MINISTÈRE
DE LA TRANSITION
ÉCOLOGIQUE

Liberté
Égalité
Fraternité

OFB
OFFICE FRANÇAIS
DE LA BIODIVERSITÉ

Plan national d'actions 2021-2025

En faveur du Puffin des Baléares
Puffinus mauretanicus

ANNEXE 2

Méta-analyse des données disponibles dans la ZEE
française entre 2004 et 2018

Le Bras Y., Lambrechts A.* & Entraygues M.**, 2019. Définition d'une stratégie du suivi du Puffin des Baléares (*Puffinus mauretanicus*). Méta-analyse des données disponibles dans la ZEE française entre 2004 et 2018, 54p.

*Biotope – ylebras@biotope.fr / Alambrechts@biotope.fr

**Agence Française pour la Biodiversité – Département Milieu Marin – mathieu.entraygues@afbiodiversite.fr

TABLE DES MATIÈRES

1	MATÉRIEL ET MÉTHODES	3
1.1	Aire d'étude	4
1.2	Types de données et axes stratégiques de valorisation	4
1.3	Méthodologie des analyses statistiques	14
2	RÉSULTATS	24
2.1	Méta-analyse des abondances absolues	25
2.2	Méta-analyse des abondances relatives	40
3	BIBLIOGRAPHIE	48
4	ANNEXES	50

1 MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1 Aire d'étude

La zone d'étude a été définie d'après l'aire de répartition globale de l'espèce (Arcos, 2011) par la région rectangulaire ayant comme limites (-15°E, 30°E) en longitude et (29°N, 63°N) en latitude. L'aire de répartition globale a été choisie afin de ne pas limiter arbitrairement la portée des résultats aux seules façades maritimes française. Ces dernières constituent néanmoins l'objet de premier intérêt de l'étude. Le périmètre géographique de l'étude comprend les façades Atlantique et Manche-Mer du Nord (du Pays Basque à la Manche Est), la façade Méditerranée (Golfe du Lion), depuis la zone côtière vers large sur 30 km au droit des côtes.

Figure 1 : Aire de distribution du Puffin des Baléares selon le plan d'action international pour le Puffin des Baléares (Arcos, 2011).

1.2 Types de données et axes stratégiques de valorisation

Cette partie a pour but de présenter les grands types de données que nous avons pu collecter, leurs avantages et leurs limites, ainsi que les grands axes de notre stratégie de valorisation. Ces informations sont présentés synthétiquement dans le tableau 1, puis en détails dans les paragraphes dédiés à chaque type de données.

On distingue 4 grands familles de données récoltées classiquement dans le cadre de l'étude des oiseaux marins. Elles sont définies selon la méthode de leur collecte :

- Les **observations opportunistes**, spatialisées mais sans mesure de l'effort d'échantillonnage, c'est à dire n'indiquant que des abondances relatives;
- Les observations récoltées au travers de **protocoles standardisées**, depuis la côte ou en mer, spatialisées et avec mesure de l'**effort d'échantillonnage**;
- Les données issues des techniques de **Capture-Marquage-Recapture (CMR)** ;
- Les suivis de **biologging** (ou télémétrie) permettant la collecte automatique de la localisation d'individus équipés de balises 'GLS, ARGOS, GPS).

Ces méthodes nécessitent des moyens de mise en œuvre variés et propres à chacune, mobilisant des moyens différents. Elles mobilisent des méthodes d'analyses distinctes et permettent des développements plus ou moins poussés.

Le tableau ci-dessous présente les caractéristiques de ces 4 grandes familles de données.

Tableau 1 : Tableau de synthèse des types de données récoltées et de leur mode de valorisation retenu dans le cadre de cette étude.

Type de données	Valorisation typique	Stratégie de valorisation retenue
«Distance Sampling bateau»	Abondance relative ou absolue	méta-analyse des abondances retenues
«Strip Transect»	Abondance relative ou absolue	méta-analyse des abondances retenues
«Distance sampling avion»	Abondance relative ou absolue	méta-analyse des abondances retenues
Guet à la mer	Abondance relative	méta-analyse des abondances retenues
Transects	Abondance relative	méta-analyse des abondances retenues
Données opportunistes	Cartographie des habitats favorables	Pas de valorisation statistique
Téléométrie (trajectoires Argos)	Étude du comportement	Pas d'analyse spécifique réalisée

1.2.1 Données de "Distance Sampling avion"

Concernant les données "distance sampling", il convient de distinguer les observations par avion et celles en bateau. En effet, à ces deux plateformes d'observations correspondent des biais et des probabilités de détection bien différentes.

- L'avion se déplace bien plus vite. Il en résulte une moins bonne probabilité de détection et les biais de mesure de distance lié à d'éventuel déplacements des animaux sont probables. Les problèmes liés à l'éblouissement des observateurs sont également différents.
- En avion la probabilité de détection le long de la ligne de transect ne peut généralement pas être supposée parfaite.
- Dans de nombreux jeux de données la distance des observations est estimée très approximativement en classes de distances.

Il est donc nécessaire d'analyser ces deux types de données séparément. Compte tenu de la large prédominance des données bateaux (quantité et diversité des milieux échantillonnés) et du temps limité dont nous disposons pour analyser les données, le choix a été fait de réaliser des analyses de "distance sampling" complètes sur les observations récoltées par bateau seulement. Les informations sur l'abondance absolue qui peuvent en être dérivées peuvent alors être intégrées à ce que nous appelons la méta-analyse des abondances absolues (voir page 25).

Les données de "distance sampling" récoltées par avion sont l'objet d'une valorisation moins poussée par la méthode des IKA (Indice Kilométrique d'Abondance). En effet, l'IKA est un indice d'abondance relative (ne prenant

pas en compte les éventuelles différences de la probabilité de détection d'un protocole à l'autre). Cependant, ces analyses sont bien plus simple à réaliser et cet indice peut servir de différentes façons. Ce travail s'inscrit dans ce que nous appelons la méta-analyse des abondances relatives (voir page 40).

Certaines données, telles que celle du Centre de la mer de Biarritz, bien qu'issues de protocoles de type "Line Transect" ne nous ont pas été livrée brutes mais déjà traitées. Nous ne disposons alors que de données sous forme de cartes d'IKA lissées (fichiers images PNG). Ici encore, ce type de données peut être valorisé en étant intégré à la méta-analyse des abondances relatives.

Tableau 2 : Données de transect et de «distance sampling avion» collectées

Nom	Fournisseur (Source)	Type	Années	Secteur	Effort (km)
EFGL	ENGIE (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2017-2018	Med. Golfe du Lion	1 250
TRE	ENGIE (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2010-2011	Atlan. Manche	340
TRE	ENGIE (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2014-2015	Atlan. Manche	480
Pirou	NEOEN (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2009-2010	Atlan. Manche	1 600
EolMed	Quadran (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2016-2017	Med. Golfe du Lion	1 220
2iles	WPD (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2009-2010	Atlan. Golfe de Gascogne	2 360
Fécamp	EDF (GON)	EIVN EMR Distance sampling avion	2012-2013	Atlan. Manche	910
StBrieuc	AilesMarines (Setec In Vivo / GEOCA)	EIVN EMR Distance sampling avion	2012-2014	Atlan. Manche	4 180
PGL_2011	EDF (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2011-2012	Med. Golfe du Lion	1 110
PGL_2013	EDF (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2013	Med. Golfe du Lion	1 090
YEU_	ENGIE (Biotope et Périscope)	EIVN EMR Distance sampling avion	2014-2016	Atlan. Golfe de Gascogne	3 490

1.2.2 Données acquises « à la côte » : suivis en «Guet à la mer» (transits) et suivi des stationnements

Ces données seront intégrées à la méta-analyse des abondances relatives.

Tableau 3 : Données « à la côte » récoltées

Nom	Fournisseur (Source)	Type	Années	Secteur	Effort (sessions)
Synthèse 2016 Geoca/BV	AFB	Guet à la mer et stationnement	2016	Atlantique (85 au 62)	Hebdomadaire (fin 06 à fin 09)
FAME	AFB	Guet à la mer et stationnement	2010-2012	Atlantique (64 au 62)	Hebdomadaire/ Mensuel

Protocole du suivi 2016

2 types de suivis à la côte sont mis en place :

Un protocole de suivi des sites connus principaux de stationnement de Puffin des Baléares

- Objectif = suivre, spatialiser et compter les groupes (radeaux) ;
- 4 sites de stationnements suivis : passage de la Déroute et baie du Mt-St-Michel (50), baie de St-Brieuc (22) et baie de Douarnenez (29) ;
- 1 comptage tous les 7 jours (à marée haute), de fin juin à fin septembre, avec plusieurs observateurs permettant une spatialisation des groupes par triangulation.

Réseau de sites suivis dans le cadre du suivi coordonné de 2016 : suivi en guet à la mer (blanc) / suivis des stationnements (jaune)

Un protocole de suivi en « guet à la mer » (transit)

- Objectif = comptage des flux d'oiseaux en déplacement (transit) ;
- 5 sites de guet à la mer : cap Gris Nez, pointe de Penmarc'h, pointe de Penvins, pointe du Croisic, les Sables d'Olonne
- 1 comptage tous les 7 à 10 jours de fin juin à fin septembre, et application de 2 protocoles
- Protocole guet à la mer = au moins 2h de suivi le matin par tranche de 30 min (standardisation de l'effort) + collecte des conditions environnementales ;
- Protocole « scan » : temps court entre 2 observations « guets à la mer » de 30 min. Scan l'ensemble de la zone pour comptage global de la zone visible

Données issues du site de suivi de migration trektellen.nl

Ici les auteurs ont mobilisé les données opportunistes publiques issues du site participatif de migration <http://trektellen.nl>.

Seuls les sites de suivi de migration par observation en guet à la mer offrant une pression d'observation suffisante ont été pris en compte. Les données n'ont pas fait l'objet d'analyses statistiques poussées, **mais elles sont représentées graphiquement pour illustrer la phénologie de présence et les mouvements intra saisonniers : effectifs mensuels cumulés sur l'ensemble des sites, records journaliers par site.**

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Araújo, Hélder, Jorge Bastos-Santos, Pedro Correia Rodrigues, Marisa Ferreira, Andreia Pereira, Ana Catarina Henriques, Sílvia S. Monteiro, Catarina Eira, et José Vingada. 2017. « The Importance of Portuguese Continental Shelf Waters to Balearic Shearwaters Revealed by Aerial Census ». *Marine Biology* 164 (3): 55. DOI : 10.1007/s00227-017-3089-x

Virgili, A., Authier, M., Monestiez, P., & Ridoux, V. (2018). How many sightings to model rare marine species distributions. *PloS one*, 13(3), e0193231. DOI : 10.1371/journal.pone.0193231

1.2.3 Données opportunistes

Ces données non protocolées sont celles qui présentent le moins d'intérêt en termes de capacité d'inférence sur la population de Puffin des Baléares.

Depuis une dizaine d'années des méthodologies d'analyses ont été développées afin d'extraire de ce type de données certaines informations. Le logiciel MaxEnt (Phillips et al., 2006) permet par exemple d'établir des cartes de compatibilité d'habitat («habitat suitability»). Une étude récente illustre l'application de cette technique pour l'étude du Puffin des Baléares (Araújo et al., 2017).

Néanmoins ce type d'analyse est assez complexe et présente de sérieuses limitations, en particulier pour des espèces marines pour les quelles l'effort d'observation (inconnu) est susceptible d'être très mal réparti dans la zone d'étude. Une récente étude (Virgili et al., 2018) montre clairement la supériorité des modèles d'habitat classiques (GLMs et GAMs) en termes de robustesse et de précision pour décrire la distribution des espèces marines rares. Dans la mesure où nous disposons de nombreuses données protocolées, notre effort de valorisation s'est tourné en priorité sur ces dernières. Les données opportunistes sont toutefois présentées dans le cadre de cette étude à titre informatif et dans un souci d'exhaustivité du référencement des sources données sur le Puffin des Baléares.

Données opportunistes récoltées

Nom	Source	Années	Secteur
faune-bretagne.org	Collectif faune-bretagne (BV/Geoca/GMB/LPO/Gretia)	1976-2019	Atlantique - Bretagne
Faune-paca.org	LPO Paca	2002-2017	Méditerranée - Paca
PNM Iroise	PNM Iroise	2010-2018	Atlantique – Mer d'Iroise
eBird Basic Dataset	Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. Dec 2018.	1981-2018	Atlantique – Méditerranée -Mer du Nord

Louzao, M., Bécarea, J., Rodríguez, B., Hyrenbach, K. D., Ruiz, A., & Arcos, J. M. (2009). *Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds*. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 183-197. DOI : 10.3354/meps08124

1.2.4 Données télémétriques

Ces données présentent une particularité précieuse, l'identité des individus est connue. Ainsi, elles permettent d'étudier de nombreuses questions en particulier sur le comportement de l'espèce (recherche alimentaire, interactions avec la pêche, navigation/orientation, dépense énergétique du vol etc.).

Néanmoins, ce type d'analyses spécialisées et chronophages n'entre pas dans le cadre de cette étude dont le centre d'intérêt est l'estimation de l'abondance de l'espèce. Ceci étant dit, il convient de souligner l'originalité de certains travaux de recherche qui se sont intéressés à l'intégration de données télémétriques à des données de transect dans le but de cartographier l'abondance de l'espèce (Louzao et al., 2009; voir aussi la "stratégie 4" sur la Figure 2).

1.2.5 Données de «Distance Sampling Bateau» et de «Strip Transect»

Ces données "protocoles" de bonne qualité sont relativement abondantes et, pourvu que la probabilité de détection soit estimée pour les données de distance sampling, ces deux types de données peuvent être analysées conjointement au moyen de différentes stratégies (Stratégies 1 et 3, Figure 2).

La stratégie 1 a été choisie car i/elle permet d'analyser l'ensemble des données à travers une méthodologie cohérente ii/il est possible de partager l'information dans l'espace et le temps entre les jeux de données iii/il est possible de propager les incertitudes jusqu'au résultat final. Les avantages et inconvénient des différentes stratégies sont décrites en détail dans la thèse de thèse de doctorat de A. Virgili (2018; page 110). La stratégie 1 étant le cœur du sujet de cette thèse.

Virgili, A. (2018). *Modelling distributions of rare marine species: the deep-diving cetaceans* (Doctoral dissertation, Université de La Rochelle). <https://www.theses.fr/en/2018LAROS003>

Figure 2 : Différentes stratégies d'assemblage d'informations en vue de prédire la distribution d'une espèce. (1) Méthode envisagée dans le cadre de cette étude. (2) Méthode basée sur les dires d'experts. (3) Méthode basée sur les résultats intermédiaires propres à chaque jeu de données. (4) Méthodes basées sur des jeux de données de type variés apportant des informations complémentaires sur les relations fonctionnelles. Figure extraite de la thèse de doctorat de A. Virgili (2018; page 110).

Par la suite, nous ferons référence à cette chaîne d'analyse statistique sous le nom de "Méta-analyse des abondances absolues". La mise en œuvre concrète de cette technique consiste à :

- Délimiter une aire d'étude et diviser celle-ci en une grille qui servira plus tard de support pour prédire spatialement l'abondance de l'espèce.
- Assembler les différents jeux de données. L'objectif est d'avoir pour

l'ensemble des données l'abondance et l'effort d'échantillonnage associé à un secteur géographique (pour chaque pixel de la grille définie précédemment). S'agissant d'assembler des jeux de données aux protocoles variés cette étape doit faire intervenir l'estimation de la probabilité de détection associée à chaque protocole. Pour la plus part des jeux de données, cela est effectué en modélisant la probabilité de détection en fonction de la distance ("Distance sampling"). Certaines données, dites de "Strip-transect", telles que la vidéo Haute-résolution HiDef, la probabilité de détection est supposée parfaite (100%).

- Modéliser l'abondance (densité) en fonction de variables environnementales (bathymétrie, production primaire etc.) et du temps (effet année, effet mois etc.). Ce modèle d'habitat permet de produire des prédictions de la densité de l'espèce. La zone sur laquelle ces prédictions pourront être faites de façon réaliste (par interpolation environnementale) est déterminée par "Gap-Analysis". Il s'agit de localiser l'ensemble des pixels dans la zone d'étude où les conditions environnementales importantes pour l'espèce correspondent à celles pour lesquelles les préférences de l'espèce sont connues (càd ont été échantillonnées et qui sont donc entrées dans la constitution du modèle d'habitat).

Données recueillies

Données concernant le Puffin des Baléares

Le tableau suivant (Table 5) liste les jeux de données que nous avons pu récoltés (à l'état de données brutes) et qui seront exploités dans le cadre de la stratégie d'analyse décrite précédemment.

Tableau 4 : Données de «distance sampling» par bateau et données de «strip transect» récoltées

Nom	Fournisseur (source)	Type	Années	Secteur	Effort (km)
EFGL	ENGIE (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2017-2018	Med. Golfe du Lion	1250
TRE	ENGIE (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2010-2011	Atlan. Manche	340
TRE	ENGIE (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2014-2015	Atlan. Manche	480
YEU	AFB (HiDef)	EIVN EMR Strip-Transect (Avion)	2016	Atlan. Golfe de Gascogne	650
YEU	AFB (HiDef)	EIVN EMR Strip-Transect (Avion)	2017	Atlan. Golfe de Gascogne	620
Pirou	NEOEN (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2009-2010	Atlan. Manche	1600
EolMed	Quadran (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2016-2017	Med. Golfe du Lion	1220
Ziles	WPD (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2009-2010	Atlan. Golfe de Gascogne	2360
CAMANOC	Ifremer (Pelagis)	Prog. scientifique Distance sampling Bateau	2014	Atlan. Manche	2970

CGFS	Ifremer (Pelagis)	Prog. scientifique Distance sampling Bateau	2015-2017	Atlan. Manche	7340
EVHOE	Ifremer (Pelagis)	Prog. scientifique Distance sampling Bateau	2009-2017	Atlan. Golfe de Gascogne	24500
IBTS	Ifremer (Pelagis)	Prog. scientifique Distance sampling Bateau	2007-2018	Atlan. Manche	12350
PELGAS	Ifremer (Pelagis)	Prog. scientifique Distance sampling Bateau	2004-2015	Atlan. Golfe de Gascogne	168280
RadeBrest	Région Bretagne (Biotope)	EIVN Aménagement du port Transect bateau	2013-2018	Atlan. Golfe de Gascogne	840
Fécamp	EDF (GON)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2012-2013	Atlan. Manche	910
StBrieuc	AilesMarines (Setec In Vivo / GEOCA)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2012-2014	Atlan. Manche	4180
PGL_2011	EDF (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2011-2012	Med. Golfe du Lion	1110
PGL_2013	EDF (Biotope)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2013	Med. Golfe du Lion	1090
BaieBourgneuf	AFB (Périscopes)	Inventaire ZPS Distance sampling Bateau	2015-2016	Atlan.. Golfe de Gascogne	370
BaieVilaine	AFB (Périscopes)	Inventaire ZPS Distance sampling Bateau	2014	Atlan. Golfe de Gascogne	1540
ileYeu	AFB (Périscopes)	Inventaire ZPS Distance sampling Bateau	2015-2017	Atlan. Golfe de Gascogne	2620
BDG_PetitBateau	EDF (Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau (Courts transects)	2013-2015	Atlan. Golfe de Gascogne	2250
BDG_GrandBateau	EDF (Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau (Longs transects)	2013-2015	Atlan. Golfe de Gascogne	9250
GRX_PetitBateau	EOLFI (Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau (Courts transects)	2014-2016	Atlan. Golfe de Gascogne	2080
GRX_GrandBateau	EOLFI (Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau (Longs transects)	2014-2016	Atlan. Golfe de Gascogne	4370
YEU_PetitBateau	ENGIE (Biotope et Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau (Courts transects)	2014-2016	Atlan. Golfe de Gascogne	3490
YEU_GrandBateau	ENGIE (Biotope et Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau (Longs transects)	2014-2016	Atlan. Golfe de Gascogne	7410
HOU-WAT	FORTUM (Périscopes)	EIVN EMR Distance sampling Bateau	2015-2016	Atlan. Golfe de Gascogne	690
CERA	AFB (Périscopes)	Inventaire ZPS Transect bateau	2010-2011	Atlan. Golfe de Gascogne	1340
BaieSeine	Projet JONATHAN - Setec InVivo (Setec in Vivo)	Strip-Transect (Avion)	2014, 2016, 2018	Atlan. Manche	2640

Données environnementales

Dans le cadre des analyses envisagées pour ces données, un second type de données est mobilisé. Il s'agit de données environnementales qui sont utilisées lors de la construction du modèle d'habitat.

Au sein de la zone d'étude définie précédemment, nous nous sommes procurés les variables environnementales suivantes (Table 6). Afin de pouvoir s'intéresser à l'effet de nombreuses variables environnementales tout en limitant la complexité des analyses, les variables dynamiques (telles que production primaire, ou la température) ont été moyennées sur une longue période (on obtient ainsi des cartes statiques des différentes variables appelées climatologies).

Au sein de la zone d'étude définie précédemment, nous nous sommes procurés les variables environnementales suivantes (Table 6). Afin de pouvoir s'intéresser à l'effet de nombreuses variables environnementales tout en limitant la complexité des analyses, les variables dynamiques (telles que production primaire, ou la température) ont été moyennées sur une longue période (on obtient ainsi des cartes statiques des différentes variables appelées climatologies).

Tableau 5 : Variables environnementales soumises à la sélection de modèle lors de la construction du modèle d'habitat

Données	Résolution	Référence
Bathymétrie - Unité : m	30" d'arc	The GEBCO_2014 Grid, version 20150318, Data @ www.gebco.net
Pente (calculé à partir de la bathymétrie) - Unité: radiant		
Distance à la côte (calculé à partir de la bathymétrie) - Unité: m		
Production primaire nette ("NPP") Unité : mgC / m ² / jour	5' d'arc. Climatologie sur données mensuelles de la période 01/2004 - 12/2017	Behrenfeld, MJ, PG Falkowski, Limnology and Oceanography, 1997, Volume 42: 1-20, Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. Data @ Ocean Productivity
Hauteur d'eau («SSH») Unité : m	15' d'arc Climatologie sur données mensuelles de la période 01/2004 - 12/2017	Réanalyse physique globale GLORYS2V4 (1993-2015), Mercator Ocean (Toulouse, FR). Data @ Copernicus Marine environment monitoring service
Température de surface («SST») Unité : K*	12' d'arc Climatologie sur données quotidiennes de la période 01/01/2014 - 17/03/2017	GHRSSST Level 4 global foundation sea surface temperature «CMC0.2deg» dataset (GDS version 2) produced by the Canadian Meteorological Centre (CMC). Data @ NASA.gov
Gradient de température de surface (calculé à partir de SST**) - Unité : K		
Variabilité de la température de surface (calculé à partir de SST) - Unité : K		

*Quant il s'agit d'analyse quantitatives portant sur la température, le Kelvin est une unité largement préférable au degré Celsius. En effet, le premier est une grandeur "ratio" où la quantité zéro à un sens absolue (0 K = absence de température) alors que le second est une grandeur "intervalle" où zéro est une valeur arbitraire (0°C = T_{gel} = 273.15 K). Les variables "intervalles" ne se prêtent pas à la comparaison de ratios ou de coefficients de variation.

**Ici le gradient n'a pas été défini au sens classique des mathématiques. Il s'agit simplement de l'écart entre la valeur maximale et la valeur minimale dans un carré de 3 x 3 pixels. Le carré est déplacé sur la matrice de données, la différence obtenue ("gradient") est affecté au pixel central de ce carré.

1.3 Méthodologie des analyses statistiques

1.3.1 Méta-analyse des abondances absolues

Assemblage des données de "Distance Sampling Bateau" et des données de "Strip Transect"

Le "strip transect" est semblable à la méthode des "quadrats". Tous deux sont des cas particuliers du "plot sampling" où les plots ont une forme spéciale : un carré pour les quadrats, une bande formée de part et d'autre d'un transect pour le "strip transect". L'hypothèse majeure de toutes ces méthodes est que la détection est parfaite à l'intérieur du "plot" à inspecter.

L'avantage de la méthode du "strip transect" est qu'elle simplifie les analyses puisque la probabilité de détection, supposée parfaite, n'a pas à être estimée. L'abondance absolue locale, c'est à dire la densité d'individus, est simplement obtenue en divisant le nombre d'individu observés par la surface du "plot".

Pour être réaliste, cette hypothèse forte requiert en pratique de limiter la surface du "plot". Dans le cas du "strip transect" cette contrainte se manifeste par la limitation de la largeur de bande, généralement à 200 m de part et d'autre de la ligne de transect ("half-width" ou demi-bande). C'est là que réside son principal inconvénient. En effet, dans le cas où les observations sont rares il est plus efficace de prendre en considération toutes les observations possibles, même quand celles-ci sont situées au-delà des limites de la bande (où la détection ne peut pas être considérée parfaite).

En réponse à ce problème, la méthode du "distance sampling" propose d'estimer la probabilité de détection à partir des données plutôt que de la supposer parfaite et permet ainsi d'être plus efficace en valorisant également les observations lointaines.

Avec le "distance sampling" l'hypothèse de détection parfaite est remplacé par des hypothèses plus nombreuses mais moins fortes (Buckland; 2001, Brochers et al; 2002 - page 160):

- La détection est parfaite sur la ligne de transect. Cette hypothèse permet d'étalonner la relation entre distance de détection et probabilité de détection.
- Les animaux sont dispersés de façon aléatoire, uniforme et indépendamment au sein de la zone d'étude. Ainsi la distribution de la distance des individus par rapport à un transect est uniforme.
- Les animaux sont détectés à leur position initiale, c'est à dire qu'il n'y a pas de mouvement en réponse à l'observateur avant détection. Ainsi il n'y a pas de biais dans la mesure des distances.

Buckland, S. T., (2001).
Introduction to distance
sampling: estimating
abundance of biological
populations. Oxford ; New
York: Oxford University
Press.

Borchers, D. L., Buckland,
S. T., Zucchini, W., &
Stephens, W. E. (2002).
Estimating animal
abundance: closed
populations. Springer
Science & Business Media.
[https://www.springer.com/
gp/book/9781852335601](https://www.springer.com/gp/book/9781852335601)

- Les distances sont mesurées avec précision. Ici, on cherche avant tout à éviter les erreurs systématiques, comme l'arrondissement des mesure à 0, pour ne pas introduire de biais dans la mesure des distances. Le "distance sampling" est considéré robuste vis à vis des erreurs aléatoires.

Moyennant ces hypothèses, on peut modéliser la relation entre distance de détection et estimer la probabilité de détection (exemple Figure 3). Sur cette figure, l'aire totale (en gris clair + gris foncé) correspond aux observations en condition de détection parfaite ("strip transect"). L'aire en gris foncé correspond à une situation (simulée) où la détection dépend de la distance des objets. L'aire en gris foncé correspond aux individus non détectés. Le point rouge illustre l'importance de la première hypothèse pour calibrer la relation. La probabilité de détection correspond donc au rapport entre l'aire en gris foncé sur l'aire du rectangle coloré (aire totale), ici environ 0,275.

Figure 3 : Relation entre distance de détection et probabilité de détection.

Une façon équivalente de prendre en compte la probabilité de détection est d'estimer la largeur de bande efficace ("efficient strip width" notée ESW). Il s'agit de la surface de "strip-transect" équivalente, définie comme la distance à laquelle il y a autant d'individus manqués à des distances plus faibles que d'individus détectés à des distances plus élevées (Figure 4). Dans cet exemple, les observations collectées jusqu'à 1 km de part et d'autre de la ligne de transect correspondent à celles qui auraient due être collectées avec une détection parfaite dans une demi-bande de d'environ 275 m (1000 m * 0,275).

Figure 4 : La largeur de bande effective, une autre manière d'estimer la probabilité de détection. La flèche illustre le fait que les individus détectés de l'aire rose à droite de la ligne rouge d'ESW comble le déficit de détection de l'aire rose à gauche de l'ESW.

Virgili, A., Authier, M., Boisseau, O., Cañadas, A., Claridge, D., Cole, T., ... & Dunn, C. Combining multiple visual surveys to model the habitat of deep-diving cetaceans at the basin scale. *Global Ecology and Biogeography*. DOI: 10.1111/geb.12850

Afin d'assembler les données de "strip transect" (dont la largeur de bande connue) et de "distance sampling" nous avons estimé la largeur de bande effective des différents jeux de données "distance sampling par bateau".

La relation entre distance de détection et probabilité de détection a été modélisée selon la méthode de Virgili et al. (2019)*, en prenant en compte les effets potentiels de l'état de la mer et de la hauteur d'observation.

Le modèle utilisé est un modèle bayésien. Des "priors" non informatifs ont été utilisés, le résultats obtenu est une distribution "posterior" du paramètre ESW ("Efficient Strip Width") pour les différentes conditions d'observation. Ces distributions "posterior" peuvent être résumées en une estimation ponctuelle, dans notre cas en prenant leur valeur médiane.

**Nous profitons ici de l'occasion pour remercier chaleureusement Matthieu Authier et Aurianne Virgili (Université de La Rochelle) pour nous avoir permis d'utiliser le code qu'ils ont développé dans leur recherche pour l'ajustement de ce modèle. Nous encourageons fortement les lecteurs désireux d'approfondir la méthodologie à lire l'article dont il est issu ainsi que le matériel supplémentaire associé à l'article.*

Modélisation d'habitat

L'objectif de cette étape est de déterminer les relations fonctionnelles existantes entre les variables environnementales (variables explicatives) d'une part et l'abondance du Puffin des Baléares (variable réponse) d'autre part.

À cette fin, nous avons utilisé des GAMs ("Generalized Additive Models") (Hastie et Tibshirani; 1990, Wood; 2017). Différentes distributions adaptées aux données de comptage (entiers naturels) ont été envisagées : poisson, binomiale négative et tweedie.

Outre l'examen de ces différentes distributions, la sélection de modèle fait intervenir la sélection des variables explicatives. Pour limiter le risque de sur-ajustement du modèle, la structure du modèle a été limitée à un maximum de quatre variables environnementales explicatives. Pour éviter la colinéarité entre les variables explicatives, la corrélation linéaire a été calculée pour toutes les paires de variables. Les combinaisons de variables explicatives comportant des paires dont la corrélation est supérieure à 0,7 ont été exclues de la sélection. Pour les combinaisons de variables environnementales à tester (annexe), nous avons de plus testé l'intérêt d'ajouter au modèle quelques effets susceptibles d'être utiles à la conservation de l'espèce :

1. Effet année. Inclure l'année parmi les covariables explicatives pourrait permettre d'évaluer la trajectoire démographique de l'espèce sur la période couverte par les données (2004 - 2018). Cependant, l'échantillonnage étant déséquilibré cette estimation ne serait pas fiable. Ce travail est donc l'objet d'une analyse distincte présentée ultérieurement. Dans le cas présent, tester l'inclusion de l'année est toutefois utile afin de se prévenir des conséquences éventuelles que les changements d'échantillonnage pourraient avoir sur l'estimation des autres paramètres.
2. Effet "phénologie / migration", c'est à dire l'interaction entre la latitude et le mois de l'année. Le but est de décrire la phénologie de l'espèce, en prenant en compte la latitude des observations puisque qu'il s'agit d'une espèce migratrice.
3. Effet "Réchauffement climatique", c'est à dire l'interaction entre effet

Hastie and Tibshirani (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall.

Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman and Hall/CRC. <https://www.taylorfrancis.com/books/9781498728348>

“phénologie / migration” et effet année. Il s’agit en fait l’interaction triple entre la latitude, mois de l’année et année. Il est ici question de vérifier si la phénologie est un phénomène stable dans le temps ou, au contraire, si l’on observe des changements dans l’espace ou le temps. Par exemple, le décalage de la distribution de l’espèce vers le nord à une date donnée ou le décalage dans l’année des périodes de migration pour une latitude donnée.

La sélection du modèle offrant le meilleur compromis entre ajustement aux données observées et complexité est ensuite effectuée classiquement d’après le critère du moindre AIC (“Akaike Information Criterion”).

Les résultats (ESW) obtenus à l’étape précédente sont utilisés pour modéliser l’abondance en termes de densité. L’ESW est multipliée par la longueur de transect pour calculer la surface d’effort. Cette surface est incorporée au modèle comme “offset” c’est à dire comme variable explicative dont on force la valeur du coefficient à 1. La variable réponse est donc en réalité le ratio du nombre d’individus observés sur la surface de prospection (à détection parfaite), c’est à dire la densité locale des puffins des Baléares.

À l’issue de cette étape nous disposons d’un modèle d’habitat permettant de relier certaines conditions environnementales avec la densité locale des puffins des Baléares.

Outre ces relations fonctionnelles, le modèle permet de décrire la phénologie spatio-temporelle dans la zone étudiée. Enfin, ce modèle peut être utilisé pour prédire l’abondance et l’incertitude associée à cette prédiction.

«Gap analysis»

S’il est permis de prédire l’abondance des puffins grâce au modèle dérivé de l’étape précédente, il convient de limiter ces prédictions à une zone au sein de laquelle ces dernières sont susceptibles d’être pertinentes. Au sens le plus strict cette zone est celle où les données ont été collectées. Cependant, il est raisonnable de supposer que les relations fonctionnelles du modèle sont également à l’œuvre hors de cette zone dans des régions aux propriétés environnementales semblables. Le travail de “Gap analysis” consiste à délimiter cette zone.

A cette étape, la démarche que nous avons adoptée consiste à se concentrer sur les variables environnementales étant apparues à l’étape précédente comme pertinentes pour expliquer la distribution du Puffin des Baléares.

Pour l’ensemble de ces variables, nous avons défini la l’espace d’interpolation environnementale associée à notre jeu de données total. On s’autorise à prédire hors des pixels strictement échantillonnés (extrapolation spatiale) à condition que les conditions environnementales qui y sont observées soient à l’intérieur de la gamme des conditions environnementales échantillonnées (interpolation environnementale).

Cet espace d’interpolation est donc le volume multidimensionnel délimité par les conditions environnementales observées sous les transects. Nous ne pouvons qu’obtenir une approximation de ce volume.

- Une approche simple consiste à vérifier indépendamment pour chaque variable si la valeur du pixel où l’on veut prédire est située au sein de la gamme (min - max) des valeurs observées. On obtient ainsi un volume en

forme de boîte (3D), aka hyperrectangle (> 3D). Néanmoins, les variables environnementales sont corrélées, si bien que cette approche risque d'être trop optimiste et de permettre bien souvent d'extrapoler.

- Une approximation vraisemblablement plus fidèle consiste à utiliser l'enveloppe convexe du nuage de points des conditions environnementales observées. Cette approche considère les différentes variables de façon conjointe et limite les risques d'extrapolation. C'est cette dernière approche que nous avons adopté.

Dans la mesure où le risque d'extrapolation existe toujours, que la précision du modèle est plus faible au voisinage de la bordure du volume (valeurs extrêmes = moins de données) et que l'hypothèse de similarité des relation fonctionnelle est plus forte dans ce voisinage, une approche de précaution est également souhaitable. La mise en œuvre de cette approche est simple, elle consiste à considérer non plus la gamme de variabilité totale (min - max) mais un gros échantillon (quantile 2,5%-quantile 97,5%) : on délimite un hyperrectangle avec cette gamme de variation "de précaution", puis l'enveloppe convexe des conditions environnementales situées dans cet hyperrectangle.

À l'issue de cette phase on dispose d'une carte des régions d'interpolation environnementale (ou plutôt d'un raster) indiquant quels pixels sont propices à l'application des prédictions du modèle d'habitat.

On distingue deux niveaux de favorabilité. Premièrement, les pixels situés dans l'enveloppe de précaution où le modèle est le plus susceptible d'être fiable. Secondement, les pixels situés hors de cette enveloppe de précaution (mais à l'intérieur de l'enveloppe globale) où le modèle, bien qu'a priori pertinent, risque d'être en limite d'application

Ces résultats sont utiles pour deux raisons, ils permettent :

1. De généraliser les résultats de l'étude (estimation de densité) à une zone géographique plus étendue que celle initialement échantillonnée. Ce faisant on accroît l'information disponible pour optimiser la conservation de l'espèce.
2. De mettre en évidence les lacunes existantes dans les données collectées. Si l'aire d'interpolation est petite au regard de l'aire de distribution il conviendra intensifier la collecte de données en général. Si certains secteurs potentiellement importants ne sont pas couverts, il conviendra de les cibler prioritairement...

Tendance démographique

Compte tenu du déséquilibre de l'échantillonnage, l'analyse de la tendance démographique a été effectuée sur un sous ensemble du jeu de données dans lequel la couverture spatio-temporelle de l'effort d'observation est relativement homogène d'une année à l'autre :

- Le secteur « Atlantique sud », de la pointe du Raz jusqu'à l'estuaire de la Garonne dans une bande côtière de 50 miles nautiques*.
- Au mois d'octobre à partir de 2009.

En dépit de ce travail de redéfinition de l'aire d'étude et de la période d'étude, le tableau 7 ci-dessous permet de constater qu'il subsiste encore quelques

* Cette limite, quelque peu arbitraire, a été choisie afin de permettre d'éventuelles comparaisons avec le travail de Araújo et al. (2017) au Portugal dont les estimations « design based » ont été effectuées dans une zone d'étude constituée par une bande côtière de 50 miles nautiques de large.

hétérogénéités dans l'échantillonnage. L'année 2017 est bien moins échantillonnée que les autres années, elle a donc été exclue des analyses. On constate également que la distance à la cote varie de façon significative d'une année à l'autre (elle est particulièrement faible en 2014).

Tableau 7 : Caractéristiques du sous-ensemble de données sélectionné pour l'analyse de la tendance démographique

Année (Octobre)	N Obs.	Effort Total (km ²)	Distance cote Moyenne (m)	Distance cote Écart-type (m)
2009	1517	357	32246	22285
2010	1333	323	30517	21628
2011	907	224	39823	23920
2012	441	112	50161	22621
2013	839	183	30413	22376
2014	4596	940	17803	15625
2015	2741	611	27025	22055
2016	1124	266	38800	25547
2017	141	39.9	55799	21470

À partir de ce jeu de données, nous avons mis en œuvre deux approches pour tenter d'estimer la tendance démographique.

1. Une approche « directe » basée uniquement sur les données d'abondance et l'effort d'observation corrigé (effort en unité surfacique grâce à l'estimation de la largeur de bande efficace).
2. Une approche « indirecte » basée sur les données d'abondance et l'effort d'observation corrigé ainsi que sur les prédictions du modèle d'habitat.

Approche « directe »

Dans cette approche on ajuste un modèle (GLM ou GAM) avec l'année comme seule variable explicative (variable traitée comme catégorielle afin de ne pas introduire de dépendance chronologique dans l'estimation des effets). Le modèle a pour formule* :

$$Y \sim NB(\mu, \theta)$$

$$\ln(\mu) = \ln(E) + \alpha_{\text{année}}$$

Où Y est le nombre d'individus observés dans le pixel, E représente l'effort d'échantillonnage en km² dans ce pixel et $\alpha_{\text{année}}$ représente l'effet de l'année sur l'abondance.

On obtient une estimation de l'abondance totale en sommant les prédictions d'abondance de ce modèle pour chaque pixel dans la zone d'étude.

Approche « indirecte »

Dans cette approche on cherche à valoriser le modèle d'habitat pour prendre en compte le fait que l'échantillonnage n'est pas identique selon l'année. L'avantage est que les différences constatés en termes de distance à la côte () sont prise en comptes.

Le modèle a pour formule** :

$$Y \sim NB(\mu, \theta)$$

$$\ln(\mu) = \ln(P_{\text{année}}) + \alpha_{\text{année}}$$

Où Y est le nombre d'individus observés dans le pixel, $\alpha_{\text{année}}$ représente l'effet de l'année sur l'abondance et $P_{\text{année}}$ représente l'abondance moyenne prédite par le modèle d'habitat dans ce pixel en ignorant l'année. En effet, dans la mesure où l'on souhaite estimer l'effet année et que ce facteur était déjà présent dans le modèle d'habitat $P_{\text{année}}$ est la prédiction compte tenu de toutes les variables explicatives sauf l'année.

Comme précédemment, on obtient une estimation de l'abondance totale en sommant les prédictions d'abondance de ce modèle pour chaque pixel dans la zone d'étude. Celles-ci sont obtenues en multipliant l'effectif prédit par le modèle d'habitat (sans effet année) par les coefficients transformés $e^{\alpha_{\text{année}}}$.

1.3.2 Méta-analyse des abondances relatives

Principe et objectifs de l'analyse relative

L'intérêt de ces analyses réside surtout dans l'étude de la pertinence des indicateurs d'abondance relative comme méthode de monitoring (dans le temps et l'espace) du Puffin des Baléares. À ce titre nous chercherons à comparer ces données aux estimations absolues afin de déterminer si ces dernières sont à même de détecter les motifs spatio-temporels que la méta-analyse absolue a pu mettre en évidence.

Les différents jeux de données d'abondance relative (données d'IKA et données de

*Dans R ce modèle a pour syntaxe : « size ~ offset(log_effort_area) + year_fac - 1 ». -1 signifie que l'on ne souhaite pas que le modèle introduise un paramètre pour l'ordonnée à l'origine ce qui a pour effet l'obtention directe d'une estimation pour toutes les années (même 2009).

**Dans R ce modèle a pour syntaxe : « size ~ offset(log_pred_yearless) + year_fac - 1 ». Comme précédemment, -1 signifie que l'on ne souhaite pas que le modèle introduise un paramètre pour l'ordonnée à l'origine.

guet à la mer) doivent dans un premier temps être traités afin d'obtenir des séries interprétables sur le plan biologique. Il s'agit de construire des séries d'indices au sein desquelles le protocole d'observation est homogène. En effet, la probabilité de détection n'étant pas estimable, la stabilité du protocole est l'unique garantie que les variations d'abondance ne sont pas confondues avec les variations de la probabilité de détection. C'est donc le seul moyen de contrôler la comparabilité des résultats obtenus dans différents secteurs ou différentes années.

Comparaison temporelle

Les jeux de données aux protocoles identiques sont regroupés. L'indice d'abondance adapté aux jeux de données est calculé par année. La série temporelle ainsi obtenue est standardisée en la divisant par sa valeur l'année de référence*. Les séries issues de différents protocoles peuvent alors être comparées. La pratique encouragée pour représenter ce type de données est d'utiliser une échelle logarithmique** (Goldsmith; 1994, chapitre 11). De même, si l'on souhaite combiner les différentes séries en une seule, créant ainsi un indice composite, il est conseillé d'utiliser une moyenne géométrique au lieu de la moyenne arithmétique plus communément utilisée.

Comparaison spatiale

Les métadonnées liés à ces différents jeux de données (type de bateau, vitesse de croisière, nombre d'observateurs etc.) et qui permettraient de les regrouper nous sont très difficiles à obtenir. Le plus pragmatique dans cette situation consiste à considérer chaque jeu de données comme une unité indépendante.

Données de « guet à la mer »

La première étape du processus d'analyse des données de guet à la mer a été la sélection des sites. Notre objectif étant d'extraire une série temporelle de l'abondance la plus longue possible et l'estimation de la probabilité de détection étant impossible nous avons dû identifier parmi l'ensemble des sites ayant des données (Figure 5) ceux qui ont été échantillonnés l'ensemble des années (Figure 6). Cette étape a malheureusement conduit à exclure la majorité des données en raison des changements d'échantillonnage.

Figure 5 : Sites de guet à la mer pour l'ensemble des programmes (FAME et GEOCA 2016)

*Choisie car étant l'année commune à un maximum de séries.

**En effet, cela permet de rendre l'aspect des fluctuations de l'indice indépendant de la valeur choisie arbitrairement (valeur pour l'année de référence). Sinon ces fluctuations auraient tendance à être artificiellement très fortes (respectivement faibles) si la valeur de référence est faible (respectivement forte).

Figure 6 : Sous ensemble des sites de guet à la mer échantillonné en 2010, 2011, 2012 et 2016.

La seconde étape consiste à calculer un indice d'abondance à partir des données restantes. L'unité d'échantillonnage des données de guet à la mer sont les sessions. Celles-ci sont définies comme l'ensemble des données partageant le même site, la même date et les mêmes heures de début et de fin d'observation.

L'exploration des données révèle que les sessions d'observation peuvent impliquer un nombre variable d'observateurs (entre 1 et 10) et des durées d'observation également très variables (de moins d'une heure à plus de dix heures). Il est attendu que ces deux paramètres ont une influence majeure sur le nombre total d'oiseaux observables lors d'une session. Il a donc été décidé de calculer l'indice d'abondance comme « le nombre d'oiseaux observé par heure x observateur » au sein de chaque session.

Pour 23% des données (n = 4349) le nombre d'observateur renseigné dans les données brutes était de zéro, ce qui est impossible. Pour pallier ce problème nous avons décidé d'imputer ces valeurs manquantes avec le nombre moyen d'observateur dans les sessions où l'information était effectivement renseignée (c'est à dire 1.68 observateur par session). Les données pour lesquelles la durée d'observation ou les heures de début et de fin de session ont été exclus car inexploitable. Quand une même session comprenait des lignes d'observation différents des nombres d'observateurs, le nombre moyen d'observateur pour l'ensemble des lignes a été utilisé pour calculer le nombre d'observateur de la session¹.

Enfin, nous avons procédé au calcul de l'indice d'abondance pour chaque session en conservant les informations disponibles sur les conditions d'observation. Parmi ces informations, nous avons utilisé les données de « condition de visibilité » notées sur le terrain par les observateurs. En effet, cette information était 1° particulièrement bien renseignée et 2° peut-être être considérée comme une indication synthétique et fiable de la probabilité de détection des oiseaux.

Données "Distance Sampling avion" (transects aériens)

Les données de guet à la mer et le travail d'estimation de la tendance démographique ont porté exclusivement sur la façade maritime Atlantique. Afin de réaliser des comparaisons, les données des inventaires aériens des deux sites méditerranéens (EFGL et EolMed) n'ont pas été retenus pour ces analyses. La carte des données "Distance Sampling avion" utilisé dans ce travail est présentée Figure 7.

Pour chaque site, l'indice d'abondance (IKA) a été calculé pour chaque date de passage. Un modèle a ensuite été ajusté pour extraire à l'échelle de l'ensemble des sites : 1/ la « tendance démographique » et 2/ la « tendance phénologique ».

Le modèle employé à pour formule :

$$Y \sim NB(\mu, \theta)$$

$$\ln(\mu) = \ln(E) + \alpha_{\text{année}} + \sum f_i(M)$$

Où Y est le nombre d'individus observés sur le site lors d'un passage donné, $\alpha_{\text{année}}$ représente l'effet de l'année sur l'abondance, E représente l'effort d'observation en km de transect lors du passage et M représente la date de passage. En pratique M est le mois de l'année exprimé sous forme d'un nombre avec des décimales entre 0 (premier jour du mois de janvier) et 12 (dernier jour du mois de décembre). Noter que la différence temporelle entre 0 et 12 n'est pas de 12 mais plutôt de 0, ces chiffres constituant les bornes du cycle annuel de la date. Pour cette raison, la variable M est modélisée au moyen d'un type spécial de fonction de lissage (spline cubique cyclique, les « $f_i(M)$ ») permettant de prendre en compte cette périodicité* (l'effet dans son ensemble s'écrit alors $\sum f_i(M)$).

Il s'agit d'une contrainte sur le modèle susceptible de fournir des résultats plus réalistes pour décrire la phénologie.

D'autre part :

- La valeur ajoutée est faible voire inexistante compte tenu de toutes les sources de données plus fiable déjà exploitée ;
- Leur analyse quantitative requière des précautions et une grande expertise, et donc un temps de travail non envisageable dans le cadre de cette étude ;

Ainsi, tenter d'obtenir des indices d'abondance issus des données opportunistes nous à semblé non prioritaire et non réalisable, à ce stade.

Néanmoins, ces données semblent intéressantes dans un autre contexte et pour l'atteinte d'autres objectifs :

- Détection de potentiels nouveaux sites de passage ou de stationnement, ou des tendances et phénomènes de façon précoce (bien que très incertains) et ainsi générer des questions approfondir par d'autres moyens;
- Mapping qualitatif de la répartition/occupation de l'espèce ;
- Dates de premières et dernières observations (« records »);
- « Veille » sur l'espèce, détection d'évènement extraordinaires etc;
- Faire émerger des questions à approfondir par d'autres moyens de suivi ;
- Dynamiser/sensibiliser/mobiliser l'intérêt du grand public et des communautés naturalistes sur cette espèce emblématique à fort intérêt patrimonial;
- Description du comportement.

*Cela se manifeste par le fait que la fonction estimée pour l'effet de M est dérivable en tout point : c'est-à-dire il n'y aura aucune discontinuité ou « changement soudain » au 31 décembre.

2 RÉSULTATS

2.1 Méta-analyse des abondances absolues

2.1.1 Exploration des données brutes et de leur échantillonnage

La mise en forme et l'harmonisation des différents jeux de données en vue de réaliser la méta-analyse des données d'abondance absolue a représenté une grosse partie du temps consacré à l'analyse des données. Ce travail a consisté, pour chaque jeu de données à :

- Extraire l'effort d'observation (longueur de transect et conditions d'observation - c-à-d état de la mer et hauteur de la plateforme d'observation) dans chaque pixel
- Extraire le nombre d'individus observés dans chaque pixel ayant un effort d'observation non nul (donc même si aucun oiseau n'a été observé)
- Croiser ces données avec les covariables environnementaux que l'on a retenu pour le modèle d'habitat (Table 6).

À l'issue de ce processus il nous est donc possible de visualiser de façon exploratoire les données d'abondance en réalisant une carte présentant l'effort total et l'IKA (Indice Kilométrique d'Abondance) des pixels (Figure 8).

Figure 8 : Effort échantillonnage et observations issues des données qui font l'objet de la méta-analyse des abondances absolues. A ce stade la probabilité de détection n'est pas prise en compte : la carte révèle l'effort d'échantillonnage et l'abondance relative (sous la forme d'IKA) calculés dans un carroyage au cinquième de degré.

La figure 8 révèle que la couverture de l'échantillonnage est bonne sur la façade Atlantique mais limitée en méditerranée. La cause de ce déficit est le manque de centralisation des données des campagnes Ifremer PELMED et MEDIT qui ne nous a pas permis de récupérer ces données dans le temps imparti pour l'étude.

L'espèce pouvant faire preuve de comportements grégaires, les quelques points de taille exceptionnelle peuvent être dus à de rares observations de groupes ayant des tailles particulièrement importantes. Néanmoins, quelques "hotspots" d'abondance semblent se démarquer dans le secteur Bretagne. Il s'agit d'un résultat à confirmer après prise en compte de la probabilité de détection (analyses distance sampling) et de la période d'échantillonnage (modélisation d'habitat prenant en compte la phénologie de l'espèce).

Il convient de noter que la répartition spatiale de l'effort d'observation que présente la figure Figure 8 est le résultat d'une agrégation des données collectées tout au long de l'année. Cependant, cette répartition n'est pas homogène dans le temps (Figure 9). Cette irrégularité est en grande partie due au fait que la majeure

partie de la surface échantillonnée l'est grâce aux campagnes en mer de l'Ifremer. Or ces dernières se concentrent sur des secteurs particuliers et sur des périodes de temps réduite (exemple : janvier pour IBTS, mai pour PELGAS).

Figure 9 : Cette figure s'apparente à la figure précédente mais permet de rendre compte de l'irrégularité de l'échantillonnage selon les mois.

Les jeux de données "État initial EMR" couvrent de façon homogène les différents mois de l'année mais leur emprise spatiale est très faible en comparaison des campagne Ifremer. La zone couverte par ces jeux de données est à peine visible à cette échelle. On peut toutefois noter la présence systématique de données dans le secteur côtier du côté de l'île d'Yeu.

L'hétérogénéité temporelle visible sur la Figure 9 existe également entre années. En effet, pour les premières années on ne dispose que des données Ifremer dans le golfe de Gascogne, tandis que les données en Manche et les données «EMR» arrivent bien plus tardivement. Pour des raisons de concision et de visibilité, les 180 graphiques* le démontrant ne sont pas présentés ici. Cependant, l'analyse du détail de la répartition spatio-temporelle de l'effort d'observation que nous avons mené en collaboration avec Christophe Barbraud (GISOM / CEBC-CNRS) a permis de mettre en lumière certaines limites :

- En raison de l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'effort d'échantillonnage il sera impossible d'exploiter le modèle d'habitat (ajusté sur les données globales) pour obtenir une estimation fiable de la tendance démographique. En effet, les effets «années» du modèle risqueraient d'être fortement biaisés car confondus avec les effets de la source de la données et de la zone géographique.
- Afin de disposer d'un échantillonnage suffisamment équilibré, l'analyse de la tendance démographique doit se limiter au secteur Sud Bretagne à partir de 2009 avec les données du mois d'octobre.

*15 années (2004-2018) fois 12 mois.

2.1.2 Modélisation du processus de détection : analyses «distance sampling»

Inspection des données et définition de la distance de troncature

Pour les besoins de notre méta-analyse, nous devons à présent estimer la probabilité de détection. En effet, négliger le fait que certains individus échappent au processus d'observation revient à sous-estimer la taille de la population. De plus, les données ont été récupérées à partir de nombreuses sources. Elles ont donc été collectées par différentes personnes avec différents moyens et selon différentes conditions d'observation. Il est donc très probable que la probabilité de détection varie significativement et l'estimation de la probabilité de détection en fonction de ces facteurs nous permet de limiter ces biais.

Ceci a été effectué grâce à des analyses «distance sampling». La figure 10 montre la distribution de la distance des observations par rapport à la ligne de transect. Ici, l'histogramme a une forme caractéristique des données de distances sampling quand il n'y a pas de problème de protocole particulier. On peut donc supposer, conformément à deux des hypothèses de travail du distance sampling que : 1° le

Figure 10 : Histogramme (classes de 50 m) des distances de détection. La ligne pointillée verticale marque le seuil de distance de 1700 m.

taux de détection est de 100% sur la ligne de transect (faibles classes de distance), et 2° que la probabilité de détection diminue avec la distance au transect.

On peut constater une diminution rapide de la probabilité de détection dans les 250 premiers mètres. À ce stade on peut d'ores et déjà affirmer que les protocoles de suivi de type "Strip-transect" par bateau ne permettent pas d'assurer 100% de détection comme ils en font l'hypothèse et conduisent à sous-estimer significativement les effectifs.

D'autre part, l'histogramme révèle une fréquence non négligeable des détections jusqu'à 700 m. Les protocoles prévoyant la collecte des observations plus distantes que 200-300 m sont donc susceptibles de véritablement améliorer la précision des estimations d'abondance lors des analyses (à condition bien sûr que l'effet de la distance sur la probabilité de détection soit pris en compte).

La distance de "de troncature" choisie pour la suite est de 1700 m (ligne verticale en pointillés). En effet, l'histogramme conserve une allure normale jusqu'à 1700 m et, même si les détections sont rares au-delà de 700 m, la collecte des observations jusqu'à 1700 m permet toutefois augmenter sensiblement la quantité de données récoltée pour cette espèce rare. Le petit «mode» de détection au-delà de 1700 m est inattendu mais pourrait être valable. Cependant, ces observations lointaines pourraient être moins fiables (par exemple en terme d'identification taxonomique) et il a été jugé plus sûr de ne pas les prendre en compte dans la suite des analyses.

Résultat du modèle distance sampling

Il s'agit d'estimer la probabilité de détection attachée aux différentes sources de données et aux différentes conditions d'observation. Le modèle utilisé (voir matériel et méthodes) permet d'estimer l'effet de la hauteur de plateforme, de l'état de la mer sur l'échelle de Beaufort et de la source des données (effet « observateur »).

La figure 11 décompose l'histogramme des distances de la figure 10 en fonction des conditions d'observation (barres bleues) et permet d'apprécier la qualité d'ajustement des fonctions de détection correspondantes (lignes noire et intervalle de crédibilité à 95% en gris). Cette figure indique que le modèle « distance sampling » a bien rempli ses fonctions :

- Le modèle s'ajuste aux données de façon satisfaisante quand les données sont abondantes, comme dans le coin supérieur gauche (situations correspondants au jeux de données "État initial EMR" avec de nombreuses données sur de petits bateaux et une mer clémente de milieu côtier) et le coin inférieur droit (situations correspondants au jeux de données "Campagnes Ifremer" avec des données assez nombreuses sur de gros bateaux et une mer agitée de milieu hauturier).
- Le modèle fournit des estimations réalistes quand les données sont rares (et ne permettrait pas en temps normal d'estimer de façon satisfaisante l'allure de la fonction de détection). En effet, quand il y a peu d'observation alors l'histogramme peut avoir un aspect "chaotique" peu susceptible d'aboutir à des estimation réalistes de la fonction de détection. Le modèle hiérarchique bayésien développé à l'Université de La Rochelle(Matthieu Authier) nous a permis de "transférer" de l'information depuis les situations voisines plus riches en données pour estimer l'allure de la fonction de détection de façon réaliste. En l'absence totale de données (exemple ligne centrale à droite) la courbe est simplement construite à partir des courbes moyennes (courbe moyenne globale + effet moyen état de la mer 3.1 - 8.1 + effet moyen hauteur 5-10 m). Plus la quantité de données disponible est importante, plus la courbe ajustée pourra se distinguer de la courbe moyenne et plus les incertitudes (ruban gris) diminueront.

Ces fonctions de détection sont ensuite transformées en « largeur de bande efficace », c'est-à-dire la largeur de bande où le nombre de détection serait identique si l'on était capable d'y avoir 100% de détection (plus de détail sur cette largeur efficace dans la partie matériel et méthodes). La figure 12 permet de visualiser plus efficacement que la figure 11 l'effet des conditions d'observation sur le processus d'observation.

Figure 11 : Fonction de détection estimée (et intervalle de crédibilité à 95%) selon les conditions d'observation. Les nombre situés à l'intérieur des points renseignent sur le nombre d'observation, tandis que la hauteur des barres présente la valeur "standardisée" (divisée par le maximum) afin de permettre la comparaison des courbes d'un graphique à l'autre.

- Dans les conditions d'observation typiques des états initiaux EMR, la largeur de bande efficace avoisine les 200 m. Autrement dit, ce type de suivi, si l'on collecte les observations jusqu'à 1700 m, permet de s'approcher du cas où la détection serait parfaite dans une bande de 200 m. Cela implique que le protocole "Strip transect" bateau tel qu'il est généralement effectué (hypothèse de détection parfaite sur 200-300 m) conduit à une sous-estimation importante des effectifs chez cette espèce.
- La probabilité de détection est bien meilleure (environ 40% plus élevée) dans le cas où la plateforme d'observation est haute.
- L'efficacité de détection se dégrade plus vite avec l'état de la mer quand la hauteur d'observation est élevée mais elles restent dans l'ensemble bien meilleures. Cette diminution est maximale pour la plateforme moyenne. Ce résultat n'était pas attendu mais pourrait être expliquée de la façon suivante : ces bateaux ont une taille similaire à la classe de hauteur la plus basse (10-18 m, ils "gitent" de façon similaire) mais l'effet sur l'observateur est amplifié par la hauteur. La classe d'observation la plus haute ne concerne que des navire de taille bien plus imposante pour lesquels les mouvements de houle sont plus lents.

Figure 12. Synthèse de l'effet des conditions d'observation sur la probabilité de détection. La largeur de bande efficace a été prédite par le modèle distance sampling pour chaque source de donnée et toutes les modalités d'observation (état de la mer et hauteur d'observation).

Enfin, la figure 13 permet de visualiser les résultats du modèle concernant la dernière source d'hétérogénéité de la probabilité de détection modélisée, la source des données (effet « observateur »). On peut en retenir deux choses :

- Des écarts dans l'efficacité de détection d'une source de donnée à l'autre semblent exister. Cependant ces différences sont relativement faibles au regard des incertitudes du modèle si bien que le chevauchement important des intervalles de crédibilité à 95% ne permet pas de conclure à des différences significatives. Pour les sites situés dans le Golfe du Lion il faut de plus noter que les risques de confusions avec le Puffin Yelkouan peuvent conduire à sous-estimer le nombre de détection du Puffin des Baléares et donc potentiellement la probabilité de détection.
- Les sources majeures de variabilité de la probabilité de détection sont les conditions d'observation, en particulier la hauteur de plateforme.

2.1.3 Modèle d'habitat

Figure 13 : Détail de l'effet des conditions d'observation sur la probabilité de détection selon les différentes sources de données.

Résultat de la sélection du modèle d'habitat

Les largeurs de bande efficace estimées précédemment sont utilisées pour prendre en compte la probabilité de détection lié à chaque situation (campagne x hauteur d'observation x état de la mer). L'effort d'observation, jusqu'ici mesuré par la longueur de transect peut être transformé en surface en étant multiplié par la largeur de bande efficace. Grâce à cela on peut à présent modéliser le nombre de puffins observés par unité de surface (densité) en fonction de covariables environnementaux (production primaire, température, bathymétrie, distance à la cote etc.) dans l'espace (variations géographique) et le temps (phénologie).

L'AIC des modèles ayant les mêmes covariables explicatifs mais des distributions différentes (Poisson, Binomiale négative et Tweedie) ont été comparés. Les modèles basés sur la distribution binomiale négative ayant systématiquement un AIC très inférieurs, c'est cette distribution qui a été retenue.

Au sein de cette famille, les différentes combinaisons de covariables ont été ajustées afin de chercher celles offrant le meilleur compromis entre qualité d'ajustement et nombre de paramètre. Un modèle ressort avec un AIC bien inférieur à ceux des autres candidats :

($\Delta AIC \gg 10$). Le modèle a pour formule 1 : $size \sim offset(log_effort_area) + s(year, bs = \langle\langle tp \rangle\rangle) + s(np) + te(x, y, month, d = c(2, 1), bs = c(\langle\langle tp \rangle\rangle, \langle\langle cc \rangle\rangle), k = c(50, 12))$.

Ce modèle comprend donc :

- Un « offset » qui est commun à tous les candidats testés et permet de modéliser la densité des oiseaux (voir premier paragraphe de cette section).
- Un effet année. Comme nous l'avons indiqué précédemment, l'effet "année" dans ce modèle ne doit pas être interprété comme une tendance démographique en raison du fort déséquilibre de l'échantillonnage selon les secteurs, les mois et les années. Néanmoins il est utile de l'inclure pour prendre en compte ce déséquilibre et ne pas biaiser l'estimation des autres effets.

- Un effet production primaire nette (npp) qui révèle que la distribution de l'espèce semble corrélée à ce facteur environnemental (Figure 14). La relation est d'abord positive pour les faibles valeurs de production primaire avant d'atteindre un plateau et enfin de diminuer pour les valeurs les plus fortes. Spatialement, cela se traduit par des abondances plus fortes en milieu côtier avec des anomalies négatives dans les zone estuariennes.
- Un effet d'interaction entre le lieu géographique (x et y étant les coordonnées en projection Lambert 93) et le temps (effet mois) qui reflète le fait que l'abondance de l'espèce fluctue dans le temps et ceci de façon différente selon le lieu. Cette interaction s'interprète aisément par le comportement migratoire de l'espèce, celle-ci ayant tendance à rejoindre plus tard et à quitter plus tôt les régions nordiques. La représentation de cet effet ne se prête pas à une représentation simple comme celle de la Figure 14 mais doit faire l'objet de plusieurs cartes, ce qui sera fait plus tard dans ce document.

Figure 14 : Relation fonctionnelle entre l'abondance du Puffin des baléares et la production primaire nette estimée par le meilleur modèle candidat.

Gap analysis

À l'issue de la sélection de modèle, nous procédons à la « gap analysis » pour déterminer l'emprise spatiale des secteurs propice à l'extrapolation du modèle d'habitat.

Un seul des covariables environnementaux testés a été retenu comme explicatif. La « gap analysis » s'est donc basé sur les coordonnées spatiales et cet unique variable environnementale pour calculer les enveloppes convexes du nuage de point. En effet :

- En raison de l'effet migration, il n'est pas pertinent de prédire, juste en s'appuyant sur la productivité primaire, là où aucune donnée n'a été collectée. Cela nécessiterait d'extrapoler le comportement migratoire hors des frontières de la zone où il a été observé et modélisé.
- En revanche, à l'intérieur de ces frontières (ici le polygone convexe les longitude & latitudes des pixels échantillonnés) on s'autorise à prédire la

densité en se basant sur les covariables environnementaux (ici la production primaire) tant que la valeur de ce dernier se situe à l'intérieur de la gamme échantillonnées (interpolation).

- Le résultat de cette analyse est présenté en figure 15. Outre son application immédiate pour réaliser des prédictions à partir du modèle, elle permet de mettre en évidence les lacunes dans les données collectées. Ici on constate que les données sont abondantes sur les façades maritimes françaises de l'Atlantique et de la Manche et cela jusqu'à la bordure du plateau continental mais manquent au-delà du plateau et en Méditerranée (même au sein du Golfe du Lion).

Figure 15 : Résultat de la "Gap analysis". La zone au jaune correspond à l'aire géographique concentrant environ 95% du nuage de point. La zone en vert correspond à la région la plus vaste au sein de laquelle le modèle pourra être utilisé pour interpoler la densité des puffins.

Carte de la distribution du Puffin des Baléares

On peut à présent réaliser des prédictions de densité absolue en se basant sur le modèle d'habitat et sur le résultat de la « gap analysis ».

Bien que l'abondance varie de façon complexe dans l'espace et le temps, nous commençons d'abord par présenter le portrait global des prédictions moyennées à l'échelle de l'année (Figure 16 et Figure 17).

Le modèle d'habitat obtenu met en évidence la présence de secteurs préférentiels de présence/concentration, qui apparaissent globalement comme concordants avec les secteurs de forte occupation (effectifs significatifs sur une durée importante, observés sur plus d'une année) connus à ce jour (Dupuy & Sallé, *in prep*):

- Golfe normand-breton, incluant sa partie nord-est du golfe, marquée par le front de marée des Casquets au nord du Cotentin;
- Côte nord-Bretagne : baies de Morlaix, Lannion, Saint-Brieuc, Mont-Saint-Michel, secteur marqué par le vaste front de marée d'Ouessant;
- Pointe de la Bretagne, mer d'Iroise ;
- Large de l'estuaire de la Vilaine au sud de la Bretagne : zone du Mor Braz, marquée par les fronts de marée de nord Gascogne.

Le modèle confirme également que l'espèce est devenue plus irrégulière et moins abondante au large de la Vendée, après l'arrêt d'un type de pêche à la sardine qui y concentrait les puffins, mais elle est maintenant régulière au large du pays

Basque, où la richesse des eaux froides est due à l'upwelling du gouf de Cap-Breton (Dupuy & Sallé, *in prep*).

Figure 16 : Moyenne annuelle de la densité de puffins (année 2017). Échelle logarithmique permettant d'apprécier les nuances de densité sur une large gamme d'ordre de grandeur.

Figure 17 : Moyenne annuelle de la densité de puffins (année 2017). Échelle linéaire permettant d'apprécier le contraste spatial de la densité des puffins. Les valeurs supérieures à 0,25 ont été ramenées à 0,25 afin de garder une échelle de couleur lisible.

À noter cependant 2 informations significatives apportées par les résultats du modèle :

1/ C'est le secteur de la Mer d'Iroise qui ressort comme la zone avec la plus forte prédiction de densité d'oiseaux. Ceci est relativement inattendu, relativement aux sites de stationnements historiques du nord Bretagne, du Mor Braz et de la Vendée.

Figure 18 : Zoom sur la Bretagne - Moyenne annuelle de la densité de puffins (année 2017). Échelle linéaire permettant d'apprécier le contraste spatial de la densité des puffins. Les valeurs supérieures à 0,25 ont été ramenées à 0,25 afin de garder une échelle de couleur lisible.

Hypothèses

- Limites du modèle ou complexité des conditions environnementales du secteur de la Mer d'Iroise (front thermique d'Ouessant etc)
- Autres paramètres limitant l'exploitation du secteur par le Puffin des Baléares, malgré ses potentialités très favorables : fréquentation, conditions de mer, configuration de l'archipel...
- Défaut de prospection ciblée et protocolée (au-delà de la baie de Douarnenez) ayant amené à une sous-estimation de l'abondance sur ce secteur

Cette dernière hypothèse semble plausible au regard des quelques données opportunistes (hors baie de Douarnenez) extraites des bases de données du Parc Naturel Marin d'Iroise et de la Base de données collaborative faune-bretagne.org :

- 2000 à 4000 individus le 19/07/2018 secteur La Jument « oiseaux en radeau énormes, en pêche ou posés... sont restés plusieurs semaines sur la zone » ;
- « Des centaines » de puffins sp notés secteur des Fourches à Plouarzel le 11/06/2017 ;
- 4000 individus le 06/09/2014 secteur sud des Pierres Noires ;
- 5923 individus le 06/10/2014 à Ouessant (et plus de 500 individus du 30/09 au 14/10) ;
- 2500 individus le 21/07/2018 à Ouessant.

2/ Le secteur du Gouf de Capbreton au large des côtes landaises, et dans une moindre mesure la zone au large de l'estuaire de la Gironde, apparaissent comme des secteurs occupés en nombre par le Puffin des Baléares. Ce résultat également relativement inattendu (ou tout du moins nouveau) est également mis en évidence par les cartes du nouvel atlas publié fin 2018 par le centre de la mer de Biarritz, à partir des données du programme Ermma sur la période 2003-2015. Ce secteur était en effet non occupé au regard des cartes de l'atlas précédent, couvrant la période 1976-2002.

Figure 19 : Zoom sur le secteur sud-Gascogne : Concordance des résultats du modèle avec l'atlas du Centre de la mer de Biarritz (période 2003-2015) et nouveaux secteurs occupés (par rapport aux années 80 et 90) identifiés sur le secteur au large de Capbreton

La Figure 20 permet de rendre compte des variations spatio-temporelle de l'abondance pour une année choisie arbitrairement (2017). Noter que l'effet année n'est pas en interaction avec un autre effet dans le modèle d'habitat. Ainsi le choix d'une autre année n'aurait pas changé l'allure du graphique mais simplement les valeurs sur l'échelle de couleur. Le travail sur les variations interannuelles de l'abondance est un sujet à part qui sera abordé plus loin. Les figures 21 et 22 présentent l'évolution de l'abondance dans différents secteurs bien couverts en données et durant la période de pointe de présence de l'espèce sur le territoire national.

Le modèle d'habitat obtenu met bien en évidence le pic de présence significative connu pour l'espèce en France atlantique, sur la période [juin-octobre].

Également, il permet d'identifier que les premiers secteurs occupés à l'arrivée des oiseaux (juin-juillet) sont situés autour de la pointe bretonne et du Mor Braz, pour ensuite s'étendre plus au nord, dans le golfe Normand-Breton, et plus au sud, vers les Pays de Loire.

Plus tard en saison, à partir d'août puis en septembre/octobre, lors de la redescente des oiseaux vers les sites de nidification en Méditerranée, des secteurs plus au sud sont occupés : en Vendée, puis en Nouvelle-Aquitaine notamment au niveau du Gouf de Capbreton.

À noter également que tard dans la période de présence (en septembre/octobre), les secteurs du Mor Braz et du golfe Normand-Breton sont encore attractifs pour l'espèce.

Figure 20. Prédiction de la densité des puffins (année 2017). Echelle logarithmique permettant d'apprécier les nuances de densité sur une large gamme d'ordre de grandeur.

Figure 21 : Détail de l'évolution de l'abondance dans le secteur Atlantique Sud entre le mois de Mai et le mois de Septembre.

Figure 22 : Détail de l'évolution de l'abondance dans le secteur Bretagne entre le mois de Mai et le mois d'Octobre.

Figure 23 : Détail de l'évolution de l'abondance dans le secteur Manche entre le mois de Mai et le mois d'Octobre.

2.1.4 Tendence démographique

Le résultat des prédictions issues de l'approche « directe » est présenté en Figure 24. La tendance est globalement à la hausse avec des effectifs importants en 2014, 2015 et 2016 (particulièrement en 2015) et des minima en 2011 et 2012. Les effectifs prédits sont très importants par rapport à l'état des connaissances actuelle sur la population globale des Puffins des Baléares, estimé autour de 25 000 individus. Ces effectifs sont notamment irréalistes en 2015, année pour laquelle la prédiction donne un effectif proche de 40 000 individus, sont imputables au fait que cette approche surestime la densité des puffins au large en supposant que les sources de variabilité autres que celles liées à l'année sont contrôlées par l'échantillonnage (« design-based inference ») ce qui n'est pas le cas en dépit de nos efforts pour équilibrer cet échantillonnage.

Pour tenter de résoudre ce problème une approche « indirecte » a été mise en œuvre (Figure 25). Dans cette approche, on s'appuie sur l'hypothèse que les sources de variabilité autres que celles liées à l'année sont contrôlées par un modèle (« model-based inférence », voir détails dans le matériel et méthodes). Ici encore, les effectifs sont globalement en hausse sur la période avec (Figure 26) :

- **4 000 - 5 000 individus en 2009-2010 ;**
- **Des effectifs minimums en 2011 et 2012 (avec moins de 500 individus) ;**
- **Des effectifs maximums en 2013, 2015 et 2016, avec respectivement 8 500, 15 000 et 9 000 individus environ ;**
- **Environ 3 000 individus en 2014.**

Les intervalles de confiance sont assez importants (sauf pour l'année 2014) avec approximativement un facteur 2 entre la borne minimum et la borne maximum*. Compte tenu de ces intervalles seul l'effectif maximum de l'année 2015 se démarque des années de plus faible abondance (2009, 2011, 2012 et 2014, Figure 26)

Par rapport aux résultats obtenus avec l'approche « directe », le contraste est bien moins important entre les années avec une réduction importante de l'effectif de 2015 et une réévaluation positive des années 2009, 2010, 2013 et 2016. Les effectifs obtenus avec cette technique (Figure 25 et Figure 26 vs Figure 24) sont surtout bien moins élevés dans l'ensemble, et pourraient s'approcher des effectifs réellement présents en France à cette période, au regard des informations partielles issues des différents suivis qui ont pu être menés :

- Environ 6600 Puffins des Baléares sont présents sur 3 sites bretons **fin juillet 2010** (4630 en baie de Lannion, 1150 en baie de St-Brieuc et 788 dans le Mor Braz) . Les effectifs restent élevés jusque tard en saison, avec près de 5000 oiseaux toujours présents fin septembre (entre la baie du Mont Saint-Michel et le Mor Braz);
- Effectif total maximum d'environ 5000 oiseaux de l'estuaire de la Loire jusqu'à la baie du Mont-Saint-Michel **fin septembre 2011** ;
- En septembre 2012, un effectif global estimé à 5000 individus, de l'estuaire de la Loire jusqu'à la baie du Mont-Saint-Michel ;
- 4000 individus le 06/09/2014 secteur sud des Pierres Noires en Mer d'Iroise

**Il convient de noter que ces intervalles ne prennent pas en compte les incertitudes liées au modèle d'habitat dont les prédictions sont considérées connues avec certitude.*

puis 5923 individus le 06/10/2014 à Ouessant : donc non captés dans l'aire d'étude de la tendance démographique, qui indique une baisse d'effectif cette année-là ;

Il est intéressant de comparer ces tendances démographiques avec les résultats de l'étude menée au Portugal, basée sur des survols dédiés (design-based inference) et appliquant une méthode par line transects / Distance Sampling, sur l'ensemble de la côte Portugaise jusqu'à 20 miles nautiques au large (Araujo et al., 2017). Ces survols, menés annuellement en septembre/octobre de 2010 à 2014 (5 campagnes), ont permis l'estimation des abondances absolues sur ces 5 dates :

- 2010 : 2338 ind [1099-4271] (Bretagne sud = 5000 ind.) ;
- 2011 : 6250 ind [3128-12055] (Bretagne sud = 500 ind) ;
- 2012 : 23 221 [10423-49279] (Bretagne sud = 500 ind) ;
- 2013 : 8053 [1922-1 935 329] (Bretagne sud = 8500 ind) ;
- 2014 : 9783 [4962-18475] (Bretagne sud = 3000 ind).

On remarque que les très faibles effectifs estimés sur le secteur Bretagne sud en 2011 et 2012 (500 individus) sont « compensés » par :

- Les 5000 individus encore présents fin septembre principalement en Bretagne nord (suivis côtiers du programme FAME) et les 6250 individus comptés au large du Portugal en 2011;
- Les 23 000 individus comptés au large du Portugal en 2012.

En 2010, année pour laquelle les effectifs portugais sont significativement plus faibles (2300 individus), on remarque que des effectifs importants et tardifs sont observés en Bretagne nord (suivis FAME : 5000 oiseaux toujours présents fin septembre) et en Bretagne sud (5000 oiseaux estimés par le modèle).

Ces résultats nouveaux appellent à être confirmés par de nouveaux travaux, idéalement des estimations « design-based » (qui ne requière qu'un minimum d'hypothèses) réalisées sur des données collectées par un protocole dédié (afin que ces quelques hypothèses soient vraisemblables) à l'instar de celui des campagnes PACOMM-SAMM.

Figure 24 : Résultats de l'approche « directe » pour l'estimation de la tendance démographique. Le nombre d'oiseau total prédit dans la zone est en noir. Les points bleus sont les données en entrée du modèle.

Figure 25. Résultats de l'approche « indirecte » pour l'estimation de la tendance démographique. Le nombre d'oiseau total prédit dans la zone est en noir. Les points bleus sont les données en entrée du modèle (on notera qu'il s'agit d'une abondance exprimée relativement à celle attendue par le modèle d'habitat).

Figure 26 : Résultats de l'approche « indirecte » pour l'estimation de la tendance démographique. Seul les estimations du modèle ont été conservées afin de permettre une meilleure lecture graphique des effectifs.

2.2 Méta-analyse des abondances relatives

2.2.1 Séries d'abondance relative des transects par avion

En dépit du faible nombre d'observation en avion, le modèle ajusté sur ces données permet d'extraire des signaux conformes aux connaissances actuelles de l'écologie de l'espèce. La courbe phénologique du modèle (Figure 27) montre que l'abondance de l'espèce dans le secteur Manche Bretagne est maximale à la mi-juillet. Le large intervalle de confiance autour de cette courbe phénologique est lié à la faible quantité de donnée d'une part et à la forte disparité de l'abondance entre les différents sites.

Figure 27 : Phénologie estimée sur les données des transects aériens. 1°) avec intervalle de confiance et 2) sans intervalle de confiance pour une meilleure lisibilité des ordonnées.

Les tendances démographiques issues du modèle (Figure 28 et Figure 29) diffèrent légèrement selon l'application du modèle au groupes ou au individus (groupe x taille de groupe). Dans les deux cas elles sont cohérentes avec les estimations issues des données collectées par transect bateau et par survol « digital » : tendance globale à la hausse avec, dans un premier temps, une diminution de l'abondance entre 2009-2010 et 2011-2012 puis, dans un second temps, une augmentation plus marquée sur la période 2013-2016. L'abondance maximum est ici observée en 2014 et non pas en 2015. Pour les mêmes raison que la phénologie, ces estimations sont entourées de très larges incertitudes et doivent être interprétées avec précaution.

Figure 28 : Effets années estimés sur les données des transects aériens. L'IKA présenté est ici celui des groupes. Les intervalles de confiance ne sont pas représentés en raison de leur forte amplitude masquant le signal moyen.

Figure 29 : Effets années estimés sur les données des transects aériens. L'IKA présenté est bien ici celui des individus. Les intervalles de confiance ne sont pas représentés en raison de leur forte amplitude masquant le signal moyen.

2.2.2 Séries d'abondance relative des guets à la mer

Les données publiées

Les 2 données collectées dans le cadre des programmes FAME et du suivi 2016 commandité par l'AFB n'ont fait l'objet que d'analyses statistiques simples et « descriptives », sans prise en compte statistique de l'effort d'observation ni de la probabilité de détection : effectifs maximum hebdomadaires ou mensuels présentés par site (cartes) et par pas de temps (graphiques : mois, semaines, décades), pour figurer l'évolution spatio-temporelle de l'abondance de l'espèce.

Le protocole mis en place pour FAME a en effet présenté de nombreuses limites méthodologiques :

- L'année 2010 n'a pu être prise en compte car, orientée sur la mise en place de l'ensemble des protocoles, elle a fourni des données disparates et peu représentatives de la réalité ;
- Forte variabilité des fréquences et de l'effort d'observation d'un site à l'autre.

L'analyse des données brutes a permis d'identifier certaines imprécisions ou manque d'homogénéité rendant difficile toute analyse statistique robuste :

- Changement et simplification du codage de l'état de mer d'une année sur l'autre ;
- Certaines données sont renseignées en Puffin des Baléares « probable », ou « Puffin sp. » ;
- Les paramètres météo et visibilité ne sont pas systématiquement saisis, notamment la force du vent (2 codages encore) ;
- Les données relatives à l'état de la mer sont lacunaires, et n'ont pas le même codage dans la base de données ;

Les suivis protocolés, coordonnés et menés en 2016 ont porté sur des observations à la côte : guet à la mer (seawatch) et suivis des sites connus de rassemblements/stationnements.

Bien que relativement ponctuels dans le temps et dans l'espace, il a été jugé que ces suivis ont permis de saisir une image assez précise :

- Des mouvements saisonniers du Puffin des Baléares ;
- Des zones de stationnements.

Ils ont également permis de conforter le travail en réseau en mobilisant les différentes structures amenées à travailler sur l'espèce.

L'étude conclue également à l'intérêt que pourrait constituer une **augmentation du nombre de sites pour le suivi des stationnements** en France, mais aussi un élargissement des paramètres mesurés dans le cadre de ces suivis : régime alimentaire, mouvements intra-sites de stationnements.

Ici aussi l'intérêt d'exploiter les données opportunistes, pour une telle espèce « emblématique » qui suscite l'intérêt auprès du réseau d'ornithologues amateurs, est souligné.

L'importance de constituer un réseau national de guet à la mer « non spécifique » est souligné, afin de pouvoir alimenter de façon régulière des données spécifiques

relatives au Puffin des Baléares.

Enfin, il est décrit l'importance de maintenir un suivi régulier et annuel, pour cette espèce qui présente une forte variabilité interannuelle en termes de phénologie, de distribution et d'activité.

[Les synthèses annuelles de 2010 à 2012](#)

Pour ces 3 publications, les données ont été recueillies en contactant directement les observateurs, les associations naturalistes et les organismes publics (ONCFS, PNM) susceptibles de détenir des informations. Entre 30 et 50 sites fournissent ainsi des données, sur un secteur géographique couvrant globalement la Bretagne historique.

Les données collectées sont traitées par élimination des doublons, et analysées simplement sans analyses statistique quantitative. Elles sont représentées par cartographie mensuelle des effectifs maximum par sites suivis, sans distinction des données de stationnements d'oiseaux des données concernant des oiseaux en mouvement comptabilisés lors des séances de guet à la mer.

Il est considéré que cette exploitation des données permet d'obtenir une illustration satisfaisante de la phénologie de l'espèce.

[Autres travaux publiés](#)

La publication de Jones et al. (2014) décrit l'exploitation conjointe de données collectées en Manche depuis la côte (seawatch) et en mer (campagnes d'observation en bateau), opportunistes ou ciblées (avec prise en compte de l'effort). Elle conclue à :

- L'intérêt de l'utilisation de données opportunistes et corrigées par l'effort de collecte, pour le suivi du Puffin des Baléares : indication sur la saisonnalité de présence, sur les patrons d'activité diurnes/nocturnes, notamment ;
- L'intérêt de l'utilisation de données opportunistes et non protocolées (sans indication sur l'effort) telles que les bases de données collaboratives renseignées par le grand public (science participative), malgré leurs nombreuses limites, dans le cas d'espèces emblématiques, très patrimoniales et avec une telle distribution côtière ;
- L'importance des données d'observations opportunistes et protocolées pour la calibration et la proposition de suivis adaptés, et la mise en place de politiques de gestion et de conservation pertinentes pour l'espèce.

[Synthèse annuelle de 2016](#)

Les données issues de la base en ligne collaborative faune-bretagne.org ont été présentées de façon qualitative, sans analyses statistique. Elles ont permis de compléter et de comparer les résultats relatifs à la phénologie et à l'utilisation spatio-temporelle des eaux bretonnes obtenues à partir des suivis coordonnés de guet à la mer et des principaux sites de stationnements connus.

Également, une comparaison avec les données opportunistes de 2015 a été proposée, et des conclusions sur la variabilité interannuelle d'abondance de l'espèce ont été suggérées, considérant que les principaux sites fournissant des données sont intensément suivis en période estivale par les observateurs, chaque année.

Ici aussi, les données sont représentées par cartographie mensuelle des effectifs

maximum par sites suivis, sans distinction des données de stationnements d'oiseaux des données concernant des oiseaux en mouvement comptabilisés lors des séances de guet à la mer.

Résultats de l'analyse statistique réalisée sur les données FAME (2010-2012) et 2016

La phénologie (Figure 30) est ici encore conforme aux connaissances actuelles de l'écologie de l'espèce avec une présence entre les mois de mai et novembre, et des abondances maximales entre juillet et septembre. La couverture temporelle est cependant plus faible qu'avec les autres types de données, les sessions d'observation n'ayant lieu qu'en période de présence de l'espèce.

Une certaine hétérogénéité géographique est notable, les premières observations ayant lieu sur le site le plus méridional (Sable d'Olonne) plus de deux mois avant les premières observations sur autres sites. Mais il semble que ceci soit un biais lié à l'échantillonnage puisqu'aucune observation ne semble en effet avoir eu lieu pour les sites plus au nord avant la fin du mois de mai.

L'effet des conditions d'observation (visibilité) sur l'indice d'abondance est manifeste et confirme la nécessité de collecter de telles informations sur le terrain ainsi que de les exploiter lors des analyses. On peut noter que l'effet associé à l'absence de cette information est nettement positif ce qui indique que cette catégorie pourrait être regroupée avec la catégorie bonne (les observateurs ayant peut-être tendance à oublier de reporter les conditions d'observation quand rien de particulier n'est à déplorer).

Figure 30 : Indice d'abondance dérivé des données de guet à la mer en fonction du mois d'observation.

Concernant l'évolution de l'indice d'abondance selon les années (Figure 31) on peut également remarquer un net effet des conditions de visibilité. En dépit des approximations qui ont été faites pour l'obtention de l'indice d'abondance, aucune cohérence ou incohérence frappante ne se dégage en comparaison avec les résultats des autres estimations. On peut toutefois noter que:

- L'abondance est minimale en 2011 ce qui est identique à ce qui a été obtenu avec l'ensemble des autres données ;
- Contrairement aux résultats de l'ensemble des autres méthodes, aucune

tendance n'est décelable sur l'ensemble de la période ;

- De même 2012 ne semble pas être caractérisé par une abondance plus faible que 2010 ou 2016. À noter que cette différence n'était pas significative non plus dans les autres analyses mais, dans ces dernières, la tendance générale perceptible grâce au plus grand nombre d'années disponibles en donnait une impression.

On retiendra que le très faible nombre d'années disponibles avec ces données de guet à la mer ne permet pas d'en dire davantage sur l'évolution de l'abondance ou sur la fiabilité de cette méthode de suivi.

Figure 31 : Indice d'abondance dérivé des données de guet à la mer en fonction de l'année d'observation.

À l'issue de ce travail il semble que ce type de suivi puisse se révéler utile pour le monitoring mais gagnerait fortement à être amélioré en termes d'échantillonnage.

Ces données doivent pouvoir apporter des informations plus précises et quantitatives sur l'espèce, en termes de tendance démographique / indices d'abondance, évolution phénologique et distribution, moyennant:

- Une homogénéisation poussée des protocoles et une rigueur sans faille des paramètres/données récoltées sur le terrain, et leur codage dans les Bdd ;
- La mise en place de protocole pour évaluer la probabilité de détection¹⁾ ;
- Une constance des sites assurant le suivi années après années ;
- Une constance temporelle dans la mise en œuvre de ces suivis : suivis annuels, fréquences identiques, même période couverte ;
- Ne pas sub-diviser des « sites » de suivis en plusieurs « sous-sites » ;
- Un contrôle de l'effort à travers le suivi du nombre d'observateurs si celui-ci varie au cours d'une session d'observation».

Ces suivis doivent également pouvoir apporter d'autres informations avec l'adaptation/amélioration d'un protocole complémentaire à rendre homogène entre les sites et entre les années:

- Informations comportementales: alimentation, repos, etc ;
- Régime alimentaire ;
- Mouvements à petite échelle, intra-site

2.2.3 Autres sources de données

Les données du centre de la mer de Biarritz sont formalisées et valorisées au sein de 2 atlas. Elles nous ont été données sous la forme d'un raster (Tiff) contenant le produit d'une procédure de lissage (noyaux de densité dont la largeur de bande est relativement faible) des résultats de calcul d'IKA (ou plus précisément de INA, puisque l'unité de longueur employée est le mile nautique et non pas le kilomètre).

Le premier atlas des oiseaux marins et cétacés du golfe de Gascogne a été publié en 2009 (Castège & Hémerly 2009). Il se basait sur les suivis océanographiques standardisés effectués par navires entre 1976 et 2002 à l'échelle du golfe de Gascogne. Cet ouvrage présentait la répartition spatiale de 36 espèces d'oiseaux marins et des principales espèces de cétacés.

En 2016, l'AFB a financé l'actualisation de la répartition des oiseaux marins et cétacés dans le sud du Golfe de Gascogne qui servira à la publication d'un nouvel atlas fin 2018 (Castège I. & Milon E. (coord.) 2018) qui compile près de 40000 nouveaux relevés. Ces données ont été traitées suivant le même protocole pour une centaine d'espèces recensées entre 2003 et 2015, répartis sur les douze mois de l'année. La zone d'étude y a été restreinte depuis l'atlas précédent, afin de correspondre au sud du golfe de Gascogne : de la partie supérieure de l'estuaire de la Gironde (46° N) à la frontière espagnole jusqu'à une distance approximative de 60 milles nautiques (environ 110 km) de la côte, suivant les secteurs.

Il nous a été impossible de valoriser autrement ces informations que de la façon suivante : ces données n'ayant pas été employées dans la construction du modèle d'habitat, elles sont indépendantes et il est intéressant de les confronter au modèle pour mesurer leur accord.

Comparaison des données avec la cartographie de l'atlas 2003-2015

La Figure 32 révèle que la zone de forte abondance dans données du centre de la mer est également visible dans les prédictions du modèle. :

- Secteur du Gouf de Capbreton au large de la côte landaise ;
- Dans une moindre mesure, le secteur au large de l'estuaire de la Gironde.

De même, les observations au nord de la zone coïncident bien avec la bordure du minimum local d'abondance du modèle (sortie d'estuaire ayant une très forte production primaire). Cependant, le centre de la mer de Biarritz ne rapporte aucune observation dans la zone côtière centrale alors que le modèle d'habitat y prédit une abondance plus importante qu'au nord.

Comparaison des données avec la cartographie de l'atlas 1976-2002

Ici la période couverte par les campagnes d'acquisition de données est différente : 1976-2002 pour l'atlas et 2004-2017 pour le modèle d'habitat. Néanmoins, il permet de mettre en évidence une concordance des zones qui semblent les plus exploitées par l'espèce :

- La corniche Vendéenne et dans une moindre mesure les Pertuis Charentais;
- Le Mor Braz, même si l'abondance relative entre ces 2 secteurs semble s'être

inversée entre ces 2 grandes périodes.

La comparaison des résultats compilés pour ces 2 périodes (1976-2002 puis 2003-2015) met en évidence une abondance en hausse dans le sud Gascogne, avec en particulier une présence marquée au large du Pays Basque (gouf de Capbreton) qui n'avait pas été mise en évidence lors de l'atlas des données 1976-2002, et qui est bien identifiée par le modèle d'habitat sur la période post années 2000.

Dans l'ensemble les deux images coïncident assez bien ce qui est un signe encourageant concernant la qualité des prédictions du modèle d'habitat.

Figure 32 : Figure 32. Comparaison des prédictions du modèle d'habitat (à gauche) aux observations présentées dans les 2 atlas publiés par le centre de la mer de Biarritz (à droite).

3 BIBLIOGRAPHIE

Araújo, Hélder, Jorge Bastos-Santos, Pedro Correia Rodrigues, Marisa Ferreira, Andreia Pereira, Ana Catarina Henriques, Sílvia S. Monteiro, Catarina Eira, et José Vingada. 2017. « *The Importance of Portuguese Continental Shelf Waters to Balearic Shearwaters Revealed by Aerial Census* ». *Marine Biology* 164 (3): 55. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3089-x>.

Couturier, Thibaut, Marc Cheylan, Albert Bertolero, Guillelme Astruc, et Aurelien Besnard. 2013. « *Estimating Abundance and Population Trends When Detection Is Low and Highly Variable: A Comparison of Three Methods for the Hermann's Tortoise* ». *The Journal of Wildlife Management* 77 (3): 454-62. <https://doi.org/10.1002/jwmg.499>.

Buckland, S. T., éd. 2001. *Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford ; New York: Oxford University Press.

Buckland, S. T., éd. 2004. *Advanced distance sampling*. Oxford ; New York: Oxford University Press.

Cochran, William G. 2007. *Sampling Techniques*, 3rd Edition. Wiley India Pvt. Limited.

Dupuy, J. & Sallé, L. *in prep.* *Atlas des oiseaux migrateurs de France*.

MacKenzie, Darryl I., éd. 2006. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species*. Amsterdam ; Boston: Elsevier.

Royle, J. Andrew. 2004. « *N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts* ». *Biometrics* 60 (1): 108-15. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>.

Royle, J. Andrew, et James D. Nichols. 2003. « *Estimating Abundance from Repeated Presence–Absence Data or Point Counts* ». *Ecology* 84 (3): 777-90. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0777:EAFRPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0777:EAFRPA]2.0.CO;2).

Williams, Byron K., James D. Nichols, et Michael J. Conroy. 2002. *Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making*. San Diego: Academic Press.

4 ANNEXES

Covariables environnementaux

Mars 2021

Pilotage national : Michel LEDARD (DREAL Bretagne)

Coordination technique : Mathieu Entraygues (OFB)

Rédaction :

Adrien Lambrechts (Biotope)

Mathieu Entraygues (OFB)

Nyls de Pracontal (NDPC)

Michel Ledard (DREAL Bretagne)

PAO - mise en page : Allison Gaulier (DREAL Bretagne)

Crédit photo : David Ledan (couverture, pages 1, 3, 24, 48, 50, 4^e)

Citation recommandée : Plan National d'Action 2021-2025 en faveur du Puffin des Baléares - *Puffinus mauretanicus*. Annexe 2 - Méta-analyse des données disponibles dans la ZEE française entre 2004 et 2018, Ministère de la Transition Écologique (2021), 54p.

**MINISTÈRE
DE LA TRANSITION
ÉCOLOGIQUE**

*Liberté
Égalité
Fraternité*

OFB
OFFICE FRANÇAIS
DE LA BIODIVERSITÉ