



Ecologie du puffin des Baléares (*Puffinus mauretanicus*) dans le Mor Braz et sur la façade atlantique française

Nicolas Courbin, Adrien Lambrechts, David Grémillet

Montpellier

Mai 2023

Travail réalisé par le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CEFE), UMR 5175 Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

Citation : Courbin N, Lambrechts A, Grémillet D. 2023. Ecologie des puffins des Baléares (*Puffinus mauretanicus*) le long de la façade atlantique française. Rapport scientifique, Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE), Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, 28 pp.

Table des matières

1. Cadre de l'étude – Le Plan National d'Action Puffin des Baléares	3
2. Captures en mer et manipulation des puffins.....	3
2.1 Le protocole de capture en mer	4
2.2 Bilan des captures	4
2.3 Le déploiement des GPS-GSM.....	6
2.4 Biométrie et prélèvements de plumes.....	6
3. La répartition spatiale du puffin des Baléares.....	8
3.1 Bilan des déplacements des puffins des Baléares.....	8
3.2 Utilisation de l'espace	10
3.2.1 Méthodologie	10
3.2.2 Résultats	10
4. Comportements en mer des puffins	12
4.1 Identification des phases comportementales	12
4.2 Les phases comportementales en mer	12
4.3 Budget d'activités	18
5. Hauteur de vol du puffin des Baléares	18
5.1 Le modèle espace-états.....	18
5.2 Hauteur de vol.....	19
6. Sélection d'habitat du puffin des Baléares.....	21
6.1 Méthode d'estimation de la sélection d'habitat.....	21
6.2 La sélection d'habitat	23
7. Références.....	27

1. Cadre de l'étude – Le Plan National d'Action Puffin des Baléares

Le puffin des Baléares (*Puffinus mauretanicus*), espèce d'oiseau nicheuse endémique des Baléares, est considéré comme l'oiseau marin le plus menacé d'Europe. L'effectif mondial de l'espèce est restreint et en déclin. Son statut de conservation est jugé en « danger critique d'extinction » en Europe depuis 2004 et l'espèce est protégée en France. La France a une responsabilité majeure dans la conservation de cette espèce en période inter nuptiale (présence dans les eaux territoriales françaises atlantiques), et dans une moindre mesure en période de reproduction (présence en Mer Méditerranée).

Suite à une action conjointe de l'OFB et de la DREAL Bretagne, l'espèce a été inscrite au sein de la liste des espèces pouvant bénéficier d'un PNA. Le PNA d'une durée de 5 ans (2021-2025), a été officiellement lancé par le MTES en 2021 et son animation est confiée à l'OFB. Ce PNA vise en premier lieu la réduction des pressions qui s'exercent sur l'espèce (Interactions avec la pêche professionnelle, interactions avec les EMR et activités nautiques, exposition à la contamination environnementale), mais aussi l'amélioration des connaissances relative à l'écologie de l'espèce et l'utilisation spatio-temporelle des eaux territoriales françaises en période inter nuptiale, afin d'améliorer son état de conservation.

Dans ce contexte, un programme de suivi télémétrique associé à l'étude de l'écologie trophique et du niveau de contamination de l'espèce, impliquant la capture d'individus en mer, est prévu par le PNA.

Ce projet vise à 1) améliorer les connaissances de l'écologie de cette espèce lorsqu'elle est présente dans les eaux territoriales françaises, et plus spécifiquement dans les eaux côtières du secteur Mor Braz, 2) évaluer son exposition locale aux perturbations anthropiques lors qu'elle est dans ce secteur (contamination chimique, interaction avec les pêcheries). Il se matérialise par un programme de suivi GPS (écologie spatiale) et de prélèvements de sang/plumes/fèces pour analyses isotopiques (écologie trophique) et de contaminants, sur des oiseaux capturés dans les eaux territoriales françaises. La première année de mise en œuvre du programme (campagne été 2022) a été financée par l'OFB via le fond européen FEAMP et porté par le CEFE-CNRS.

Par ailleurs, ce projet s'inscrit également dans un contexte de qualité des eaux particulièrement sensible. En effet, le Mor Braz est une baie relativement confinée, recevant des flux importants de sels nutritifs apportés par la Loire et la Vilaine en provenance de leurs bassins versants. C'est un des sites les plus sensibles de France aux effets de l'accumulation de ces nutriments et à l'eutrophisation, qui engendre régulièrement des crises hypoxiques et des blooms de phytoplancton. Également, la présence de contaminants chimiques est avérée, notamment par des métaux lourds et le TBT via le bassin de Loire aval (bassin très industrialisé) et par des pesticides via le bassin de la Vilaine (ELV). L'étude de la contamination du puffin des Baléares lorsqu'il occupe cette région permettra donc également une évaluation indirecte de l'état de la contamination environnementale locale (bio-indication).

La présente étude détaille essentiellement l'analyse des localisations GPS, les analyses des contaminants et du régime trophique faisant actuellement l'objet d'investigations complémentaires.

2. Captures en mer et manipulation des puffins

Afin de mener cette étude à bien, nous avons employé une méthode de capture en mer innovante par filet projeté. Les puffins des Baléares ont été capturés et manipulés en mer en août 2022 dans le secteur du Mor Braz par l'équipe constituée de :

- Nicolas Courbin (post-doctorant au CEFE-CNRS)
- Gauthier Poiriez (ingénieur au LIENS-Université de la Rochelle)

- Adrien Lambrechts (OFB, animateur du PNA)
- Chris Gaskin (Northern New Zealand Seabird Trust)
- Jérôme Cabelguen (OFB, conservateur de la Réserve du golfe du Morbihan)
- l'association Skravik (Tangi Le Bot, Laura Troudet et Nils Delahaye).

2.1 Le protocole de capture en mer

Nous avons planifié une période de trois semaines (du 15 août au 2 septembre 2022) de disponibilité pour 10 jours en mer dans le Mor Braz afin de capturer et manipuler 30 puffins des Baléares. Les captures et manipulations des puffins des Baléares ont été approuvées dans le cadre du programme personnel PP1241 délivré à Nicolas Courbin par le CRBPO, et par le comité d'éthique régional de la Nouvelle Aquitaine sollicité par le LIENSs pour les autorisations de prises de sang et de prélèvements de plumes. Les opérations de capture ont fait intervenir une équipe internationale expérimentée, dont le spécialiste mondial néo-zélandais de la technique de capture en mer au filet projeté (« netgun »), Chris Gaskin du Northern New Zealand Seabird Trust, avec plus de 200 captures d'oiseaux (d'océanites à des pétrels). La technique éprouvée de capture au filet projeté a été utilisée depuis une embarcation légère (semi-rigide de 6,5m avec un moteur de 150 CV) piloté par Jérôme Cabelguen. Les groupes de puffins étaient recherchés de manière coordonnée depuis deux embarcations (semi-rigide et catamaran). Les oiseaux étaient capturés de manière privilégiée lors de leurs phases de chasses actives des poissons ou sur des radeaux post-alimentation, en approchant face au vent. Chris Gaskin a été en charge de la manipulation du filet projeté pour capturer les oiseaux. Le filet mesurait 4 x 4 m avec une maille de 8 x 8 cm (Figure 1). Le netgun était rechargé avec de l'air comprimé après chaque tir à l'aide d'une bouteille de plongée. Une fois l'oiseau capturé, il était immédiatement démaillé puis mis dans un sac de pesée respirant. Il était ensuite ramené à bord d'un catamaran (Nautitech open 40), gouverné par Skravik, afin de procéder à la manipulation de l'oiseau dans des bonnes conditions de stabilité.



Figure 1. Filets projetés utilisés pour capturer les puffins des Baléares en mer.

2.2 Bilan des captures

Au total, nous avons capturé 30 puffins en 9 jours de mer, principalement au Sud-Est d'Hoedic, entre Belle-Île-en-Mer et le Croisic (Tableau 1, Figure 2). Toutes les sorties en mer ont permis de capturer au moins un oiseau (2, 4, 4, 1, 5, 1, 1, 4, 8 oiseaux capturés du 1^{er} au 9^{ème} jour de mer, respectivement). Le taux de capture variait entre 10 et 80% selon les journées et était en moyenne de 39% (76 tirs pour 30 captures). Les meilleures conditions de captures furent lorsque le vent était faible à nul et sur des radeaux post-alimentation. Nous n'avons observé aucune blessure lors des captures, et tous les oiseaux ont été relâchés dans de bonnes conditions. Un individu déjà bagué par un programme espagnol et équipé d'un GLS a été contrôlé.

Tableau 1. Bilan des déploiements des GPS-GSM sur les puffins des Baléares dans le Mor Braz en août 2022.

Site	Date capture locale	Heure capture locale	Coordonnées capture	Bague	Logger	N°GPS	Heure début manip locale	Durée manip (min)	Boîte de repos	Durée totale capture au relâché (min)	Fin du suivi GPS	Durée du suivi GPS (jours)
Mor Braz	17/08/22	11:30:00	47°15'05" N ; 2°47'06" W	FX27401	OT-10	224491	11:40:00	30	non	40	NA	0
Mor Braz	17/08/22	12:00:00	47°15'05" N ; 2°47'06" W	FX27402	OT-10	224494	12:06:00	29	non	35	30/09/2022	44
Mor Braz	20/08/22	10:53:00	47°14'46" N ; 2°49'00" W	FX27403	NA	NA	11:04:00	19	non	30		
Mor Braz	20/08/22	11:35:00	47°14'46" N ; 2°49'00" W	FX27404	NA	NA	11:40:00	18	non	23		
Mor Braz	20/08/22	13:15:00	47°17'23" N ; 2°47'13" W	FX27405	NA	NA	13:22:00	18	non	25		
Mor Braz	20/08/22	16:02:00	47°17'49" N ; 2°45'20" W	FX27407	OT-10	224492	16:12:00	37	non	47	04/10/2022	45
Mor Braz	21/08/22	10:15:00	47°16'25" N ; 2°48'56" W	FX27408	OT-10	224493	10:26:00	29	non	40	06/09/2022	16
Mor Braz	21/08/22	12:10:00	47°13'34" N ; 2°49'47" W	FX27409	OT-10	224495	12:25:00	27	non	42	28/09/2022	38
Mor Braz	21/08/22	12:54:00	47°17'02" N ; 2°50'35" W	FX27410	OT-10	224496	12:59:00	27	non	32	28/09/2022	38
Mor Braz	21/08/22	13:12:00	47°16'53" N ; 2°48'35" W	FX27411	NA	NA	13:17:00	20	non	25		
Mor Braz	23/08/22	10:42:00	47°14'47" N ; 2°49'02" W	FX27412	OT-10	224497	10:58:00	24	oui	50	05/10/2022	43
Mor Braz	24/08/22	10:18:00	47°15'13" N ; 2°49'15" W	FX27413	OT-10	224498	10:22:00	26	oui	39	02/09/2022	9
Mor Braz	24/08/22	13:10:00	47°13'05" N ; 2°50'17" W	FX27414	OT-10	224499	13:17:00	26	oui	43	12/09/2022	19
Mor Braz	24/08/22	13:10:00	47°13'05" N ; 2°50'17" W	FX27415	NA	NA	13:44:00	16	non	50		
Mor Braz	24/08/22	14:11:00	47°13'59" N ; 2°48'20" W	FX27416	OT-10	224500	14:17:00	28	non	34	07/09/2022	14
Mor Braz	24/08/22	16:55:00	47°13'10" N ; 2°42'59" W	FX27417	NA	NA	17:10:00	15	non	30		
Mor Braz	26/08/22	14:45:00	47°14'32" N ; 2°53'13" W	FX27418	NA	NA	15:10:00	14	non	39		
Mor Braz	27/08/22	13:00:00	47°16'14" N ; 2°51'16" W	FX27419	NA	NA	13:21:00	15	non	36		
Mor Braz	29/08/22	15:57:00	47°15'57" N ; 2°53'59" W	FX27420	NA	NA	16:06:00	12	non	19		
Mor Braz	29/08/22	16:50:00	47°14'13" N ; 2°56'09" W	FX27421	NA	NA	17:10:00	11	non	31		
Mor Braz	29/08/22	18:38:00	47°15'34" N ; 2°54'29" W	FX27422	NA	NA	18:43:00	11	non	16		
Mor Braz	29/08/22	18:40:00	47°15'34" N ; 2°54'29" W	RX00421	NA	NA	18:50:00	26	non	36		
Mor Braz	30/08/22	14:20:00	47°14'14" N ; 2°59'17" W	FX27423	NA	NA	14:36:00	16	non	32		
Mor Braz	30/08/22	14:40:00	47°14'51" N ; 2°56'40" W	FX27424	NA	NA	14:54:00	17	non	31		
Mor Braz	30/08/22	15:21:00	47°13'51" N ; 2°59'10" W	FX27425	NA	NA	15:31:00	17	non	27		
Mor Braz	30/08/22	16:00:00	47°14'06" N ; 3°00'02" W	FX27426	NA	NA	16:11:00	15	non	26		
Mor Braz	30/08/22	16:43:00	47°14'03" N ; 2°58'09" W	FX27427	NA	NA	16:58:00	15	non	30		
Mor Braz	30/08/22	16:53:00	47°14'03" N ; 2°58'09" W	FX27428	NA	NA	17:14:00	14	non	21		
Mor Braz	30/08/22	17:05:00	47°14'23" N ; 2°58'07" W	FX27429	NA	NA	17:09:00	17	non	41		
Mor Braz	30/08/22	17:25:00	47°14'23" N ; 2°58'07" W	FX27430	NA	NA	17:47:00	11	non	33		

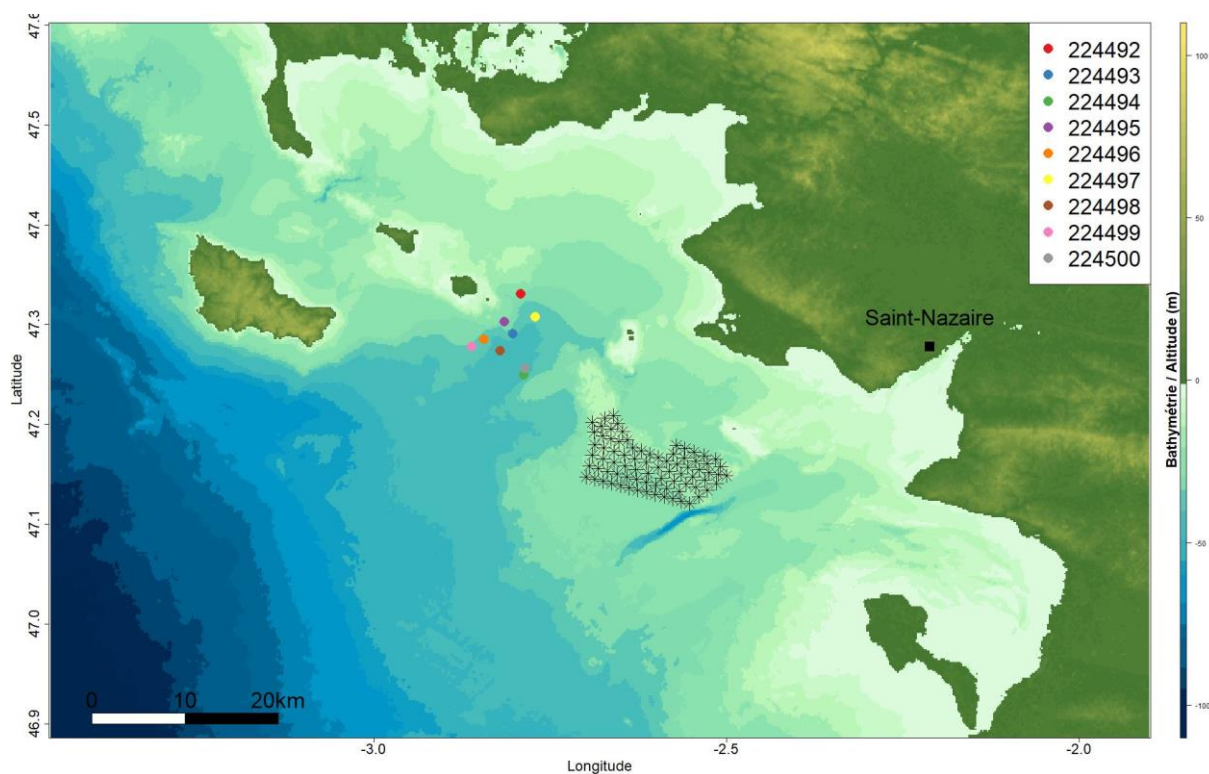


Figure 2. Lieux de capture en mer des puffins des Baléares dans le Mor Braz en août 2022. Les étoiles correspondent aux 80 turbines du parc éolien en mer de Saint-Nazaire.

2.3 Le déploiement des GPS-GSM

Dix puffins ont été équipés de GPS-GSM OrniTrack-10 (47x18x12 mm, 10.5 g) de la société Ornitela UAB, Vilnius, Lituanie, par Nicolas Courbin (Tableau 1). Les GPS-GSM ont été attachés avec du ruban adhésif noir TESA sur les plumes dorsales des oiseaux. Ces GPS-GSM sont équipés de panneaux solaires permettant une recharge continue de la batterie. La masse totale de l'équipement (GPS et scotch) était au maximum d'environ 12 g, soit environ 2% de la masse de l'oiseau. Les GPS-GSM ont été configurés pour enregistrer une localisation toutes les 10 min, 30 min ou 1h selon la charge de la batterie pendant la journée, et une localisation par heure pendant la nuit (nuit astronomique -18°) afin de préserver la batterie. Afin d'obtenir une meilleure précision GPS en 3D, nous avons systématiquement pris des séries d'une localisation par seconde pendant 5 secondes et n'avons retenu que la dernière localisation de chaque série pour les analyses. L'appareil tentait de transmettre ses données via le réseau GSM toutes les 6 heures.

2.4 Biométrie et prélèvements de plumes

Nicolas Courbin et Gauthier Poiriez ont prélevé sur les 30 oiseaux capturés des échantillons de plumes P6 (environ 1 centimètre) et de plumes de couverture ventrales et dorsales afin de déterminer le régime alimentaire par analyses isotopiques et les contaminants en laboratoire ultérieurement. Ils ont également effectué une série de mesures : masse, longueur tête-bec, longueur du culmen, hauteur du crochet, hauteur au niveau de la narine et longueur du tarse afin de déterminer un indice de condition corporelle des adultes (Tableau 2). Enfin Gauthier Poiriez a prélevé 1,5 ml de sang sur chaque individu pour l'analyse des contaminants et du régime trophique.

Tableau 2. Bilan des mesures biométriques pour les 30 puffins des Baléares capturés en mer dans le Mor Braz en août 2022.

Date capture locale	Bague	Primaire P6	Plumes couverture (dos et ventre)	Sang	Masse	Tarse (mm)	Longueur tête bec (mm)	Longueur culmen (mm)	Hauteur crochet (mm)	Hauteur narine (mm)	Stade mue	Stade mue des primaires
17/08/22	FX27401	neuve	ok	ok	475	49,2	84,50	34,4	8,2	11,5	Neuf	P10-P1 muées
17/08/22	FX27402	neuve	ok	ok	545	52,1	92,6	35	9,7	12	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
20/08/22	FX27403	neuve	ok	ok	500	50	89	35,9	10	11,8	Neuf	P10-P1 muées
20/08/22	FX27404	neuve	ok	ok	540	46,7	89,2	36	10,3	11,2	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
20/08/22	FX27405	neuve	ok	ok	370	46,7	89,4	34,9	10,6	12,3	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
20/08/22	FX27407	neuve	ok	ok	540	50,3	85,5	35,1	10,6	9,3	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
21/08/22	FX27408	neuve	ok	ok	570	49,9	90,2	35,2	10,9	13,7	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
21/08/22	FX27409	neuve	ok	ok	510	47,3	85,4	35,1	9,4	10,5	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
21/08/22	FX27410	neuve	ok	ok	690	51,6	92,4	38,7	11,3	14,1	Neuf	P10-P1 muées
21/08/22	FX27411	neuve	ok	ok	445	46,7	85,1	36,1	9,6	10,9	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
23/08/22	FX27412	neuve	ok	ok	490	47,3	86,1	36,9	10,1	11,3	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
24/08/22	FX27413	neuve	ok	ok	530	50,3	89,5	34,9	10,4	11,9	En mue	P10-P8 non muées / P7-P1 muées
24/08/22	FX27414	neuve	ok	ok	550	50,4	89	37,4	9,3	10,5	Neuf	P10-P1 muées
24/08/22	FX27415	non muée	ok	ok	500	48,9	89,4	36,8	9,8	11	En mue	P10-P6 non muées / P5-P1 muées
24/08/22	FX27416	neuve	ok	ok	540	48,4	89,3	35,3	10,6	9,9	En mue	P10 non muée / P9-P1 muées
24/08/22	FX27417	neuve	ok	ok	570	48,8	88,3	36,4	11,2	11,6	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
26/08/22	FX27418	neuve	ok	ok	625	51	89,8	39	11,3	12,2	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
27/08/22	FX27419	neuve	ok	ok	480	47,7	89,3	39,7	10,6	12,1	En mue	P10-P8 non muées / P7-P1 muées
29/08/22	FX27420	neuve	ok	ok	550	50,7	87,9	36,2	10	10,6	En mue	P10 non muée / P9-P1 muées
29/08/22	FX27421	neuve	ok	ok	520	50,5	89,9	38	10,7	11,7	En mue	P10-P8 non muées / P7-P1 muées
29/08/22	FX27422	neuve	ok	ok	525	47,4	88,6	37,8	10,1	11,9	En mue	P10 non muée / P9-P1 muées
29/08/22	RX00421	neuve	ok	ok	430	48,3	88,3	35,9	9,4	11	En mue	P10 non muée / P9-P1 muées
30/08/22	FX27423	neuve	ok	ok	470	46,8	87,9	37,2	11	11,3	En mue	P10 non muée / P9-P1 muées
30/08/22	FX27424	neuve	ok	ok	465	47,1	86	36,1	9,6	10,9	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
30/08/22	FX27425	neuve	ok	ok	480	48,3	87,2	38,5	9,2	11,3	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
30/08/22	FX27426	neuve	ok	ok	535	54	91,1	37,6	11,1	11,6	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
30/08/22	FX27427	neuve	ok	ok	515	50,9	92	38,4	10,5	10,7	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
30/08/22	FX27428	neuve	ok	ok	510	47,6	88,7	38,8	11,2	12	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
30/08/22	FX27429	neuve	ok	ok	480	48,7	86	36,7	10,9	11	En mue	P10-P9 non muées / P8-P1 muées
30/08/22	FX27430	neuve	ok	ok	565	52,6	91,8	40,9	12	12	En mue	P10 non muée / P9-P1 muées
Moyenne					517,2	49,2	88,6	36,8	10,3	11,5		
Minimum					370,0	46,7	84,5	34,4	8,2	9,3		
Maximum					690,0	54,0	92,6	40,9	12,0	14,1		

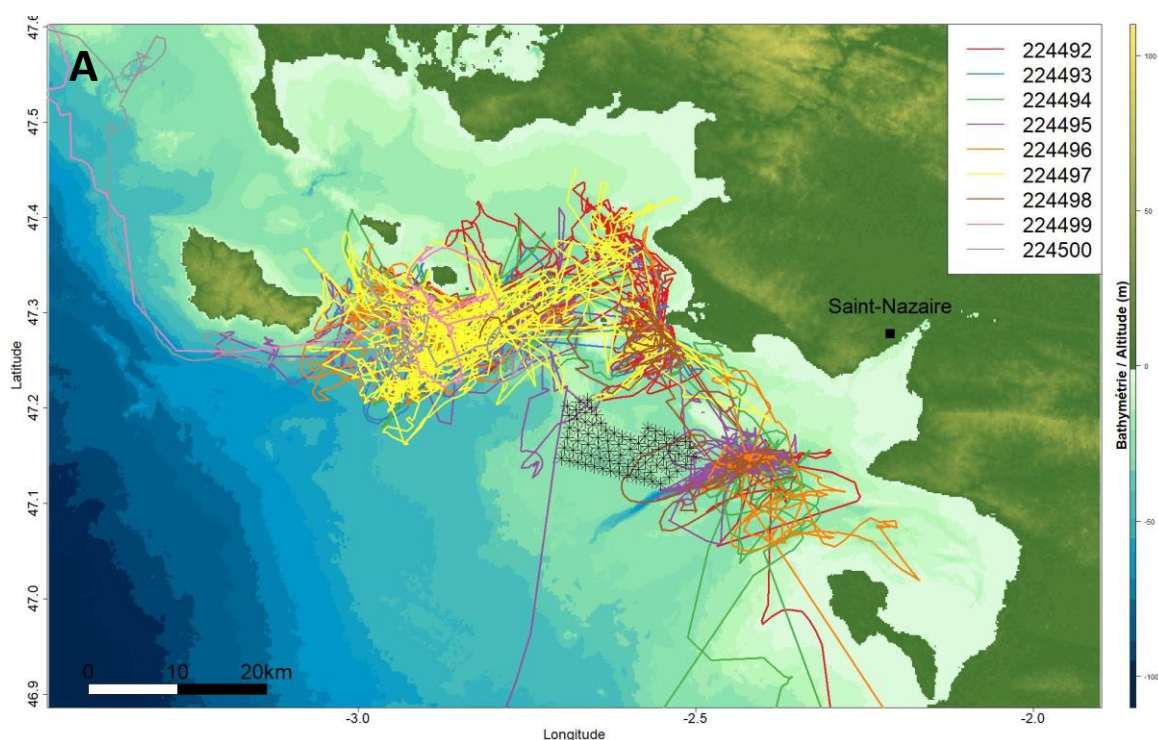
3. La répartition spatiale du puffin des Baléares

3.1 Bilan des déplacements des puffins des Baléares

Les puffins ont été suivis en moyenne pendant 30 jours, avec un minimum de 9 jours et un maximum de 45 jours (Tableau 1). A noter qu'une balise n'a pas fonctionné. Certains individus sont restés dans le Mor Braz pendant tout leur suivi alors que d'autres se sont dispersés le long du littoral Atlantique/Manche (Figure 3). Plusieurs zones de forte utilisation ont été mises en évidence : îles Anglo-Normandes, île d'Ouessant, archipel des Glénan, île de Groix, Mor Braz, embouchure de la Loire, côte vendéenne/île d'Yeu, île d'Oléron, côte Basco-Landaise. Deux trajets migratoires pré-nuptiaux complets ont été enregistrés, les deux individus étant retournés en Méditerranée jusqu'aux Baléares, avant de se déplacer à nouveau vers les côtes françaises et espagnoles (Figure 3).

A noter que les suivis ont permis de documenter pour la première fois 2 comportements (individuels) bien spécifiques :

- La fréquentation de plusieurs secteurs distincts au cours d'un même estivage (notamment l'individu #224494 qui a fréquenté successivement le Mor Braz, l'estuaire de la Loire externe, la côte vendéenne, à nouveau le Mor Braz et l'estuaire de la Loire, avant d'entamer sa migration retour en faisant halte sur les secteurs d'Oléron puis de la côte landaise)
- La fréquentation (en transit) d'un parc éolien en mer, notamment les individus #224495 et #224498 qui ont traversé la ferme éolienne de St-Nazaire au milieu des turbines déjà érigées.



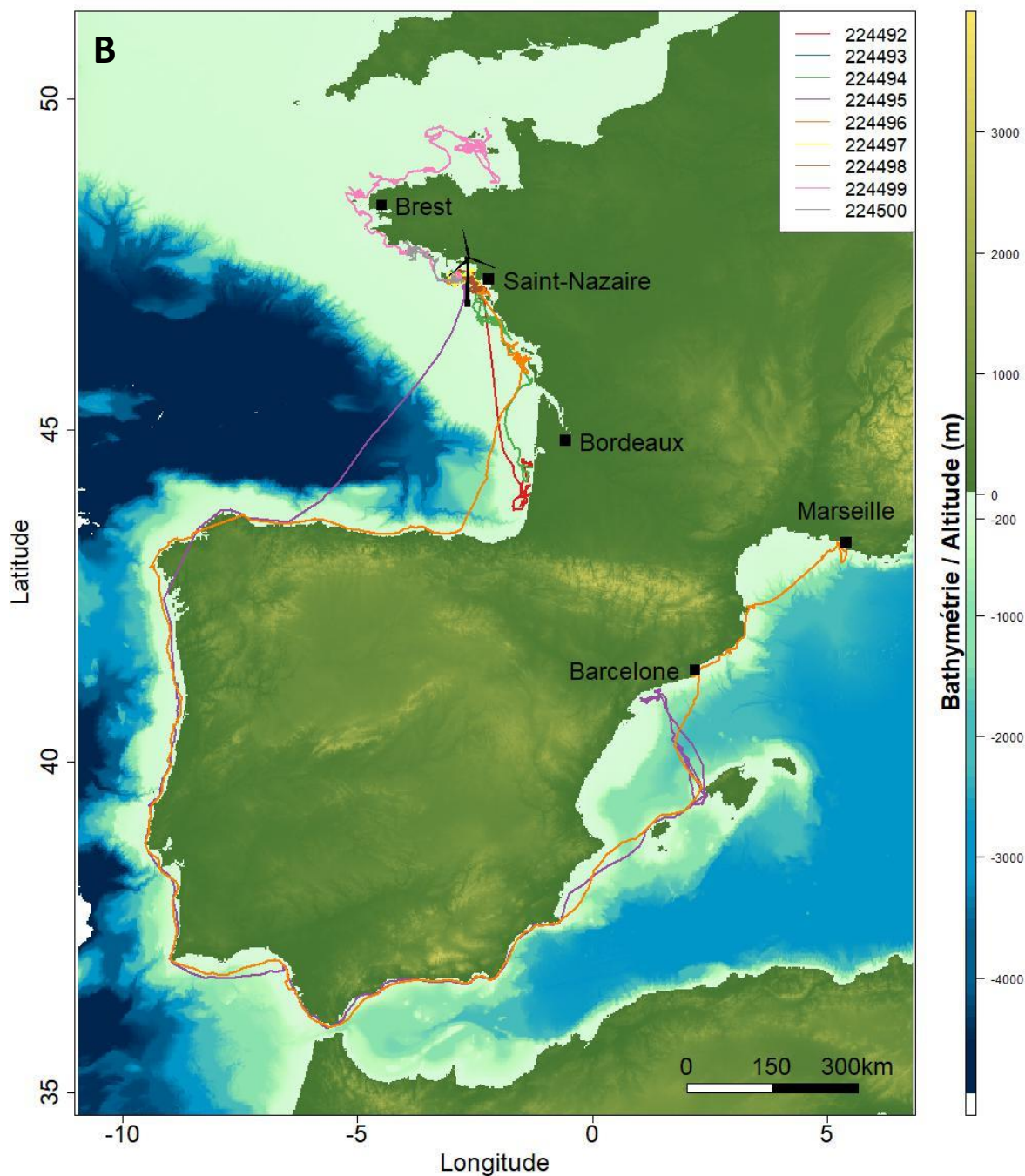


Figure 3. Cartographie des trajets des puffins des Baléares capturés dans le Mor Braz en août 2022. **A** : Distribution dans la principale zone d'intérêt le Mor Braz. Les 80 turbines du parc éolien en mer de Saint-Nazaire sont représentées par des étoiles. **B** : Distribution globale des puffins le long des côtes atlantiques françaises. La turbine représente l'emplacement du parc éolien offshore de Saint-Nazaire.

3.2 Utilisation de l'espace

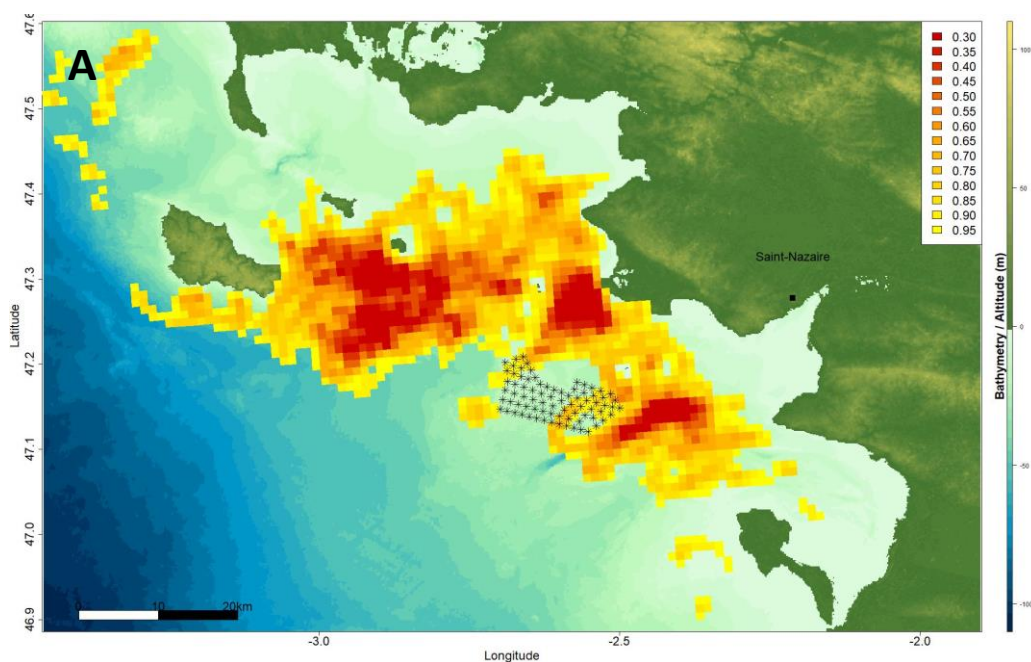
3.2.1 Méthodologie

Afin de déterminer les zones à forte densité d'individus, nous avons estimé la distribution d'utilisation (UD) des puffins en utilisant la méthode du *biased random bridge* (BRB, Benhamou 2011). La méthode du BRB permet de considérer l'autocorrélation spatio-temporelle des données pour un même individu. Nous avons considéré que les données GPS sont indépendantes entre chaque individu et avons estimé un UD par individu. Nous avons finalement obtenu un UD moyen pour la population en faisant la moyenne des neuf UD individuels. Chaque BRB individuel a été paramétré avec les critères suivants : Tmax = 3700 secondes (temps entre deux localisations pour qu'elles soient considérées indépendantes), Lmin = 50 m (distance minimum pour qu'un individu soit considéré comme s'étant déplacé). Nous avons utilisé une grille avec une maille 1000 x 1000 m pour la zone restreinte du Mor Braz et un paramètre de lissage, hmin, de 500 m. Nous avons utilisé une grille avec une maille 5000 x 5000 m pour l'ensemble du littoral atlantique français et un hmin = 2000 m. L'UD a été modélisée avec le package *adehabitatHR* (Calenge 2006) pour R (R Development Core Team 2022).

3.2.2 Résultats

Dans le secteur du Mor Braz, les puffins des Baléares fréquentent essentiellement la zone située entre Belle-Île-en-Mer, le sud de l'île-d'Houat et le sud-est de l'île d'Hoedic, la zone très côtière de la pointe du Croisic et la zone du panache de la Loire au large de la Plaine-sur-Mer (Figure 4A). Le parc éolien offshore de Saint-Nazaire est largement évité par les puffins des Baléares, bien que les puffins fréquentent sa périphérie interne, et certains individus traversent le parc éolien (Figures 3A, Figure 4A). A noter que la zone du parc éolien (le banc de Guérande) était déjà une zone peu fréquentée par l'espèce avant sa construction, comme l'ont montré les études d'impact environnementales réalisées dans le cadre des autorisations de travaux.

Globalement, l'analyse de distribution d'utilisation révèle une utilisation très côtière et étendue du littoral atlantique français par les puffins des Baléares pendant la période estivale, allant du nord au sud, des îles Anglo-Normandes, île d'Ouessant, archipel des Glénan, île de Groix, Mor Braz, embouchure de la Loire, côte vendéenne/île d'Yeu, île d'Oléron, à la côte Basco-Landaise (Figure 4B). Cette répartition spatiale est essentiellement gouvernée par une très forte hétérogénéité inter-individuelle (Figure 3B).



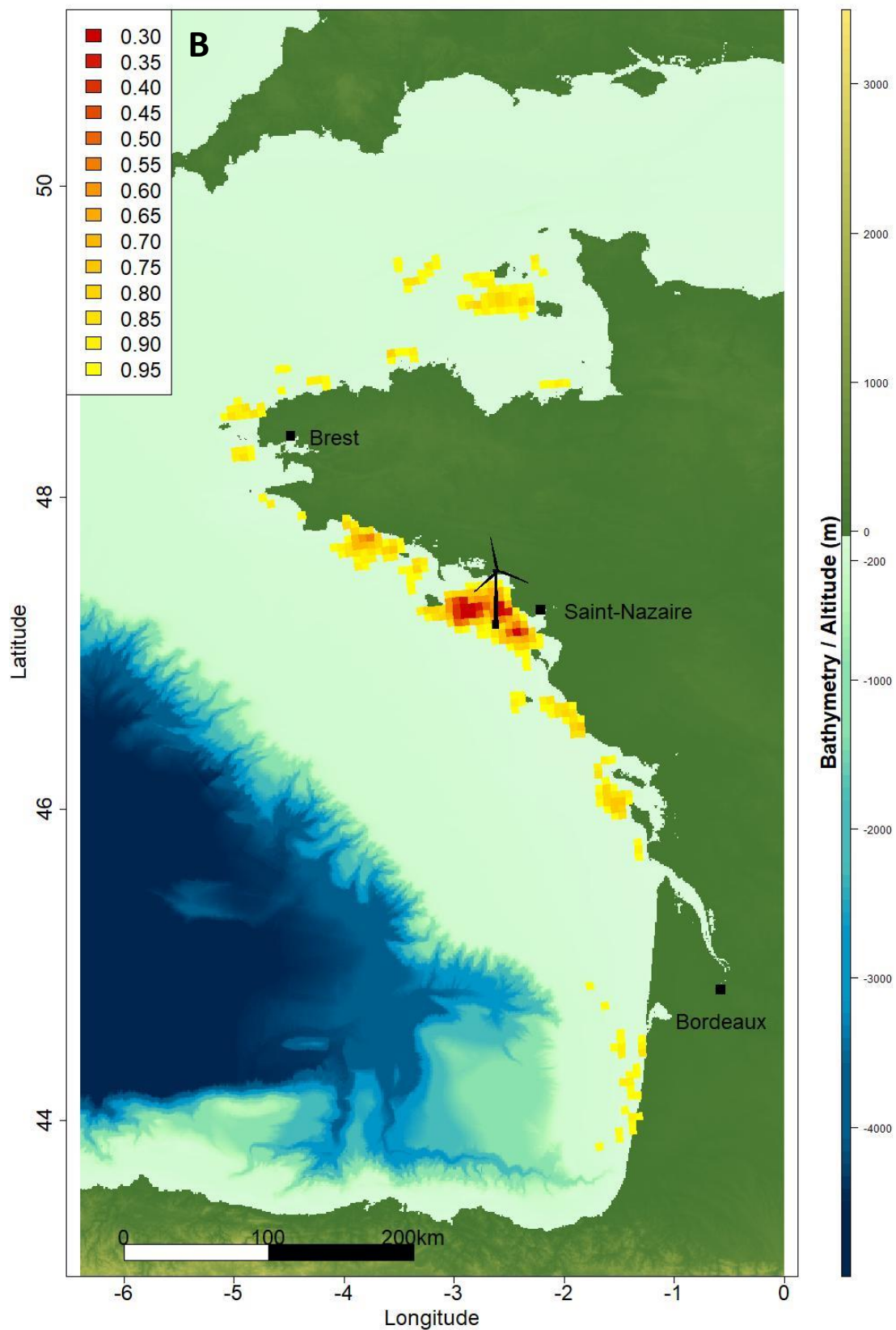


Figure 4. Distribution d'utilisation des puffins des Baléares en août/septembre 2022 (A) dans le Mor Braz et (B) le long du littoral atlantique français. Les 80 turbines du parc éolien offshore de Saint-Nazaire sont indiquées par des étoiles. La turbine indique l'emplacement du parc éolien offshore de Saint-Nazaire.

4. Comportements en mer des puffins

4.1 Identification des phases comportementales

Nous avons identifié les différents comportements des puffins en mer lors de la période inter-nuptiale le long des côtes atlantiques françaises à partir des données GPS des oiseaux. Pour cette analyse, nous avons éliminé les données GPS des oiseaux lors de leur trajet migratoire vers la Méditerranée, soit après le 2022-09-04 à 05:40:00 pour l'individu #224493 et après le 2022-09-15 à 05:30:00 pour les individus #224495 et #224496.

Nous avons distingué trois états comportementaux en utilisant des modèles de Markov cachés (« hidden Markov models », HMM). Nous avons modélisé les HMMs avec le package *momentuHMM* (McClintock & Michelot 2018) pour R (R Development Core Team 2022). Nous avons utilisé la longueur du pas et l'angle de rotation pour discriminer les différents états comportementaux des puffins. Nous avons considéré une distribution Gamma pour les longueurs de pas et une distribution Von Mises pour la distribution des angles de rotation. Nous avons utilisé un intervalle de temps fixe de 10 min entre deux localisations. Cependant, les paramètres des localisations (longueur de pas et angle de rotation) calculés à partir de données interpolées ont été fixés à NA. En effet, les HMMs à trois états basés sur des trajets avec des portions interpolées trop longues ou trop fréquentes (avec la fonction *crawlWrap*) produisent des estimés biaisés, avec notamment les données interpolées qui constituent, faussement, un état comportemental (cf. recommandations de McClintock).

Nous avons utilisé une approche en deux étapes, en commençant avec un modèle simple sans covariable. Les valeurs des paramètres initiaux des HMMs, i.e., moyennes et déviations standards des longueurs de pas et moyennes et concentrations des angles de rotation pour les trois états comportementaux ont été définies à partir du meilleur ajustement parmi 20 itérations, i.e., l'ajustement minimisant le « negative log-likelihood ». Dans un deuxième temps, nous avons réajusté les HMMs en incluant un effet de l'heure de la journée sur les probabilités de transition entre états. Pour cela nous avons spécifié l'option : `formula = ~cosinor(hour, period = 24)` dans le modèle, et sommes repartis des meilleures valeurs des paramètres initiaux trouvées à l'étape 1. Avec ce même cadre de travail, nous avons modélisé les HMMs en utilisant soit un modèle par individu (i.e., neuf modèles), soit un modèle populationnel combinant les neuf individus.

4.2 Les phases comportementales en mer

Les HMMs donnent des résultats assez similaires entre les individus, hormis pour le puffin #224499 qui a un comportement différent des autres puffins (Figure 5 et Tableau 3) et qui s'est déplacé vers les îles Anglo-Normandes (Figure 3B). Les trois états comportementaux identifiés par les HMMs sont :

- état 1 : faible vitesse (moyenne populationnelle 95m/10min, soit 0,57 km/h) et directionnalité modérément concentrée,
- état 2 : vitesse modérée (1,36 km/h) et directionnalité avec une concentration élevée,
- état 3 : vitesse élevée (5,86 km/h) et directionnalité avec une faible concentration.

En inspectant visuellement ces trois états projetés spatialement (Figure 6), on en conclut que les états correspondent respectivement à :

- état 1 : repos/alimentation à la surface de l'eau avec une faible dérive, c.-à-d. dans des conditions de faible vélocité du courant,
- état 2 : repos/alimentation à la surface de l'eau avec une dérive rapide, c.-à-d. dans des conditions de forte vélocité du courant,
- état 3 : vol de transit.

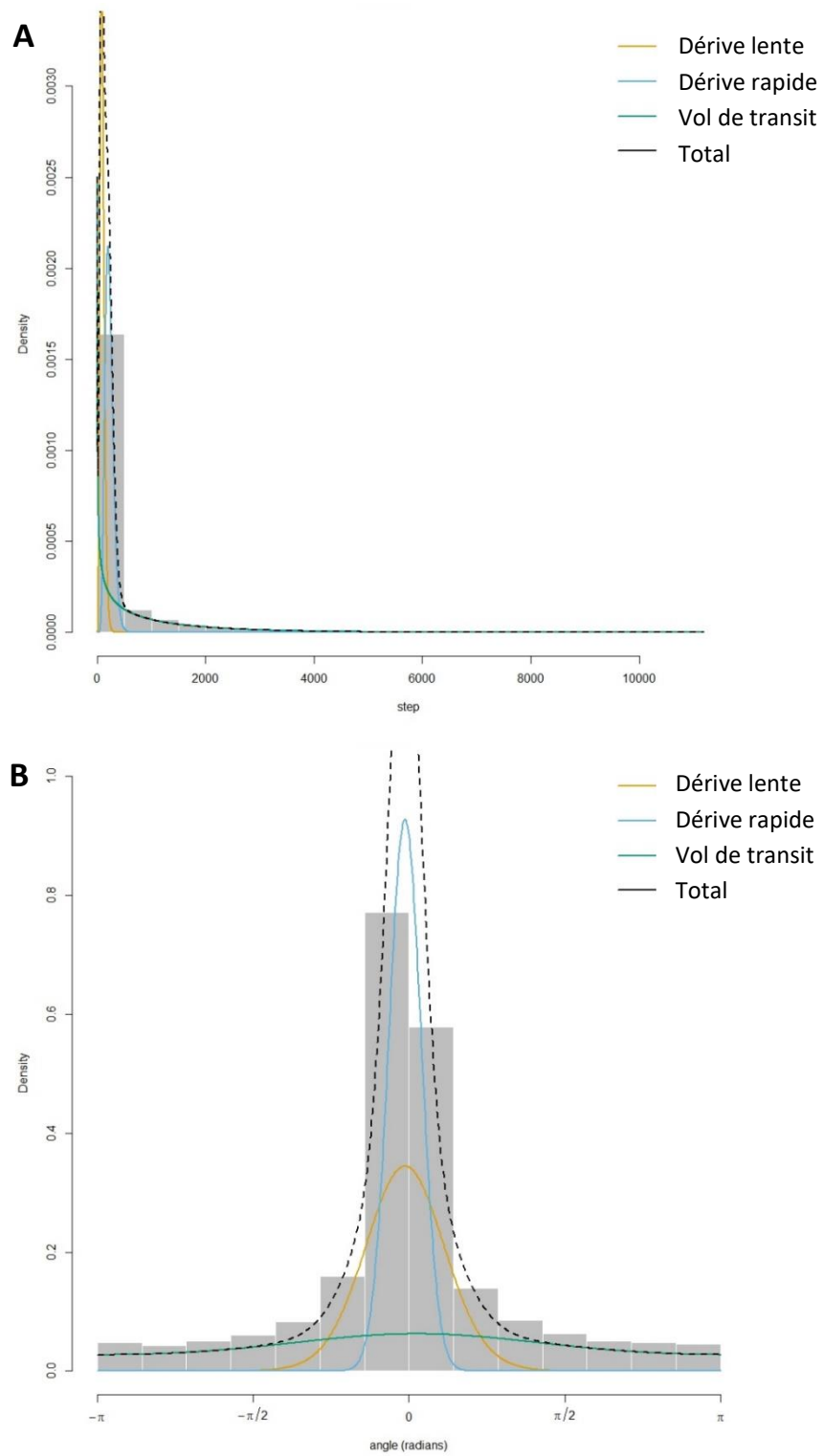


Figure 5. Distributions (A) des longueurs de pas (m) et (B) des angles de rotation (rad) pour chaque état comportemental.

Tableau 3. Paramètres des déplacements estimés avec des modèles de Markov cachés au niveau individuel et populationnel, moyenne de la longueur du pas (SL, m) avec sa déviation standard (SD) et moyenne de l'angle de rotation (TA, rad) avec sa concentration (ϕ), pour chaque état comportemental pour les puffins des Baléares pendant l'été 2022.

Individu	Dérive lente		Dérive rapide		Transit	
	SL \pm SD	TA (ϕ)	SL \pm SD	TA (ϕ)	SL \pm SD	TA (ϕ)
<i>Modèle individuel</i>						
224492	97 \pm 40	-0.1 (13.5)	240 \pm 75	-0.1 (66.0)	831 \pm 1150	-0.0 (0.4)
224493	90 \pm 34	-0.0 (6.1)	198 \pm 58	-0.1 (21.5)	612 \pm 847	0.5 (0.2)
224494	73 \pm 37	-0.1 (2.1)	179 \pm 52	-0.1 (28.6)	1331 \pm 1711	0.2 (0.6)
224495	93 \pm 44	0.1 (2.8)	241 \pm 84	-0.1 (31.7)	1155 \pm 1430	0.2 (0.2)
224496	134 \pm 50	-0.1 (12.8)	300 \pm 92	-0.1 (68.3)	909 \pm 1266	0.1 (0.5)
224497	102 \pm 45	-0.1 (5.7)	241 \pm 84	-0.1 (34.2)	954 \pm 1285	0.3 (0.2)
224498	122 \pm 45	-0.1 (15.0)	256 \pm 69	-0.1 (38.2)	559 \pm 670	-0.1 (0.6)
224499	371 \pm 243	-0.1 (66.8)	521 \pm 529	-0.1 (0.8)	2699 \pm 2557	0.1 (1.3)
224500	83 \pm 36	-0.1 (3.6)	193 \pm 64	-0.1 (22.4)	983 \pm 1324	0.1 (0.4)
<i>Modèle populationnel</i>	96 \pm 40	-0.1 (6.4)	226 \pm 75	-0.1 (37.6)	976 \pm 1305	0.1 (0.4)

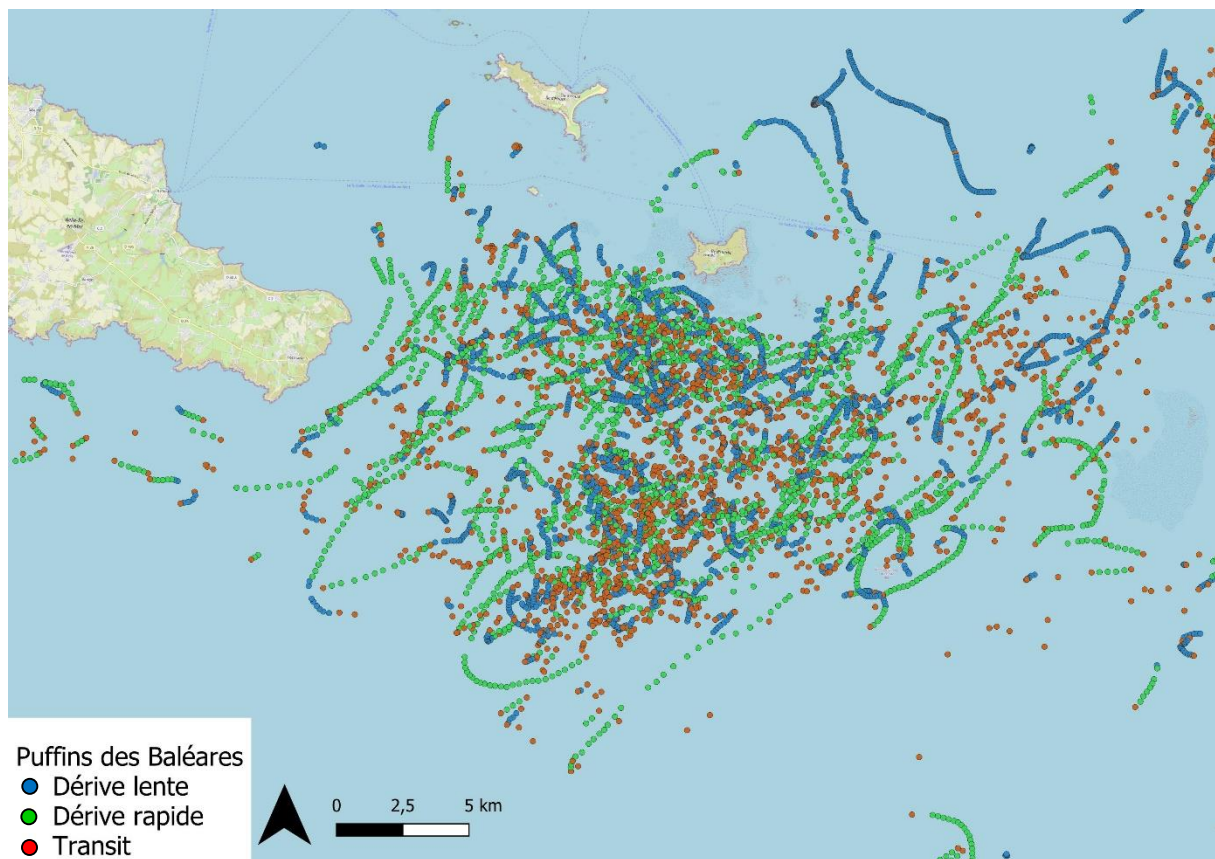


Figure 6. Illustration des trois états comportementaux des puffins des Baléares identifiés avec le modèle de Markov caché au niveau populationnel dans le secteur du Mor Braz en 2022.

D'après le modèle populationnel, on observe une dynamique circadienne dans le comportement des puffins des Baléares (Figure 7). La nuit, les oiseaux sont principalement posés sur l'eau et dérivent, avec une probabilité maximum d'environ 0,75 vers 01h d'être en dérive lente ou rapide. Ainsi, pendant la nuit, les puffins passent peu de leur temps à voler avec une probabilité minimum de 0,25 vers 01h d'être en transit. A contrario, pendant la journée, les puffins deviennent de plus en plus actifs et la probabilité d'être en vol de transit atteint une probabilité maximum d'environ 0,45 vers 13h, pour ensuite diminuer. La journée, les puffins passent le reste de leur temps posé sur l'eau en repos ou en alimentation à la dérive avec une probabilité minimum d'environ 0,55 vers 13h d'être dans un état de dérive lente ou rapide. Ce patron observé au niveau populationnel est également présent au niveau individuel, la plupart des puffins adoptant ce rythme circadien, avec un pic de la probabilité d'être en vol de transit plus ou moins important en début d'après-midi (Figure 8).

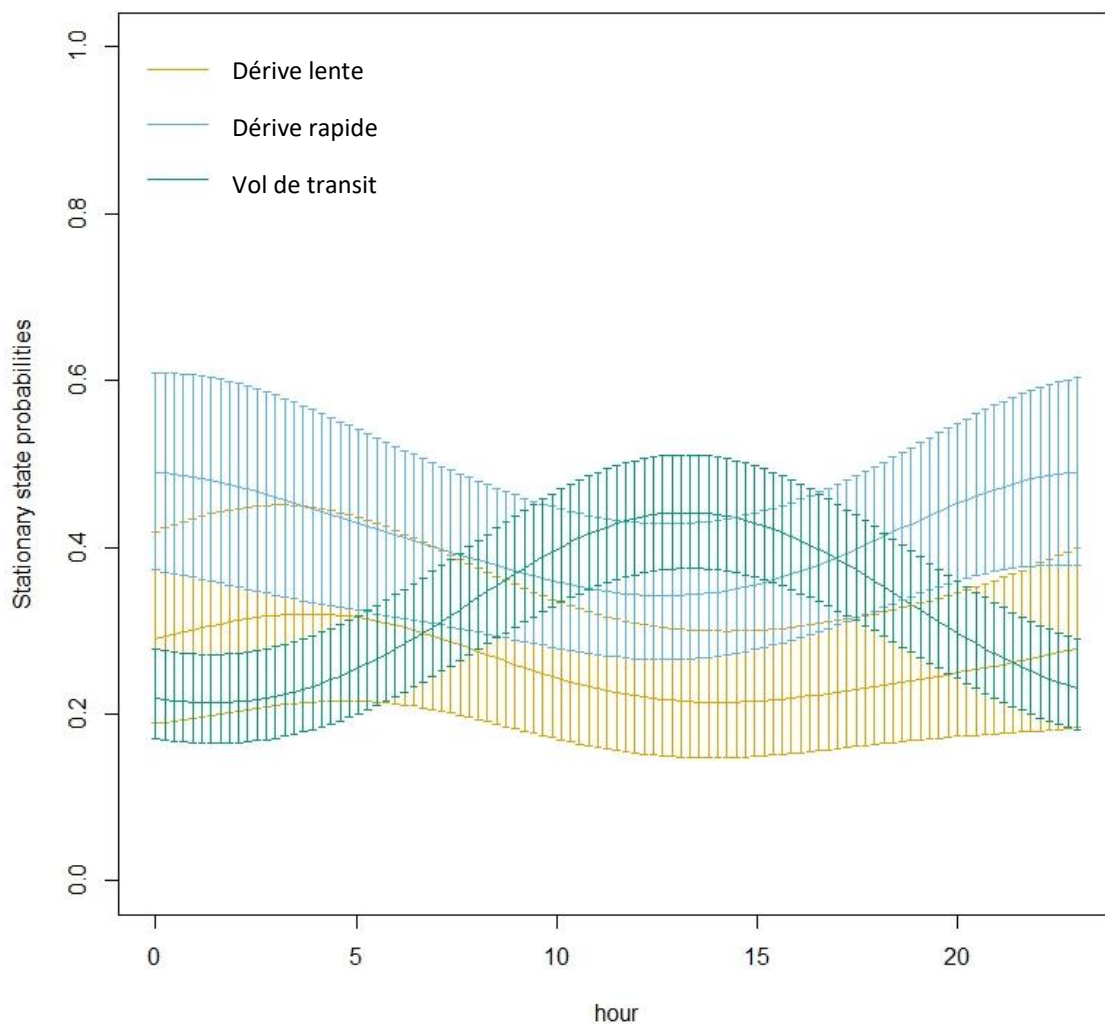
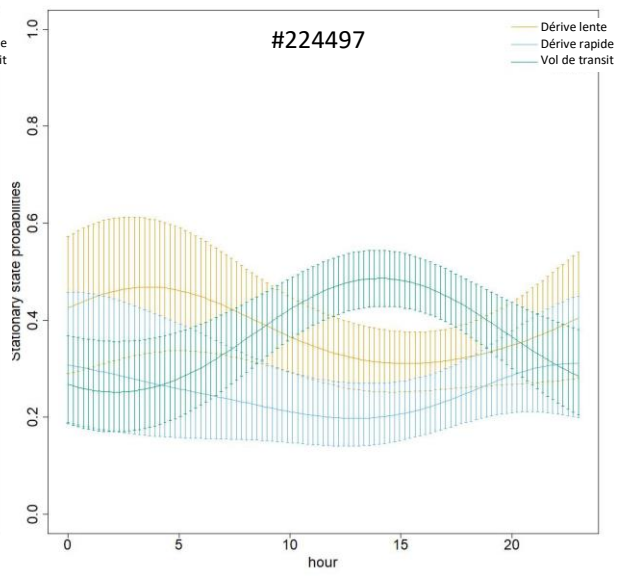
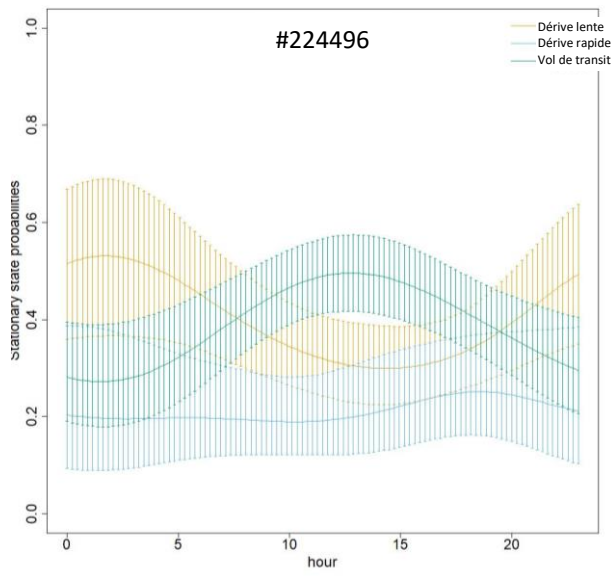
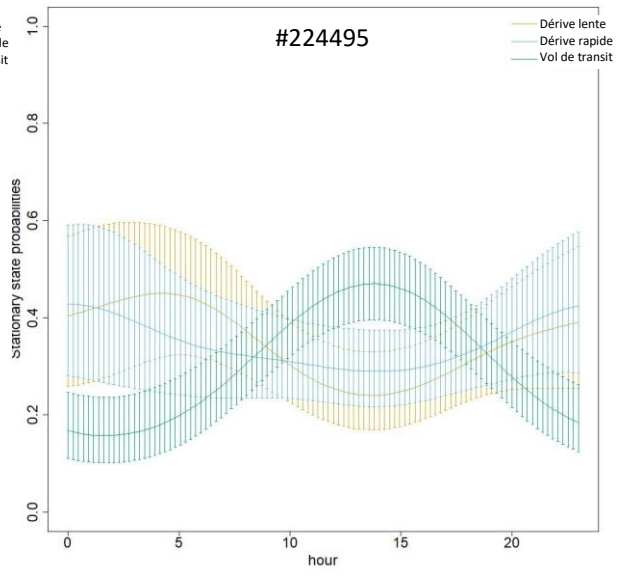
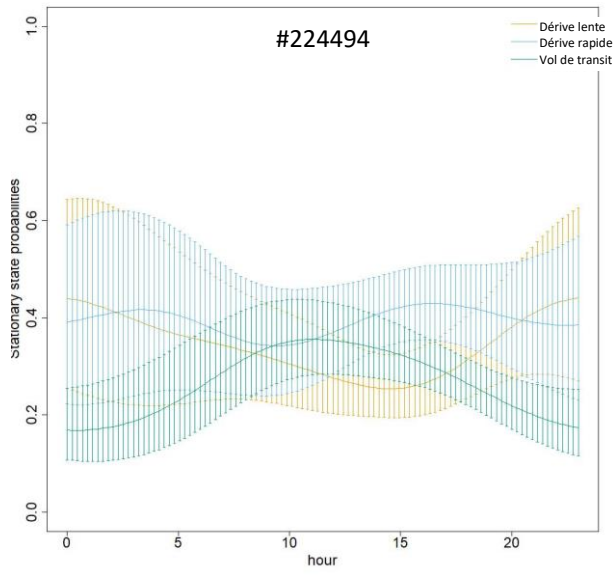
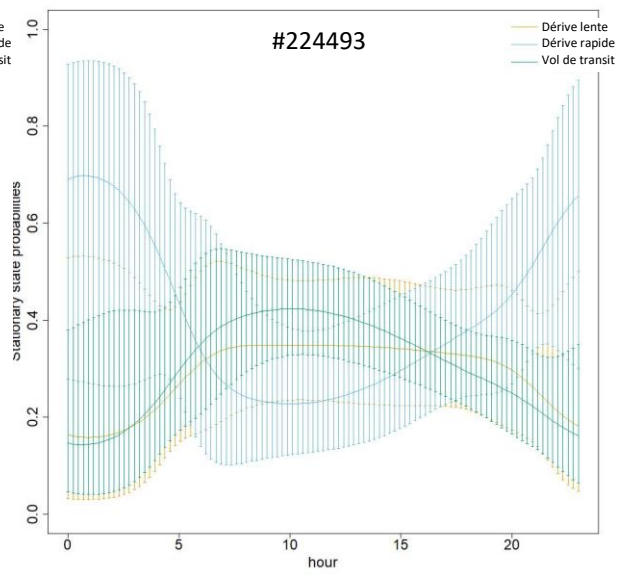
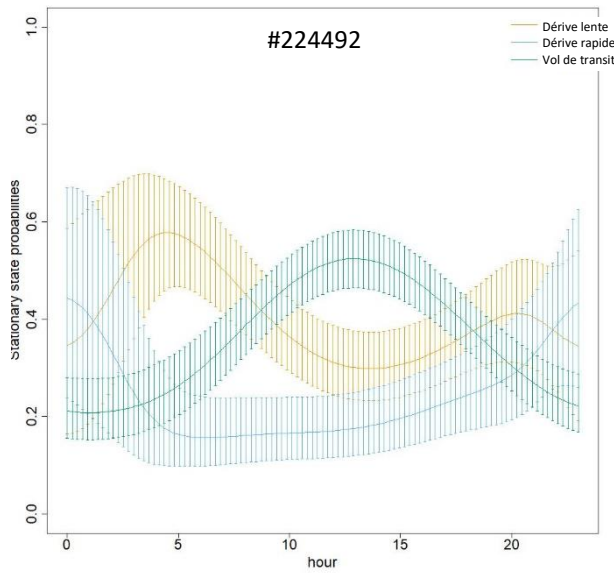


Figure 7. Distribution des probabilités des états stationnaires pour chaque heure de la journée, estimé avec le modèle au niveau populationnel.



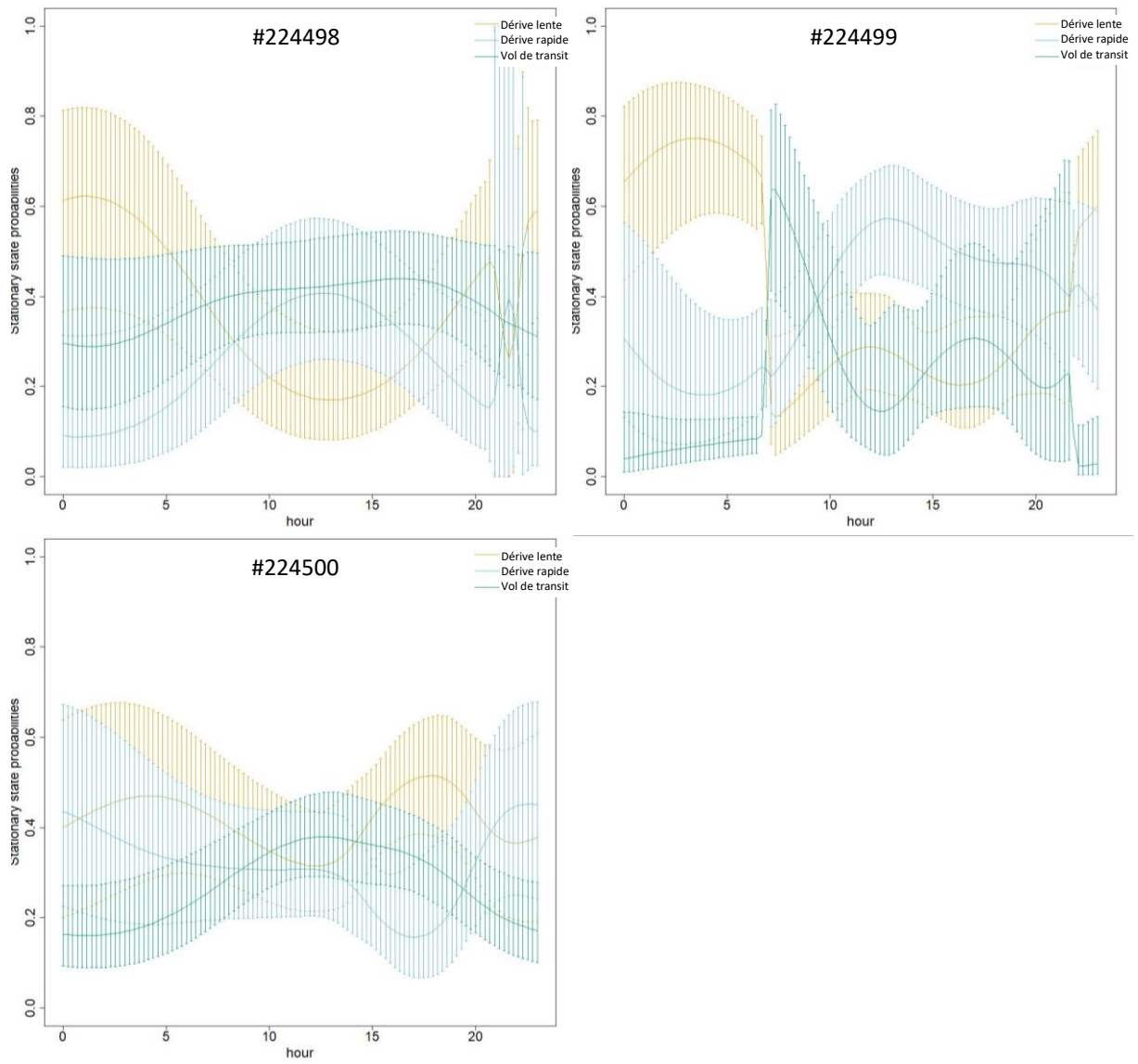


Figure 8. Distribution des probabilités des états stationnaires pour chaque individu et chaque heure de la journée, estimé avec les modèles au niveau individuel.

4.3 Budget d'activités

D'après l'identification des différents comportements, les puffins passent en moyenne 27% de leur temps en vol et 73% posés à la surface de l'eau pour se reposer ou s'alimenter (Tableau 4). On observe une certaine variation entre les individus, avec un temps passé en vol allant de 11,9% à 29,7% selon les puffins (Tableau 4). Dans notre étude, les localisations sont principalement collectées toutes les 10 min la journée et toutes les heures pendant la nuit, et le budget d'activité présenté ici représente plutôt le comportement des puffins pendant la journée.

Tableau 4. Bilan du budget d'activité par individu et au niveau de la population des puffins des Baléares pendant l'été 2022.

	Dérive lente	Dérive rapide	Transit
<i>Niveau individuel</i>			
224492	48.3%	25.5%	26.2%
224493	23.2%	53.0%	23.8%
224494	23.4%	64.7%	11.9%
224495	36.2%	41.3%	22.6%
224496	55.3%	15.0%	29.7%
224497	50.0%	30.9%	19.1%
224498	43.8%	28.3%	27.9%
224499	48.1%	25.1%	26.8%
224500	46.8%	32.8%	20.3%
<i>Niveau populationnel</i>	34.8%	38.1%	27.1%

5. Hauteur de vol du puffin des Baléares

5.1 Le modèle espace-états

Nous avons utilisé un modèle espace-états (*state-space model*, SSM) dans un cadre Bayésien suggéré par Ross-Smith et al. (2016) pour corriger les altitudes mesurées par GPS sur les oiseaux. Le SSM considère chaque enregistrement d'altitude GPS comme une observation avec une erreur associée. Le SSM modélise explicitement la vraie distribution des altitudes et le processus d'observation avec son erreur.

Pour chaque oiseau, nous avons considéré que la vraie distribution des altitudes dépendait de l'état comportemental de l'oiseau. Pour chaque état, nous avons considéré que la distribution d'altitude suivait une distribution gamma (Johnston et al. 2014, Ross-Smith et al. 2016). Les distributions gamma sont définies par deux paramètres k et θ qui affectent respectivement la forme et l'échelle de la distribution. Nous avons considéré un effet aléatoire individuel sur le paramètre k , permettant des préférences individuelles de hauteur. Le modèle de distribution des altitudes était :

$$\text{alt}_{i,j} \sim \Gamma(k_{i,j}, \theta_j),$$

avec $\text{alt}_{i,j}$ l'altitude de l'oiseau i dans l'état j (dérive lente, dérive rapide ou transit), et

$$k_{i,j} = \alpha_j + \psi_i,$$

$k_{i,j}$ le paramètre de forme de la distribution gamma pour l'oiseau i dans l'état j dépendant d'un intercept spécifique à l'état, α_j , et d'un effet aléatoire sur l'individu $\psi_i \sim N(0, \tau^2)$. Le paramètre d'échelle de la distribution gamma, θ_j , est spécifique à l'état j .

Nous avons considéré que l'erreur d'observation associée à la mesure d'altitude GPS variait avec la constellation des satellites disponibles au moment de la prise de la localisation GPS. Cette

erreur de mesure est en partie traduite par la valeur de la dilution horizontale de la précision du GPS (HDOP), avec une précision plus importante pour de faibles valeurs de HDOP. Comme Ross-Smith et al. 2016, nous avons considéré que le GPS introduit une erreur d'observation normalement distribuée (Figure 9) :

$$\text{obs}_n \sim N(\text{alt}_n, \sigma_{\text{obs},n}),$$

avec obs_n l'altitude mesurée par le GPS pour l'observation n , normalement distribuée autour de la vraie altitude pour l'observation n , alt_n , et

$$\sigma_{\text{obs},n} = \beta_0 + \beta_1 \text{hdop}_n$$

$\sigma_{\text{obs},n}$ la déviation standard du processus d'observation déterminé par l'intercept β_0 , et β_1 le coefficient de l'effet linéaire de hdop pour l'observation n .

Le SSM a été ajusté avec une méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (« Markov chain Monte Carlo », MCMC) avec le package *nimble* (de Valpine et al. 2017, de Valpine et al. 2022) pour R (R Development Core Team 2022). Nous avons utilisé des distributions peu informatives pour les priors : $\sim \text{dunif}(0,50)$ pour tous les priors, excepté $\sim \text{dgamma}(0.1,0.1)$ pour la déviation standard de l'effet aléatoire. Les valeurs initiales ont été tirées aléatoirement dans la distribution des priors. Nous avons utilisé dix chaînes, et réalisé 300000 itérations par chaîne en brûlant les 40000 premières itérations de chaque chaîne, et avec un *thin* de 10. La convergence de chaque paramètre a été estimée en considérant le facteur de réduction \hat{R} (Gelman & Rubin 1992).

Pour chaque état comportemental j , on peut en déduire, la moyenne de l'altitude $\mu_{\text{alt},j} = k_j \theta_j$ et sa variance $\sigma_{\text{alt},j}^2 = k_j \theta_j^2$.

5.2 Hauteur de vol

La distribution des mesures d'altitude GPS brutes pour chaque état comportemental suit, approximativement, une loi Gaussienne de moyenne 0 (Figure 9). Le SSM a correctement convergé avec $\hat{R} < 1,1$ pour la plupart des paramètres, excepté pour k et θ des deux états de dérive en surface. Cependant, comme attendu pour les deux états de dérive à la surface de l'eau, les traces des différentes chaînes conduisent toutes à la même conclusion avec des combinaisons de paramètres de forme et d'échelle signifiant des distributions d'altitudes similaires et d'altitude moyenne de 0,03 m (Figures 10 et 11). Le SSM a permis d'estimer une distribution gamma des hauteurs de vol en transit de paramètres $k = 0,34 \pm 0,02$ (\pm SD) et $\theta = 3,55 \pm 0,30$. On peut en déduire une moyenne $\mu_{\text{alt}} = 1,21$ m et une variance $\sigma_{\text{alt}}^2 = 4,30$ m (Tableau 4, Figure 11). L'estimation de l'erreur d'observation par le SSM varie de 7,05 à 55,47 m pour des valeurs de HDOP faibles (1) à fortes (10), respectivement. A noter, qu'un SSM considérant seulement l'état de transit donne les mêmes résultats.

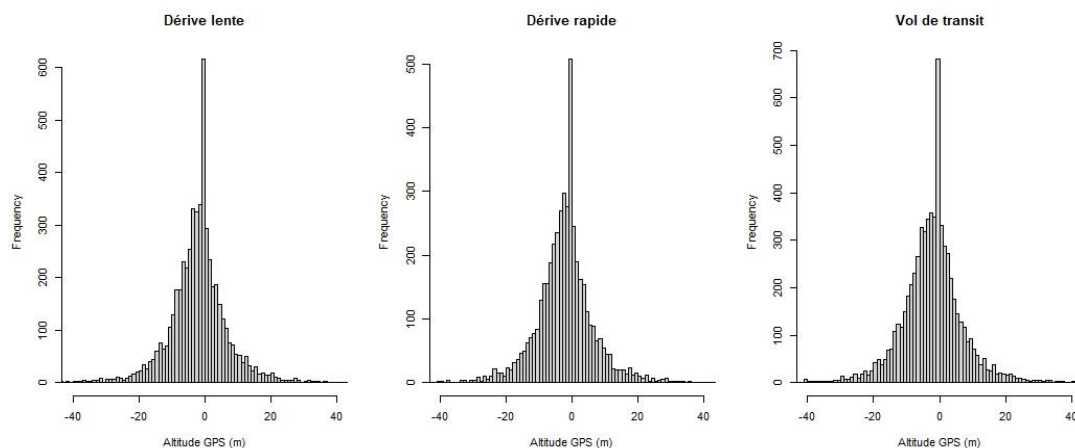


Figure 9. Distribution empirique des altitudes mesurées par GPS pour chaque état comportemental.

Tableau 4. Moyennes des estimations avec leur déviation standard (SD) pour les altitudes des puffins des Baléares en fonction de leur état comportemental, avec leur 95% *Bayesian credible interval* (CI) estimés par un modèle espace-état.

Paramètre	\hat{R}	Moyenne \pm SD	Inférieur CI	2.5% CI	Supérieur CI	97.5%
k hauteur en dérive lente	2.84	9.09 \pm 9.51	0.71		32.47	
k hauteur en dérive rapide	2.36	13.55 \pm 10.88	0.64		37.67	
k hauteur de vol en transit	1.06	0.34 \pm 0.02	0.31		0.38	
θ hauteur en dérive lente	1.85	4.1e-3 \pm 8.4e-3	6.6e-5		0.03	
θ hauteur en dérive rapide	1.81	2.4e-3 \pm 5.0e-3	1.2e-4		0.02	
θ hauteur de vol en transit	1.01	3.55 \pm 0.30	2.96		4.14	
τ la déviation standard de l'effet aléatoire individuel	1.05	2.6e-3 \pm 5.0e-3	1.9e-6		0.02	
Intercept β_0 pour σ_{obs}	1.00	1.67 \pm 0.27	1.14		2.20	
Coefficient β_1 de HDOP pour σ_{obs}	1.00	5.38 \pm 0.19	5.02		5.75	



Figure 10. Traces des 10 chaînes de Markov pour les neuf paramètres estimés dans le modèle espace-états.

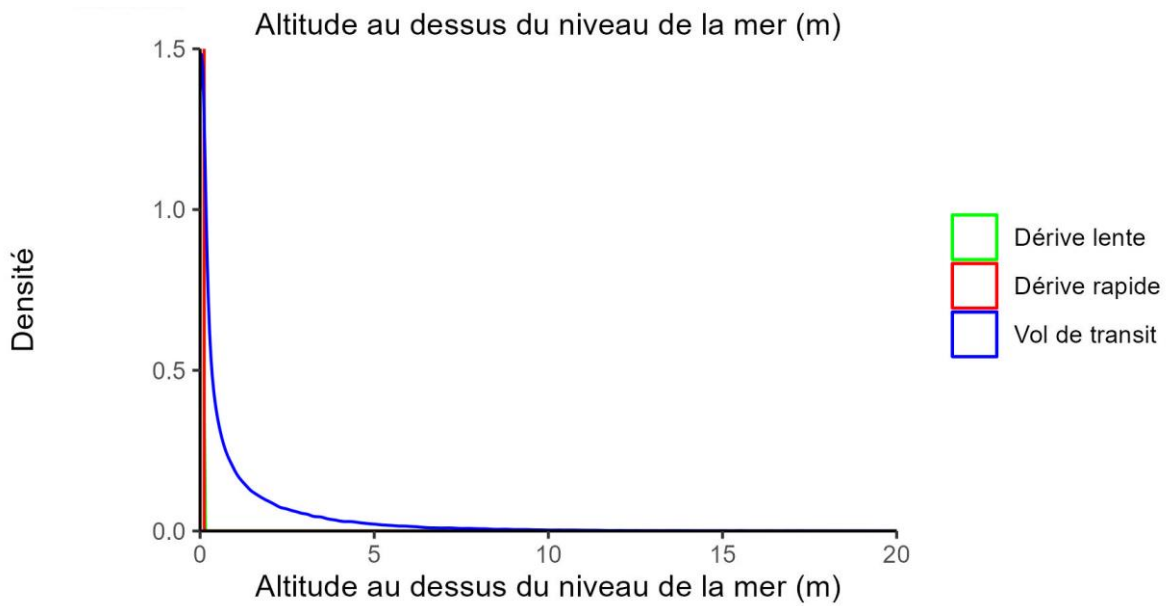


Figure 11. Distribution des altitudes dans les différents états comportementaux pour les puffins des Baléares, estimées avec un modèle espace-états.

6. Sélection d’habitat du puffin des Baléares

6.1 Méthode d’estimation de la sélection d’habitat

Nous avons caractérisé la sélection d’habitat des puffins, qui se définit comme une utilisation disproportionnée des caractéristiques de l’habitat par rapport à une utilisation attendue sous l’hypothèse nulle d’une absence de préférence (Johnson 1980, Manly et al. 2002). Nous avons modélisé la sélection d’habitat à fine échelle spatio-temporelle, au niveau du *pas*. Un *pas* est formé par la ligne droite entre deux localisations GPS consécutives prises à 1h d’intervalle (Figure 12). Comme pour l’analyse des états comportementaux, nous avons éliminé les données GPS des oiseaux lors de leur trajet migratoire vers la Méditerranée, soit après le 2022-09-04 à 05:40:00 pour l’individu #224493 et après le 2022-09-15 à 05:30:00 pour les individus #224495 et #224496.

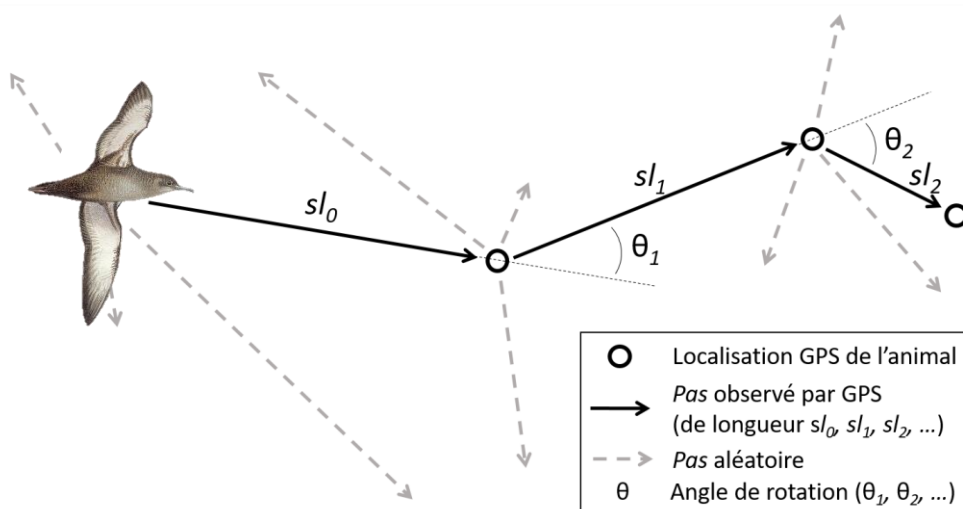


Figure 12. Exemple d’un trajet analysé avec une fonction de sélection de *pas* (adapté de Thurfjell et al. 2014 et dessin du puffin des Baléares de Killian Mullarney).

Le modèle de sélection d'habitat utilisé est une fonction de sélection de pas (« Integrated Step Selection Function », iSSF, Fortin et al. 2005, Forester et al. 2009, Thurfjell et al. 2014, Avgar et al. 2016, Signer et al. 2017). Un iSSF est modélisé avec une régression logistique conditionnelle qui compare les caractéristiques environnementales des *pas* observés (données GPS) avec celles de *pas* tirés aléatoirement. Dans un iSSF, chaque strate est définie par un *pas* observé pairé à 10 *pas* aléatoires, tous les *pas* d'une strate ayant le même point de départ (Figure 12). Un *pas* est caractérisé par sa longueur (sl) et son angle de rotation (θ , Figure 12). La longueur des *pas* aléatoires est générée à partir d'une distribution Gamma (Avgar et al. 2016), et l'angle de rotation des *pas* aléatoires est généré à partir d'une distribution Von Mises (Duchesne et al. 2015). Nous avons utilisé le package R *amt* (Signer et al. 2019) pour simuler les *pas* aléatoires et estimer les paramètres des iSSFs.

Nous avons estimé un iSSF par individu, avait la structure suivante :

$$\hat{w}(\mathbf{x}) = \exp(\beta_1 sl + \beta_2 \log(sl) + \beta_3 \cos(\theta) + \beta_4 \text{substrat} + \beta_5 \text{bathy} + \beta_6 \text{pente} + \beta_7 \text{sst} + \beta_8 \text{chla})$$

avec $\hat{w}(\mathbf{x})$ la chance (« odds ») qu'un *pas* soit choisi parmi ceux disponibles pour un animal i , β_1 et β_2 les coefficients d'ajustements des deux paramètres de la distribution Gamma des longueur de pas (sl), β_3 le coefficient d'ajustement du paramètre de dispersion de la distribution Von Mises des angles de rotation (θ), β_4 le coefficient de sélection pour le type de substrat à la fin du *pas* (vases à sables vaseux [la référence], sables, sédiments grossiers, sédiments mixtes, et roches et blocs rocheux ; EUSeaMap 2021 EMODnet, résolution 100m), β_5 le coefficient de sélection pour la bathymétrie à la fin du *pas* (en m ; Global Multi-Resolution Topography GMRT v4.1.1, résolution 100m), β_6 le coefficient de sélection pour la pente du fond à la fin du *pas* (en °), β_7 le coefficient de sélection pour la température journalière de l'eau en surface à la fin du *pas* (sst, en °C ; High Resolution ODYSSEA L4 Sea Surface Temperature Analysis, résolution 0.02°, <https://doi.org/10.48670/moi-00152>), β_8 le coefficient de sélection pour la concentration en chlorophylle a journalière à la fin du *pas* (chla, en mg/m³ ; Atlantic Ocean Colour (Copernicus-GlobColour), Bio-Geo-Chemical, L4 (daily interpolated), résolution 1km, <https://doi.org/10.48670/moi-00289>). A noter que nous avons utilisé deux variables dynamiques sst et chla mises à jour quotidiennement.

Toutes les variables continues ont été centrées et réduites (sauf celles relatives au déplacement sl et θ). Les variables testées avaient une faible corrélation ($|r| < 0.36$), et nous n'avons pas détecté de forte colinéarité entre les variables dans les iSSFs (VIF < 2.6 pour toutes les variables en effet simple).

Nous avons évalué l'effet des variables au niveau populationnel en procédant en trois étapes : 1) l'évaluation des iSSFs pour chaque individu, 2) la prédiction de l'effet des variables pour chaque individu, et 3) l'estimation de la distribution moyenne populationnelle à partir des valeurs prédites au niveau individuel. Pour chaque variable et individu, la pertinence écologique de l'effet est représentée par la force de sélection relative (Avgar et al. 2017, Fieberg et al. 2021). La force de sélection relative permet une interprétation correcte de la magnitude des coefficients de sélection, conditionnellement à toutes les autres variables étant fixées (Avgar et al. 2017). Ainsi pour une température t , la sélection relative (SR) de t par rapport à la température de référence t_{ref} , est égale à $\exp(\beta_i(t-t_{ref}))$, avec β_i le coefficient de sélection pour la température. La SR est bornée entre 0 et +inf. Pour une variable donnée, une SR < 1 indique que l'individu évite les localisations avec cette caractéristique, par rapport à la valeur de référence de la variable testée. Au contraire, une SR > 1 indique que l'individu sélectionne les localisations avec cette caractéristique, par rapport à la valeur de référence de la variable testée. Une SR = 1 indique une absence de sélection (positive ou négative) de la variable par l'individu. Les SRs ont été calculées avec le package R *amt* (Signer et al. 2019). Ensuite, pour chaque variable, nous avons estimé la SR au niveau de la population comme la moyenne des SRs individuelles, pondérée par l'inverse de l'erreur standard des coefficients de sélection des iSSF individuels afin de propager l'erreur des modèles, ainsi que l'intervalle de confiance à 95%.

6.2 La sélection d'habitat

Le jeu de données pour l'analyse de sélection d'habitat comportait neuf puffins avec un nombre N de strates allant de 176 à 890 par individu (Tableau 5). La longueur des *pas* a une valeur médiane de 1061m (min = 11m, max = 52km), et un angle de rotation fortement centré sur 0 rad, indiquant des mouvements très directionnels (Figure 13).

Au niveau populationnel, les puffins des Baléares n'ont pas de sélection pour un substrat en particulier (Figure 14). Cependant quatre puffins évitent les fonds sableux et/ou à sédiments grossiers et l'individu #224499, qui s'est relocalisé vers les îles Anglo-Normandes, sélectionne des zones situées sur un substrat sableux, à sédiments grossiers ou rocheux (Figure 14, Tableau 5).

En général, les puffins sélectionnent des zones avec une profondeur intermédiaire d'environ 40m (Figure 15A), avec une faible pente d'environ 1° (Figure 15B), avec une température de surface située entre 18 et 19°C (Figure 15C), et avec une concentration en chlorophylle a située aux alentours de 10 mg/m^3 (Figure 15D). La variabilité inter-individuelle est assez réduite en ce qui concerne la bathymétrie et la relation non linéaire est significative pour six puffins sur neuf (Tableau 5). Les puffins sélectionnent des zones situées entre -60 et -15m selon les individus. Au contraire, l'effet de la pente ou de la température de surface n'est significatif pour aucun puffin (excepté l'effet de la température pour le puffin #224500, Tableau 5). Quatre puffins sur neuf recherchent des aires avec une concentration en chlorophylle a avec des valeurs situées entre 5 et 20 mg/m^3 (Figure 15D, Tableau 5).

Il est possible que l'absence d'effet de certaines variables environnementales au niveau individuel soit lié à la fine échelle spatiale de notre analyse au regard de leur forte autocorrélation spatiale à cette échelle. Notamment, le modèle d'habitat précédemment établi dans le cadre du PNA, a démontré une forte relation entre l'abondance des puffins et la production primaire (Le Bras et al. 2019).

Il serait pertinent de compléter notre étude de sélection d'habitat à fine échelle (iSSF) avec une analyse des facteurs écologiques gouvernant la répartition spatiale du puffin des Baléares à large échelle, au niveau de la façade Atlantique/Manche. Cela pourrait se faire en réalisant un modèle de fonction de sélection de ressources (RSF, Manly et al. 2002), estimant non plus la disponibilité localement, mais estimant la disponibilité le long de la façade Atlantique/Manche via un semi de points disponibles.

Tableau 5. Bilan de la sélection d'habitat du puffin des Baléares au niveau individuel, estimée avec un modèle de sélection de pas (iSSF). Le (+) indique une sélection, le (-) indique un évitement. Les signes en gras sont significatifs à $\alpha = 0.05$. La bathymétrie, la pente, la SST et la CHLA ont été modélisées avec des splines et les 4 paramètres sont représentés (s1 à s4). Les paramètres de déplacement ne sont pas reportés.

	#224492	#224493	#224494	#224495	#224496	#224497	#224498	#224499	#224500
	N = 890	N = 283	N = 689	N = 504	N = 495	N = 628	N = 176	N = 341	N = 290
Sable	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Sédiments grossiers	-	+	-	-	+	+	-	+	-
Sédiments mixtes	+	+	-	-	+	+	-	+	-
Roches et blocs rocheux	-	+	-	-	+	-	-	+	-
Bathymetrie_s1	+	-	-	+	+	+	-	+	+
Bathymetrie_s2	+	-	-	-	+	+	-	+	+
Bathymetrie_s3	+	-	-	-	+	+	-	+	+
Bathymetrie_s4	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Pente_s1	+	+	-	-	-	+	+	-	+
Pente_s2	+	+	+	+	-	-	+	+	+
Pente_s3	+	-	+	+	-	+	-	-	-
Pente_s4	+	-	+	+	-	+	-	-	-
SST_s1	+	-	-	+	+	+	-	+	+
SST_s2	+	+	-	-	-	+	+	+	+
SST_s3	+	-	-	-	+	+	+	+	+
SST_s4	+	-	-	-	+	+	+	-	-
CHLA_s1	+	+	+	+	+	-	+	-	-
CHLA_s2	+	+	+	+	+	+	+	+	-
CHLA_s3	-	-	+	-	-	-	+	+	-
CHLA_s4	-	-	+	-	-	-	-	+	+

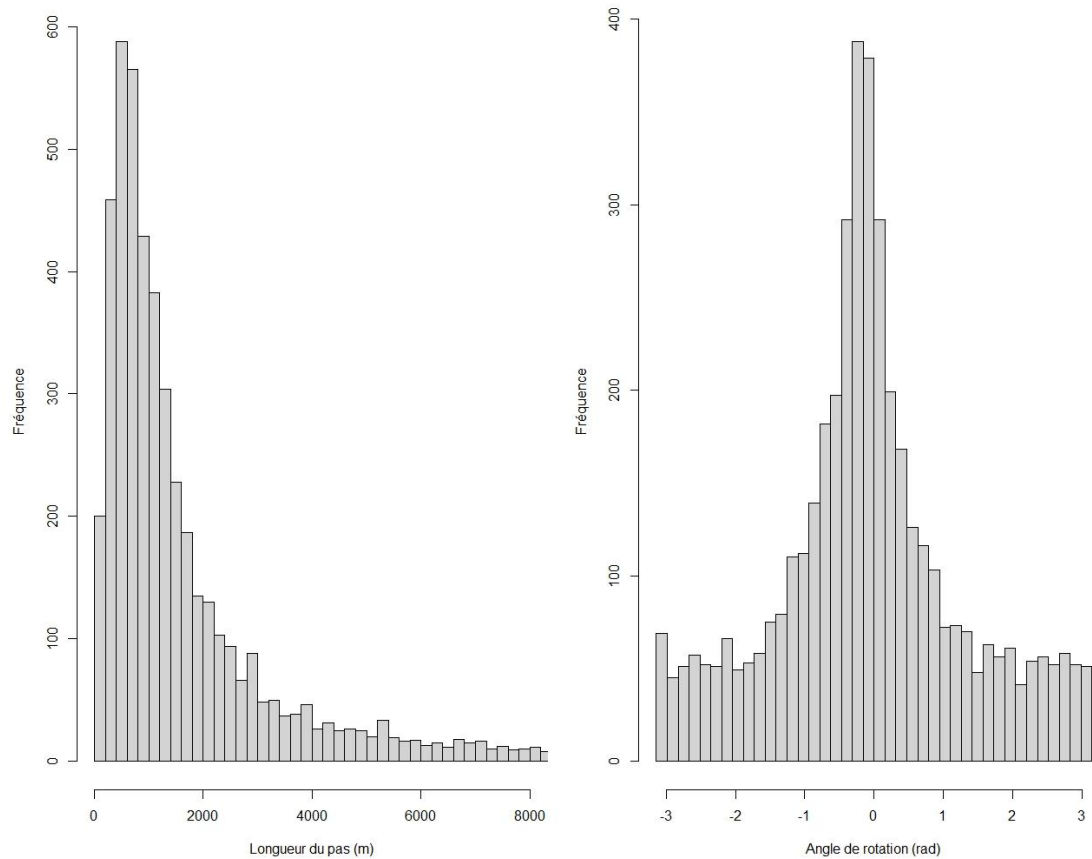


Figure 13. Distribution de la longueur des *pas* et de l'angle de rotation entre deux *pas* consécutifs. Un *pas* est définie par la ligne droite entre deux localisations consécutives prises à 1h d'intervalle.

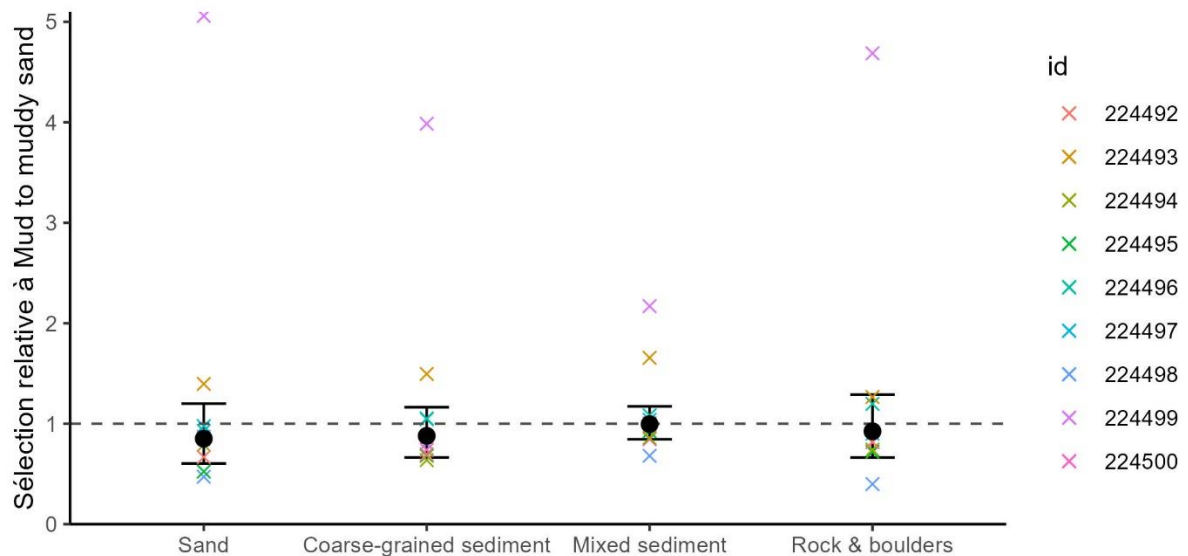


Figure 14. Sélection relative du puffin des Baléares le long du littoral atlantique français en fonction du substrat, estimée avec un modèle de sélection de pas (iSSF). La moyenne populationnelle (point noir) avec son 95% IC (barre d'erreur) et les estimations individuelles (croix colorée, une par individu) sont représentées. La ligne pointillée fine représente une absence de sélection ou d'évitement par rapport au substrat de référence vases à sables vaseux.

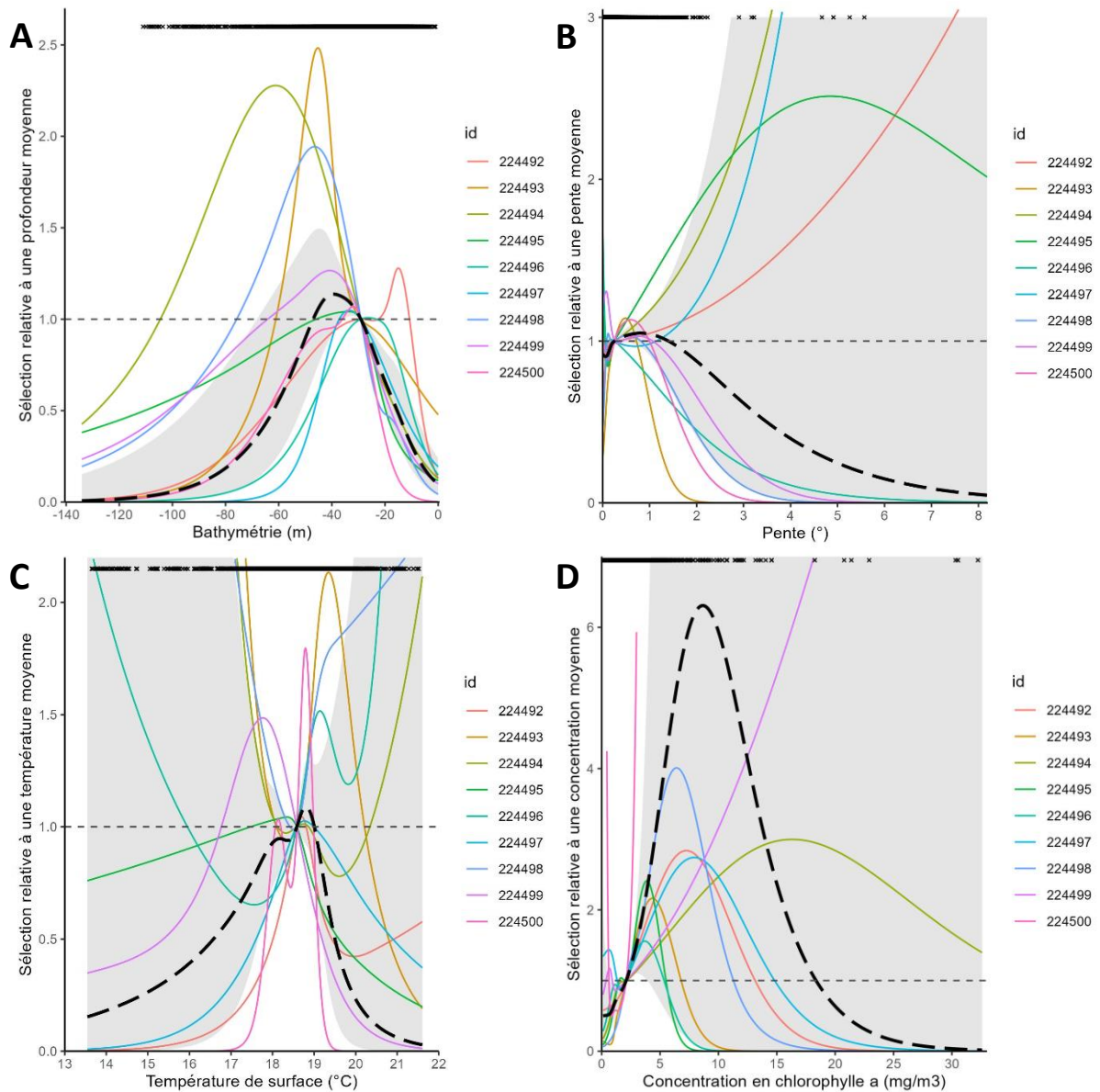


Figure 15. Sélection du puffin des Baléares le long du littoral atlantique français pour les différentes variables environnementales estimée avec un modèle de sélection de pas (iSSF). La moyenne populationnelle (ligne épaisse pointillée noire) avec son 95% IC (zone grisée) et les estimations individuelles (ligne colorée, une par individu) sont représentées. Les croix noires en haut indiquent la répartition des données observées. La ligne pointillée fine représente une absence de sélection ou d'évitement par rapport à la valeur de référence : -29m pour la bathymétrie, 0,2° pour la pente, 18,8°C pour la température de surface, et 2,1 mg/m³ pour la chlorophylle a.

7. Références

- Avgar T., Potts J. R., Lewis M. A. & Boyce M. S. 2016. Integrated step selection analysis: Bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, 7:619-630.
- Avgar T., Lele S. R., Keim J. L. & Boyce M. S. 2017. Relative selection strength: Quantifying effect size in habitat-and step-selection inference. *Ecology and Evolution*, 7:5322-5330.
- Benhamou S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLOS ONE*, 6:e14592
- Calenge C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197:516-519.
- Duchesne T., Fortin D. & Rivest L. P. 2015. Equivalence between step selection functions and biased correlated random walks for statistical inference on animal movement. *PLOS ONE*, 10:e0122947.
- Fieberg J., Signer J., Smith B. & Avgar T. 2021. A ‘How to’ guide for interpreting parameters in habitat-selection analyses. *Journal of Animal Ecology*, 90:1027-1043.
- Forester J. D., Im H. K. & Rathouz P. J. 2009. Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology*, 90:3554-3565.
- Fortin D., Beyer H. L., Boyce M. S., Smith D. W., Duchesne T. & Mao J. S. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in yellowstone national park. *Ecology*, 86:1320-1330.
- Gelman A. & Rubin D. B. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, 7:457-472.
- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61:65-71.
- Johnston A., Cook A. S. C. P., Wright L. J., Humphreys E. M. & Burton N. H. K. 2014. Modelling flight heights of marine birds to more accurately assess collision risk with offshore wind turbines. *Journal of Applied Ecology*, 51:31-41.
- 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.
- Manly B. F. J., McDonald L. L., Thomas D. L., McDonald T. L. & Erickson W. P. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- McClintock B. T. & Michelot T. 2018. momentuHMM : R package for generalized hidden Markov models of animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, 9:1518-1530.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R version 4.2.2. <https://www.R-project.org/>
- Ross-Smith V. H., Thaxter C. B., Masden E. A., Shamoun-Baranes J., Burton N. H. K., Wright L. J., Rehfisch M. M. & Johnston A. 2016. Modelling flight heights of lesser black-backed gulls and great skuas from GPS: a Bayesian approach. *Journal of Applied Ecology*, 53:1676-1685.
- Signer J., Fieberg J. & Avgar T. 2017. Estimating utilization distributions from fitted step-selection functions. *Ecosphere*, 8:e01771.
- Signer J., Fieberg J. & Avgar T. 2019. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, 9:880-890.

Thurfjell H., Ciuti S. & Boyce M. S. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, 2:4.

de Valpine P., Turek D, Paciorek C. J., Anderson-Bergman C., Temple Lang D. & Bodik R. 2017. Programming with models: writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 26:403-413.

de Valpine P., Paciorek C., Turek D., Michaud N., Anderson-Bergman C., Obermeyer F., Wehrhahn Cortes C., Rodríguez A., Temple Lang D. & Paganin S. 2022. NIMBLE: MCMC, Particle Filtering, and Programmable Hierarchical Modeling. R package version 0.13.1. doi:10.5281/zenodo.1211190.