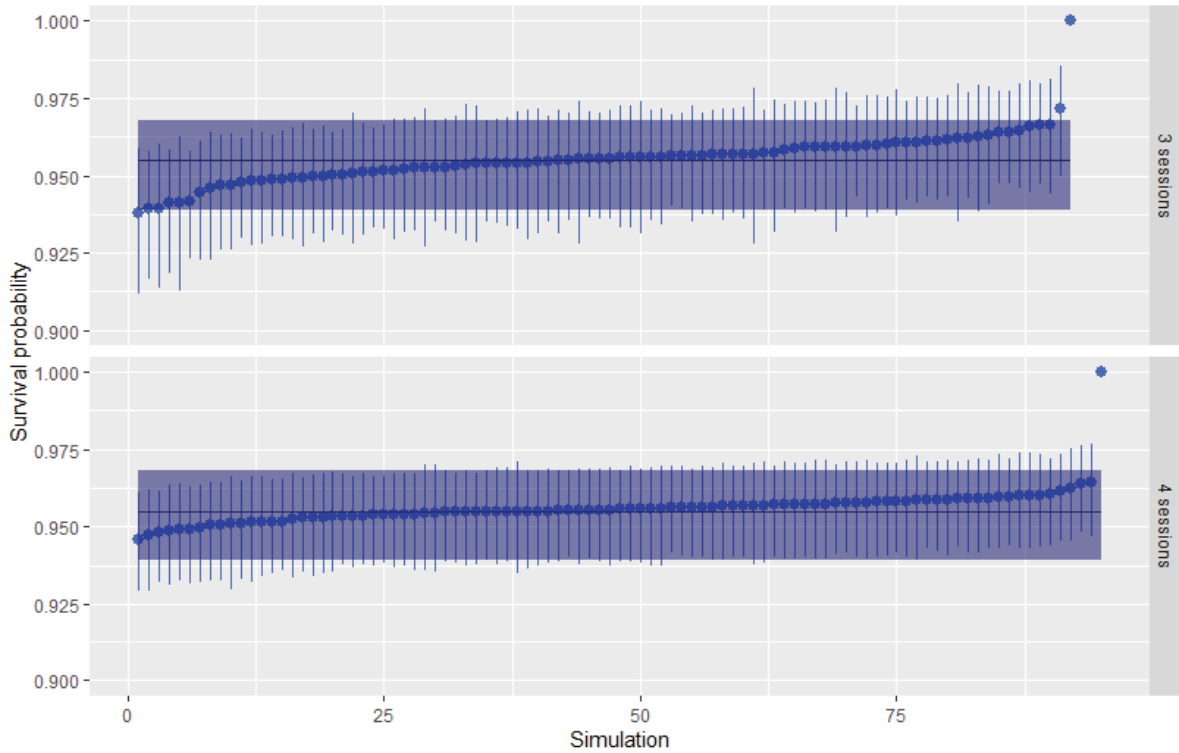


Figure 2: Survival probabilities of bottlenose dolphins estimated for the 100 replicates of the scenario with 3 secondary sessions and scenario with 4 secondary sessions instead of 5 in the original dataset. Bars represent the 95% confidence intervals. The blue line represents the estimate of survival probability on the original data set with 5 secondary sessions, and the blue area shows the confidence interval around this reference value.

Estimates of survival probabilities were close to the one estimated with the initial dataset, however the uncertainty around the estimate increased with the decrease in the number of secondary sessions per summer (Figure 2). The bias was close to 0 for both scenario ($1.16e-4$ for scenario 4 sessions and $-5.52e-4$ for scenario 3 sessions). The RMSE were very low too (0.0035 and 0.0064 for the scenario with 4 and 3 secondary sessions respectively).

Estimates of the population size appeared to be underestimated when the number of secondary sessions is reduced (Figure 3). The uncertainty around these estimates also increases, particularly for scenario 3 sessions. The bias value, all years included, was -21.97 for scenario 4 sessions (i.e. around 10% error) and -22.14 for scenario 3 sessions (i.e. around 11% error). The bias values calculated for each year are presented in Table 1. The RMSE value, for all years combined, was 34.70 for scenario 4 sessions (i.e. around 14% error) and 69.29 for scenario 3 sessions (i.e. around 28% error). The RMSE values calculated for each year are presented in Table 1.

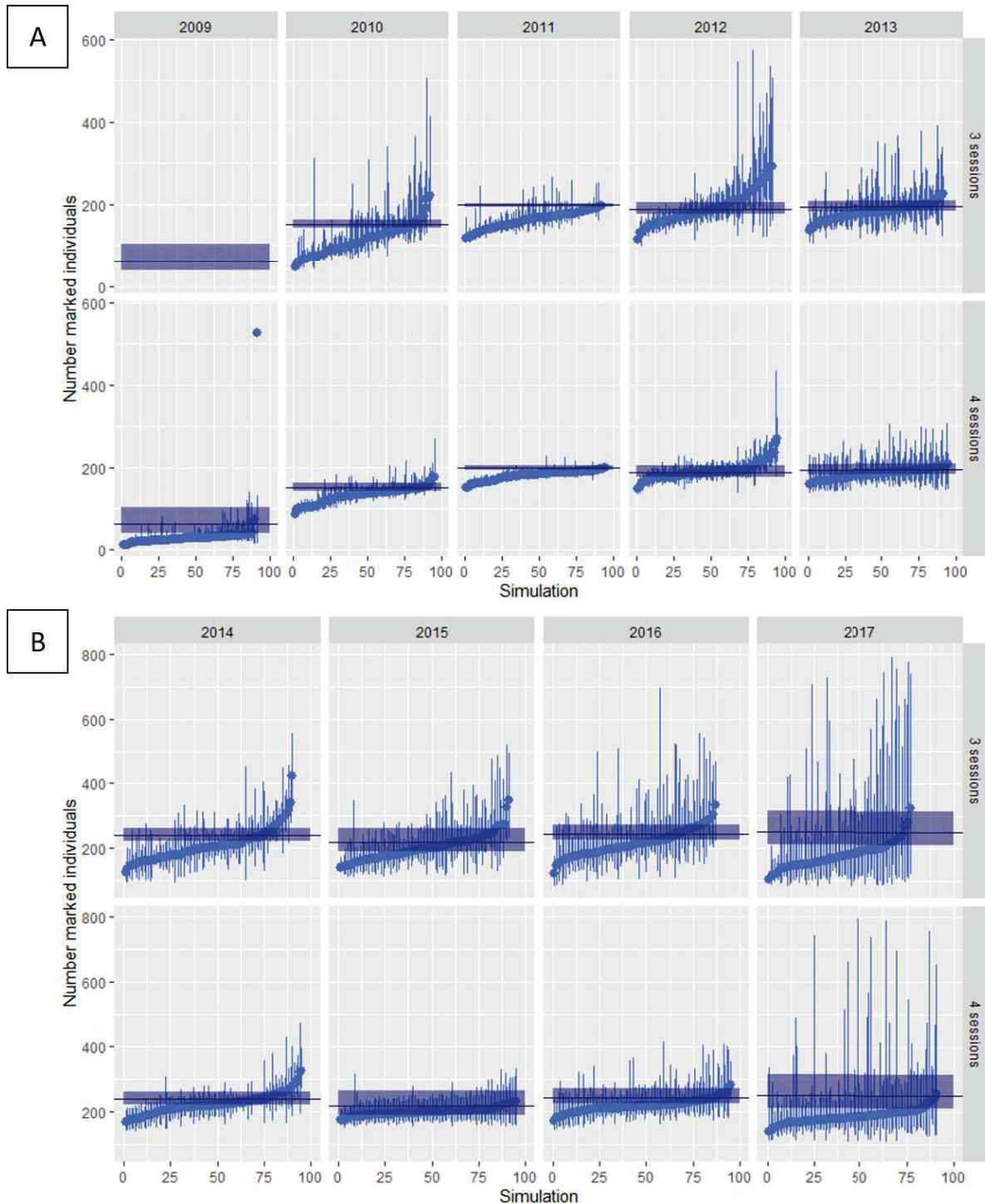


Figure 3: Population size estimated for the 100 replicates of the scenario with 3 secondary sessions and scenario with 4 secondary sessions instead of 5 in the original dataset. Bars represent the 95% confidence intervals. The blue line represents the estimate population size estimated on the original dataset with 5 secondary sessions, and the blue area shows the confidence interval around those reference values. To facilitate readability of these graphs, the estimates from the two scenarios are separated into two parts, part A from 2009 to 2013 and part B from 2014 to 2017. The method did not allow to estimate the population size in the first year when there are only 3 sessions, therefore there is no estimate for 2009 for scenario 3 sessions.

Table 1: Bias and RMSE calculated for the estimated population size, for each scenario with 4 secondary sessions and with 3 secondary sessions, and each primary session from 2009 to 2017.

Session	Bias		RMSE	
	Scenario 3 sessions	Scenario 4 sessions	Scenario 3 sessions	Scenario 4 sessions
2009	-	-31.88	-	43.63
2010	-37.20	-18.16	52.38	25.62
2011	-36.70	-17.84	41.72	21.16
2012	3.40	2.50	39.98	20.10
2013	-13.17	-11.33	22.30	15.83
2014	-25.32	-15.03	67.53	34.42
2015	-13.06	-18.15	55.03	21.57
2016	-17.11	-23.91	66.32	30.44
2017	-37.98	-64.39	140.87	68.01

3.2. Simulations

The number of individuals detected per secondary session was on average 68.84 (sd = 26.43) for scenario with 10-20% of coverage, 102.66 for scenario 20-30% (sd = 21.45) and 124.05 (sd = 18.56) for scenario 30-50%. Detection probabilities were extremely variable from one session to another (Appendix S3). The average detection probability was 0.25 for scenario 10-20% (range 0 to 1), 0.40 for scenario 20-30% (range 0 to 1) and 0.45 for scenario 30-50% (range 0 to 1).

Estimates of survival probabilities were close to the one estimated with the initial dataset and the uncertainty around the estimate decreased with increasing the percentage of coverage (Figure 4). The bias was close to 0 for the three scenarios ($-1.49e-3$ for scenario 10-20 %, $-7.24e-4$ for scenario 20-30 % and $-8.06e-4$ for scenario 30-50 %). The RMSE calculated for the scenario 10-20 % was 0.0057, it was 0.0048 for the scenario 20-30 % and was 0.0047 for the scenario 30-50 %.

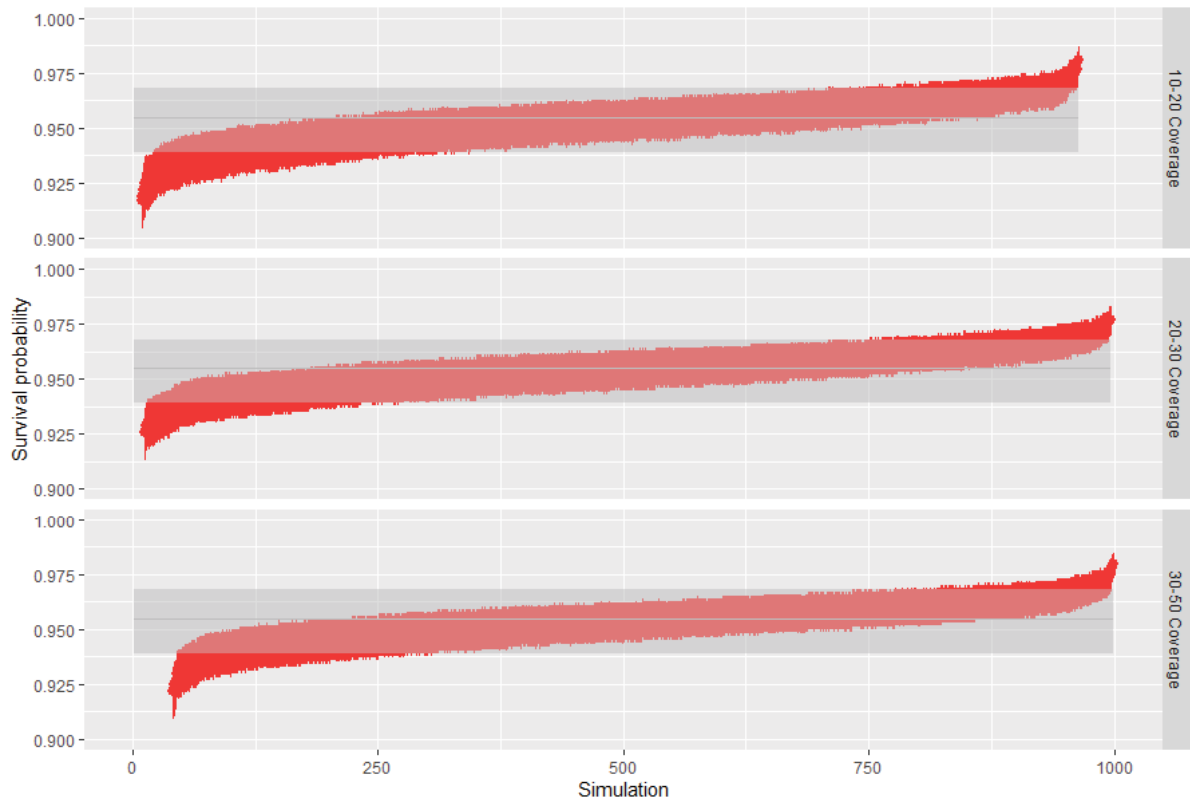


Figure 4: Survival probabilities of bottlenose dolphins estimated for the 1000 replicates of the scenario 10-20%, scenario 20-30% and scenario 30-50%. Bars represent the 95% confidence intervals. The grey line represents the reference estimate of survival probability, i.e. the one estimated on the original dataset and the grey area shows the confidence interval around this reference value.

Estimates of the population size appeared to be slightly underestimated for all scenarios (Figure 5). Uncertainty around the estimates was particularly high for scenario 10-20. The bias value, all years included, was -17.74 for scenario 10-20 (i.e. around 7% error), -11.74 for scenario 20-30 (i.e. around 4.6% error) and -10.50 for scenario 30-50 (i.e. around 4.2% error). The bias values calculated for each year are presented in Table 2. The RMSE value, for all years combined, was 37.81 for scenario 10-20 (i.e. around 15.1% error), 19.86 for scenario 20-30 (i.e. around 7.9% error) and 16.50 for scenario 30-50 (i.e. around 6.6% error). The RMSE values calculated for each year are presented in Table 2.

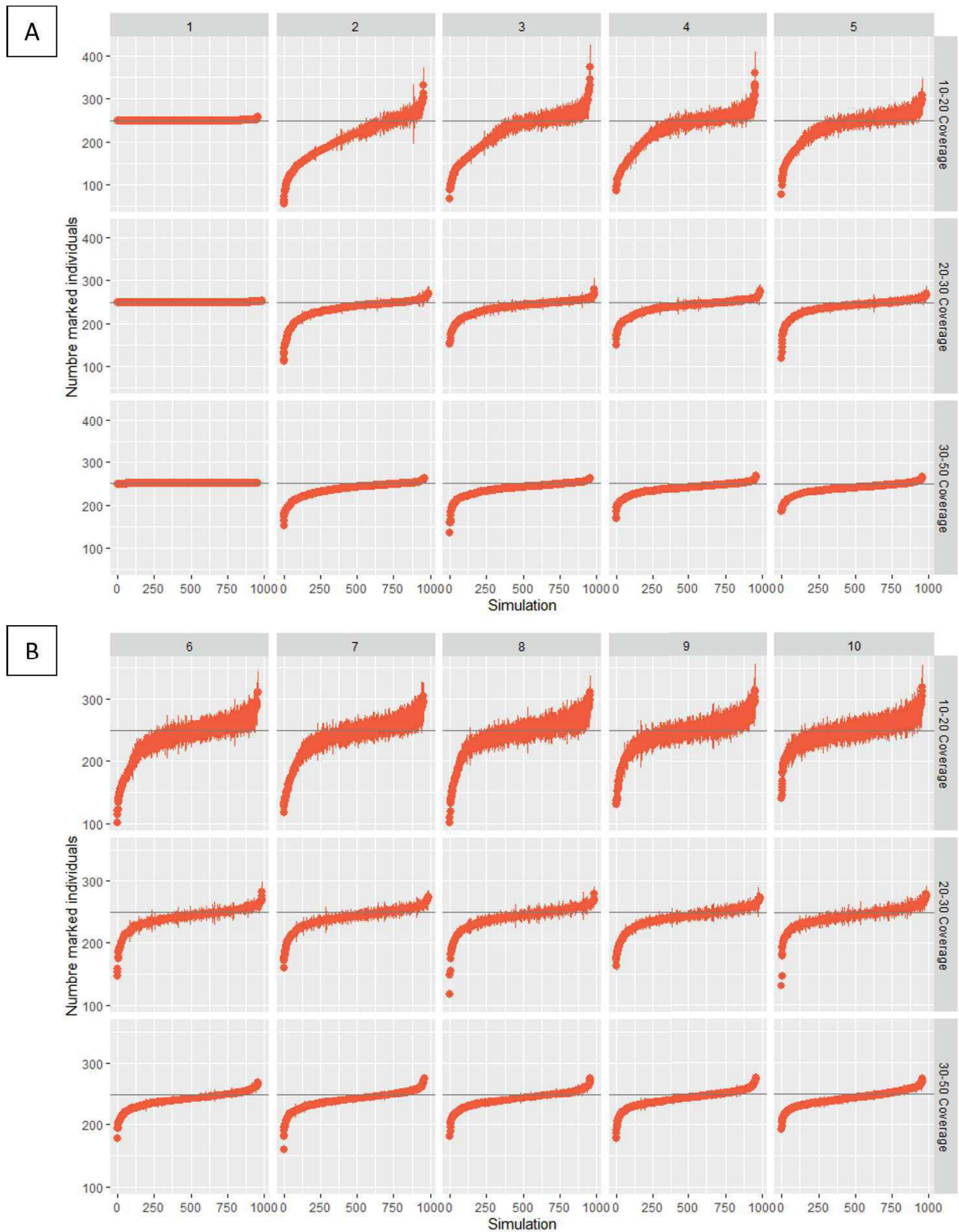


Figure 5: Population size for the 1000 replicates of the scenario 10-20%, scenario 20-30% and scenario 30-50%. Bars represent the 95% confidence intervals. The grey line represents the reference of the number of individuals, i.e. a stable population around 250 individuals. To facilitate readability of these graphs, the estimates from the two scenarios are separated into two parts, part A for sessions 1 to 5 and part B for sessions 6 to 10.

Table 2: Bias and RMSE calculated for the estimated population size, for each scenario 10-20%, 20-30% and 30-50% and each primary session.

Session	Bias			RMSE		
	Scenario 10-20%	Scenario 20-30%	Scenario 30-50%	Scenario 10-20%	Scenario 20-30%	Scenario 30-50%
1	-0.02	-0.03	-0.04	0.35	0.30	0.29
2	-43.57	-17.74	-14.22	62.34	27.69	21.28
3	-28.72	-14.61	-13.12	51.57	22.39	19.45
4	-24.81	-13.87	-12.24	46.87	21.26	17.71
5	-19.44	-13.46	-12.00	38.64	21.27	17.32
6	-15.99	-12.18	-11.45	32.89	19.06	16.39
7	-14.77	-12.03	-11.53	31.80	19.03	17.11
8	-12.63	-11.46	-10.40	28.81	19.10	15.66
9	-10.39	-11.89	-10.28	26.56	19.33	15.82
10	-7.20	-10.21	-9.73	20.77	17.55	14.82

4. Discussion

The sampling strategy and the intensity of the field effort during data collection are important elements to consider when estimating demographic parameters and population size. Our results show that for our dolphin population, reducing the number of secondary sessions from 5 to 4 or 3 sessions or reducing the intensity of effort (from 30-50, to 20-30 and 10-20% of surface coverage) had virtually no impact on survival estimates and results in a small bias in the estimates of population size. However, these changes in field effort lead to a substantial loss of precision of parameter estimates. The loss of precision on demographic parameters can have important repercussions on population growth rate estimation as well as population viability analysis and population forecasts, and consequently on decision-making for population management and conservation (McCarthy et al. 1994).

4.1. Apparent survival

The probability of survival was not biased by the reduction in the number of sessions (scenarios 4 sessions and 3 sessions), nor do the different spatial coverage scenarios (scenarios 10-20, 20-30 and 30-50) as the biases calculated for each scenario are very close to 0. This very low bias in all scenarios can be explained by the fact that detection probability over the study period was quite high. For example, the annual average detection probability was 0.32 for scenario 3

sessions and 0.25 for scenario 10-20%. Such an annual sighting rates lead to the fact that individuals are seen on average every 3 or 4 years. The species being long-lived (survival probability is 0.95), most of the individuals are seen several times over a period of 10 years which allows a good estimate of the probability of survival. The loss of accuracy seemed also minor when limiting the number of secondary sessions, and was a little more pronounced when reducing to 3 sessions (RMSE = 0.0064) compared to 4 sessions (RMSE = 0.0035). Similarly, the precision of survival estimates was high for each spatial coverage scenarios (RMSE = 0.0057 for scenario 10-20%, RMSE = 0.0048 for scenario 20-30% and RMSE = 0.0047 for scenario 30-50%). These results on survival are very important as this demographic parameter is the one that affect the most the population growth rate in long-lived species (Oli & Dobson 2003). A good estimation of this parameter is thus crucial for population viability analysis for instance. When interested on adult survival only, our results show that, in long-lived species, reduction of sampling effort may be possible without losing too much precision.

The effect of the research effort on the accuracy of estimation of survival probabilities have already been studied on other bottlenose dolphin populations (Symons et al. 2018), but also in some bird species (Lieury et al. 2017, Horswill et al. 2018). In accordance with our results Symons et al. (2018) have showed that a reduction in field effort had little impact on the precision of adult survival in their population monitoring. Yet, in long-lived birds, Lieury et al. (2017) showed that increasing the duration of surveys (monitoring 3 or 4 generation time instead of 1 or 2) or the number of monitored individuals (equivalent to increasing the spatial sampling effort as they study territorial species) greatly improved the power to detect change in survival probability, and provided good estimates of survival, even for a small population size. Horswill et al. (2018) also demonstrated that accuracy of survival probability was greatly improved when time series were extended from 5 years to 10 or 20 years for a population of long-lived seabirds. They also pointed out that detection of variations in adult survival rates required more recapture effort and more new marked individuals each year, than estimation of constant survival rate, especially for short time series.

In our study, we only estimated a constant survival probability so that our results cannot be directly compare to these last two studies. The detection of change in adult survival probability is of great interest in long-lived species as cetacean and such studies are a great perspective to our study here.

4.2. Population size

The removal of secondary sessions involved a decrease in the number of individuals identified per year, and estimates of the population size were biased downwards in all scenarios. Precision of population size estimate was also lower when the number of sessions was reduced, particularly when the number of secondary sessions was reduced to three per year. Similarly, the estimate of the population size was slightly underestimated for the different spatial coverage scenarios and the uncertainty increased when decreasing the sampling effort. The loss of precision was considerably stronger when the spatial coverage was less than 20% in comparison to 20-30% and 30-50% scenarios. The loss of precision in the estimates can be explained by a decrease in the monthly detection rate. This is particularly visible with the results of the simulations part of the study, where the precision is equivalent between the 20-30% and 30-50% scenarios with an average detection probability of 0.40 and 0.45 respectively, while the precision for the 10-20% scenario is much lower, with an average detection probability of 0.25.

Several studies have investigated the effect of reduced sampling effort on the accuracy and precision of abundance estimates using mark-recapture methods (Wegge et al. 2004, Goswami et al. 2012, Tyne et al. 2016, Symons et al. 2018). They showed that sampling effort reduction increases the uncertainty in the abundance estimates, which is consistent with our results. This decrease in accuracy can have significant consequences on population management, particularly because it led to a decrease of statistical power to detect declines. For example, Symons et al. (2018) showed that reducing from six to three the number of secondary sessions per primary session in the monitoring of a bottlenose dolphin population, increased from 2.75 to 5.5 the number of years required to detect a 5% decline with an 80% power. For their part, Tyne et al. (2016) recommended to test several scenarios because the gain in precision, and thus the capacity to detect changes in the population, is not proportional to the increase of the research effort. They found that monitoring a population of spinner dolphin (*Stenella longirostris*) with an effort of 12 days per month at 4 sites allowed the detection of a 5% decline after 6 years (with a power of 80%), whereas an effort reduced by half (6 days per month at 2 sites) allowed the detection of this decline in 7 years and would greatly reduce the cost of monitoring.

The precision and accuracy of population size estimates are sensitive to variations in sampling effort, much more than survival estimates. Our result suggested that the initial plan of 5 sessions

per summer (May to September) should be maintained to have the least biased estimates of population size. Regarding the spatial coverage of the different areas of the study area, at least 20% of the surface of each zone should be covered to minimize bias and to have a good precision of the population size estimate.

4.3. Perspectives

Here we developed a relatively simple framework to explore the potential bias a loss of precision associated to a reduction in field effort. If this can allow to optimize sampling effort it should benefit by supplementary scenarios such as varying the duration of the study period (5 years, 10 years and 15 years) or the lag between primary session (field work conducted only one year over two or three for instance) to investigate the effects on parameter estimates. We also have only simulated variations of sampling effort, but it would be interesting to combine this with different scenarios of population dynamics (decrease in survival, growth or decline in population size), especially to evaluate our ability to detect trends in population size or demographic parameters estimates such as in Symons et al. (2018), Lieury et al. (2017) or Horswill et al. (2018). These approaches are crucially needed to optimize the allocation of resources between monitoring of populations and conservation actions.

Acknowledgements

We are grateful to the French Seine-Normandy Water Agency, the French Biodiversity Agency (OFB), the National Association of Research and Technology (ANRT), and the MAAF SA insurance company for the funding that enabled us to conduct this study.

Literature cited

Bennett RF, Götz A, Sauer WHH, Cowley PD, Palmer RM (2009) Optimisation of underwater visual census and controlled angling methods for monitoring subtidal temperate reef fish communities. *African J Mar Sci* 31:277–287.

Couet P, Blandel L, Gally F, Besnard A (no date) Using information on social structure and sampling effort to improve estimation of survival rate and abundance in a bottlenose dolphin population.

Embling CB, Walters AEM, Dolman SJ (2015) How much effort is enough? The power of citizen science to monitor trends in coastal cetacean species. *Glob Ecol Conserv* 3:867–877.

Field SA, O'Connor PJ, Tyre AJ, Possingham HP (2007) Making monitoring meaningful. *Austral Ecol* 32:485–491.

Field SA, Tyre AJ, Possingham HP (2005) Optimizing allocation of monitoring effort under economic and observational constraints. *J Wildl Manage* 69:473–482.

Gally F, Couet P, de Riedmatten L (2018) Suivi de la population des grands dauphins sédentaires en mer de la Manche.

Geupel GR, Humple D, Roberts LJ (2011) Monitoring decisions: Not as simple as they seem? *Trends Ecol Evol* 26:107.

Goswami VR, Laretta M V., Madhusudan MD, Karanth KU (2012) Optimizing individual identification and survey effort for photographic capture-recapture sampling of species with temporally variable morphological traits. *Anim Conserv* 15:174–183.

Gwinn DC, Beesley LS, Close P, Gawne B, Davies PM (2016) Imperfect detection and the determination of environmental flows for fish: challenges, implications and solutions. *Freshw Biol* 61:172–180.

Ham KD, Pearsons TN (2000) Can reduced salmonid population abundance be detected in time to limit management impacts? *Can J Fish Aquat Sci* 57:17–24.

Hayward MW, Boitani L, Burrows ND, Funston PJ, Karanth KU, MacKenzie DI, Pollock KH, Yarnell RW (2015) FORUM: Ecologists need robust survey designs, sampling and analytical methods. *J Appl Ecol* 52:286–290.

Horswill C, Humphreys EM, Robinson RA (2018) When is enough ... enough? Effective sampling protocols for estimating the survival rates of seabirds with mark-recapture techniques. *Bird Study* 65:290–298.

Jones T, Davidson RJ, Gardner JPA, Bell JJ (2015) Evaluation and optimisation of underwater visual census monitoring for quantifying change in rocky-reef fish abundance. *Biol Conserv* 186:326–336.

Kendall WL, Nichols JD (1995) On the use of secondary capture–recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *J Appl Stat* 22:751–762.

- Kendall WL, Pollock KH, Brownie C (1995) A Likelihood-Based Approach to Capture-Recapture Estimation of Demographic Parameters under the Robust Design. *Biometrics* 51:293.
- Kéry M, Schaub M (2011) Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press (ed).
- Kéry M, Schmidt BR (2008) Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecol* 9:207–216.
- Laake J, Rakhimberdiev E, Augustine B, Turek D, McClintock B, Collier B, Rotella J, Pavlacky D, Paul A, Eberhart-Phillips L, Ivan J, Wood C (2019) R Code for Mark Analysis.
- Lanier WE, Bailey LL, Muths E (2016) Integrating biology, field logistics, and simulations to optimize parameter estimation for imperiled species. *Ecol Modell* 335:16–23.
- Legg CJ, Nagy L (2006) Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. *J Environ Manage* 78:194–199.
- Lieury N, Devillard S, Besnard A, Gimenez O, Hameau O, Ponchon C, Millon A (2017) Designing cost-effective capture-recapture surveys for improving the monitoring of survival in bird populations. *Biol Conserv* 214:233–241.
- Lilja J, Ridley T, Cronkite GMW, Enzenhofer HJ, Holmes JA (2008) Optimizing sampling effort within a systematic design for estimating abundant escapement of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in their natal river. *Fish Res* 90:118–127.
- Louis M, Gally F, Barbraud C, Béreau J, Tixier P, Simon-Bouhet B, Rest K Le, Guinet C (2015) Social Structure and Abundance of Coastal Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel. *J Mammal* 96:481–493.
- Margalida A, Colomer MÀ, Oro D (2014) Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. *Ecol Appl* 24:436–444.
- McCarthy MA, Franklin DC, Burgman MA (1994) The importance of demographic uncertainty: An example from the helmeted honeyeater *Lichenostomus melanops cassidix*. *Biol Conserv* 67:135–142.
- McDonald-Madden E, Baxter PWJ, Fuller RA, Martin TG, Game ET, Montambault J, Possingham HP (2010) Monitoring does not always count. *Trends Ecol Evol* 25:547–550.
- Moore AL, McCarthy MA (2016) Optimizing ecological survey effort over space and time. *Methods Ecol Evol* 7:891–899.
- Nichols JD, Coffman CJ (1999) Demographic Parameter Estimation for Experimental Landscape Studies on Small Mammal Populations. In: *Landscape Ecology of Small Mammals*. Springer New York, p 287–309

- Nuno A, Milner-Gulland EJ, Bunnefeld N (2015) Detecting abundance trends under uncertainty: The influence of budget, observation error and environmental change. *Anim Conserv* 18:331–340.
- Oli MK, Dobson FS (2003) The Relative Importance of Life-History Variables to Population Growth Rate in Mammals: Cole’s Prediction Revisited. *Am Nat* 161:422–440.
- Pullin AS, Knight TM (2003) Support for decision making in conservation practice: An evidence-based approach. *J Nat Conserv* 11:83–90.
- R Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Reynolds JH, Thompson WL, Russell B (2011) Planning for success: Identifying effective and efficient survey designs for monitoring. *Biol Conserv* 144:1278–1284.
- Rudders D (2011) A Simulation Study To Evaluate Sampling Designs For Highly Autocorrelated Populations: With An Application To Sea Scallop Closed Areas. *J Shellfish Res* 30:550.
- Salzer D, Salafsky N (2006) Allocating Resources Between Taking Action, Assessing Status, and Measuring Effectiveness of Conservation Actions. *Nat Areas J* 26:310–316.
- Sanderlin JS, Block WM, Ganey JL (2014) Optimizing study design for multi-species avian monitoring programmes. *J Appl Ecol* 51:860–870.
- Saracco JF, Desante DF, Kaschube DR (2008) Assessing Landbird Monitoring Programs and Demographic Causes of Population Trends. *J Wildl Manage* 72:1665–1673.
- Seavy NE, Reynolds MH (2007) Is statistical power to detect trends a good assessment of population monitoring? *Biol Conserv* 140:187–191.
- Stelzenmüller V, Breen P, Stamford T, Thomsen F, Badalamenti F, Borja Á, Buhl-Mortensen L, Carlstöm J, D’Anna G, Dankers N, Degraer S, Dujin M, Fiorentino F, Galparsoro I, Giakoumi S, Gristina M, Johnson K, Jones PJS, Katsanevakis S, Knittweis L, Kyriazi Z, Pipitone C, Piwowarczyk J, Rabaut M, Sørensen TK, van Dalfts J, Vassilopoulou V, Vega Fernández T, Vincx M, Vöge S, Weber A, Wijkmark N, Jak R, Qiu W, ter Hofstede R (2013) Monitoring and evaluation of spatially managed areas: A generic framework for implementation of ecosystem based marine management and its application. *Mar Policy* 37:149–164.
- Stem C, Margoluis R, Salafsky N, Brown M (2005) Monitoring and evaluation in conservation: A review of trends and approaches. *Conserv Biol* 19:295–309.
- Symons J, Sprogis KR, Bejder L (2018) Implications of survey effort on estimating demographic parameters of a long-lived marine top predator. *Ecol Evol* 8:10470–10481.
- Teilmann J, Rigét F, Harkonen T (2010) Optimizing survey design for Scandinavian harbour seals: population trend as an ecological quality element. *J Mar Sci* 67:952–958.
- Tyne JA, Loneragan NR, Johnston DW, Pollock KH, Williams R, Bejder L (2016) Evaluating monitoring methods for cetaceans. *Biol Conserv* 201:252–260.

Urban NA, Swihart RK, Malloy MC, Dunning JB (2012) Improving selection of indicator species when detection is imperfect. *Ecol Indic* 15:188–197.

Urian K, Gorgone A, Read A, Balmer B, Wells RS, Berggren P, Durban J, Eguchi T, Rayment W, Hammond PS (2015) Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans. *Mar Mammal Sci* 31:298–321.

Vicente JR, Alagador D, Guerra C, Alonso JM, Kueffer C, Vaz AS, Fernandes RF, Cabral JA, Araújo MB, Honrado JP (2016) Cost-effective monitoring of biological invasions under global change: a model-based framework. *J Appl Ecol* 53:1317–1329.

Wegge P, Pokheral CP, Jnawali SR (2004) Effects of trapping effort and trap shyness on estimates of tiger abundance from camera trap studies. *Anim Conserv* 7:251–256.

White G, Burnham K (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–139.

Xu H, Cao M, Wu Y, Cai L, Cao Y, Ding H, Cui P, Wu J, Wang Z, Le Z, Lu X, Liu L, Li J (2017) Optimized monitoring sites for detection of biodiversity trends in China. *Biodivers Conserv* 26:1959–1971.

Yoccoz NG, Nichols JD, Boulinier T (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends Ecol Evol* 16:446–453.

Chapitre 3

Annexes

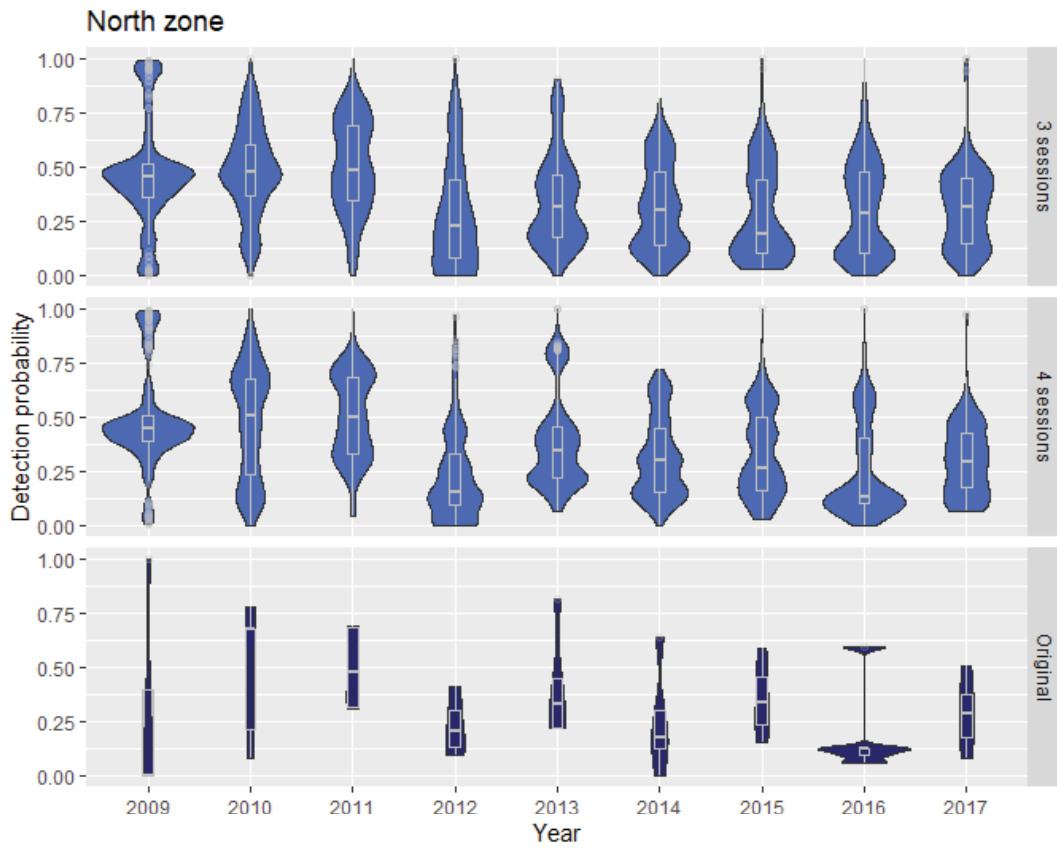
APPENDIX S1: Sampling coverage and estimates of detection probabilities from the original dataset and the model selected in Couet et al. (submitted) *Using information on social structure and sampling effort to improve estimation of survival rate and abundance in a bottlenose dolphin population.*

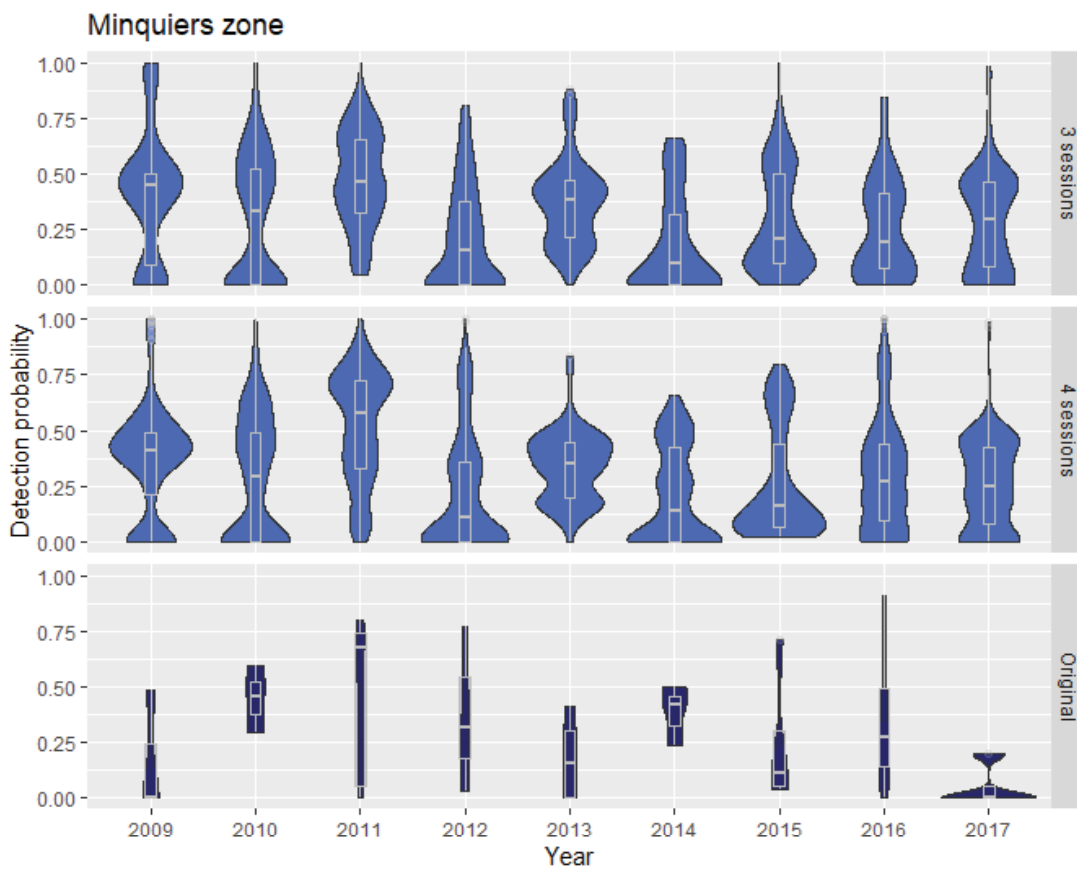
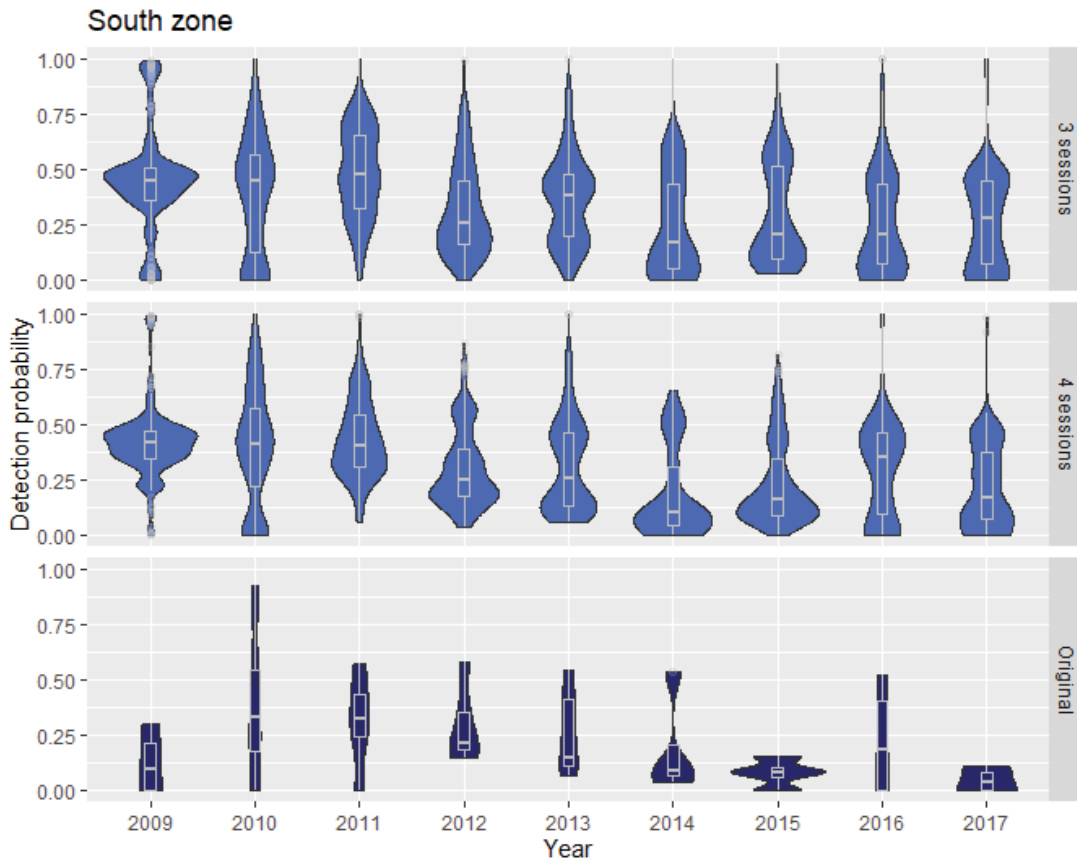
North zone				South zone				Minquières zone			
Coverage	Detection			Coverage	Detection			Coverage	Detection		
	Estimate	CI inf	CI sup		Estimate	CI inf	CI sup		Estimate	CI inf	CI sup
0.00%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
6.38%	0.41	0.30	0.53	0.00%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
6.74%	0.33	0.23	0.45	0.00%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
8.24%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
8.39%	0.08	0.03	0.23	0.64%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
9.31%	0.26	0.17	0.38	1.60%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
9.36%	0.09	0.05	0.15	4.73%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
9.47%	0.06	0.03	0.13	4.76%	0.00	0.00	0.00	0.00%	0.00	0.00	0.00
9.58%	0.13	0.08	0.20	4.81%	0.00	0.00	0.00	6.25%	0.42	0.27	0.58
10.16%	0.48	0.34	0.62	6.21%	0.18	0.11	0.29	6.27%	0.05	0.02	0.16
10.41%	0.68	0.46	0.84	8.34%	0.00	0.00	0.00	8.30%	0.00	0.00	0.00
10.97%	0.26	0.18	0.36	8.60%	0.21	0.13	0.34	9.34%	0.32	0.19	0.48
12.48%	0.10	0.05	0.19	9.56%	0.15	0.08	0.26	9.56%	0.16	0.08	0.30
13.27%	0.13	0.07	0.22	11.23%	0.15	0.08	0.26	11.06%	0.19	0.10	0.34
14.68%	0.21	0.08	0.46	14.56%	0.07	0.03	0.15	11.94%	0.04	0.01	0.14
15.81%	0.41	0.32	0.52	15.80%	0.00	0.00	0.00	14.44%	0.00	0.00	0.00
16.22%	0.51	0.40	0.61	17.40%	0.04	0.01	0.11	16.67%	0.31	0.19	0.45
16.23%	0.31	0.21	0.44	18.01%	0.10	0.05	0.18	18.04%	0.20	0.09	0.39
16.67%	0.10	0.05	0.17	18.45%	0.54	0.40	0.67	18.11%	0.74	0.54	0.87
16.81%	0.14	0.08	0.25	19.09%	0.24	0.13	0.41	19.67%	0.17	0.07	0.34
17.81%	0.31	0.20	0.45	19.39%	0.07	0.03	0.17	19.94%	0.00	0.00	0.00
18.05%	0.22	0.14	0.33	20.56%	0.32	0.22	0.45	20.43%	0.00	0.00	0.00
19.41%	0.68	0.52	0.80	21.46%	0.43	0.28	0.60	21.43%	0.05	0.01	0.18

Chapitre 3 - Annexes

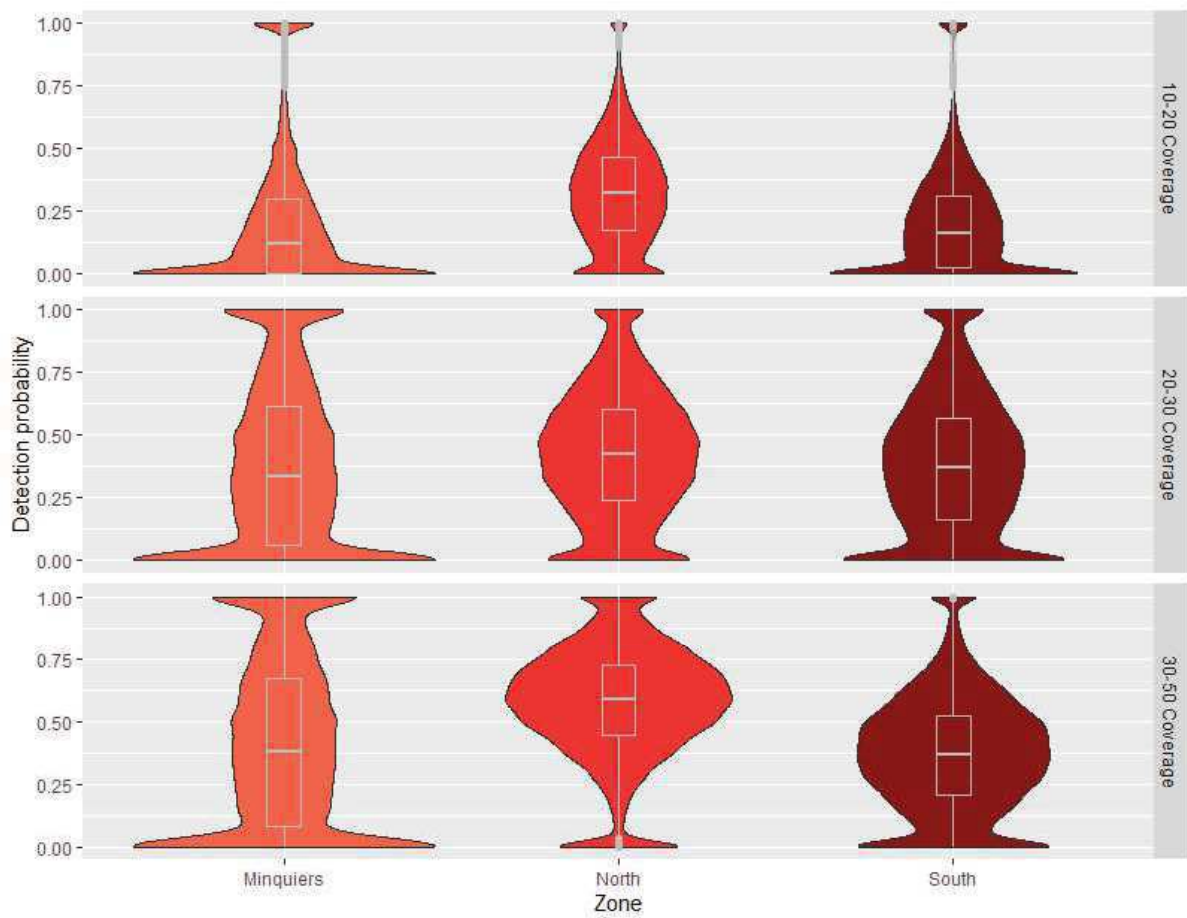
19.64%	0.18	0.12	0.26	23.05%	0.08	0.04	0.17	21.88%	0.68	0.51	0.80
20.63%	0.64	0.52	0.74	23.25%	0.09	0.04	0.18	23.12%	0.36	0.19	0.58
20.66%	0.78	0.59	0.90	23.47%	0.58	0.46	0.69	23.43%	0.50	0.34	0.65
21.16%	0.45	0.33	0.57	23.84%	0.55	0.39	0.69	26.19%	0.71	0.47	0.87
21.61%	0.69	0.55	0.79	24.07%	0.42	0.15	0.75	26.61%	0.23	0.13	0.38
21.80%	0.13	0.08	0.20	24.56%	0.11	0.06	0.22	26.86%	0.03	0.00	0.19
23.04%	0.69	0.56	0.80	24.58%	0.93	0.31	1.00	26.97%	0.00	0.00	0.00
24.20%	0.29	0.21	0.38	25.99%	0.16	0.09	0.26	29.08%	0.77	0.54	0.90
24.58%	0.18	0.11	0.29	26.37%	0.24	0.03	0.78	29.45%	0.80	0.63	0.91
24.85%	0.30	0.21	0.41	30.74%	0.11	0.06	0.22	30.18%	0.59	0.43	0.74
26.05%	0.16	0.10	0.24	31.55%	0.52	0.36	0.68	31.35%	0.41	0.27	0.58
28.76%	0.22	0.14	0.33	31.56%	0.57	0.41	0.72	31.64%	0.29	0.07	0.71
33.49%	0.59	0.48	0.69	33.63%	0.35	0.24	0.49	35.92%	0.00	0.00	0.00
34.94%	0.60	0.49	0.69	35.84%	0.08	0.04	0.17	38.19%	0.00	0.00	0.00
36.71%	0.38	0.29	0.48	40.53%	0.41	0.28	0.55	40.82%	0.45	0.29	0.63
40.96%	0.82	0.67	0.90	50.87%	0.37	0.25	0.51	46.41%	0.91	0.24	1.00

Appendix S2: Distribution of monthly detection probabilities for each year and each zone, estimated for the 100 replicates of the scenario with 3 secondary sessions and scenario with 4 secondary sessions and for the original dataset (5 secondary sessions). To facilitate readability of these graphs, the estimates from the two scenarios and the original dataset are separated into three parts, corresponding to each zone: North, South and Minquiers.





Appendix S3: Distribution of monthly detection probabilities for each zone, estimated for the 1000 replicates of the scenario 10-20%, scenario 20-30% and scenario 30-50%.



Discussion

Le chapitre 3 présente une méthode simple pour explorer différents scénarios de variation de l'effort de recherche afin de prédire son impact sur la précision et la fiabilité des estimations des paramètres démographiques et de la taille de la population. Les résultats obtenus apportent des éléments concrets pour optimiser le travail de terrain et limiter la baisse de précision sur ces paramètres et ce type de travail devrait être généralisé lors de tout lancement de suivi d'une population.

Dans le cas spécifique du suivi de la population du Cotentin, la réduction de l'effort de recherche affecte particulièrement la précision des estimations de la taille de la population mais très peu celle de l'estimation de la survie adulte. Nos résultats suggèrent que le plan initial de 5 sessions par été (de mai à septembre) devrait être maintenu pour avoir les estimations les moins biaisées de la taille de la population. En ce qui concerne la couverture spatiale des différentes régions de la zone d'étude, au moins 20 % de la surface de chaque zone devrait être prospectée pour minimiser le biais et avoir une bonne précision de la taille de la population.

Des analyses supplémentaires seraient utiles pour compléter la liste des scénarios testés, par exemple modifier la durée de l'étude (5, 10 ou 20 ans) ou espacer les sessions de terrain (une année sur deux ou trois par exemple). En plus de cela, le calcul de l'effort de recherche pourrait être repris pour le rendre plus pertinent par rapport à l'effort réel réalisé sur le terrain. En effet, l'effort de recherche est actuellement calculé comme le pourcentage de surface prospecté par rapport à la surface totale de la zone d'étude pour chaque session de détection. Cependant, le bateau peut passer plusieurs fois au même endroit au sein d'une session de détection, et cette répétition des passages dans le même secteur n'est pas prise en compte dans le calcul actuel de l'effort de recherche alors qu'il pourrait affecter le taux de recapture des individus.

Discussion générale



Les enjeux de conservation et de gestion durable des écosystèmes et des espèces sont de plus en plus pressants face à la crise actuelle de la biodiversité (Olson et al. 2002). Face à ce constat, les institutions se mobilisent à différentes échelles (locales à internationales) pour proposer des réglementations et mettre en place des actions de conservation et de gestion des systèmes. Le succès de ces actions est cependant indissociable d'un suivi précis de l'évolution du système d'intérêt pour identifier les pressions qu'il subit et mesurer l'efficacité des actions de conservation mises en œuvre. En effet, l'absence de données fiables pour informer l'élaboration de ces actions et évaluer leur efficacité peut conduire à des mesures inadaptées et parfois contre-productives (voir Sutherland et al. 2004 pour des exemples). Les méthodes fondées sur des données scientifiques, basées sur la connaissance des mécanismes de la dynamique des communautés et des populations, sont essentielles pour concevoir des actions de conservation performantes (Pullin et al. 2004).

Cette thèse s'est intéressée au suivi des populations de petits cétacés sédentaires, et visait plus spécifiquement à déterminer les indicateurs et les approches les plus pertinentes pour effectuer le suivi de ces populations. Dans la première partie de cette discussion, je discuterai de la pertinence des différents indicateurs associés aux fonctionnements des populations et qui peuvent être suivis au cours du temps. Je m'attarderai en particulier sur le niveau de précision des estimations de ces indicateurs et je présenterai aussi les limites associées à chacun d'entre eux. Dans une deuxième partie, je proposerai quelques recommandations sur les indicateurs à privilégier et sur les efforts de terrain à fournir pour qu'ils soient pertinents ou en tout cas suffisamment précis pour être en mesure de détecter des changements dans la population. Dans une troisième partie j'apporterai plusieurs pistes de réflexion sur les améliorations possibles des méthodes utilisées dans ce projet, en vue des suivis futurs. Enfin, je conclurai par quelques recommandations pour aller plus loin dans la démarche de conservation des populations marines et ne pas se limiter au seul suivi de leur dynamique.

1. Pertinence et limites des indicateurs de suivi des populations

1.1 Taille de la population

La taille de la population est un bon indicateur, intégrateur de l'état général de la population, qui permet de communiquer facilement avec les décideurs politiques et le grand public pour

les sensibiliser à la conservation du fait de sa simplicité d'appréhension. C'est d'ailleurs souvent la première question que se pose le grand public (« il y en a combien ? »).

L'estimation régulière du nombre d'individus dans une population permet de suivre son évolution au cours de temps et d'identifier des changements en réponse aux pressions anthropiques ou aux actions de gestion (augmentation, déclin). Pour être utiles aux gestionnaires, ces estimations doivent cependant être assez précises pour permettre de détecter rapidement un changement des effectifs. Il est de ce fait nécessaire de vérifier, préalablement à la mise en place du suivi de ces effectifs, dans quelles mesures il sera capable de détecter des déclin ou des augmentations, « statistiquement significatifs » de la taille de la population avec des tests de puissance (Gerrodette 1987, White 2019). En effet, cette puissance statistique, c'est-à-dire la capacité d'un protocole à détecter des évolutions qui existent, est grandement liée au protocole d'échantillonnage que cela soit en termes de nombre d'années de suivi, ou d'organisation spatiale des efforts de terrain (voir par exemple Symons et al. 2018). Par exemple, l'étude conduite dans le chapitre 3 de cette thèse illustre bien que la réduction de l'effort de recherche (nombre de sessions et pourcentage de zones surveillées) peut diminuer fortement la précision des estimations de taille de population et donc masquer notre capacité à détecter d'éventuels déclin ou augmentations de cette taille de population. Symons et al. (2018) ont montré dans leur étude sur une population de grands dauphins de l'océan Indien (*Tursiops aduncus*) qu'il fallait entre 2.75 ou 5.5 ans de suivi (en fonction de l'intensité de l'effort de recherche) pour détecter un déclin annuel de 5% des effectifs avec une puissance de 80%. De façon similaire, Tyne et al. (2016) ont montré que le temps de suivi requis pour détecter un déclin annuel de 5% avec une puissance de 80% était de l'ordre de 6 ans pour une population de dauphins à long bec (*Stenella longirostris*). Parra et al. (2006) ont quant à eux indiqués qu'un déclin annuel de 5% pouvait être détecté, avec une puissance de 95%, par un suivi mené pendant 6 ans pour une population de dauphins à aileron retroussé d'Australie (*Orcaella heinsohni*) et pendant 10 ans pour une population de dauphins à bosse de Sahul (*Sousa sahalensis*). Ces études montrent donc que chez les cétacés, il faut en général des suivis sur un moyen terme pour détecter des déclin y compris des déclin relativement importants. En effet une baisse de 5% sur 6 ans représente une baisse cumulée de plus de 25%, ce qui est très important pour une espèce longévive et bien au-delà des critères IUCN pour classer les espèces dans la catégorie « Vulnérable » par exemple.

Nos résultats montrent que la population de grands dauphins du Cotentin est relativement stable sur la période d'étude, et est estimée à environ 400 à 450 individus. Il s'agit vraisemblablement

d'une des plus grandes populations résidentes de grands dauphins côtiers sur la façade Atlantique de l'Europe et la Méditerranée. A titre de comparaison, la population de grands dauphins du nord-est de l'Ecosse (Moray Firth) a été estimée à 178 individus (IC 95%: 151-204, Cheney et al. 2014), la population en Grèce a été estimée à 148 individus (IC 95%: 132-180, Bearzi et al. 2008) et la population de l'estuaire de Shannon, en Irlande, a été estimée à 107 individus (IC 95%: 83-131, Berrow et al. 2012). Cependant en Espagne, la taille d'une population de grands dauphins côtiers et résidant à l'année en Méditerranée a été estimée à 1333 individus (IC 95%: 730-2407, Gomez De Segura et al. 2006).

La stabilité des effectifs observée au cours de la période d'étude (2009-2017) indique que le renouvellement de la population est assuré, c'est-à-dire qu'il y a autant d'entrées que de sorties d'individus dans la population. Cependant plusieurs hypothèses non mutuellement exclusives peuvent expliquer la stabilité d'une la population. Si la population est isolée (c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'échanges d'individus avec les populations voisines), la stabilité des effectifs indique que la mortalité des individus est compensée par la reproduction et le recrutement de nouveaux individus et dans ce cas cette stabilité est donc plus le signe d'une population en « bonne santé » pour reprendre les termes souvent utilisées dans le monde de la gestion et des politiques publiques de conservation. Dans le cas d'une population ouverte, elle peut être intégrée dans une dynamique de métapopulation (voir par exemple Doxa et al. 2013) et les échanges d'individus avec les populations voisines (immigration et/ou émigration) peuvent générer la stabilité apparente des effectifs même si localement les conditions ne sont pas favorables à la sous-population. Pour la population du Cotentin, la première hypothèse est de loin la plus probable puisque les résultats d'analyses génétiques ont montré que cette population était plutôt isolée des populations voisines (Louis et al. 2014).

Cependant cet indicateur reste superficiel dans le sens où les variations de la taille des populations peuvent être la conséquence de mécanismes sous-jacents très différents, comme des altérations de la survie, de la reproduction et des échanges entre sous-populations voire entre populations voisines (Hallett et al. 2018). Il n'offre, de ce fait, pas beaucoup d'informations sur les paramètres sur lesquels intervenir lorsqu'il faut mettre en œuvre des mesures de gestion des populations.

1.2. Probabilité de survie

Chez les espèces longévives, la survie adulte est le paramètre dont les variations ont le plus d'impact sur le taux de croissance des populations (Oli & Dobson 2003). Cette variabilité temporelle de la survie adulte est cependant généralement assez faible chez ces espèces par rapport à la survie des juvéniles ou à la reproduction des adultes (voir par exemple Gaillard et al. 2000). Ce résultat est expliqué par la “canalisation” (Gaillard & Yoccoz 2003), phénomène selon lequel un paramètre démographique très sensible pour la dynamique des populations d'une espèce est en général peu sensible aux variations environnementales car cette espèce a généralement développé certaines adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales pour limiter les variations de ce paramètre. Ainsi, si une estimation précise de la survie adulte est cruciale pour bien comprendre la dynamique d'une espèce longévive, ce n'est pas forcément l'indicateur qui changera le plus rapidement face à une perturbation (sauf dans le cas de mortalités directes comme des prises accidentelles, ou de perturbations majeures que les individus n'arriveraient pas tamponner).

La survie adulte de la population de grands dauphins du Cotentin est estimée à 0.95 (IC 95% 0.94–0.97), une valeur forte qui est attendue chez les espèces longévives comme les cétacés. Par exemple, les probabilités de survie adulte dans d'autres population de grands dauphins ont été estimées à 0.96 (IC 95% 0.80–0.99) au Bangladesh (Mansur et al. 2012), 0.97 (SE 0.029) dans les Açores (Silva et al. 2009), et 0.92 (CI 95% 0.88–0.96) dans le sud du Brésil (Daura-Jorge et al. 2013). Malgré les fortes pressions anthropiques locales, notamment un trafic maritime parmi les plus denses du monde (Halpern et al. 2008), la survie élevée ainsi que la taille de la population stable, semblent indiquer que la population se porte bien pour le moment.

L'intervalle de confiance autour de la probabilité de survie estimée par les modèles de CMR que nous avons utilisés est faible (IC 95% 0.94–0.97), ce qui indique une très bonne précision de cette estimation. Ce résultat est particulièrement important. En effet comme expliqué précédemment, du fait de la forte sensibilité du taux de croissance à cette survie adulte chez les espèces longévives, des petites variations de cette survie peuvent avoir des conséquences très importantes sur la viabilité de la population (Oli & Dobson 2003). Il est de ce fait crucial que cette survie soit bien estimée pour prédire la trajectoire de la population. Ici, le niveau de précision de l'estimation de survie étant élevé, de l'ordre de 1%, il devrait être assez facile de détecter rapidement des changements de la survie adulte et donc l'effet de perturbations sur ce paramètre ce qui en fait un indicateur particulièrement pertinent pour ce suivi.

Malgré tout, il convient de rappeler que cette survie est estimée à partir du suivi des individus marqués. Dans le cas des dauphins, les marques naturelles sont majoritairement liées aux agressions entre les individus et ces comportements sont généralement plus fréquents chez les mâles (Heyning 1984, Gerson & Hickie 1985, Scott et al. 2005, Lee et al. 2019). De ce fait, le groupe des individus marqués comprend en général plus de mâles que de femelles (Benedetto Leone et al. 2019, Lee et al. 2019). Dans ce contexte, on peut s'interroger sur le biais que cette composition de la fraction marquée de la population peut générer sur les estimations de survie et donc à quel point l'estimation de la survie obtenue sur ces individus fournit une bonne perception de ce qui se passe à l'échelle de la population entière. Peu d'études sur les petits cétacés se sont intéressées aux différences de survie entre sexes (Arso Civil et al. 2019a), certainement parce qu'il est difficile d'identifier le sexe des individus. Les études qui ont pu identifier le sexe des individus, grâce à des observations directes de la zone génitale ou par analyses génétiques, ont montré que la différence de survie entre les mâles adultes et les femelles adultes est faible, voire inexistante (Currey et al. 2009a, Sprogis et al. 2016, Arso Civil et al. 2019a). Ces résultats pourraient garantir que l'estimation de survie obtenue sur les individus marqués serait un indicateur fiable de l'état de santé de la population car représentatif de la survie à l'échelle de la population.

Plusieurs solutions peuvent être envisagées pour identifier les individus autrement que sur la base des marques naturelles, comme l'utilisation de la génétique (Amos & Hoelzel 1990). Cette approche a déjà été utilisée sur la population du Cotentin (Louis et al. 2015), cependant c'est une méthode invasive (biopsies sur les individus) et nécessite un investissement financier important pour l'analyse des échantillons, donc peu adaptée pour un suivi sur le long-terme.

1.3 Paramètre de la reproduction

La reproduction est un paramètre démographique souvent négligé dans le suivi d'espèces longévives (Manlik 2019). En effet, comme explicité dans la partie précédente les études de sensibilité montrent clairement que des variations des paramètres de la reproduction ont un impact largement plus faible sur le taux de croissance de la population que des variations de la survie adulte (Oli & Dobson 2003). Cependant du fait de la « canalisation » décrite plus haut (Gaillard & Yoccoz 2003) la survie adulte est souvent tamponnée chez ces espèces et les variations des trajectoires des populations seraient souvent régies par les variations de la survie des juvéniles ou de la reproduction des adultes (Genovart, Oro, & Tenan, 2018). Des études

récentes ont ainsi souligné l'importance de suivre la reproduction et la survie des jeunes pour obtenir une meilleure compréhension de la dynamique des populations chez les espèces longévives (voir par exemple, Beston 2011 sur les ours ; Gaillard et al. 1998 sur les ongulés ; Manlik et al. 2016 et Currey et al. 2009b sur les mammifères marins ; et Genovart et al. 2018 sur les oiseaux à longue durée de vie).

Les résultats de nos travaux sur la reproduction des grands dauphins du Cotentin ont montré que la probabilité d'avoir un nouveau jeune dépend de l'état reproducteur de la femelle l'année précédente. Ainsi, la probabilité d'avoir un nouveau jeune était élevée pour les femelles ayant élevé un jeune jusqu'à l'âge de 3 ans ou ayant perdu un jeune de 2 ans (0.71, IC 95% 0.45-0.88). La probabilité d'avoir un nouveau jeune était plus faible pour les femelles déjà non reproductrices l'année précédente et les femelles reproductrices ayant perdu un jeune de moins de 2 ans (0.33, IC 95% 0.26-0.42). La probabilité de survie des jeunes de moins de 2 ans était de 0.66 (IC 95% 0.50-0.78), et celle des jeunes de 2 ans était de 0.45 (CI 95% 0.29-0.61). Enfin, la probabilité de survie des femelles adultes était de 0.97 (IC 0.96-0.98). La forte valeur de survie des jeunes lors de leur première année est également retrouvée chez d'autres populations de cétacés (0.80, SD 0.07, Wells and Scott 1990 ; 0.48, IC 95% 0.34-0.63, Tezanos-Pinto et al. 2014 ; 0.86, IC 95% 0.75-0.92, Fruet et al. 2015). Les estimations de survie pour les deuxièmes et troisièmes années de vie sont beaucoup plus rares dans la littérature et varient selon les études (0.41, IC 95% 0.25-0.59, Tezanos-Pinto et al. 2014 ; en moyenne 0.40, Cheney et al. 2019 ; en moyenne 0.90, Arso Civil et al. 2019). Comme pour les estimations de la taille de la population et de la survie des adultes, les estimations liées à la reproduction semblent indiquer que la population du Cotentin est dans un bon état de santé.

La précision des estimations des probabilités d'avoir un nouveau jeune et de la survie des jeunes obtenues dans nos travaux est cependant assez faible. Le jeu de données actuel permet de suivre plus de 100 individus sur 10 ans et il sera compliqué de faire beaucoup mieux. Il faudrait augmenter le nombre de femelles suivies, mais il est difficile de déterminer le sexe des individus pour les espèces sans dimorphisme sexuel évident, comme les grands dauphins. La faible précision des estimations est certainement aussi liée à la forte variabilité interannuelle des paramètres de la reproduction, qui est attendue chez ces espèces longévives comme mentionné plus haut, et à l'incertitude sur le statut reproducteur des femelles.

Avec cette faible précision des estimations, il serait difficile de détecter (statistiquement) des changements dans la probabilité d'avoir un nouveau jeune ou la survie des jeunes. Par exemple,

il faudrait une baisse de 37% de la probabilité d'avoir un nouveau jeune pour les femelles ayant élevé un jeune jusqu'à l'âge de 3 ans ou perdu un jeune de 2 ans, pour que cette diminution soit statistiquement significative. De même, une diminution significative de la survie des jeunes serait identifiée seulement si elle était supérieure à 24% ou 36% respectivement pour la survie des jeunes de moins de 2 ans et la survie des jeunes entre 2 et 3 ans. Une telle incertitude sur les estimations de la probabilité d'avoir un nouveau jeune et de la survie des jeunes laisse à penser que la population pourrait être fortement affectée par une perturbation de ces paramètres avant que l'on puisse le détecter et donc déclencher des mesures de gestion.

Comme pour la probabilité de survie, l'estimation des paramètres de la reproduction chez les cétacés fait face à certaines difficultés techniques qui peuvent conduire à des biais dans les estimations. En effet, chez les petits cétacés le sexage des individus est complexe à réaliser visuellement, la différence morphologique entre les deux sexes étant très peu marquée (Tolley et al. 1995). L'utilisation de la génétique est une méthode fiable pour déterminer le sexe des individus (Möller & Beheregaray 2004), mais les analyses génétiques sont coûteuses et les échantillons sont collectés par biopsies, une technique invasive pour les animaux comme explicité ci-dessus. L'observation directe de la zone génitale est également une méthode qui permet d'identifier le sexe des animaux (voir par exemple Herzing 1996), et nécessite généralement des observations sous-marines (par exemple, Bräger et al. 1999), qui ne sont pas toujours faciles à réaliser. Une autre méthode pour identifier les individus femelles est leur association avec des jeunes individus, c'est la méthode qui a été utilisée dans cette thèse. En effet lorsque qu'un jeune de l'année est proche d'un adulte, on peut raisonnablement supposer qu'il existe un lien de parenté et que l'adulte est sa mère (donc une femelle) puisque les associations mère/jeunes sont extrêmement fortes durant les premières années de vie du jeune (Smolker et al. 1992).

L'étude de la reproduction avec des méthodes CMR implique, en plus de l'étape de sexage, de se focaliser sur les femelles suffisamment marquées pour être reconnues tout au long de la période d'étude. Comme pour l'étude de la survie, la contrainte de l'identification par des marques naturelles pose la question de la représentativité du groupe étudié par rapport à l'ensemble de la population, et donc de la pertinence de généraliser ces résultats à l'ensemble de la population. Dans cette étude, les paramètres de reproduction estimés sont basés sur un groupe de femelles bien marquées et qui ont été observées au moins une fois avec un jeune. Nous n'avons donc pas d'information sur les femelles non marquées ou qui ne se sont jamais reproduites au cours de la période d'étude. Des perturbations qui affecteraient la partie non

suivie de la population (femelles non marqués notamment, qui sont plutôt des jeunes individus a priori donc potentiellement avec des fécondités différentes mais aussi changement dans la proportion de femelles non-reproductrices) ne seront de fait pas détectées par cette approche. Au contraire, des changements observés dans le groupe d'individus suivi n'implique pas nécessairement les mêmes changements chez les femelles non suivies. Il est possible notamment que les femelles marquées soient plutôt des femelles âgées et puissent donc être plus sensibles à des perturbations fortes dans la population mais qui pourraient au contraire, par leur expérience, être plus à même de tamponner ces perturbations et assurer une meilleure survie à leurs jeunes. La méthode d'identification par reconnaissance faciale des individus est une piste intéressante pour identifier des femelles non marquées et des couples mères/jeunes (Genov et al. 2018) et ainsi corriger les estimations actuelles des paramètres de reproduction et de survie des jeunes.

1.4 La structure sociale

La structure sociale d'une population est liée aux conditions environnementales, elle peut donc changer en cas de perturbation (Elliser & Herzing 2014, Leu et al. 2016, Lantz & Karubian 2017, Jones et al. 2018). Par exemple, Díaz López (2019) a observé une réduction des interactions sociales probablement liée à un changement progressif du comportement alimentaire des dauphins pour des ressources plus facilement accessibles (regroupement de poissons autour des fermes aquacoles ou nourriture directement fournie par l'Homme pour attirer les dauphins). L'attraction des grands dauphins vers ces sources de nourriture concentrées pourrait renforcer la concurrence pour ces ressources limitées et donc entraîner une réduction de la force des associations. De plus, la présence de groupes sociaux implique non seulement une structuration spatiale des individus, qui peut être implémenter dans des modèles CR spatialement explicite (voir par exemple Russell et al. 2012), mais aussi une corrélation de la détection pour les membres de ces groupes qui peut avoir des conséquences sur les estimations des modèles CMR (Bischof et al. 2020).

Nos résultats ont montré que la structure sociale de la population du Cotentin présente une dynamique de fission-fusion, et semble constituée de trois communautés caractérisées par des associations préférentielles entre les individus. Ces communautés ne semblent pas structurées en fonction de l'âge (marquage) ou du sexe des individus. Elles semblent plutôt organisées autour de l'utilisation différente de la zone d'étude.

Cette structure sociale mise en évidence par nos travaux rejoint les résultats obtenus par les analyses précédentes de Louis et al. (2015) sur cette même population. Ces travaux antérieurs reposaient sur des données collectées entre 2006 et 2010, tandis que notre analyse portait sur les données des années 2008 à 2016. Les résultats étant similaires sur ces deux périodes temporelles, nous pouvons en conclure que la structure sociale de la population semble stable. Cette stabilité suggère, comme les indicateurs précédents, que la population ne semble pas subir de perturbation majeure.

L'intérêt de la structure sociale en tant qu'indicateur de l'état de santé d'une population, au moins dans le cas de la population du Cotentin, est cependant discutable. En effet, les contraintes de l'analyse de la structure sociale, notamment le fait de devoir ne conserver que les individus avec un nombre important d'observations et le fait que l'on retienne pour ces analyses uniquement les observations pour lesquelles tout le groupe a pu être photographié, réduit fortement la quantité de données disponible pour ces analyses. Exclure beaucoup d'individus du jeu de données implique que les résultats ne seront probablement pas représentatifs de l'ensemble de la population. Par ailleurs, ces analyses demandent trop de données pour que nous puissions espérer modéliser la structure sociale sur des périodes plus courtes pour étudier son évolution au cours du temps. Cependant, des développements récents sur le calcul des indices d'associations, par exemple le CECI (Hoppitt & Farine 2018), pourraient être intéressants pour rendre moins contraignant ce filtrage des données et ainsi offrir un indicateur potentiellement plus intéressant pour le suivi régulier d'une population. Ce domaine des interactions entre individus (ou entre espèces) fait d'ailleurs l'objet depuis quelques années d'un développement méthodologique très important (voir par exemple Hoppitt and Farine 2018) dont pourrait bénéficier le suivi des grands dauphins dans le futur.

1.5. La structuration spatiale

Les mammifères marins sont des espèces très mobiles, il est donc difficile de négliger l'aspect spatial lors de l'étude de la dynamique de ces populations (Boyd et al. 2018, Fernandez-Betelu et al. 2019, Stack et al. 2020). Des changements dans la distribution spatiale des individus peuvent en effet être le résultat d'une perturbation de l'environnement. Par exemple, Agrelo et al. (2019) ont montré que la distribution d'une population et la taille des domaines vitaux de grands dauphins au sud du Brésil avaient été modifiées suite aux activités de construction d'un pont. Ces modifications des patrons spatiaux pourraient intervenir en amont d'une réponse

démographique de la population face à une perturbation majeure (Forney 2000, Boyd et al. 2018). Suivre cette distribution et son évolution au cours du temps pourrait de fait être un indicateur précoce de pressions avant qu'elles impactent directement la dynamique de la population (survie, reproduction).

L'étude de la structure sociale de la population de grands dauphins du Cotentin a mis en évidence que les trois communautés occupent différentes parties de la zone d'étude. La première communauté occupe le nord de la zone, la seconde fréquente préférentiellement le sud de la zone et la dernière communauté est souvent située autour de l'archipel des Minquiers mais se déplace beaucoup sur les autres zones. Cette structuration spatiale des communautés se retrouve aussi dans d'autres populations de grands dauphins (e. g. Lusseau et al. 2006) et peut s'expliquer par l'exclusion compétitive (Wilson et al. 1997, Lusseau et al. 2006) ou encore par l'adoption de différentes stratégies d'alimentation et des préférences dans les proies (Whitehead & Rendell 2004, Krützen et al. 2005).

Il est aussi important de considérer l'aspect temporel de la distribution spatiale de la population pour bien comprendre sa dynamique. Dans cette thèse, les analyses sont toutes réalisées sur les données collectées pendant la période estivale, période pendant laquelle les sorties sont plus nombreuses. Cependant les indicateurs calculés sur cette période comme la structure sociale ou l'organisation spatiale, ne sont pas nécessairement transposables à la période hivernale. Chambault (2013) a ainsi montré durant son stage de Master 2 que l'occupation spatiale par la population dans son ensemble diffère entre les saisons. La population semble en effet se concentrer autour de la zone des Minquiers pendant la saison hivernale, et à l'inverse a tendance à mieux se répartir sur l'ensemble de la zone d'étude au printemps. Il serait donc important de prendre en compte ces variations saisonnières dans le suivi de la distribution spatiale puisque la saison estivale n'est pas représentative de la distribution sur les autres saisons. Ainsi, des perturbations affectant la distribution hivernale ne seraient pas détectées par le seul suivi de la saison estivale.

Actuellement, l'étude de la distribution des individus de la population s'est faite sur l'ensemble des années de la période d'étude, sans évaluer son évolution au cours du temps. Cependant il serait aisé de reprendre les données de localisation des individus et de comparer leurs distributions sur des périodes de quelques années (tous les 2 ou 3 ans par exemple) afin de détecter une éventuelle évolution des patrons de distribution. Le suivi de la distribution spatiale peut donc être un indicateur pertinent de l'apparition de pression sur la population et ne

nécessiterait pas de données supplémentaires puisque toutes les photos sont géoréférencées. La précision de cet indicateur va cependant dépendre du nombre d'observations, mais aussi du nombre de sorties sur le terrain, cet effort de terrain devant être homogène dans l'espace et dans le temps pour limiter les biais.

Enfin, comme l'ensemble des indicateurs présenté précédemment, l'étude de la distribution spatiale des individus est limitée aux individus marqués, ce qui peut remettre en question les résultats obtenus et les décisions de gestion si ce groupe n'est pas représentatif de l'évolution de la population dans son ensemble.

2. Recommandations pour le suivi de la population du Cotentin

La combinaison de plusieurs indicateurs pour le suivi de la population permet d'avoir une vision plus globale de son fonctionnement que des indicateurs uniques, chacun pouvant révéler des perturbations différentes mais aussi être plus ou moins sensibles. Ils permettent de fait de détecter les changements dans la population provenant de perturbations et d'informer sur les bras de levier pertinents à actionner dans des plans de gestions. Les estimations de la survie adulte, de la survie des jeunes et de la reproduction renseignent sur les mécanismes qui pilotent la dynamique de la population. Actuellement ces estimations sont réalisées sur l'ensemble de la période d'étude et il serait pertinent de désormais calculer ces paramètres sur des périodes plus courtes pour détecter d'éventuels changements dans le temps. Réduire les périodes de temps sur lesquelles sont obtenues les estimations de ces paramètres va cependant certainement affecter négativement la précision de ces estimations et donc la puissance statistique à détecter des changements. Il conviendrait de tester plusieurs durées pour ces périodes afin de déterminer le meilleur compromis entre la durée des périodes et la précision des paramètres. L'estimation annuelle de la taille de la population est aussi un indicateur important pour le suivi car il intègre l'ensemble des mécanismes démographiques mis en jeu. Il permet d'avoir une vision globale de l'état de santé de la population, mais surtout c'est le seul indicateur qui est corrigé pour prendre en compte les individus non marqués de la population. Cet indicateur étant estimé sur une base annuelle dans les modèles de capture-recapture développés, il permet déjà de détecter des changements dans le temps. De plus sa précision est bonne, il s'agit donc d'un indicateur sensible. La distribution spatiale est aussi un indicateur pertinent pour le suivi des populations, puisqu'elle est sensible aux variations de l'environnement. Sur cet indicateur, les travaux que nous avons menés jusqu'à présent sont sommaires et ne permettent pas de descendre à des

échelles fines (nous avons les estimations d'effectifs par grande zone). En ce qui concerne la structure sociale, les contraintes des méthodes d'analyse actuelles n'encouragent pas l'utilisation de cet indicateur pour détecter des changements à court terme. Une veille sur la littérature méthodologique est par contre importante pour tester les nouvelles méthodes au fur et à mesure de leur développement.

S'il n'est pas toujours nécessaire d'estimer annuellement les indicateurs, l'effort de terrain doit se poursuivre de façon régulière et a priori sur une base annuelle. En effet, le suivi de la population se base sur l'identification des individus à partir de leurs marques naturelles, qui sont susceptibles d'évoluer dans le temps. Par exemple, Lee et al. (2019) ont montré que 90% des marques de dents ne sont plus visibles dans les 400 jours suivant leur apparition chez le grand dauphin. Des sorties en mer chaque année assurent de fait un suivi régulier des individus qui limite les erreurs d'identification liées à l'évolution des marques au cours du temps. Les travaux de simulations que nous avons menés montrent par ailleurs que la réduction de l'effort sur les sorties estivales impacte la précision des estimations de la taille de la population et nous conduisent de fait à recommander de maintenir un minimum de cinq sessions par an et de couvrir au grand minimum 20% de la surface de chaque zone à chaque session pour limiter les biais et la perte de précision.

3. Perspectives

Les méthodes d'analyses développées dans cette thèse peuvent être améliorées sur plusieurs points pour affiner la précision des estimations et intégrer plus d'informations sur les individus. Des techniques en plein essor, tel que les Modèles Intégrés de Populations (IPM par la suite), sont également des outils novateurs et prometteurs pour approfondir nos connaissances sur la dynamique de cette population et devront donc être explorés à moyen terme.

3.1. Photo-identification

L'utilisation des marques naturelles pour identifier les individus donne accès à de nombreux éléments pour décrire la population : nombre d'individus, survie, reproduction, structure sociale, mouvements des individus. Elle s'accompagne cependant de deux enjeux sur lesquels il convient de travailler dans le futur afin d'améliorer notre connaissance de la population : (i)

réduire le temps nécessaire à l'identification des animaux et (ii) augmenter le nombre d'individus identifiés pour que cette fraction soit représentative de la population.

La méthode de photo-identification demande en effet beaucoup de ressources en termes de temps d'analyse des photos qui sont pour le moment comparées manuellement à un catalogue de référence. Chaque année, ce sont quelques milliers de photos (3000 en moyenne) qui sont triées et analysées pour identifier les animaux. Des méthodes assistées par ordinateur commencent à émerger pour faciliter les analyses, via le « deep learning » (Renò et al. 2020) ou autres algorithmes (Pollicelli et al. 2020). Ces méthodes permettent aussi de limiter les erreurs d'identification et donc d'augmenter la fiabilité des estimations fournies par les modèles de CMR qui sont sensibles à ces erreurs (Stevick et al. 2001). L'exploration de telles méthodes devrait, de fait, être une priorité de travail des années à venir au GECC.

L'inconvénient majeur de l'utilisation des marques naturelles pour le suivi des cétacés dont les marques sont acquises via des interactions sociales, est qu'elles limitent le suivi à la fraction marquée de la population. Chez les dauphins, ces marques sont généralement plus fréquentes chez les adultes et surtout les mâles (Benedetto Leone et al. 2019, Lee et al. 2019). Ainsi comme nous l'avons précisé maintes fois ci-dessus, l'interprétation des paramètres démographiques et de la structure sociale doit tenir compte de ce biais potentiel. Il existe quelques méthodes alternatives pour identifier plus d'individus, en restant des méthodes non invasives, comme l'utilisation de la pigmentation du dos (Bichell et al. 2018) ou l'identification à partir des caractéristiques faciales (Genov et al. 2018). Cette dernière méthode prend plus de temps que l'identification « classique » à partir des entailles de l'aile, mais pourrait être utilisée dans certains cas précis comme les identifications mères-jeunes pour améliorer les estimations des paramètres de la reproduction. L'utilisation de telles méthodes pourrait aider à combler le manque d'information sur les individus non marqués, notamment les adultes femelles et surtout les jeunes individus, entre le sevrage et l'apparition des premières marques. Cependant le temps de travail qu'implique cette méthode (et notamment celui de repasser les milliers de photos antérieures) semble assez rédhibitoire à court terme pour le GECC. Là encore la combinaison de cette approche avec des méthodes d'intelligence artificielle pourrait être très pertinente mais va demander un travail important en amont, de même que des compétences pointues pour la conception des algorithmes et l'implémentation informatique. L'analyse génétique est également une méthode qui permet d'identifier non seulement les individus, mais aussi les liens de parenté, le sexe et même l'âge des animaux (Möller & Beheregaray 2004,

Beal et al. 2019). Cependant elle nécessite la collecte d'échantillons par biopsie et reste donc une forme invasive de suivi.

La photo-identification repose sur la construction des catalogues d'individus. Ces catalogues sont des outils permettant de comparer les individus identifiés avec les populations voisines. Si la population du Cotentin semble isolée génétiquement des autres populations (Louis et al. 2014), les données suggèrent malgré toute la présence de transients dans la population qui pourraient être des individus de populations voisines. C'est un travail important pour comprendre les mouvements des animaux (O'Brien et al. 2010, Robinson et al. 2012), les échanges entre populations, voire une distribution plus large de la population étudiée.

3.2. Les modèles de capture-marquage-recapture

Les modèles de capture-recapture spatialement explicite (SECR, Borchers 2012) sont de plus en plus utilisés pour prendre en compte la composante spatiale des études, que cela soit du processus d'observation comme l'organisation spatiale des individus (Borchers & Efford 2008, Efford & Fewster 2013). Ce type de modèle permet en effet de prendre en compte le fait que les individus ne sont pas uniformément répartis sur la zone d'étude et que le travail de terrain est hétérogène, ce qui est le cas pour la population de grands dauphins du Cotentin. Les modèles SECR donnent accès à l'estimation de la densité et la taille des domaines vitaux des individus. Ces informations peuvent être utilisées pour identifier des pressions sur la population (Christiansen et al. 2015, Pirotta et al. 2015b). Par exemple, Pirotta et al. (2015) utilisent des modèles SECR pour évaluer comment l'exposition individuelle des dauphins au trafic maritime varie dans le temps et dans l'espace, dans le but d'identifier des régions à hauts risques de collisions ou blessures. Cependant, les modèles SECR s'appliquent majoritairement sur des études à partir de pièges photos fixes (Borchers 2012) et demandent donc quelques modifications pour être adaptés aux données collectées lors de prospection par plateforme mobile, comme un bateau. Pirotta et al. (2015), ont créé une grille sur l'ensemble de la zone d'étude et considéré chaque cellule comme une unité d'échantillonnage, ce qui offre une alternative originale et aisée à mettre en œuvre dans le cas des suivis de la population du Cotentin.

Il serait par ailleurs intéressant d'explorer le potentiel des modèles de capture-recapture en temps continu (Choquet et al. 2017). En effet, ce type de modèle permet de se rapprocher de la réalité des études de terrain qui sont très souvent faites de manière plus ou moins continue. En

effet, imposer des temps discrets dans les modèles conduit à définir a posteriori des sessions de capture de façon arbitraire, ce qui ne correspond pas aux hypothèses de base des modèles CR classiques.

3.3. Les modèles matriciels

Les paramètres démographiques estimés avec les modèles de capture-recapture comme ceux utilisés dans cette thèse peuvent alimenter des modèles matriciels de population (Caswell 2001), étape ultime pour comprendre le fonctionnement des populations et prédire leur trajectoire future probable. Ces modèles lient les transitions estimées par les modèles de CMR (vivant - mort, reproducteur - non reproducteur) avec la dynamique de population (taux de croissance, temps de génération, distribution en âge) (Caswell & Fujiwara 2004). Ce sont des outils puissants pour la conservation puisqu'ils renseignent chaque étape de la dynamique de la population par classe d'âge et de sexe (Caswell 2001). Ainsi, il est possible de prévoir l'évolution de la trajectoire des populations en fonction des actions de gestion visant par exemple une classe d'âge particulière (voir par exemple Wisdom et al. 2000, Sergio et al. 2011). Cependant, le principal obstacle pour l'utilisation de ces modèles matriciels actuellement sur la population du Cotentin réside dans le manque d'information sur une partie de la population. Dans le cas d'une population de petits cétacés, cette limitation concerne généralement la classe des sub-adultes. En effet, ces individus sont rarement marqués et ne sont plus associés aux adultes, ce qui rend leur suivi très difficile, voire impossible avec la méthode de photo-identification. En l'absence d'estimations de paramètres démographiques sur cette classe d'âge, ces modèles sont pour le moment impossibles à mettre en œuvre.

3.4. Les modèles IPM

Les modèles IPM (Integrated Population Model) combinent différentes sources de données afin d'améliorer l'estimation des paramètres démographiques et la taille de la population (Schaub et al. 2007, 2011, Tempel et al. 2014, Dudgeon et al. 2015, Arnold et al. 2018). Par exemple, Tourani et al. (2020) ont étudié les ours au nord du Pakistan avec des données de capture-recapture venant de différents programmes de suivi. Ils ont constaté une réduction des biais et une meilleure précision des estimations de la taille de la population en incluant ensemble les données des différents programmes par rapport aux estimations obtenues avec l'analyse

séparée des jeux de données. Les modèles IPM peuvent également combiner des données de différent type, comme des données CMR et des données de comptage (Zipkin & Saunders 2018), mais aussi des données de sciences participatives (Robinson et al. 2018, Sun et al. 2019). Ces modèles présentent l'avantage de fournir des estimations plus précises des paramètres démographiques (voir par exemple Dudgeon et al. 2015), mais aussi dans certains cas de pouvoir estimer des paramètres qui ne sont pas estimables par des analyses séparées des jeux de données (l'immigration étant le cas le plus courant, Abadi et al. 2010). L'utilisation de ce type de modèle est assez peu répandue pour les populations de cétacés (mais voir Mosnier et al. 2015, Jacobson et al. 2020). Dans le cas de la population du Cotentin, les modèles IPM pourraient peut-être combler le déficit d'information sur la classe d'âge des subadultes, en prenant en compte le nombre de jeunes et d'adultes dans les groupes observés ainsi que l'ensemble des paramètres estimés dans cette thèse.

4. Au-delà du suivi de la population

La mer de la Manche a un statut particulier, les eaux sont partagées entre les gouvernances du Royaume Uni et de la France (Glegg 2015), ce qui rend difficile les opérations de gestion et de conservation surtout pour des espèces très mobiles comme les mammifères marins. Cette configuration particulière est importante pour la population de grands dauphins du Cotentin puisqu'ils se distribuent à la fois dans les eaux côtières françaises et autour des îles anglo-normandes, c'est-à-dire sous juridiction britannique. Les programmes de surveillance devraient donc être mis en place en collaboration avec les structures des deux pays et selon des protocoles communs pour apporter une cohérence globale à l'échelle de la Manche (Rodríguez-Rodríguez et al. 2015).

Enfin, pour aller plus loin que la compréhension des mécanismes qui régulent la dynamique des populations, il est essentiel d'étudier les pressions et les causes des changements observés pour comprendre l'impact des activités humaines et être capable de proposer des solutions (Tenan et al. 2020). Par exemple, Tenan et al. (2020) ont étudié l'effet du trafic maritime et du « whale watching » sur la survie apparente des grands dauphins. Bielli et al. (2019) proposent de réduire les prises accidentelles en ajoutant des signaux lumineux sur les filets de pêche. Il ne faut pas rester sur la simple description de l'état des populations ou les mécanismes qui provoquent des changements, mais se diriger vers la conception et la mise en place d'actions concrètes de conservation, ce qui est peu fait dans le domaine de la recherche à ce jour

(Williams et al. 2020). Ce sont des approches qui devraient être intégrées dans les futurs travaux du GECC sur la population de grands dauphins du Cotentin.



Bibliographie Générale

- Abadi F, Botha A, Altwegg R (2013) Revisiting the Effect of Capture Heterogeneity on Survival Estimates in Capture-Mark-Recapture Studies: Does It Matter? *PLoS One* 8:e62636.
- Abadi F, Gimenez O, Ullrich B, Arlettaz R, Schaub M (2010) Estimation of immigration rate using integrated population models. *J Appl Ecol* 47:393–400.
- Agrelo M, Daura-Jorge FG, Bezamat C, Silveira TCL, Volkmer de Castilho P, Rodrigues Pires JS, Simões-Lopes PC, Daura-Jorge FG, Bezamat C, Silveira TCL, Volkmer de Castilho P, Rodrigues Pires JS, Simões-Lopes PC (2019) Spatial behavioural response of coastal bottlenose dolphins to habitat disturbance in southern Brazil. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 29:1949–1958.
- Agresti A (1994) Simple Capture-Recapture Models Permitting Unequal Catchability and Variable Sampling Effort. *Biometrics* 50:494.
- Alisauskas RT, Drake KL, Nichols JD (2009) Filling a Void: Abundance Estimation of North American Populations of Arctic Geese Using Hunter Recoveries. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, p 463–489
- Amos B, Hoelzel A (1990) DNA fingerprinting cetacean biopsy samples for individual identification. *Rep Int Whal Comm Spec* 12:79–85.
- Andrews R, Baird RW, Calambokidis J, Goertz CEC, Gulland FMD, Heide-Jorgensen MP, Hooker SK, Johnson M, Mate B, Mitani Y, Nowacek DP, Owen K, Quakenbush LT, Raverty S, Robbins J, Schorr GS, Shpak O, Townsend FI, Uhart M, Wells RS, Zerbini AN (2019) Best Practice Guidelines for cetacean tagging. *J Cetacean Res Manag* 20:27–66.
- Ansari T, Marr I, Tariq N (2004) Heavy metals in marine pollution perspectives - a mini review. *J Appl Sci* 4:1–20.
- Ansmann IC, Parra GJ, Chilvers BL, Lanyon JM (2012) Dolphins restructure social system after reduction of commercial fisheries. *Anim Behav* 84:575–581.
- Archaux F, Henry PY, Gimenez O (2012) When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods Ecol Evol* 3:188–194.
- Arnold TW, Clark RG, Koons DN, Schaub M (2018) Integrated population models facilitate ecological understanding and improved management decisions. *J Wildl Manage* 82:266–274.
- Arso Civil M, Cheney B, Quick NJ, Islas-Villanueva V, Graves JA, Janik VM, Thompson PM, Hammond PS (2019a) Variations in age- and sex-specific survival rates help explain population trend in a discrete marine mammal population. *Ecol Evol* 9:533–544.
- Arso Civil M, Cheney B, Quick NJ, Islas-Villanueva V, Graves JA, Janik VM, Thompson PM, Hammond PS (2019b) Variations in age- and sex-specific survival rates help explain population trend in a discrete marine mammal population. *Ecol Evol* 9:533–544.

- Ballance LT, Pitman RL (1998) Cetaceans of the western tropical indian ocean: distribution, relative abundance, and comparisons with cetacean communities of two other tropical ecosystems. *Mar Mammal Sci* 14:429–459.
- Banks SC, Piggott MP, Stow AJ, Taylor AC (2007) Sex and sociality in a disconnected world: A review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Can J Zool* 85:1065–1079.
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, Koch EW, Stier AC, Silliman BR (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol Monogr* 81:169–193.
- Barnes DKA, Galgani F, Thompson RC, Barlaz M (2009) Accumulation and fragmentation of plastic debris in global environments. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:1985–1998.
- Barnett A, Abrantes KG, Stevens JD, Semmens JM (2011) Site fidelity and sex-specific migration in a mobile apex predator: Implications for conservation and ecosystem dynamics. *Anim Behav* 81:1039–1048.
- Bashir T, Khan A, Gautam P, Behera SK (2010) Abundance and prey availability assessment of ganges River dolphin (*Platanista gangetica gangetica*) in a stretch of upper Ganges River, India. *Aquat Mamm* 36:19–26.
- Baulch S, Perry C (2014) Evaluating the impacts of marine debris on cetaceans. *Mar Pollut Bull* 80:210–221.
- Beal AP, Kiszka JJ, Wells RS, Eirin-Lopez JM (2019) The bottlenose dolphin epigenetic aging tool (BEAT): A molecular age estimation tool for small cetaceans. *Front Mar Sci* 6.
- Bearzi G, Agazzi S, Bonizzoni S, Costa M, Azzellino A (2008) Dolphins in a bottle: Abundance, residency patterns and conservation of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the semi-closed eutrophic Amvrakikos Gulf Greece. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 18:130–146.
- Becker E, Foley D, Forney K, Barlow J (2012) Forecasting cetacean abundance patterns to enhance management decisions. *Endanger Species Res* 16:97–112.
- Bejder L, Samuels A, Whitehead H, Gales N, Mann J, Connor R, Heithaus M, Watson-Capps J, Flaherty C, Krützen M (2006) Decline in relative abundance of bottlenose dolphins exposed to long-term disturbance. *Conserv Biol* 20:1791–1798.
- Benedetto Leone A, Bonanno Ferraro G, Boitani L, Blasi MF (2019) Skin marks in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) interacting with artisanal fishery in the central Mediterranean Sea. *PLoS One* 14:1–18.
- Berradi M (2016) Review of the pollution of surface water by effluents from the textile finishing industry. *J Water Sci Environ Technol* 1.
- Berrow S, O'Brien J, Groth L, Foley A, Voigt K (2012) Abundance estimate of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Lower River Shannon candidate special area of conservation, Ireland. *Aquat Mamm* 38.
- Beston JA (2011) Variation in life history and demography of the American black bear. *J Wildl Manage* 75:1588–1596.
- Bichell LMV, Krzyszczyk E, Patterson EM, Mann J (2018) The reliability of pigment pattern-based identification of wild bottlenose dolphins. *Mar Mammal Sci* 34:113–124.

- Bielli A, Alfaro-Shigueto J, Doherty PD, Godley BJ, Ortiz C, Pasara A, Wang JH, Mangel JC (2019) An illuminating idea to reduce bycatch in the Peruvian small-scale gillnet fishery. *Biol Conserv*:108277.
- Bischof R, Dupont P, Milleret C, Chipperfield J, Royle JA (2020) Consequences of ignoring group association in spatial capture–recapture analysis. *Wildlife Biol* 2020.
- Bodkin JL, Burdin AM, Ryazanov DA (2000) Age- and sex-specific mortality and population structure in sea otters. *Mar Mammal Sci* 16:201–219.
- Borchers D (2012) A non-technical overview of spatially explicit capture-recapture models. *J Ornithol* 152:435–444.
- Borchers DL, Efford MG (2008) Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics* 64:377–385.
- Bowen W, Tully D, Boness D, Bulheier B, Marshall G (2002) Prey-dependent foraging tactics and prey profitability in a marine mammal. *Mar Ecol Prog Ser* 244:235–245.
- Boyd C, Barlow J, Becker EA, Forney KA, Gerrodette T, Moore JE, Punt AE (2018) Estimation of population size and trends for highly mobile species with dynamic spatial distributions. *Divers Distrib* 24:1–12.
- Bräger S, Chong A, Dawson S, Slooten E, Wursig B (1999) A combined stereo-photogrammetry and underwater-video system to study group composition of dolphins. *Helgol Mar Res* 53:122–128.
- Brakes P (2017) Social Change in Cetacean Populations Resulting from Human Influences. In: *Marine Mammal Welfare*. Springer (ed) Cham, p 147–160
- Cagle FR (1939) A System of Marking Turtles for Future Identification. *Copeia* 1939:170.
- Carpenter EJ, Anderson SJ, Harvey GR, Miklas HP, Peck BB (1972) Polystyrene spherules in coastal waters. *Science* (80) 178:749–750.
- Cassou C, Kushnir Y, Hawkins E, Pirani A, Kucharski F, Kang IS, Caltabiano N (2018) Decadal climate variability and predictability: Challenges and opportunities. *Bull Am Meteorol Soc* 99:479–490.
- Caswell H (2001) *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates.
- Caswell H, Fujiwara M (2004) Beyond survival estimation: Mark-recapture, matrix population models, and population dynamics. *Anim Biodivers Conserv* 27:471–488.
- Catlin DH, Gibson D, Hunt KL, Friedrich MJ, Weithman CE, Karpanty SM, Fraser JD (2019) Direct and indirect effects of nesting density on survival and breeding propensity of an endangered shorebird. *Ecosphere* 10.
- Cayuela H, Besnard A, Bonnaire E, Perret H, Rivoalen J, Miaud C, Joly P (2014) To breed or not to breed: Past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia* 176:107–116.
- Chambault P (2013) Utilisation du site de l’habitat des grands dauphins du golfe normand-breton.
- Chao A (2001) An overview of closed capture-recapture models. *J Agric Biol Environ Stat*

6:158–175.

- Cheney B, Corkrey R, Durban JW, Grellier K, Hammond PS, Islas-Villanueva V, Janik VM, Lusseau SM, Parsons KM, Quick NJ, Wilson B, Thompson PM (2014) Long-term trends in the use of a protected area by small cetaceans in relation to changes in population status. *Glob Ecol Conserv* 2:118–128.
- Cheney BJ, Thompson PM, Cordes LS (2019) Increasing trends in fecundity and calf survival of bottlenose dolphins in a marine protected area. *Sci Rep* 9:1–9.
- Chero G, Pradel R, Derville S, Bonneville C, Gimenez O, Garrigue C (2020) Reproductive capacity of an endangered and recovering population of humpback whales in the Southern Hemisphere. *Mar Ecol Prog Ser* 643:219–227.
- Choquet R, Garnier A, Awuve E, Besnard A (2017) Transient state estimation using continuous-time processes applied to opportunistic capture–recapture data. *Ecol Modell* 361:157–163.
- Christiansen F, Bertulli CG, Rasmussen MH, Lusseau D (2015) Estimating cumulative exposure of wildlife to non-lethal disturbance using spatially explicit capture-recapture models. *J Wildl Manage* 79:311–324.
- Comission européenne (2014) Une stratégie européenne pour plus de croissance et d’emploi dans le tourisme côtier et maritime.
- Cormack RM (1964) Estimates of Survival from the Sighting of Marked Animals. *Biometrika* 51:429.
- Cormack RM (1972) The Logic of Capture-Recapture Estimates. *Biometrics* 28:337.
- Cózar A, Echevarría F, González-Gordillo JI, Irigoien X, Úbeda B, Hernández-León S, Palma ÁT, Navarro S, García-de-Lomas J, Ruiz A, Fernández-de-Puelles ML, Duarte CM (2014) Plastic debris in the open ocean. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:10239–10244.
- Cubaynes S, Pradel R, Choquet R, Duchamp C, Gaillard JM, Lebreton JD, Marboutin E, Miquel C, Reboulet AM, Poillot C, Taberlet P, Gimenez O (2010) Importance of Accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conserv Biol* 24:621–626.
- Currey R, Dawson S, Slooten E (2009a) Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand: an information theoretic approach to assessing the role of human. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 19:658–670.
- Currey RJC, Dawson SM, Slooten E (2007) New abundance estimates suggest Doubtful Sound bottlenose dolphins are declining. *Pacific Conserv Biol* 13:274–282.
- Currey RJC, Dawson SM, Slooten E, Schneider K, Lusseau D, Boisseau OJ, Haase P, Williams JA (2009b) Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in doubtful sound, New Zealand: An information theoretic approach to assessing the role of human impacts. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 19:658–670.
- Curtis PD, Braun CE, Ryder RA (1983) Wing Markers: Visibility, Wear, and Effects on Survival of Band-Tailed Pigeons. *J F Ornithol* 54:381–386.
- Da-Silva CQ (2007) Asymptotics for a population size estimator of a partially uncachable population. *Ann Inst Stat Math* 59:603–615.

- Da-Silva CQ, Rodrigues J, Leite JG, Milan LA (2003) Bayesian estimation of the size of a closed population using photo-ID data with part of the population uncatchable. *Commun Stat Part B Simul Comput* 32:677–696.
- Darroch JN (1958) The Multiple-Recapture Census: Estimation of a Closed Population. *Biometrika* 45:343.
- Daura-Jorge FG, Cantor M, Ingram SN, Lusseau D, Simões-Lopes PC (2012) The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen. *Biol Lett* 8:702–705.
- Daura-Jorge FG, Ingram SN, Simoes-Lopes PC (2013) Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fisherman in southern Brazil. *Mar Mammal Sci* 29:293.
- Davidson Z, Valeix M, Loveridge AJ, Madzikanda H, Macdonald DW (2011) Socio-spatial behaviour of an African lion population following perturbation by sport hunting. *Biol Conserv* 144:114–121.
- Davies RWD, Cripps SJ, Nickson A, Porter G (2009) Defining and estimating global marine fisheries bycatch. *Mar Policy* 33:661–672.
- Derraik JGB (2002) The pollution of the marine environment by plastic debris: A review. *Mar Pollut Bull* 44:842–852.
- Desprez M, Gimenez O, McMahon CR, Hindell MA, Harcourt RG (2018) Optimizing lifetime reproductive output: Intermittent breeding as a tactic for females in a long-lived, multiparous mammal. *J Anim Ecol* 87:199–211.
- Díaz López B (2019) ‘Hot deals at sea’: Responses of a top predator (Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*) to human-induced changes in the coastal ecosystem. *Behav Ecol* 30:291–300.
- Doney SC (2010) The growing human footprint on coastal and open-Ocean biogeochemistry. *Science* (80-) 328:1512–1516.
- Doney SC, Fabry VJ, Feely RA, Kleypas JA (2009) Ocean Acidification: The Other CO₂ Problem. *Ann Rev Mar Sci* 1:169–192.
- Dórea JG (2006) Fish meal in animal feed and human exposure to persistent bioaccumulative and toxic substances. *J Food Prot* 69:2777–2785.
- Doxa A, Besnard A, Bechet A, Pin C, Lebreton J-D, Sadoul N (2013) Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Anim Conserv* 16:684–693.
- Dudgeon CL, Pollock KH, Braccini JM, Semmens JM, Barnett A (2015) Integrating acoustic telemetry into mark–recapture models to improve the precision of apparent survival and abundance estimates. *Oecologia* 178:761–772.
- Duis K, Coors A (2016) Microplastics in the aquatic and terrestrial environment: sources (with a specific focus on personal care products), fate and effects. *Environ Sci Eur* 28:1–25.
- Ealey E, Dunnet G (1956) Plastic collars with patterns of reflective tape for marking nocturnal mammals. *CSIRO Wildl Res* 1:59.
- Echegaray J, Vilà C (2010) Noninvasive monitoring of wolves at the edge of their distribution

- and the cost of their conservation. *Anim Conserv* 13:157–161.
- Efford MG, Fewster RM (2013) Estimating population size by spatially explicit capture-recapture. *Oikos* 122:918–928.
- Elliser CR, Herzing DL (2014) Social structure of Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis*, following environmental disturbance and demographic changes. *Mar Mammal Sci* 30:329–347.
- Evans P, Hammond P (2004) Monitoring cetaceans in European waters. *Mamm Rev* 34:131–156.
- FAO (2016) La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2016. Contribuer à la sécurité alimentaire et à la nutrition de tous. Rome.
- Fernandez-Betelu O, Graham IM, Cornulier T, Thompson PM (2019) Fine scale spatial variability in the influence of environmental cycles on the occurrence of dolphins at coastal sites. *Sci Rep* 9:1–12.
- Finkelstein ME, Doak DF, Nakagawa M, Sievert PR, Klavitter J (2010) Assessment of demographic risk factors and management priorities: Impacts on juveniles substantially affect population viability of a long-lived seabird. *Anim Conserv* 13:148–156.
- Fitzpatrick MC, Preisser EL, Ellison AM, Elkinton JS (2009) Observer bias and the detection of low-density populations. *Ecol Appl* 19:1673–1679.
- Flack JC, Girvan M, De Waal FBM, Krakauer DC (2006) Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature* 439:426–429.
- Flewelling L, Naar J, Abbott J, Baden D, Barros N, Bossart G, Bottein M, Hammond D, Haubold E, Heil CA, Henry M, Jacocks H, Leighfield T, Pierce R, Pitchford T, Rommel S, Scott P, Steidinger K, Truby E, VanDolah F, Landsberg J (2005) Red tides and marine mammal mortalities. *Nature* 435:755–756.
- Forney KA (2000) Environmental models of cetacean abundance: reducing uncertainty in population trends. *Conserv Biol* 14:1271–1286.
- Fowler CW (1987) Marine debris and northern fur seals: A case study. *Mar Pollut Bull* 18:326–335.
- Fretwell PT, Staniland IJ, Forcada J (2014) Whales from space: Counting southern right whales by satellite. *PLoS One* 9.
- Fruet PF, Genoves RC, Möller LM, Botta S, Secchi ER (2015) Using mark-recapture and stranding data to estimate reproductive traits in female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of the Southwestern Atlantic Ocean. *Mar Biol* 162:661–673.
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toïgo C (2000) Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. *Annu Rev Ecol Syst* 31:367–393.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: Variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol Evol* 13:58–63.
- Gaillard JM, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.

- Gall SC, Thompson RC (2015) The impact of debris on marine life. *Mar Pollut Bull* 92:170–179.
- Gally F (2014) Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013.
- Gally F, Couet P, de Riedmatten L (2018) Suivi de la population des grands dauphins sédentaires en mer de la Manche.
- Garcia SM, Rosenberg AA (2010) Food security and marine capture fisheries: characteristics, trends, drivers and future perspectives. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:2869–2880.
- Genov T, Centrih T, Wright AJ, Wu GM (2018) Novel method for identifying individual cetaceans using facial features and symmetry: A test case using dolphins. *Mar Mammal Sci* 34:514–528.
- Genovart M, Oro D, Tenan S (2018) Immature survival, fertility and density-dependence drive global population dynamics in a long-lived species. *Ecology*.
- Gerrodette T (1987) A power analysis for detecting trends. *Ecology* 68:1364–1372.
- Gerson HB, Hickie JP (1985) Head scarring on male narwhals (*Monodon monoceros*): evidence for aggressive tusk use. *Can J Zool* 63:2083–2087.
- Glegg G, Jefferson R, Fletcher S (2015) Marine governance in the English Channel (La Manche): Linking science and management. *Mar Pollut Bull* 95:707–718.
- Gol'din P, Gladilina E (2015) Small dolphins in a small sea: age, growth and life-history aspects of the Black Sea common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Aquat Biol* 23:159–166.
- Gomez De Segura A, Crespo EA, Pedraza SN, Hammond P, Raga JA (2006) Abundance of small cetacean in water of central Spanish Mediterranean. *Mar Biol* 150:149–160.
- Gregg E, Baumgartner M, Laidre K, Palacios D (2013) Marine mammal habitat models come of age: the emergence of ecological and management relevance. *Endanger Species Res* 22:205–212.
- Guirado E, Tabik S, Rivas ML, Alcaraz-Segura D, Herrera F (2018) Automatic whale counting in satellite images with deep learning. *Sci Rep* 9:443671.
- Hakamada T, Matsuoka K, Murase H, Kitakado T (2017) Estimation of the abundance of the sei whale *Balaenoptera borealis* in the central and eastern North Pacific in summer using sighting data from 2010 to 2012. *Fish Sci*:1–9.
- Hallett LM, Farrer EC, Suding KN, Mooney HA, Hobbs RJ (2018) Tradeoffs in demographic mechanisms underlie differences in species abundance and stability. *Nat Commun* 9:1–6.
- Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA, Walbridge S (2015) Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat Commun* 6:1–7.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel C V., Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R, Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* (80) 319:948–952.

- Hargrave BT, Harding GC, Vass WP, Erickson PE, Fowler BR, Scott V (1992) Organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in the Arctic Ocean food web. *Arch Environ Contam Toxicol* 22:41–54.
- Hayward TL (1997) Pacific Ocean climate change: Atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem response. *Trends Ecol Evol* 12:150–154.
- Hedges L, Lam WY, Campos-Arceiz A, Rayan DM, Laurance WF, Latham CJ, Saaban S, Clements GR (2015) Melanistic leopards reveal their spots: Infrared camera traps provide a population density estimate of leopards in malaysia. *J Wildl Manage* 79:846–853.
- Heithaus MR, Dill LM (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83:480–491.
- Herzing D (1996) Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Aquat Mamm* 22:61–80.
- Herzing DL (1997) The life history of free-ranging Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*): Age classes, color phases, and female reproduction. *Mar Mammal Sci* 13:576–595.
- Heyning JE (1984) Functional morphology involved in intraspecific fighting of the beaked whale, *Mesoplodon carlhubbsi*. *Can J Zool* 62:1645–1654.
- Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1–17.
- Hoare J, O'Donnell C, Westbrooke I, Hodapp D, Lettink M (2009) Optimising the sampling of skinks using artificial retreats based on weather conditions and time of day. *Appl Herpetol* 6:379–390.
- Hoekstra P, O'hara T, Backus S, Hanns C, Muir D (2005) Concentrations of persistent organochlorine contaminants in bowhead whale tissues and other biota from northern Alaska: Implications for human exposure from a. *Environ Res* 98:329–340.
- Holt MM, Noren DP, Emmons CK (2011) Effects of noise levels and call types on the source levels of killer whale calls. *J Acoust Soc Am* 130:3100–3106.
- Hoppitt WJE, Farine DR (2018) Association indices for quantifying social relationships: how to deal with missing observations of individuals or groups. *Anim Behav* 136:227–238.
- Irvine AB, Scott MD, Wells RS, Kaufmann JH (1980) Movements and activities of the atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, near Sarasota, Florida. *Fish Bull* 79:671–688.
- Jacobson EK, Boyd C, McGuire TL, Shelden KEW, Himes Boor GK, Punt AE (2020) Assessing cetacean populations using integrated population models: an example with Cook Inlet beluga whales. *Ecol Appl* 30.
- Jefferson T, Leatherwood S, Webber M (1993) Marine mammals of the world. Food & Agriculture Org. (ed).
- Jolly GM (1965) Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-Stochastic Model. *Biometrika* 52:225.
- Jones KL, Thompson RCA, Godfrey SS (2018) Social networks: A tool for assessing the impact of perturbations on wildlife behaviour and implications for pathogen transmission. *Behaviour* 155:689–730.

- Jorgensen SJ, Reeb CA, Chapple TK, Anderson S, Perle C, Van Sommeran SR, Fritz-Cope C, Brown AC, Klimley AP, Block BA (2010) Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proc R Soc B Biol Sci* 277:679–688.
- Juliano C, Magrini G (2017) Cosmetic Ingredients as Emerging Pollutants of Environmental and Health Concern. A Mini-Review. *Cosmetics* 4:11.
- Kaschner K, Quick NJ, Jewell R, Williams R, Harris CM (2012) Global Coverage of Cetacean Line-Transsect Surveys: Status Quo, Data Gaps and Future Challenges. *PLoS One* 7:e44075.
- Kellner KF, Swihart RK (2014) Accounting for Imperfect Detection in Ecology: A Quantitative Review. *PLoS One* 9:e111436.
- Kendall WL, Pollock KH (1992) The Robust Design in Capture-Recapture Studies: A Review and Evaluation by Monte Carlo Simulation. In: *Wildlife 2001: Populations*. McCullough DR, Barrett RH (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 31–43
- Kéry M, Schmidt BR (2008) Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecol* 9:207–216.
- Kiszka JJ, Heithaus MR, Wirsing AJ (2015) Behavioural drivers of the ecological roles and importance of marine mammals. *Mar Ecol Prog Ser* 523:267–281.
- Kock KH (2001) The direct influence of fishing and fishery-related activities on non-target species in the Southern Ocean with particular emphasis on longline fishing and its impact on albatrosses and petrels - A review. *Rev Fish Biol Fish* 11:31–56.
- Krause J, Ruxton G, Ruxton G, Ruxton I (2002) *Living in groups*. Oxford University Press.
- Krützen M, Mann J, Heithaus MR, Connor RC, Bejder L, Sherwin WB (2005) Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:8939–8943.
- Kucklick JR, Struntz WDJ, Becker PR, York GW, O'hara TM, Bohonowych JE, Kucklick JR (2002) Persistent organochlorine pollutants in ringed seals and polar bears collected from northern Alaska. *Sci Total Environ* 287:45–59.
- Kwiatkowska B (1984) Marine pollution from land-based sources: Current problems and prospects. *Ocean Dev Int Law* 14:315–335.
- Lantz SM, Karubian J (2017) Environmental disturbance increases social connectivity in a passerine bird. *PLoS One* 12:e0183144.
- Laporta P, Fruet PF, Secchi ER (2016) First estimate of common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) (Cetacea, Delphinidae) abundance off Uruguayan Atlantic coast. *Lat Am J Aquat Mamm* 11:144–154.
- Leatherwood S, Reeves RR (1989) *The Bottlenose Dolphin*. Elsevier Science.
- Lee HH, Wallen MM, Krzyszczyk E, Mann J (2019) Every scar has a story: age and sex-specific conflict rates in wild bottlenose dolphins. *Behav Ecol Sociobiol* 73.
- Lee KT, Tanabe S, Koh CH (2001) Contamination of polychlorinated biphenyls (PCBs) in sediments from Kyeonggi Bay and Nearby Areas, Korea. *Mar Pollut Bull* 42:273–279.
- Legg CJ, Nagy L (2006) Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. *J Environ Manage* 78:194–199.

- Leu ST, Farine DR, Wey TW, Sih A, Bull CM (2016) Environment modulates population social structure: Experimental evidence from replicated social networks of wild lizards. *Anim Behav* 111:23–31.
- Lewison RL, Crowder LB, Wallace BP, Moore JE, Cox T, Zydalis R, McDonald S, DiMatteo A, Dunn DC, Kot CY, Bjorkland R, Kelez S, Soykan C, Stewart KR, Sims M, Boustany A, Read AJ, Halpin P, Nichols WJ, Safina C (2014) Global patterns of marine mammal, seabird, and sea turtle bycatch reveal taxa-specific and cumulative megafauna hotspots. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:5271–5276.
- Louis M, Gally F, Barbraud C, Béseau J, Tixier P, Simon-Bouhet B, Rest K Le, Guinet C (2015) Social Structure and Abundance of Coastal Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel. *J Mammal* 96:481–493.
- Louis M, Viricel A, Lucas T, Peltier H (2014) Habitat-driven population structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the North-East Atlantic. *Mol Ecol*.
- Lukacs PM, Burnham KP (2005) Research notes: estimating population size from DNA-based closed capture-recapture data incorporating genotyping error. *J Wildl Manage* 69:396–403.
- Lusseau D (2007) Evidence for social role in a dolphin social network. *Evol Ecol* 21:357–366.
- Lusseau D (2005) Residency pattern of bottlenose dolphins *Tursiops* spp. in Milford Sound, New Zealand, is related to boat traffic. *Mar Ecol Prog Ser* 295:265–272.
- Lusseau D, Wilson B, Hammond P, Grellier K, Durban JW, Parsons KM, Barton TR, Thompson PM (2006) Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *J Anim Ecol* 75:14–24.
- MacLeod CD (2009) Global climate change, range changes and potential implications for the conservation of marine cetaceans: A review and synthesis. *Endanger Species Res* 7:125–136.
- Manlik O (2019) The importance of reproduction for the conservation of slow-growing animal populations. In: *Advances in Experimental Medicine and Biology*. Springer New York LLC, p 13–39
- Manlik O, Lacy RC, Sherwin WB (2018) Applicability and limitations of sensitivity analyses for wildlife management. *J Appl Ecol* 55:1430–1440.
- Manlik O, McDonald JA, Mann J, Raudino HC, Bejder L, Krützen M, Connor RC, Heithaus MR, Lacy RC, Sherwin WB (2016) The relative importance of reproduction and survival for the conservation of two dolphin populations. *Ecol Evol* 6:3496–3512.
- Mann J, Connor RC, Barre LM, Heithaus MR (2000) Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behav Ecol* 11:210–219.
- Mansur R, Strindberg S, Smith B (2012) Mark-resight abundance and survival estimation of Indo-Pacific bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*, in the Swatch-of-No-Ground, Bangladesh. *Mar Mammal Sci* 28:561–578.
- Martin AR (1986) Feeding association between dolphins and shearwaters around the Azores Islands. *Can J Zool* 64:1372–1374.

- McClellan CM, Brereton T, Dell'Amico F, Johns DG, Cucknell AC, Patrick SC, Penrose R, Ridoux V, Solandt JL, Stephan E, Votier SC, Williams R, Godley BJ (2014) Understanding the distribution of marine megafauna in the English Channel region: Identifying key habitats for conservation within the busiest seaway on earth. *PLoS One* 9.
- McClintock BT, Hill JM, Fritz L, Chumbley K, Luxa K, Diefenbach DR (2014) Mark-resight abundance estimation under incomplete identification of marked individuals. *Methods Ecol Evol* 5:1294–1304.
- Meeker JD, Sathyanarayana S, Swan SH (2009) Phthalates and other additives in plastics: human exposure and associated health outcomes. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:2097–2113.
- Mishra S, Rath C, Charan, Das AP (2019) Marine microfiber pollution: A review on present status and future challenges. *Mar Pollut Bull* 140:188–197.
- Möller LM, Beheregaray LB (2004) Genetic evidence for sex-biased dispersal in resident bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Mol Ecol* 13:1607–1612.
- Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9.
- Mosnier A, Doniol-Valcroze T, Gosselin JF, Lesage V, Measures LN, Hammill MO (2015) Insights into processes of population decline using an integrated population model: The case of the St. Lawrence Estuary beluga (*Delphinapterus leucas*). *Ecol Modell* 314:15–31.
- Neumann B, Vafeidis AT, Zimmermann J, Nicholls RJ (2015) Future Coastal Population Growth and Exposure to Sea-Level Rise and Coastal Flooding - A Global Assessment. *PLoS One* 10:e0118571.
- Nichols JD, Hines JE, Mackenzie DI, Seamans ME, Gutiérrez RJ (2007) Occupancy estimation and modeling with multiple states and state uncertainty. *Ecology* 88:1395–1400.
- Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Fallon FW, Fallon JE, Heglund PJ (2000) A Double-Observer Approach for Estimating Detection Probability and Abundance From Point Counts. *Auk* 117:393–408.
- Nichols JD, Kendall WL (1995) The use of multi-state capture–recapture models to address questions in evolutionary ecology. *J Appl Stat* 22:835–846.
- Nichols JD, MacKenzie DI (2004) Abundance estimation and Conservation Biology. *Anim Biodivers Conserv* 27:437–439.
- O'Brien JM, Berrow SD, Ryan C, Mcgrath D, O'Connor IAN, Pesante G, Burrows G, Massett N, Klötzer V, Whooley P (2010) A note on long-distance matches of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) around the Irish coast using photo-identification. *J Cetacean Res Manag* 11:69–74.
- Office Français de la Biodiversité (2019) Aires marines protégées - Milieu Marin France. <https://www.milieumarinfrance.fr/Nos-rubriques/Cadre-reglementaire/Aires-marines-protegees> (accessed 3 May 2020)
- Office Français de la Biodiversité (2012) Catégories d'aires marines protégées - Les aires marines protégées - Agence française pour la biodiversité. <http://www.aires-marines.fr/Les-aires-marines-protegees/Categories-d-aires-marines-protegees> (accessed

3 May 2020)

- Oli MK, Dobson FS (2003) The Relative Importance of Life-History Variables to Population Growth Rate in Mammals: Cole's Prediction Revisited. *Am Nat* 161:422–440.
- Olson DM, Dinerstein E, Powell GVN, Wikramanayake ED (2002) Conservation Biology for the Biodiversity Crisis. *Conserv Biol* 16:1–3.
- Parra G, Corkeron P, Marsh H (2006) Population sizes, site fidelity and residence patterns of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins: Implications for conservation. *Biol Conserv*.
- Pawar PR, Shirgaonkar SS, Patil RB (2016) Plastic marine debris: Sources, distribution and impacts on coastal and ocean biodiversity. *PENCIL Publ Biol Sci* 3:40–54.
- Pirotta E, Merchant ND, Thompson PM, Barton TR, Lusseau D (2015a) Quantifying the effect of boat disturbance on bottlenose dolphin foraging activity. *Biol Conserv* 181:82–89.
- Pirotta E, Thompson PM, Cheney B, Donovan CR, Lusseau D (2015b) Estimating spatial, temporal and individual variability in dolphin cumulative exposure to boat traffic using spatially explicit capture-recapture methods. *Anim Conserv* 18:20–31.
- Pollicelli D, Coscarella M, Delrieux C (2020) RoI detection and segmentation algorithms for marine mammals photo-identification. *Ecol Inform* 56:101038.
- Pollock K (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *J Wildl Manage* 46:752–757.
- Pollock KH, Nichols JD, Brownie C, Hines JE (1990) Statistical Inference for Capture-Recapture Experiments. *Wildl Monogr* 107:3–97.
- Pope J (2000) Gauging the impact of fishing mortality on non-target species. *ICES J Mar Sci* 57:689–696.
- Pradel R (2005) Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442–447.
- Pradel R (2009) The Stakes of Capture–Recapture Models with State Uncertainty. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA, p 781–795
- Prévot-Julliard AC, Lebreton J-D, Pradel R (1998) Re-evaluation of adult survival of black-headed gulls (*Larus ridibundus*) in presence of recapture heterogeneity.
- Pullin AS, Knight TM, Stone DA, Charman K (2004) Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? *Biol Conserv* 119:245–252.
- Rankin RW, Maldini D, Kaufman G (2014) Bayesian estimate of Australian humpback whale calving interval under sparse resighting rates: 1987-2009. *J Cetacean Res Manag* 13:109–121.
- Rasmussen K, Palacios DM, Calambokidis J, Saborío MT, Dalla Rosa L, Secchi ER, Steiger GH, Allen JM, Stone GS (2007) Southern Hemisphere humpback whales wintering off Central America: insights from water temperature into the longest mammalian migration. *Biol Lett* 3:302–305.
- Read AJ, Drinker P, Northridge S (2006) Bycatch of marine mammals in U.S. and global fisheries. *Conserv Biol* 20:163–169.

- Renò V, Losapio G, Forenza F, Politi T, Stella E, Fanizza C, Hartman K, Carlucci R, Dimauro G, Maglietta R (2020) Combined Color Semantics and Deep Learning for the Automatic Detection of Dolphin Dorsal Fins. *Electronics* 9:758.
- Robinson KP, O'Brien JM, Berrowi SD, Cheney B, Costa M, Eisfeld SM, Haberlin D, Mandelberg L, O'Donovan M, Oudejans MG, Ryan C, Stevick PT, Thompson PM, Whooley P (2012) Discrete or not so discrete: Long distance movements by coastal bottlenose dolphins in UK and Irish waters. *J Cetacean Res Manag* 12:365–371.
- Robinson OJ, Ruiz-Gutierrez V, Fink D, Meese RJ, Holyoak M, Cooch EG (2018) Using citizen science data in integrated population models to inform conservation. *Biol Conserv* 227:361–368.
- Rochman C, Hoh E, Kurobe T, Teh S (2013) Ingested plastic transfers hazardous chemicals to fish and induces hepatic stress. *Sci Rep* 3:3263.
- Rochman CM, Kurobe T, Flores I, Teh SJ (2014) Early warning signs of endocrine disruption in adult fish from the ingestion of polyethylene with and without sorbed chemical pollutants from the marine environment. *Sci Total Environ* 493:656–661.
- Rodríguez-Rodríguez D, Rees S, Mannaerts G, Sciberras M, Pirie C, Black G, Aulert C, Sheehan EV, Carrier S, Attrill MJ (2015) Status of the marine protected area network across the English channel (La Manche): Cross-country similarities and differences in MPA designation, management and monitoring. *Mar Policy* 51:536–546.
- Rojas-Bracho L, Reeves RR, Jaramillo-legorreta A (2006) Conservation of the vaquita *Phocoena sinus*. *Mamm Rev* 36:179–216.
- Roman J, Estes JA, Morissette L, Smith C, Costa D, McCarthy J, Nation JB, Nicol S, Pershing A, Smetacek V (2014) Whales as marine ecosystem engineers. *Front Ecol Environ* 12:377–385.
- Roman J, McCarthy JJ (2010) The Whale Pump: Marine Mammals Enhance Primary Productivity in a Coastal Basin. *PLoS One* 5:e13255.
- Rossi A, Scordamaglia E, Bellingeri M, Gnone G, Nuti S, Salvioli F, Santangelo G, Scordamaglia E, Bellingeri M, Gnone G, Nuti S, Salvioli F (2017) Demography of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Mammalia : Delphinidae) in the Eastern Ligurian Sea (NW Mediterranean): quantification of female reproductive parameters. *Eur Zool J* 84:294–302.
- Russell RE, Royle JA, Desimone R, Schwartz MK, Edwards VL, Pilgrim KP, Mckelvey KS (2012) Estimating abundance of mountain lions from unstructured spatial sampling. *J Wildl Manage* 76:1551–1561.
- Ryan P (1987) The effects of ingested plastic on seabirds: correlations between plastic load and body condition. *Environ Pollut* 46:119–125.
- Ryan PG (1988) Effects of ingested plastic on seabird feeding: Evidence from chickens. *Mar Pollut Bull* 19:125–128.
- Sadovy de Mitcheson Y, Craig MT, Bertoncini AA, Carpenter KE, Cheung WWL, Choat JH, Cornish AS, Fennessy ST, Ferreira BP, Heemstra PC, Liu M, Myers RF, Pollard DA, Rhodes KL, Rocha LA, Russell BC, Samoily MA, Sanciangco J (2013) Fishing groupers towards extinction: A global assessment of threats and extinction risks in a billion dollar fishery. *Fish Fish* 14:119–136.

- Salzer D, Salafsky N (2006) Allocating Resources Between Taking Action, Assessing Status, and Measuring Effectiveness of Conservation Actions. *Nat Areas J* 26:310–316.
- Santos MB, Pierce GJ (2015) Marine mammals and good environmental status: science, policy and society; challenges and opportunities. *Hydrobiologia* 750:13–41.
- Sargeant BL, Wirsing AJ, Heithaus MR, Mann J (2007) Can environmental heterogeneity explain individual foraging variation in wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.)? *Behav Ecol Sociobiol* 61:679–688.
- Schaub M, Abadi F, Schaub M, Abadi ÁF, Abadi F (2011) Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *J Ornithology* 152:227–237.
- Schaub M, Gimenez O, Sierro A, Arlettaz R (2007) Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conserv Biol* 21:945–955.
- Schofield MR, Barker RJ (2011) Full Open Population Capture-Recapture Models With Individual Covariates. *J Agric Biol Environmental Stat* 16:253–268.
- Schorr GS, Falcone EA, Moretti DJ, Andrews RD, Fahlman A (2014) First Long-Term Behavioral Records from Cuvier’s Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*) Reveal Record-Breaking Dives. *PLoS One* 9.
- Scott EM, Mann J, Watson-Capps JJ, Sargeant BL, Connor RC (2005) Aggression in bottlenose dolphins: evidence for sexual coercion, male-male competition, and female tolerance through analysis of tooth-rake marks and behaviour. *Behaviour* 142:21–44.
- Sears R, Perrin WF (2009) Blue whale: *Balaenoptera musculus*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier Ltd, p 120–124
- Seber GAF (1965) A Note on the Multiple-Recapture Census. *Biometrika* 52:249.
- Sergio F, Tavecchia G, Blas J, López L, Tanferna A, Hiraldo F (2011) Variation in age-structured vital rates of a long-lived raptor: Implications for population growth. *Basic Appl Ecol* 12:107–115.
- Silva M, Magalhães S, Prieto R (2009) Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration. *Mar Ecol Prog Ser* 392:263–276.
- Slooten E, Dawson S, Rayment W (2006) A new abundance estimate for Maui’s dolphin: What does it mean for managing this critically endangered species? *Biol Conserv*.
- Slooten E, Wang J, Dungan S, Forney K, Hung S, Jefferson T, Riehl K, Rojas-Bracho L, Ross P, Wee A, Winkler R, Yang S, Chen C (2013) Impacts of fisheries on the Critically Endangered humpback dolphin *Sousa chinensis* population in the eastern Taiwan Strait. *Endanger Species Res* 22:99–114.
- Smith JE, Kolowski JM, Graham KE, Dawes SE, Holekamp KE (2008) Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Anim Behav* 76:619–636.
- Smolker RA, Richards AF, Connor RC, Pepper JW (1992) Sex Differences in Patterns of Association Among Indian Ocean Bottlenose Dolphins. *Behaviour* 123:38–69.
- Snijders L, Blumstein DT, Stanley CR, Franks DW (2017) Animal Social Network Theory Can Help Wildlife Conservation. *Trends Ecol Evol* 32:567–577.

- Souchay G, Gauthier G, Pradel R (2014) To breed or not: a novel approach to estimate breeding propensity and potential trade-offs in an Arctic-nesting species. *Ecology* 95:2745–2756.
- Spear LB, Ainley DG, Ribic CA (1995) Incidence of plastic in seabirds from the tropical Pacific, 1984–1991: Relation with distribution of species, sex, age, season, year and body weight. *Mar Environ Res* 40:123–146.
- Spina F (1999) Value of ringing information for bird conservation in Europe. *Ringing Migr* 19:S29–S40.
- Sprogis KR, Pollock KH, Raudino HC, Allen SJ, Kopps AM, Manlik O, Tyne JA, Bejder L (2016) Sex-specific patterns in abundance, temporary emigration and survival of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in coastal and estuarine waters. *Front Mar Sci* 3:12.
- Stachowicz JJ, Terwin JR, Whitlatch RB, Osman RW (2002) Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:15497–15500.
- Stack S, Olson G, Neamtu V, Machernis A, Baird R, Currie J (2020) Identifying spinner dolphin *Stenella longirostris* movement and behavioral patterns to inform conservation strategies in Maui Nui, Hawai‘i. *Mar Ecol Prog Ser* 644:187–197.
- Stevick PT, Palsbøll PJ, Smith TD, Bravington M V., Hammond PS (2001) Errors in identification using natural markings: rates, sources, and effects on capture-recapture estimates of abundance. *Can J Fish Aquat Sci* 58:1861–1870.
- Sun CC, Royle JA, Fuller AK (2019) Incorporating citizen science data in spatially explicit integrated population models. *Ecology* 100.
- Sutherland WJ, Pullin AS, Dolman PM, Knight TM (2004) The need for evidence-based conservation. *Trends Ecol Evol* 19:305–308.
- Symons J, Sprogis KR, Bejder L (2018) Implications of survey effort on estimating demographic parameters of a long-lived marine top predator. *Ecol Evol* 8:10470–10481.
- Taylor AR, Schacke JH, Speakman TR, Castleberry SB, Chandler RB (2016) Factors related to common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) seasonal migration along South Carolina and Georgia coasts, USA. *Anim Migr* 3:14–26.
- Tempel DJ, Peery MZ, Gutiérrez RJ (2014) Using integrated population models to improve conservation monitoring: California spotted owls as a case study. *Ecol Modell* 289:86–95.
- Tenan S, Hernández N, Fearnbach H, de Stephanis R, Verborgh P, Oro D (2020) Impact of maritime traffic and whale-watching on apparent survival of bottlenose dolphins in the Strait of Gibraltar. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst*:1–10.
- Ternes T, Wilken R (1999) Drugs and hormones as pollutants of the aquatic environment: determination and ecotoxicological impacts. *Sci Total Environ* 225:180.
- Teuten EL, Saquing JM, Knappe DRU, Barlaz MA, Jonsson S, Björn A, Rowland SJ, Thompson RC, Galloway TS, Yamashita R, Ochi D, Watanuki Y, Moore C, Viet PH, Tana TS, Prudente M, Boonyatumanond R, Zakaria MP, Akkhavong K, Ogata Y, Hirai H, Iwasa S, Mizukawa K, Hagino Y, Imamura A, Saha M, Takada H (2009) Transport and release of chemicals from plastics to the environment and to wildlife. *Philos Trans R*

- Soc B Biol Sci 364:2027–2045.
- Tezanos-Pinto G, Constantine R, Mourão F, Berghan J, Scott Baker C (2014) High calf mortality in bottlenose dolphins in the bay of islands, New Zealand—a local unit in decline. *Mar Mammal Sci* 31:540–559.
- Thompson P, Wilson B, Grellier K (2000) Combining power analysis and population viability analysis to compare traditional and precautionary approaches to conservation of coastal cetaceans. *Conservation*.
- Thompson PM, Pierce GJ, Hislop JRG, Miller D, Diack JSW (1991) Winter Foraging by Common Seals (*Phoca vitulina*) in Relation to Food Availability in the Inner Moray Firth, N.E. Scotland. *J Anim Ecol* 60:283.
- Tolley KA, Read AJ, Wells RS, Urian KW, Scott MD, Irvine AB, Hohn AA (1995) Sexual Dimorphism in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) from Sarasota, Florida. *J Mammal* 76:1190–1198.
- Tourani M, Dupont P, Nawaz MA, Bischof R (2020) Multiple observation processes in spatial capture–recapture models: How much do we gain? *Ecology* 0:1–8.
- Tuytens FAM, de Graaf S, Heerkens JLT, Jacobs L, Nalon E, Ott S, Stadig L, Van Laer E, Ampe B (2014) Observer bias in animal behaviour research: Can we believe what we score, if we score what we believe? *Anim Behav* 90:273–280.
- Tyne J, Pollock K, Johnston D, Bejder L (2014) Abundance and survival rates of the Hawai'i Island associated spinner dolphin (*Stenella longirostris*) stock. *PLoS One*.
- Tyne JA, Loneragan NR, Johnston DW, Pollock KH, Williams R, Bejder L (2016) Evaluating monitoring methods for cetaceans. *Biol Conserv* 201:252–260.
- UNEP-WCMC, IUCN (2016) Protected planet report 2016. Switzerland.
- Urian K, Gorgone A, Read A, Balmer B, Wells RS, Berggren P, Durban J, Eguchi T, Rayment W, Hammond PS (2015) Recommendations for photo-identification methods used in capture–recapture models with cetaceans. *Mar Mammal Sci* 31:298–321.
- Wang X, Wu F, Turvey S, Rosso M, Tao C, Ding X, Zhu Q (2015) Social organization and distribution patterns inform conservation management of a threatened Indo-Pacific humpback dolphin population. *J Mammal* 96:964–971.
- Waye H (2013) Can a Tiger Change Its Spots? A Test of the Stability of Spot Patterns for Identification of Individual Tiger Salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Herpetol Conserv Biol* 8.
- Wegge P, Pokheral CP, Jnawali SR (2004) Effects of trapping effort and trap shyness on estimates of tiger abundance from camera trap studies. *Anim Conserv* 7:251–256.
- Weilgart LS (2007) The impacts of anthropogenic ocean noise on cetaceans and implications for management. *Can J Zool* 85:1091–1116.
- Wells R, Scott M (1999) Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In: *Handbook of marine mammals: the second book of dolphins and porpoises*. p 137–182
- Wells RS, Scott MD (1990) Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture–release techniques.

- Wells RS, Scott MD, Irvine AB (1987) The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. *Curr Mammal* 1:247–305.
- White EER (2019) Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. *Bioscience* 69:26–39.
- Whitehead H, Gero S (2015) Conflicting rates of increase in the sperm whale population of the eastern Caribbean: Positive observed rates do not reflect a healthy population. *Endanger Species Res* 27:207–218.
- Whitehead H, Rendell L (2004) Movements, habitat use and feeding success of cultural clans of South Pacific sperm whales. *J Anim Ecol* 73:190–196.
- Williams B, Nichols J, Conroy M (2002) Analysis and management of animal populations. Academic Press (ed).
- Williams DR, Balmford A, Wilcove DS (2020) The past and future role of conservation science in saving biodiversity. *Conserv Lett*:e12720.
- Williams R, Lusseau D (2006) A killer whale social network is vulnerable to targeted removals. *Biol Lett* 2:497–500.
- Williams R, Lusseau D, Hammond PS (2006) Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (*Orcinus orca*). *Biol Conserv* 133:301–311.
- Wilson B, Hammond PS, Thompson PM, Station LF, Mammal S, Andrews S (1999) Estimating Size and Assessing Trends in a Coastal Bottlenose Dolphin Population. *Ecological* 9:288–300.
- Wilson B, Thompson PM, Hammond PS (1997) Habitat use by bottlenose dolphins: seasonal distribution and stratified movement patterns in the Moray Firth, Scotland. *J Appl Ecol* 34:1365–1374.
- Wilton CM, Puckett EE, Beringer J, Gardner B, Eggert LS, Belant JL (2014) Trap Array Configuration Influences Estimates and Precision of Black Bear Density and Abundance. *PLoS One* 9:e111257.
- Wirsing AJ, Heithaus MR, Frid A, Dill LM (2008) Seascapes of fear: Evaluating sublethal predator effects experienced and generated by marine mammals. *Mar Mammal Sci* 24:1–15.
- Wisdom MJ, Mills LS, Doak DF (2000) Life stage simulation analysis: Estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81:628–641.
- Woods JG, Paetkau D, Lewis D, McLellan BN, Proctor M, Strobeck C (1999) Genetic Tagging of Free-Ranging Black and Brown Bears. *Wildl Soc Bull* 27:616–627.
- Worthington H, McCrea R, King R, Griffiths R (2018) Estimating abundance from multiple sampling capture-recapture data via a multi-state multi-period stopover model.
- Woshner VM, O'Hara TM, Bratton GR, Beasley VR (2001) Concentrations and interactions of selected essential and non-essential elements in ringed seals and polar bears of arctic Alaska. *J Wildl Dis* 37:711–721.
- Wursig B, Wursig M (1980) Behavior and Ecology of the Dusky Dolphin *Lagenorhynchus obscurus* in the South Atlantic. *Fish Bull (washingt D C)* 77:871–890.

- Yao SL, Luo JJ, Huang G, Wang P (2017) Distinct global warming rates tied to multiple ocean surface temperature changes. *Nat Clim Chang* 7:486–491.
- Yoshizaki J, Pollock KH, Brownie C, Webster RA (2009) Modeling misidentification errors in capture-recapture studies using photographic identification of evolving marks. *Ecology* 90:3–9.
- Young KE, Keith EO (2011) A Comparative Analysis of Cetacean Vital Rates Using Matrix Population Modeling Analysis of Cetacean Vital Rates. *Int J Appl Sci Technol* 1:261–277.
- Zanuttini C, Gally F, Scholl G, Thomé J-P, Eppe G, Das K (2019) High pollutant exposure level of the largest European community of bottlenose dolphins in the English Channel. *Sci Rep* 9:12521.
- Zhao Y, Wang C, Xia S, Jiang J, Hu R, Yuan G, Hu J (2014) Biosensor medaka for monitoring intersex caused by estrogenic chemicals. *Environ Sci Technol* 48:2413–2420.
- Zipkin EF, Saunders SP (2018) Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. *Biol Conserv* 217:240–250.

RÉSUMÉ

Le suivi des populations doit reposer sur des méthodes fiables et optimisées dans le but d'élaborer des mesures de gestion ou de conservation pertinentes, mais aussi pour évaluer l'efficacité de ces mesures. Mon objectif général est de développer et valider un cadre méthodologique pour le suivi optimisé des populations sédentaires de petits cétacés. Mes travaux ont montré que (1) il est possible d'estimer la probabilité de reproduction et la probabilité de survie des jeunes en tenant compte de la détection imparfaite des animaux et de l'incertitude sur le statut reproducteur des femelles (2) l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'effort de terrain et la distribution spatiale des individus peuvent être explicitement intégrées dans les modèles pour corriger les estimations de la probabilité de survie et la taille de la population et (3) la réduction de l'effort de recherche affecte particulièrement la précision des estimations de la taille de la population mais n'a que très peu d'impact sur la précision de l'estimation de la survie adulte.

MOTS CLÉS

Dynamique de populations, capture-marquage-recapture, cétacés, *Tursiops truncatus*, paramètres démographiques, taille de la population

ABSTRACT

Population monitoring must be based on reliable and optimized methods in order to develop relevant management or conservation measures, but also to evaluate the effectiveness of these measures. My general objective is to develop and validate a methodological framework for the optimized monitoring of small cetacean sedentary populations. My study showed that (1) it is possible to estimate the probability of reproduction and the probability of survival of calves taking into account the imperfect detection of the animals and the uncertainty about the reproductive status of the females (2) the spatial and temporal heterogeneity of field effort and the spatial distribution of individuals can be explicitly incorporated into models to correct estimates of survival probability and population size, and (3) the reduction in field effort particularly affects the precision of population size estimates but has little impact on the precision of adult survival probability.

KEYWORDS

Population dynamic, capture-recapture, cetaceans, *Tursiops truncatus*, demographic parameters, population size