



HAL
open science

Analyse multi-échelle de la réponse comportementale des oiseaux marins à la structuration spatiale de leur environnement pélagique

Alexandre Mousseigne

► **To cite this version:**

Alexandre Mousseigne. Analyse multi-échelle de la réponse comportementale des oiseaux marins à la structuration spatiale de leur environnement pélagique. Sciences agricoles. 2013. dumas-00881122

HAL Id: dumas-00881122

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-00881122>

Submitted on 14 Nov 2013

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

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



AGROCAMPUS OUEST
CFR Angers ou Rennes

65 rue de Saint-Brieuc
CS 84215
35042 Rennes Cedex



UMR EME
Avenue Jean Monnet
BP 171
34203 Sète Cedex France

Mémoire de Fin d'Etudes

**Diplôme d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences
Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage**

Année universitaire : **2012-2013**

Spécialisation : **Halieutique option Ressources et écosystèmes aquatiques**

**Analyse multi-échelle de la réponse comportementale des oiseaux
marins à la structuration spatiale de leur environnement pélagique**

Par : Alexandre MOUSSEIGNE

*Volet à renseigner par l'enseignant responsable de l'option/spécialisation**

Bon pour dépôt (version définitive)

Ou son représentant

Date ;/.../... Signature :

Autorisation de diffusion : Oui Non

Devant le jury :

Soutenu à Rennes le 11 Septembre 2013

Sous la présidence de : Etienne RIVOT

Maître de stage : Sophie BERTRAND (IRD) (Co-encadrant Ronan FABLET (Telecom Bretagne))

Enseignant référent : Etienne RIVOT (Pôle halieutique Agrocampus Ouest)

Autres membres du jury : Didier GASCUEL (Pôle halieutique Agrocampus Ouest), Verena TRENKEL (IFREMER)

"Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST".

Fiche de diffusion du mémoire

A remplir par l'auteur⁽¹⁾ avec le maître de stage.

Aucune confidentialité ne sera prise en compte si la durée n'en est pas précisée.

Préciser les limites de la confidentialité⁽²⁾ :

➤ Confidentialité absolue : oui non

(ni consultation, ni prêt)

↳ Si oui 1 an 5 ans 10 ans

➤ A l'issue de la période de confidentialité **ou** si le mémoire n'est pas confidentiel,

merci de renseigner les éléments suivants :

Référence bibliographique diffusable⁽³⁾ : oui non

Résumé diffusable : oui non

Mémoire consultable sur place : oui non

Reproduction autorisée du mémoire : oui non

Prêt autorisé du mémoire : oui non

.....

Diffusion de la version numérique : oui non

↳ Si oui, l'auteur⁽¹⁾ complète l'autorisation suivante :

Je soussigné(e) _____, propriétaire des droits de reproduction dudit résumé, autorise toutes les sources bibliographiques à le signaler et le publier.

Date :

Signature :

Rennes/Angers, le

Le maître de stage⁽⁴⁾,

L'auteur⁽¹⁾,

L'enseignant référent,

(1) auteur = étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(2) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation d'AGROCAMPUS OUEST s'engagent à respecter cette confidentialité.

(3) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/Option) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé.

(4) Signature et cachet de l'organisme.

Remerciements :

Je souhaite remercier Sophie Bertrand pour m'avoir fait découvrir sa passion pour la science. Merci pour m'avoir permis de réaliser ce stage et pour m'avoir accordé sa confiance tout au long de ce projet. Merci à toi Sophie pour tout le temps passé à répondre à mes multiples questions sur ce sujet de stage qui a été captivant. Merci aussi pour ta disponibilité et tes conseils. Je te remercie de m'avoir permis de voir et de faire des choses que très peu auront la chance de découvrir (j'ai encore des boucles, des oiseaux, des otaries et des tomates plein la tête). Je pense avoir vécu six mois avec une équipe pour qui la science n'est pas un métier mais une réelle passion. Pour cela, merci à tous. Merci à Arnaud Bertrand de m'avoir aidé au cours de ce stage. Merci à Ronan Fablet pour sa patience et sa disponibilité et surtout merci pour toutes ces boucles ! Merci à Rocio et Daniel pour m'avoir aidé avec ce logiciel « mystérieux » qu'est Matlab. Un grand merci à toute « la secta peruana » pour les diners, leur soutien et les bons moments passés ensemble et merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées lors de ce stage pour m'avoir permis de réaliser un stage agréable.

1.	Introduction	1
2.	Matériels et méthodes.....	3
2.1	Ecosystème côtier d'upwelling.....	3
2.2	Les oiseaux marins.....	3
2.3	Relations prédateurs-proies-environnement	4
2.4	Données GPS	5
2.5	Données TDR	6
2.6	Géométrie d'une trajectoire.....	6
2.7	Analyse des données GPS.....	8
	• Procédure de traitement des données : analyse en ondelettes	8
	• Les variables d'étude	11
2.8	Données acoustiques	11
2.9	Exploration des données.....	12
	• Statistiques par voyage	12
	• Statistiques par structure.....	13
3.	Résultats	15
3.1	Analyse en ondelettes.....	15
3.2	Statistiques de voyages	16
	• Durée et distance totales des voyages	16
	• Indices d'effort de fourragement.....	18
	• Détermination de la gamme d'échelles intermédiaires.....	19
	• Temps et distance passés dans les structures par voyage.....	19
3.3	Statistiques par structures	20
	• Effet de l'année sur l'effort de fourragement (temps et distance passés dans une structure rugueuse)	20
	• Effet du nombre de plongées sur l'effort de fourragement.....	20
	• Répartition des plongées dans les structures rugueuses pour la gamme d'échelles intermédiaires [1 ^{er} – 3 ^{ème} quartile des structures rugueuses]	20
3.4	Distribution des tailles de motifs et de structures	21
	• Echelle caractéristique des motifs à partir des rayons de courbure	21
	• Echelle caractéristique des structures rugueuses à partir des rayons d'ellipse .	23
	• Un comportement constant au cours du temps	23
	• Analyse de sensibilité à la résolution	24
3.5	Effet de la structuration physique de l'écosystème.....	25
	• Cohérence des échelles caractéristiques des structures physiques et des comportements bouclant/oscillant des oiseaux	25
	• Correspondance entre une trajectoire de cormoran et une campagne acoustique (2011)	25
4.	Discussion	27
4.1	Variabilité de l'effort de fourragement des oiseaux	27
4.2	Analyse de la distribution des échelles caractéristiques des structures réalisées par les oiseaux et des structures physiques.....	29
	• Description de la physiologie (Fig.22)	30
	• Description du comportement de recherche alimentaire (Fig.25).....	30
	• Cohérence des tailles observées avec celles des structures physiques	31
4.3	Analyse de la répartition des plongées dans les structures rugueuses	32
4.4	Relations proies – prédateurs	33
4.5	Forces et faiblesses de l'analyse en ondelettes	33
5.	Conclusion	34
	Bibliographie	36
	Annexe.....	I

1. Introduction

Un des buts de l'écologie marine est de relier la physiologie, la distribution et le comportement des organismes avec leur environnement biotique et abiotique. Concernant les oiseaux marins, un certain nombre de relations avec l'environnement ont été identifiées. Par exemple, le phénomène El Niño est bien connu pour affecter fortement les populations d'oiseaux marins de l'océan Pacifique (Chavez *et al.*, 2003). Le phénomène des marées peut aussi influencer le comportement alimentaire des oiseaux (troisième et quatrième régions de la Mer du Nord, Cox *et al.*, 2013). Le régime alimentaire de certaines espèces d'oiseaux permet d'inférer des informations sur leurs populations de proies, notamment les changements de taille (Davoren *et al.*, 2003). Les oiseaux peuvent dans une certaine mesure constituer des indicateurs de leur environnement et de leurs proies (Boyd *et al.* 2006).

Dans cette étude, on s'intéresse aux relations qui existent entre les oiseaux marins de la côte péruvienne et leur environnement pélagique. Dans tout écosystème pélagique, une forte structuration spatiale et hiérarchique existe dans tous les compartiments de l'écosystème depuis la masse d'eau jusqu'aux prédateurs, en passant par les populations planctoniques et les espèces fourrage (Fig.1, Bertrand *et al.*, 2008). Principalement deux processus sont évoqués pour expliquer la création et le maintien de cette structuration spatiale. Tout d'abord, le forçage physique de grande échelle, comme les courants et les vents, introduit de l'énergie dans le système sous la forme de turbulence, cause l'apparition de gradients et de structures en patches et constitue l'un des moteurs de la structuration spatiale de la masse d'eau et des particules passives (nutriments, une partie du plancton). L'obligation ensuite pour les prédateurs de rencontrer leurs proies le long des différents échelons trophiques génère une cascade comportementale, c'est-à-dire la transmission de cette structuration spatiale hiérarchique dans l'écosystème (Russel *et al.*, 1992). De ce point de vue, les oiseaux marins consommateurs de petits poissons pélagiques dans les upwellings côtiers se situent en bout de chaîne et leur comportement doit refléter dans une certaine mesure la structuration de l'écosystème sous-jacent (Fauchald *et al.* 2000 ; Weimerskirch *et al.* 2005).

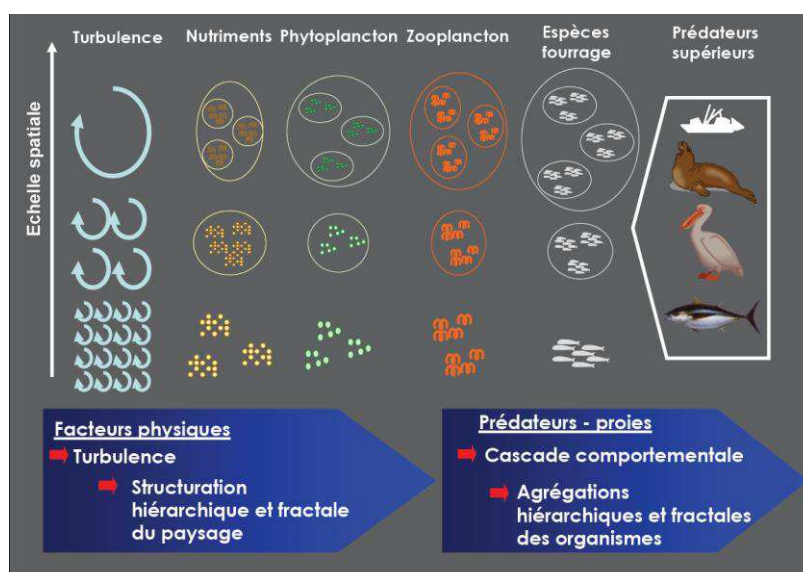


Figure 1 : Illustration schématique des traits fondamentaux de l'occupation de l'espace en milieu marin pélagique

Les systèmes d'upwelling sont particulièrement hétérogènes aux petites échelles spatio-temporelles. Les activités de méso-échelle (10s km) et de subméso-échelle (100s m à kms) génèrent des fronts intenses entre les eaux océaniques pauvres et les eaux côtières riches, des filaments, des tourbillons et des ondes internes. Ces échelles sont cohérentes avec les échelles d'espace explorées lors des voyages d'alimentation en mer des oiseaux (km à 10s km). Le comportement de fourragement des oiseaux lors de ces voyages en mer est donc susceptible de nous renseigner sur la structuration de l'écosystème à ces échelles fines. Jusqu'à récemment, l'étude de ces processus de méso et subméso - échelle était très limitée par manque de données de haute résolution.

Des techniques d'observation et de traitement de données récentes, développées notamment dans le cadre de l'écosystème côtier d'upwelling péruvien, permettent d'aborder cette question à ces échelles spatio-temporelles fines. Une modélisation spécifique des données acoustiques multifréquences permet d'obtenir à partir d'un échogramme des données à très haute résolution sur la distribution de l'oxycline (paramètre physique très structurant dans cet écosystème, Bertrand *et al.* 2011), des communautés zooplanctoniques et des petits pélagiques (principalement l'anchois dans cet écosystème). Le déploiement de marques électroniques (GPS) sur des oiseaux marins (fous et cormorans), se nourrissant de petits pélagiques, permet par ailleurs de documenter là aussi à très haute résolution (1s) et de façon simultanée le comportement de recherche des proies par ces prédateurs.

L'analyse de ces données à très haute résolution (trajectoires d'oiseaux et distribution de la profondeur de l'oxycline) requiert la mise en œuvre d'outils spécifiques pour caractériser les structures observées à de multiples échelles. L'analyse en ondelettes constitue une option méthodologique de choix pour ce type de problématique, permettant l'extraction de structures significatives, imbriquées ou non, sur un continuum d'échelles spatiales et/ou temporelles dans un signal (Fablet et al. 2013).

On propose ici de mettre en œuvre une analyse en ondelettes sur les traces GPS collectées sur les oiseaux marins simultanément aux données acoustiques examinées dans la thèse de D. Grados. Cette analyse consistera d'un point de vue méthodologique à construire pour chaque trajectoire un spectre d'ondelettes afin d'en extraire les zones d'énergies significatives, synonymes de structures bouclantes ou oscillantes dans la trajectoire. Sur la base de l'ensemble des trajectoires traitées, l'analyse s'attachera ensuite à identifier les échelles caractéristiques des mouvements déployés par les oiseaux lors de leurs voyages de fourragement. L'analyse se conclura par l'étude des caractéristiques générales des voyages et des structures pour décrire le comportement de fourragement de chaque espèce et l'examen de la cohérence des tailles caractéristiques de ces structures avec les tailles caractéristiques des structures physiques. La compréhension des relations entre la taille des structures effectuées par les oiseaux et les différentes structures formées dans l'océan nous permettrait de savoir si les événements particuliers observés dans les trajectoires d'oiseaux correspondent à des zones favorables de concentration d'anchois et donc à des signatures de comportements de recherche alimentaire particuliers.

2. Matériels et méthodes

2.1 Ecosystème côtier d'upwelling

Le Système du Courant de Humboldt (SCH, 5°S - 48°S, bordant les côtes du Chili et du Pérou) est l'un des écosystèmes marins les plus productifs au monde grâce à ses eaux froides et riches en sels nutritifs qui proviennent de remontées d'eaux profondes (Cushing, 1971 ; Montecino *et al.*, 2006). Cet écosystème est remarquable pour de nombreuses raisons. Premièrement, les eaux sont particulièrement froides pour être aussi proches de l'équateur : 16°C à 5° Sud au large du Pérou quand la plupart des eaux tropicales dépassent les 25°C. Deuxièmement, le SCH avec ses cellules d'upwelling permanentes au Pérou, ou saisonnières le long des côtes chiliennes, est de loin le plus productif en poisson. Ces conditions très productives permettent le développement d'une remarquable mais très variable biomasse d'anchois (*Engraulis ringens*, Chavez *et al.*, 2003, 2008 ; Bertrand *et al.*, 2004), qui conditionne directement le fonctionnement des populations de prédateurs naturels (Muck et Pauly, 1987) comme les oiseaux marins, les pinnipèdes (Muck et Fuentes, 1987; Jahncke et Goya, 1998) et la pêche industrielle mono-spécifique la plus importante du monde en termes de débarquements (5 millions de tonnes par an en moyenne depuis les années 1960 ; Chavez *et al.*, 2008). Avec moins de 1% de la surface de l'océan mondial cet écosystème fournit 15 à 20% des captures marines mondiales. Une troisième particularité réside dans la présence d'une zone anoxique (très faibles concentrations en oxygène dissous), très étendue, très intense et superficielle. Cette zone de minimum d'oxygène, dont la limite supérieure se situe à quelques dizaines de mètre en subsurface (Fuenzalida *et al.*, 2009), limite la distribution verticale des organismes intolérants à des valeurs très basses en oxygène.

2.2 Les oiseaux marins

Notre étude porte sur deux espèces d'oiseaux marins piscivores de la côte péruvienne : le fou du Pérou (*Sula variegata*, Fig. 2) et le cormoran de Bougainville (*Phalacrocorax bougainvillii*, Fig.2). Les fous sont des oiseaux voiliers, ils peuvent parcourir de longues distances à la recherche de bancs d'anchois (>80km offshore), seuls ou en petits groupes, mais ne plongent pas profondément (3.5 m en moyenne, Bertrand *et al.*, 2012) bien qu'ils soient meilleurs plongeurs que les autres espèces de fous (Nelson, 2005). Ils sont donc limités dans le plan vertical pour la recherche des proies. Les cormorans sont des oiseaux plongeurs pouvant atteindre sans difficulté >60m (Bertrand et Weimerskirch, *com.pers.* ; Arbulu-Smet, 2011). Ils utilisent davantage le comportement de groupe que les fous, formant d'interminables colonnes en vol entre la colonie et les sites d'alimentation (Murphy, 1936). Etant donné la taille des groupes de fourragement, il est probable qu'ils ciblent préférentiellement de grandes agrégations de poisson (Murphy, 1936 ; Weimerskirch *et al.*, 2010).



Figure 2 : Fou du Pérou (à gauche) et Cormoran de Bougainville (à droite)

Les deux espèces que nous étudions sont des prédateurs d'anchois (*Engraulis ringens*). Outre ses densités remarquables le long de la côte Péruvienne (Simmonds *et al.*, 2009), l'anchois présente une organisation spatiale particulière. Il forme des agrégations hiérarchiques emboîtées (Fréon and Misund, 1999):

- concentrations centrales ou noyaux de poissons densément groupés dans un banc ou une agrégation
- bancs constitués de noyaux, de vacuoles et de zones moyennement denses
- agrégations de bancs, ou clusters
- grandes concentrations ou sous-stocks

L'existence de ce type d'organisation spatiale a des implications immédiates diverses :

- l'agrégation par elle-même facilite grandement la détection du poisson (MacLennan and Simmonds, 1992 ; Fauchald, 1999; Fréon and Misund, 1999)
- l'existence d'une distribution en agrégations hiérarchiques emboîtées signifie pour le prédateur la nécessité de répondre à une hétérogénéité spatiale complexe à différentes échelles (Fauchald *et al.*, 2000). En d'autres termes, le prédateur doit adapter son comportement de recherche aux propriétés fractales de la distribution du poisson (Fauchald *et al.*, 2000 ; Bertrand *et al.*, 2005)

Ainsi, cette structuration spatiale des proies entraîne la nécessité d'un ajustement des mouvements des prédateurs en fonction des densités de proies rencontrées pour augmenter les probabilités de captures. Lorsque celle-ci est faible, l'animal aura tendance à augmenter sa vitesse et la linéarité de son déplacement pour trouver rapidement un agrégat de nourriture. Lorsque la densité est forte, le prédateur ralentit et réalise des mouvements sinueux dans une zone restreinte (Benhamou 1992). Ce comportement de recherche restreinte est appelé Area Restricted Search ou ARS (Kareiva & Odell, 1987) et vise à augmenter les chances de détection et de capture (Weimerkirch *et al.* 2007).

Pour identifier et caractériser les structures de recherche restreinte dans les trajectoires des oiseaux, nous disposons de traces GPS haute résolution et, pour certains animaux, de données d'enregistreurs de plongée (TDR pour Time Depth Recorders). Par ailleurs, pour caractériser de façon indépendante les espaces explorés par les oiseaux, nous avons à notre disposition les échelles caractéristiques des structures physiques isolées dans la thèse de Daniel Grados et représentant les habitats favorables à l'anchois.

2.3 Relations prédateurs-proies-environnement

La répartition et la détection des ressources par les oiseaux marins dépendent de l'échelle d'observation et de l'habitat (Weimerskirch, 2007). Cependant, la distribution des ressources à large et méso-échelle semble être prévisible pour les oiseaux pour de longues périodes de temps (Weimerskirch, 2007). A fine échelle par contre, ceci ne semble plus être le cas et différents phénomènes peuvent influencer la répartition des oiseaux, mais peu sont étudiés par manque de données à très haute résolution. Les ondes internes par exemple jouent un rôle dans la structuration de l'environnement et dans la distribution des prédateurs marins, notamment des oiseaux (Haney, 1987). Par ailleurs la nature des interactions proies - prédateurs varie en fonction des échelles. Fauchald *et al.* (2000) ont montré qu'il existe un recouvrement spatial entre une espèce de guillemot et le capelan pour les moyennes et grandes échelles (50 et 300km). De plus, une forte corrélation entre les distributions d'une autre espèce de guillemots et de proies au

comportement grégaire est démontrée pour des échelles spatiales de 150 m à 9 km (Melhum *et al.*, 1999). Parfois, le type de proies peut aussi influencer directement le comportement des oiseaux, comme la forme de leurs plongées par exemple (en U ou en V ; Elliott *et al.*, 2008). On observe aussi que les captures des oiseaux permettent de refléter la biomasse de leurs proies (Montevecchi *et al.*, 1995) ou encore qu'il existe des relations entre les captures des oiseaux et les captures des pêcheries exploitant la même ressource. Tew Kai *et al.* (2013) ont montré que les fous du Cap sont dépendants des rejets des pêcheries lorsque la biomasse de leurs proies naturelles est faible. De nombreuses études montrent donc que les oiseaux marins permettent d'apporter des informations à propos de leur environnement ou de leurs proies d'un point de vue spatial et temporel. Ils ont donc un potentiel en tant qu'indicateurs de leur environnement ou de leurs proies (Boyd *et al.* 2006). Ces relations prédateurs – proies varient entre espèces mais l'étude d'une espèce ayant un régime alimentaire fortement monospécifique peut être intéressante afin de recueillir des données sur les stocks de poissons (répartition spatiale, niveau de biomasse, structuration de bancs, etc.) qui ne pourraient pas être obtenues d'une autre manière.

2.4 Données GPS

Les données utilisées pour cette étude sont issues de campagnes de marquage électronique de fous et de cormorans réalisées au Pérou entre 2008 et 2012 sur l'île côtière de Pescadores (11° 47'00"S - 77° 26'30"O, 8°33'57''S, Fig.3) dans le cadre du projet ANR TOPINEME (TOP Predators as INDicators of Exploited Marine Ecosystem). Elles ont été collectées pendant la période de reproduction des deux espèces (octobre – janvier) et plus particulièrement la période suivant l'éclosion des poussins (novembre/décembre). L'attachement au nid des oiseaux durant cette période permet de (1) faciliter la capture des oiseaux pour poser et récupérer les enregistreurs GPS et (2) d'étudier l'une des périodes les plus critiques pour les oiseaux en terme de fourragement puisque le nourrissage des poussins accroît les besoins énergétiques alors que dans le même temps le rayon de prospection est réduit de par la nécessité de revenir au nid régulièrement (les poussins ne sont pas indépendants thermiquement).

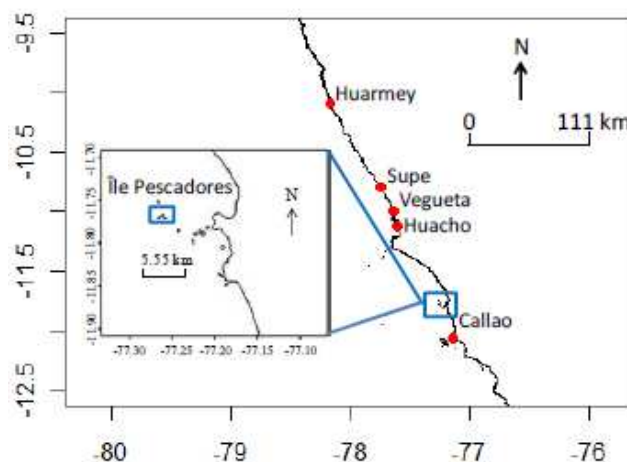


Figure 3 : Localisation de l'île de Pescadores

Quatre types de GPS miniaturisés ont été utilisés au cours de ces cinq années. La période d'enregistrement de la position n'est pas toujours la même et varie de 1 à ~ 30s. Cependant, la majorité des trajectoires ont été enregistrées à très haute résolution: ~70% d'entre elles ont une position toutes les une ou deux secondes. Certains oiseaux (42%,

2008 :20, 2009 :4, 2010 : 5, 2011 :31, 2012 :28) ont été équipés par ailleurs avec des enregistreurs de plongées (TDR pour ‘Time Depth Recorders’). Les GPS étaient fixés avec de l’adhésif TESA sur les plumes de la queue pour les fous et sur les plumes du dos pour les cormorans. Les TDR étaient fixés avec le même adhésif, à la patte, sur une bague métal préalablement posée. Ces espèces ne se nourrissant pas la nuit, les appareils ont été posés au lever du jour avant les départs en mer et récupérés dans l’après-midi entre un et quatre jours plus tard (Weimerskirch *et al.* 2010, Bertrand *et al.* 2012). Les enregistrements collectés sur un animal documentent en général plusieurs voyages de fourragement. Le prétraitement des données GPS consiste donc à séparer dans l’enregistrement les différents voyages de fourragement. Certains voyages ne sont enregistrés que partiellement (limitation des batteries) et ne sont pas considérés dans les analyses. Pour la première partie de l’étude, à savoir l’étude des caractéristiques générales des voyages (distances et durées des voyages), nous utilisons la totalité des voyages disponibles (toutes fréquences confondues) de 2008 à 2012 (626 voyages). Pour les analyses en ondelettes, nous n’avons considéré que les trajectoires à haute résolution (1 et 2 secondes) de 2008 à 2012, soient 465 trajectoires (Tableau1). Les GPS ne prennent pas de mesures une fois immergés, ce qui génère des trous dans les séries de positions enregistrées à l’occasion de chaque plongée. Les analyses en ondelettes requérant des données régulières en temps, les données GPS ont été linéairement interpolées dans l’espace toutes les secondes.

Tableau 1 : Nombre de voyages avec une résolution de 1 ou 2 secondes par espèce et par année

	Fou	Cormoran
2008	56	1
2009	34	10
2010	81	24
2011	36	114
2012	107	2

2.5 Données TDR

Les données TDR, comprenant deux variables, le temps et la profondeur, ont été prétraitées en amont de ce travail, à l’aide du programme IKNOS (Y.Tremblay, non publié, toolbox Matlab) Les dates-heures initiales, médianes et finales de plongée ont été calculées. Les positions des plongées sont ensuite récupérées par synchronisation avec le fichier GPS correspondant.

2.6 Géométrie d’une trajectoire

Lorsqu’un organisme cherche à se nourrir, il est intéressant pour lui de maximiser le temps passé dans les zones où la ressource est potentiellement abondante et accessible et minimiser les temps de transit dans les autres. Le fait qu’une zone soit favorable pour les prédateurs peut être évalué selon de multiples critères : détection directe de bancs, couleur de l’eau, lignes de mousse liées aux ondes de sub-méso-échelle, présence de congénères, etc. (Weimerskirch *et al.* 2007). Afin de maximiser leurs chances de détecter une proie dans une zone perçue comme favorable, les oiseaux réduisent leur vitesse et augmentent leur taux de réorientations (Fauchald *et al.*, 2003). Cela génère l’alternance de différents types de déplacements : mouvements relativement linéaires en dehors des zones favorables, mouvement sinueux et/ou bouclants dans les zones perçues par l’animal comme plus favorables, et permettant d’augmenter

l'intensité de recherche. Différentes méthodes ont été développées afin d'isoler ces comportements de recherche intensifiée ou 'zone de recherche restreinte' (area restricted search, ARS). Une des méthodes les plus courantes pour isoler les ARS dans une trajectoire enregistrée par GPS est l'indice FPT (First Passage Time ; Fauchald *et al.*, 2003 ; Pinaud et Weimerskirch, 2005). Elle consiste à faire courir le long de la trajectoire un cercle de taille donnée et à évaluer en chaque point le temps passé entre l'entrée et la sortie du cercle. Un des pré-requis de cette méthode est de définir l'échelle d'analyse (la taille du cercle) à priori, ce qui en fait une méthode d'analyse mono-échelle. Elle ne permet pas de détecter et de caractériser des structures d'intérêt le long de la trajectoire pour plusieurs échelles différentes, et potentiellement emboîtées. D'autres méthodes, basées sur le même principe mais mettant en œuvre des métriques alternatives, existent. L'analyse fractale (Tremblay *et al.* 2007) consiste à calculer la dimension fractale de la trace à l'intérieur d'une fenêtre glissant le long de la trajectoire (rappelons que la dimension fractale est une métrique permettant de quantifier la proportion d'objets de dimension $n-2$ (ex. points) ou $n-1$ (ex. lignes) à remplir un espace de dimension n (ex. plan) ; Bez et Bertrand 2011). La dimension fractale augmente lorsque la trajectoire est sinueuse car l'espace couvert est plus important. La taille de fenêtre glissante produisant la plus grande dimension fractale est utilisée pour identifier l'échelle caractéristique des ARS.

Toutefois, les trajectoires d'oiseaux sont constituées de motifs (caractérisés par des taux de changements d'orientations variables) à différentes échelles et sont non stationnaires (les processus rencontrés le long de la trajectoire sont différents au cours du temps de par le mouvement des animaux, de leur environnement et des interactions entre les deux). De plus, les ARS de grandes tailles ont tendance à masquer celles de plus petites tailles si ces dernières sont emboîtées dans les grandes (Fauchald *et al.*, 2000). De ce fait, une méthode d'analyse multi-échelles semble plus adaptée que les méthodes mono-échelle dépendantes de la fenêtre d'analyse.

La méthode que nous proposons d'utiliser, l'analyse en ondelettes des trajectoires (Fablet *et al.*, 2013), permet de caractériser la géométrie d'une trajectoire (la trace est-elle rectiligne, oscillante ou même bouclante ?) et d'identifier les structures d'intérêt pour toute une gamme d'échelles. On peut ainsi étudier une trajectoire sans avoir à fixer d'échelle d'analyse à priori contrairement au FPT et observer le phénomène d'emboîtement des structures. De plus, la caractérisation de la géométrie des structures est un vrai avantage car nous ne serons pas limités à caractériser un temps passé dans un secteur ou à décrire des structures « non rectilignes » sans connaître leurs propriétés géométriques.

Pour la suite, nous définissons les deux termes suivants : 'motif' et 'structure' qui seront utilisés pour décrire la géométrie des trajectoires d'oiseaux. On appellera 'motif' une boucle ou une oscillation unitaire décrite par un rayon de courbure. On appellera 'structure' un ensemble de motifs constituant une zone restreinte de recherche. Les structures isolées par ondelettes sont englobées par une ellipse dont le rayon donne l'échelle caractéristique de l'ARS (Fig. 4 et 5). Le rayon de courbure par ailleurs décrit l'échelle caractéristique des motifs (boucle ou oscillation) (Fig.4 et 5).

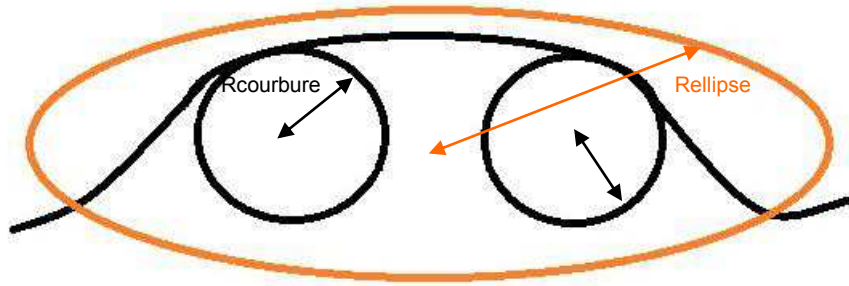


Figure 4 : Schéma d'une structure bouclante = partie de trajectoire (en noir) contenant deux boucles de même échelle ; le rayon de courbure de cette structure correspond au rayon d'une boucle et le rayon d'ellipse correspond au rayon « moyen » de l'ellipse englobant la structure (en orange) soit le rayon « moyen » de la zone prospectée par l'oiseau

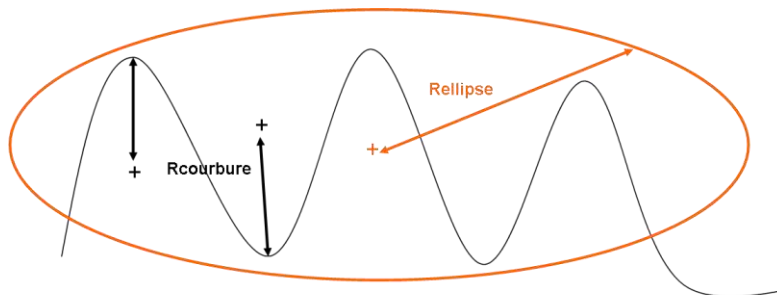


Figure 5 : Schéma d'une structure oscillante = partie de trajectoire (en noir) contenant trois oscillations de même échelle ; le rayon de courbure de cette structure correspond au rayon d'une oscillation et le rayon d'ellipse correspond au rayon « moyen » de l'ellipse englobant la structure (en orange) soit le rayon « moyen » de la zone prospectée par l'oiseau

2.7 Analyse des données GPS

- **Procédure de traitement des données : analyse en ondelettes**

L'approche en ondelettes permet une décomposition multi-échelles de la géométrie d'une trajectoire (Fablet *et al.*, 2013). Considérons un déplacement théorique sur un cercle à vitesse constante. Dans ce cas, les composantes horizontales et verticales de l'orientation le long de la trajectoire sont des sinusoïdes en quadrature avec une fréquence caractéristique de la taille du cercle décrit (Fig.6). La présence d'oscillations le long de la trajectoire se traduit donc aussi par des comportements sinusoïdaux de la série des orientations. Dans une analyse en fréquence de la série des orientations le long de la trajectoire, le niveau d'énergie dépend de la taille du rayon des structures. Ces observations permettent de caractériser la géométrie d'une trajectoire à partir d'une analyse temps-fréquence de la série des orientations le long de la trajectoire. Toutefois, la nature multi-échelle des structures géométriques impose de considérer cette analyse temps-fréquence et de la combiner avec une représentation espace-échelle.

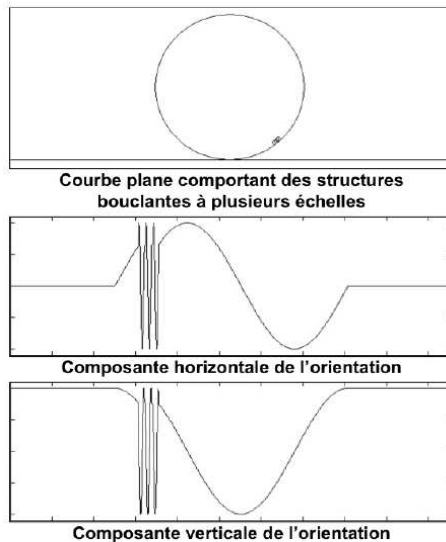


Figure 6 : Principe de l'approche proposée pour la décomposition multi-échelles de la géométrie d'une courbe plane (ici comportant des structures bouclantes à deux échelles différentes, en haut). La série de l'orientation de la tangente à la courbe en fonction de son abscisse curviligne (distance cumulée le long de la trajectoire) présente une modulation de fréquence directement liée au rayon des boucles (Fablet *et al.* 2013)

Afin d'obtenir le spectre espace-échelle de la géométrie d'une trajectoire, différentes étapes de traitement sont nécessaires (Fig.7).

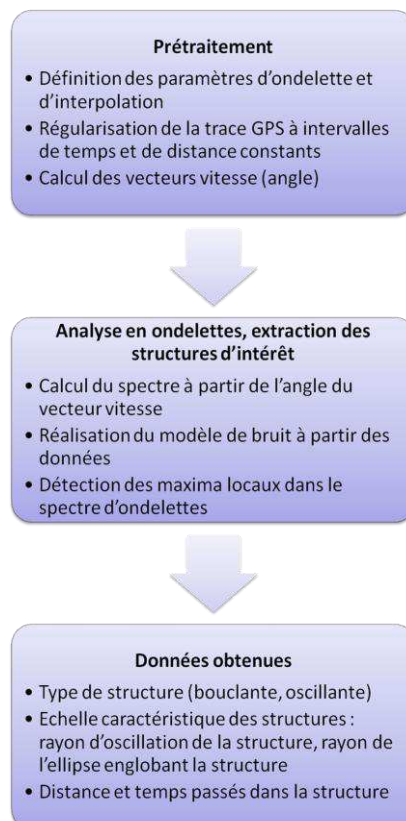


Figure 7 : Synthèse de la structure de l'algorithme de l'analyse en ondelettes utilisé

Dans un premier temps, le spectre espace-échelle de la géométrie de la trajectoire est calculé. Il constitue la référence pour l'extraction multi-échelles des structures d'intérêt. L'algorithme que nous avons utilisé repose sur la décomposition en ondelettes continues

complexes. La transformée en ondelettes permet de décomposer un signal à l'aide d'une fonction appelée « mère d'ondelette » $\varphi(t)$ qui peut être exprimée comme la fonction de deux paramètres : un pour la position dans le temps (τ) et un autre pour l'échelle temporelle de l'ondelette (a). Une ondelette est définie de la manière suivante :

$$\varphi_{a,\tau}(t) = \frac{1}{\sqrt{a}} \varphi\left(\frac{t-\tau}{a}\right)$$

Pour un signal mono-dimensionnel, la décomposition en ondelettes continues complexes consiste à calculer des coefficients d'ondelettes complexes $\{w_x(a, \tau)\}$:

$$w_x(a, \tau) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int x(t) \cdot \Psi^*\left(\frac{t-\tau}{a}\right) dt$$

Où a est la période, τ une position temporelle et * correspond au conjugué complexe de la variable en question (Cazelles *et al.*, 2008 et Fablet *et al.*, 2012). L'ondelette mère utilisée ici est l'ondelette complexe de Morlet qui est particulièrement adaptée pour l'analyse de fréquence et qui permet un bon compromis entre une estimation correcte aussi bien en temps qu'en fréquence (Torrence *et al.*, 1998 et Mallat, 2008). La mère d'ondelette de Morlet est définie pour une courbe plane pondérée par une enveloppe Gaussienne de la façon suivante :

$$\Psi_{\sigma_0} \Leftrightarrow \left(e^{2i\pi s} - e^{-\frac{\sigma_0^2}{2}} \right) e^{-2\pi \frac{s^2}{\sigma_0}}$$

Où le paramètre σ_0 est généralement fixé entre 5 et 10 (ici, il sera fixé à 6) et s une position le long de la trajectoire.

Le signal analysé est une représentation complexe de la série des orientations ϕ le long de la trajectoire, i.e. $x(t) = \cos\phi(t) + i\sin\phi(t)$ pour toute position t le long de la trajectoire. Comme illustré précédemment (Fig.6), l'échelle caractéristique d'une trajectoire présentant une oscillation ou une boucle de rayon R est $2\pi R$. Afin d'analyser la présence d'une structure géométrique de rayon R à une position τ quelles que soient les caractéristiques de la trajectoire à des échelles plus petites, les coefficients complexes sont évalués pour un signal d'orientation d'une version de la trajectoire pour laquelle les petites échelles ont été filtrées. Cela revient à considérer l'ondelette suivante :

$$w_C(a_R, \tau_R) = \frac{1}{\sqrt{a_R}} \int x_C(t_R, R) \cdot \Psi^*\left(\frac{t_R - \tau}{a_R}\right) dt_R$$

Où l'échelle d'analyse a_R est paramétrée comme $a_R = 2\pi R$ relativement au rayon d'analyse R , $x_C(\cdot, R)$ la représentation complexe de la série des orientations d'une version lissée de C_R de la trajectoire originale C relativement au rayon d'analyse R . τ_R et t_R correspondent à des positions le long de la trajectoire C_R paramétrées par la position en distance cumulée le long de la trajectoire. Les trajectoires considérées sont filtrées de deux manières. Un premier filtre permet d'éliminer les boucles dont le rayon est petit vis-à-vis de R (ici un seuil de $R/10$), puis un lissage gaussien supprime les irrégularités géométriques aux petites échelles vis-à-vis de R (ici un noyau gaussien d'écart type $2\pi R/10$).

Le spectre d'énergie de la décomposition espace-échelle ainsi calculé, i.e. $|w_x(a_R; \tau_R)|^2$, permet de quantifier la présence d'une structure de rayon caractéristique R à la position τ_R , τ_R étant un index sur la trajectoire calculée comme la position en distance cumulée le long de la trajectoire C_R . Une interpolation linéaire est appliquée pour calculer un

spectre d'énergie $S_C(a_R; \tau)$, référencé par rapport à l'abscisse de la trajectoire C. Pour la suite de l'analyse, nous utiliserons une résolution de 40 mètres du fait que les données acoustiques sont à une résolution de 40 mètres. D'autre part, nous déterminons un cône d'influence du spectre calculé de la même manière afin de s'affranchir des effets de bord.

Les structures géométriques d'intérêt (zones de boucles ou d'oscillations) sont donc les régions d'énergie élevée (i.e. forts taux de réorientations) dans le spectre S_C . Ainsi, la détection des structures consiste à extraire ces régions d'énergie localement maximale et significative par rapport à un modèle de bruit. Le modèle de bruit est défini par la réorganisation aléatoire des points de la trajectoire afin d'en reconstruire une aux propriétés similaires à l'initiale mais sans enchaînement particulier de réorientations de type boucle ou oscillation. Par simulation (100 réplicats), nous déterminons le percentile 90% du spectre d'énergie associé à ce modèle de bruit. L'extraction des maxima locaux dans la région du spectre S_C d'énergie supérieure au percentile 90% permet de détecter les structures géométriques significatives. Les structures géométriques d'intérêt identifiées correspondent à des structures globalement oscillantes. Nous différencions ensuite les structures dites simplement oscillantes de celles dites bouclantes à l'aide d'un critère supplémentaire, de type géométrique : une structure de rayon caractéristique R est dite bouclante si la partie de la trajectoire (C_R) associée à la structure contient des auto-intersections de même taille caractéristique R. Pour la suite de cette étude, nous définissons le terme structure rugueuse comme étant une zone « non rectiligne/avec d'importants changements d'orientations » le long de la trajectoire. Ainsi, toute structures, isolée par ondelettes, bouclante et oscillante est appelée structure rugueuse.

- **Les variables d'étude**

Une fois les données GPS traitées, toutes les structures des voyages sont identifiées et cela nous permet d'obtenir les variables d'étude suivantes :

- le type de structure (rugueuse, bouclante et oscillante)
- le rayon de courbure et le rayon d'ellipse de la structure
- le temps et la distance passés dans la structure qui peuvent être considérés comme des indices de l'effort de fourragement

Outre ces variables issues de l'analyse en ondelettes, nous disposons aussi du nombre de plongées contenues dans chaque structure et la distance et la durée totale de chaque voyage. A partir de ces variables, d'autres indices d'effort de fourragement sont calculés : le nombre de structures bouclantes/oscillantes réalisées par kilomètre et par seconde et le temps et la distance passés dans chaque type de structure par voyage.

2.8 Données acoustiques

Les données acoustiques ont été collectées à partir d'un échosondeur opérant à 38 et 120 kHz au cours de campagnes acoustiques en 2006 (Février – Avril), 2008 (Novembre - Décembre) et 2010 (Février – Avril) afin d'estimer les biomasses en ressources pélagiques, en particulier l'anchois (Simmonds *et al.*, 2009). Le plan d'échantillonnage consistait en des transects, perpendiculaires à la côte, réalisés à une vitesse de ~10 nœuds de jour comme de nuit. La colonne d'eau a été sondée jusqu'à 250 et 500 m à 120 et 38 kHz, respectivement. L'échogramme à 120 kHz contenant du bruit, seuls les 150 premiers mètres ont été considérés pour l'analyse bi-fréquence (Ballón *et al.*, 2011). Les périodes de crépuscule ont été retirées de l'analyse. La profondeur de

l'oxycline, considérée comme un proxy de la profondeur de la couche de mélange, a été estimée à partir des données acoustiques selon la méthode de Bertrand *et al.* (2010). La profondeur de l'oxycline, disponible à haute résolution (toutes les 3 secondes) permet de caractériser les processus physiques superficiels le long d'une gamme d'échelles allant de 100 m à 100 km (submésos et méso échelles) (Grados *et al.*, 2012). Tout comme pour les données GPS, une analyse en ondelettes (Torrence and Compo, 1998 ; Fablet *et al.*, 2013) a été réalisée sur les données acoustiques afin d'extraire les 'structures physiques' aux différentes échelles (travail réalisé dans la thèse de doctorat de Daniel Grados). La taille de ces structures correspond à leur diamètre vu du dessus (soit L dans la figure 8) Une approximation de la déformation verticale de la couche de mélange ('surface de déformation' en m²) associée à chaque structure est définie comme étant le produit de la hauteur par la largeur de la structure ce qui est homogène avec une taille d'habitat potentiel pour les anchois. Ces structures physiques, qui correspondent à différents processus selon leur échelle (onde interne, filament, zone de convergence, tourbillon, etc.), agrègent le zooplancton et leurs prédateurs, les poissons pélagiques (Bertrand *et al.*, 2008; Grados *et al.*, 2012). Afin de déterminer si le comportement des oiseaux s'adapte spatialement à la structuration physique et celle des premiers niveaux trophiques, nous comparerons la distribution multi-échelles des tailles des structures physiques à celle des structures réalisées par les oiseaux.

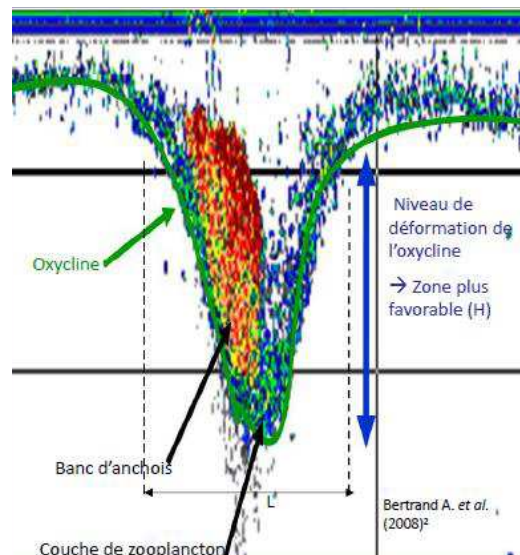


Figure 8 : Echogramme montrant une déformation de l'oxycline (= structure physique (ligne verte)) avec un banc d'anchois à l'intérieur (quantification de la déformation = $H * L$) (Bertrand *et al.* 2008)

2.9 Exploration des données

- **Statistiques par voyage**

Pour étudier la variabilité des propriétés globales des voyages (distance totale parcourue et durée), nous considérons l'ensemble des données GPS collectées sur les cinq années toutes fréquences (626 voyages). Certains oiseaux équipés ont réalisé plusieurs voyages consécutifs. On est donc en présence de pseudo-réplication pour certains individus-voyages, mais avec un nombre de réplicats trop faible pour mettre en œuvre des modèles mixtes. Pour s'affranchir de la non indépendance de quelques voyages, on sélectionne un sous-échantillon en tirant aléatoirement un voyage par animal. Pour évaluer les différences entre espèces, on applique un test de Wilcoxon-

Mann-Whitney (alternative non paramétrique au test-t). Pour évaluer les différences entre années pour une même espèce, on applique un test de Kruskal-Wallis (alternative non paramétrique à l'ANOVA). On complète par un test de comparaison multiple deux à deux de Wilcoxon pour identifier quelle(s) année(s) présente(nt) éventuellement une différence significative.

Pour étudier la variabilité des efforts de fourragement calculés sur la base des ARS (nombre de boucles/oscillations par km et s ; temps passé et distance parcourue dans les structures par rapport aux durées et longueurs totales du voyage), nous considérons le sous-ensemble des voyages qui ont été retenus pour l'analyse en ondelettes (465 voyages à résolutions originales de 1 ou 2 positions par s). Pour s'affranchir de la non indépendance de quelques voyages, on sélectionne là aussi un sous-échantillon en tirant aléatoirement un voyage par animal. Les différences entre espèces (de 2009 à 2011) et entre années (de 2008 à 2012 pour le fou, de 2009 à 2011 pour le cormoran) sont examinées par les mêmes tests que décrits dans le paragraphe précédent. Par ailleurs, lorsque des structures sont imbriquées les unes dans les autres, on prend le risque de compter plusieurs fois le temps passé dans des structures rugueuses. Afin de s'affranchir de ce problème, nous déterminons une gamme d'échelles intermédiaires à partir des rayons d'ellipse des structures rugueuses contenant 50% des structures à l'aide du premier et troisième quartile. Nous choisissons les structures rugueuses car ce sont les structures qui décrivent un comportement non rectiligne en général. Pour les structures contenues dans cet intervalle, nous faisons l'hypothèse que le risque d'emboîtement est négligeable. C'est-à-dire que deux structures de « petites » échelles sont trop grandes pour être contenues dans une structure de « grande » échelle.

- **Statistiques par structure**

Nous examinons, pour chaque espèce, la variabilité des structures (durée et distance parcourues) entre années et en fonction du nombre de plongées qu'elles contiennent (sous-échantillon des voyages avec TDR). Nous n'étudions pas la variabilité des structures entre espèces car le plan d'expérience pour le cormoran est trop déséquilibré par rapport à celui du fou. Etant donné qu'au cours d'un voyage un oiseau réalise plusieurs structures bouclantes ou oscillantes, nous sommes là encore face à un problème de pseudo-réplication ou de non indépendance des données. La variance du jeu de données peut contenir une composante due aux variations interindividuelles. Afin de s'affranchir de cette contrainte, nous avons utilisé des modèles linéaires à effets mixtes (équivalents d'une anova entre plusieurs groupes pour l'effet année et d'un modèle linéaire pour l'effet nombre de plongées ; librairie nlme, fonction lme, logiciel R) qui permettent de séparer des effets aléatoires (ici l'individu voyage) d'effets fixes (ici l'année ou le nombre de plongées) (Zuur *et al.*, 2007, 2009). Les modèles construits sont les modèles d'intercepte suivants :

$$\text{Distance passée dans une structure}_{ij} = \alpha_1 + \beta_1 \times \text{Année}_{ij} + v_j + \varepsilon_{ij}$$

Avec $v_j \sim N(0, \sigma_{\text{voyage}}^2)$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_1^2)$.

$$\text{Temps passé dans une structure}_{ij} = \alpha_2 + \beta_2 \times \text{Année}_{ij} + v_j + \varepsilon_{ij}$$

Avec $v_j \sim N(0, \sigma_{\text{voyage}}^2)$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_2^2)$.

$$\text{Distance passée dans une structure}_{ij} = \alpha_3 + \beta_3 \times \text{Nombre de plongées} + v_j + \varepsilon_{ij}$$

Avec $v_j \sim N(0, \sigma_{\text{voyage}}^2)$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_3^2)$.

$$\text{Temps passé dans une structure}_{ij} = \alpha_4 + \beta_4 \times \text{Nombre de plongées} + v_j + \varepsilon_{ij}$$

Avec $v_j \sim N(0, \sigma_{\text{voyage}}^2)$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_4^2)$.

L'indice i représente l'année, j le voyage et v_j représente l'intercepte aléatoire reflétant la variabilité due aux différents voyages. Les paramètres α et β sont fixes. Pour chaque modèle il faut donc déterminer 4 paramètres : α , β , la variance des résidus σ et la variance de l'intercepte aléatoire σ_{voyage} .

Pour le fou, les modèles sont effectués de 2008 à 2012 et pour le cormoran de 2009 à 2011. Pour réaliser les modèles des indices d'effort en fonction de l'année aucun prétraitement n'est nécessaire. Cependant, lorsque l'on veut étudier l'effet des plongées sur ces indices, l'emboîtement des structures est encore limitant. Nous effectuons donc ces modèles uniquement sur les structures contenues dans la gamme d'échelles intermédiaires présentée dans le paragraphe précédent.

Les données de plongées par structure sont aussi étudiées afin de connaître le pourcentage de plongées contenues dans les structures rugueuses par espèce par rapport aux plongées hors des structures. Cette analyse sera elle aussi réalisée à partir des structures appartenant à la gamme d'échelles intermédiaires.

Enfin, pour les trois types de structures (rugueuses, bouclantes et oscillantes), nous décrivons la taille de leurs motifs. La distribution des rayons de courbure de chaque type de structure permet de déterminer (1) la taille des motifs rugueux en général, (2) la taille des boucles et (3) la taille des oscillations à l'intérieur des structures. La distribution des rayons d'ellipse est effectuée uniquement pour les structures rugueuses. Cela permet de déterminer la taille de la zone prospectée par les oiseaux lorsqu'ils réalisent des trajectoires rugueuses sans faire la distinction bouclante/oscillante. Cette distinction ne change pas l'interprétation qui en sera faite car pour déterminer un comportement de fourragement, seules les parties de trajectoires avec un fort changement d'orientation sont utiles. Savoir s'il s'agit d'une partie contenant une boucle ou une oscillation importe peu car seule la taille de la zone est intéressante. Pour décrire la distribution des tailles des structures, on utilise le rayon pour les deux métriques. Cependant, la taille des structures physiques correspond à leur largeur (Fig.8), nous utiliserons donc le diamètre de l'ellipse pour comparer la taille des zones prospectées et la taille des structures physiques (Fig.9).

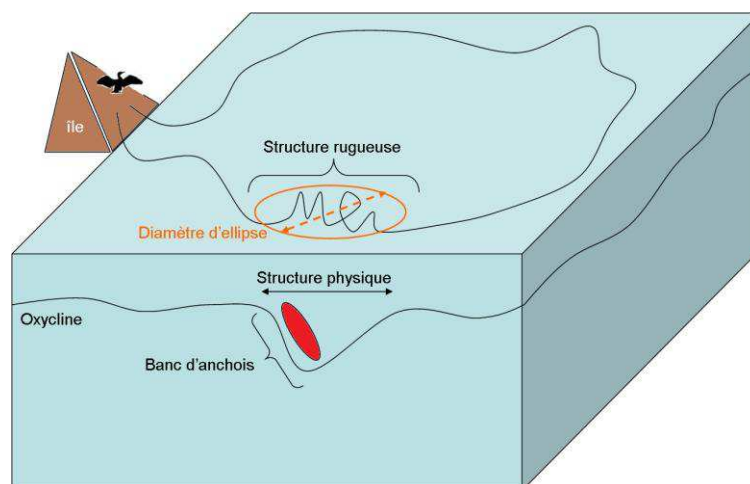


Figure 9 : Comparaison des échelles caractéristiques des structures réalisées par les oiseaux et des structures physiques

3. Résultats

3.1 Analyse en ondelettes

Nous présentons ici un exemple de voyage de fourragement d'un cormoran (Fig.10). Un voyage consiste en un aller-retour à partir du nid pour trouver des proies, tant pour alimenter l'adulte que les poussins.

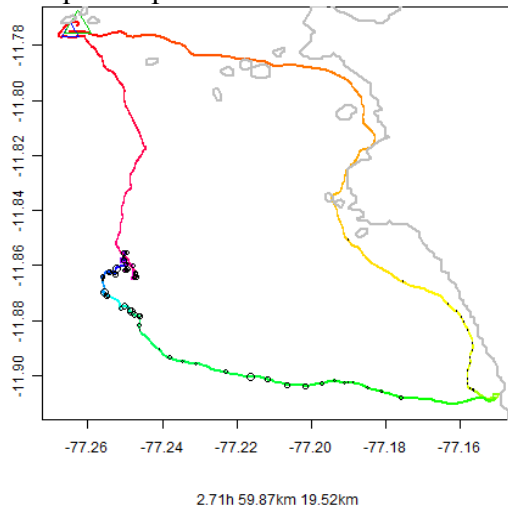


Figure 10 : Voyage d'un cormoran en 2011 (en noir : les positions de plongées, taille des cercles proportionnelle à leur profondeur) d'une durée de 2.71h, d'une distance totale de 59.87km et d'un éloignement maximal à l'île (symbolisée par les triangles bleu et vert) de 19.52km

Les différents points de la trajectoire sont interpolés avant l'analyse en ondelettes. Une fois l'analyse de la trajectoire mise en œuvre sur la trace GPS, nous obtenons le spectre espace-échelle de cette dernière. Le spectre espace-échelle évalué révèle bien les différentes échelles de structures présentes le long de la trajectoire (en distance cumulée) et met en évidence les emboîtements d'échelles : les structures de petites échelles (<4s de période) sont toutes imbriquées dans des structures bouclantes ou oscillantes de plus grand rayon (Fig.11).

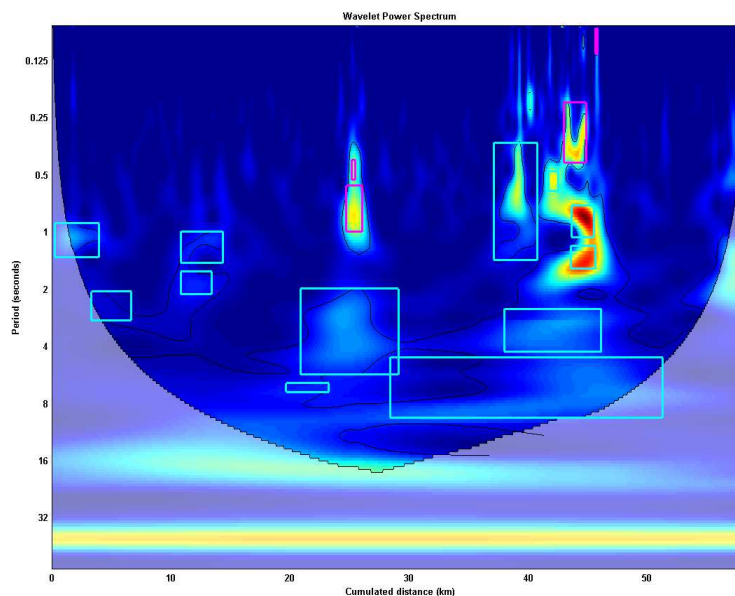


Figure 11 : Spectre multi-échelles des réorientations le long de la trajectoire présentée en figure 10 avec les structures bouclantes (magenta) et oscillantes (cyan) détectées

L'analyse en ondelettes nous permet d'identifier les structures d'intérêt le long des trajectoires et de caractériser leurs échelles caractéristiques (Fig.11 et 12). La majorité des structures pour ce voyage sont de 190 et 862 m de rayon (Fig.13). Ces structures sont principalement des structures oscillantes. Les structures bouclantes identifiées sont principalement à des échelles de 140m.

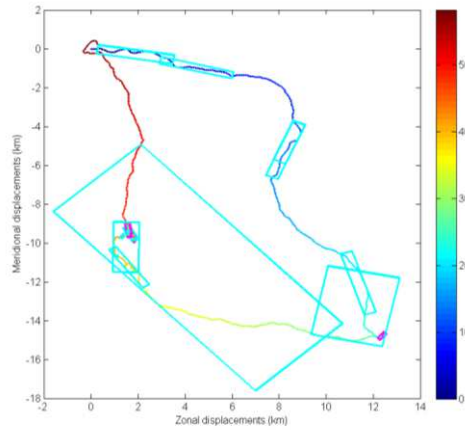


Figure 12 : Trajectoire GPS et les différentes structures isolées par l'analyse en ondelettes (en cyan : les structures oscillantes, en magenta : les structures bouclantes)

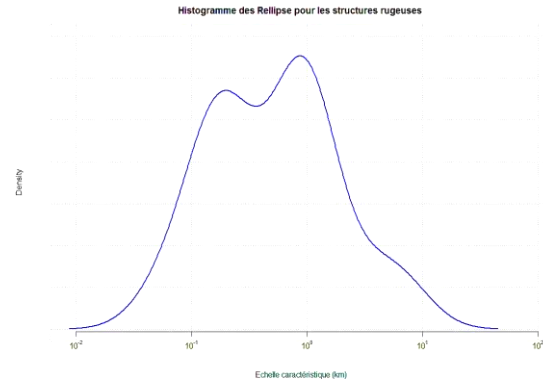


Figure 13 : Distribution des rayons d'ellipse des structures rugueuses pour le voyage considéré

3.2 Statistiques de voyages

- **Durée et distance totales des voyages**

Tableau 2 : Statistiques générales des voyages pour le jeu de données complet (toutes fréquences d'acquisition confondues)

	2008	2009	2010	2011	2012	Kruskal-Wallis et pairwise wilcoxon test
FOU N _{ind} [N _{ind} /TDR] = 146 [45] N _{trip} [N _{trip} /TDR] = 431 [151]	N _{ind} =47 [9] N _{trip} =124 [18]	N _{ind} =14 [1] N _{trip} =41 [7]	N _{ind} =44 [0] N _{trip} =128 [0]	N _{ind} =8 [8] N _{trip} =33 [30]	N _{ind} =33 [27] N _{trip} =105 [96]	-
CORMORAN N _{ind} [N _{ind} /TDR] = 61 [43] N _{trip} [N _{trip} /TDR] = 195 [140]	N _{ind} =15 [11] N _{trip} =39 [27]	N _{ind} =3 [3] N _{trip} =13 [11]	N _{ind} =9 [5] N _{trip} =35 [18]	N _{ind} =33 [23] N _{trip} =106 [82]	N _{ind} =1 [1] N _{trip} =2 [2]	-
Distance totale du voyage (km) FOU	46.65 ± 25.69 [10.86 ; 126.60]	43.13 ± 26.08 [4.40 ; 111.20]	99.22 ± 57.05 [13.87 ; 375.20]	56 ± 33.68 [7.02 ; 175.20]	40.97 ± 25.88 [10.81 ; 196.10]	Chi-sq=45.0183 Df=4 P=3.941.10⁻⁹ Dif.sig. 2008-2010 2009-2010 2010-2012
Distance totale du voyage (km) CORMORAN	42.79 ± 17.98 [6.64 ; 83.08]	35.70 ± 15.52 [13.02 ; 62.54]	58.74 ± 35.10 [7.77 ; 160.90]	56.42 ± 24.96 [8.71 ; 172.60]	82.29 ± 71.20 [31.94 ; 132.60]	Chi-sq=6.3458 Df=4 P=0.1748
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=348 P=0.9481	W=15 P=0.5088	W=87 P=0.0072	W=143 P=0.7347	W=32 P=0.0606	W=4169 P=0.5172

Durée totale du voyage (min) FOU	72.71 ± 82.86 [16 ; 917]	61.22 ± 35.60 [7 ; 153]	162.4 ± 150.78 [22 ; 1080]	172.2 ± 252.87 [17 ; 896]	66.03 ± 72.53 [17 ; 703]	Chi-sq=42.0444 Df=4 P=1.633.10⁻⁸ Dif.sig 2008-2010 2009-2010 2010-2012
Durée (min) CORMORAN	112.90 ± 68.91 [19 ; 425]	94.15 ± 44.14 [46 ; 208]	179.80 ± 167.63 [34 ; 1074]	142.40 ± 66.45 [40 ; 467]	220.5 ± 135.06 [68.91 ; 135.06]	Chi-sq=6.6227 Df=4 P=0.1572
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=553.5 P=9.80.10⁻⁴	W=29 P=0.3444	W=216.5 P=0.6698	W=153 P=0.5	W=31 P=0.1277	W=6414.4 P=3.419.10⁻⁷

Du fait de leur physiologie différente, les deux espèces ont des caractéristiques de voyages différentes (Fig. 14 et 15). Les cormorans réalisent des voyages significativement plus longs en temps ($W=6414.4$, $p=3.419.10^{-7}$) et plus courts en distance même si cette différence n'est pas significative sur les années étudiées ($W=4169$, $p=0.5172$).

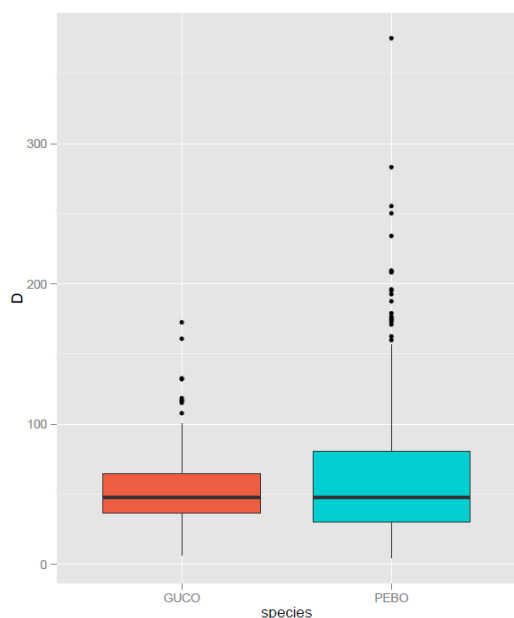


Figure 14 : Distance totale des voyages par espèce (rouge : cormoran, bleu : fou)

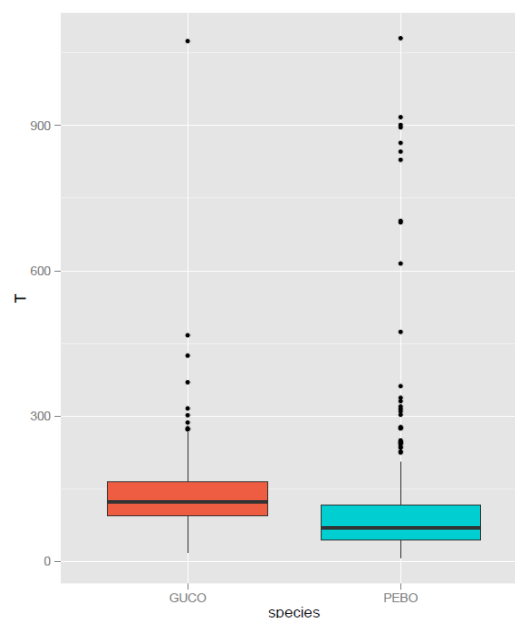


Figure 15 : Durée totale des voyages par espèce (rouge : cormoran, bleu : fou)

D'autre part, on observe tendance interannuelle chez les deux espèces (Fig.16 et 17). L'année 2010 est celle où les deux variables ont atteint leur maximum pour les deux espèces et où les distances totales sont différentes significativement. Pour le fou, l'année 2010 est différente de manière significative de l'année 2008, 2009 et 2012. Pour le cormoran, on ne note aucune différence significative bien que cette tendance soit elle aussi observable (l'année 2012 n'étant pas exploitable pour le cormoran car un seul oiseau a pu être marqué).

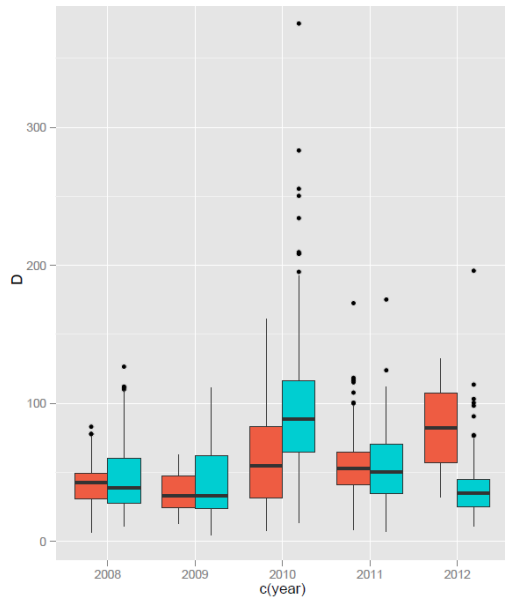


Figure 16 : Distance totale des voyages par année et par espèce (rouge : cormoran, bleu : fou)

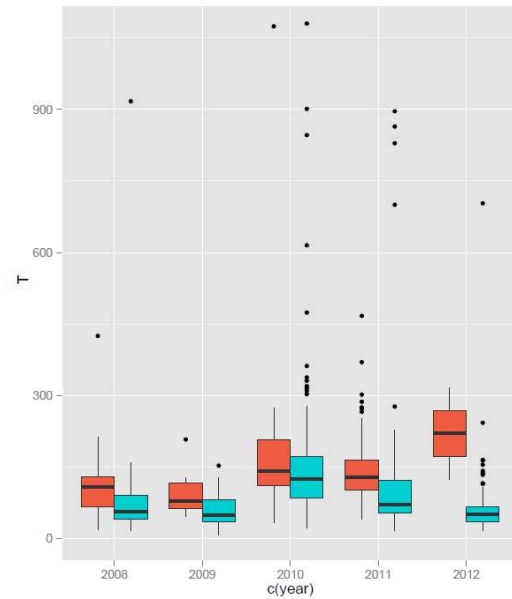


Figure 17 : Durée totale des voyages par année et par espèce (rouge : cormoran, bleu : fou)

- **Indices d'effort de fourragement**

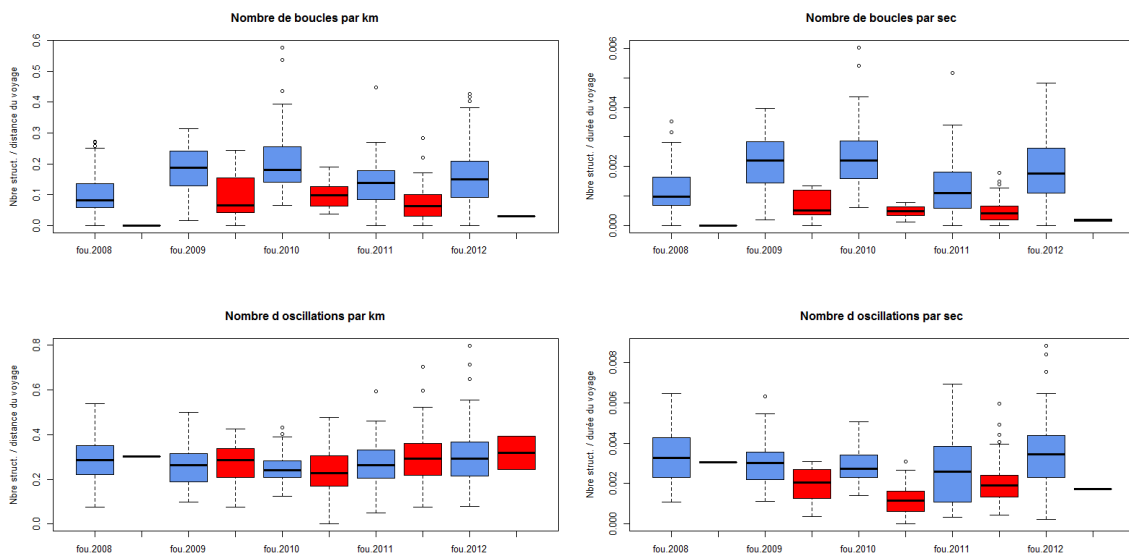


Figure 18 : Série temporelle des indices d'effort par espèce (rouge : cormoran, bleu : fou)

Le fou a tendance à réaliser plus de boucles que le cormoran et ce quelles que soient les années (cf. Tableau.7 en annexe I) aussi bien par kilomètre que par seconde ($W=19125$, $P < 2.2 \cdot 10^{-16}$ et $W=20778$, $P < 2.2 \cdot 10^{-16}$ respectivement ; Fig.18). De plus, le fou réalise plus d'oscillations par kilomètre et par seconde d'une manière générale ($W=9389$, $P = 0.01697$ et $W=17088$, $P=2.544 \cdot 10^{-15}$ respectivement ; Fig.18). Cependant, on ne note aucune différence significative par année pour le nombre d'oscillations par kilomètre alors que les années 2009 et 2010 sont différentes significativement entre les deux espèces pour le nombre d'oscillations par seconde ($W=260$, $P=0.01055$ et $W=1816$, $P=1.22 \cdot 10^{-10}$ respectivement). D'autre part, on observe des variations interannuelles pour chaque espèce (Fig.18). Le fou module son nombre de boucles par kilomètre et par seconde en fonction des années (Différence significative : 2008-2009,

2008-2010, 2008-2012, 2010-2011 pour le nombre de boucles par km et 2008-2009, 2008-2010, 2008-2012, 2009-2011, 2010-2011, 2011-2012 pour le nombre de boucles par sec ; cf. Tableau.7 annexe I) mais pas son nombre d'oscillations par km ni par seconde. Pour le cormoran, les années 2010 et 2011 sont différentes en terme de nombre de boucles par kilomètre, nombre d'oscillations par kilomètre et par seconde. L'année 2010 semble encore une fois être une année particulière pour le fou comme le cormoran.

- **Détermination de la gamme d'échelles intermédiaires**

Afin de s'affranchir de l'effet d'emboîtement de structures, nous avons déterminé un intervalle (Tableau.3) pour lequel on fait l'hypothèse que sa probabilité d'occurrence est négligeable.

Tableau 3 : Intervalles contenant la gamme d'échelles intermédiaires

	1 ^{er} quartile (m)	3 ^{ème} quartile (m)
Fou	99.5	326.15
Cormoran	104.05	578.26

- **Temps et distance passés dans les structures par voyage**

Pour le fou, les années 2009 et 2010 semblent être particulières (cf. Tableau 7 en annexe I) vis-à-vis du temps et de la distance passés dans les structures bouclantes (Fig.19). Pour les structures oscillantes, aucune différence significative n'a été observée. Pour le cormoran, une différence significative entre les années est observée pour le temps passé dans les structures, qu'elles soient bouclantes ou oscillantes (2010 différente de 2011 et 2009 différente de 2011 respectivement, cf. Tableau 7 annexe I et Fig.19). Les différences entre années s'expriment donc essentiellement par le temps et la distance passés dans les structures bouclantes, le temps et la distance passés dans les structures oscillantes étant sensiblement le même entre année, tant pour le fou que le cormoran (Fig.19). Il en ressort que l'année 2010 est encore une fois une année au cours de laquelle les oiseaux ont été confrontés à un événement particulier, les amenant à intensifier leur effort de recherche restreinte. D'autre part, les structures oscillantes du cormoran sont plus longues en temps en 2009, 2010 et 2011 et en distance en 2010 et 2011. Le fou par contre effectue des structures bouclantes plus longues en distance en 2009, 2010 et 2011 (cf. Tableau.7 en annexe I).

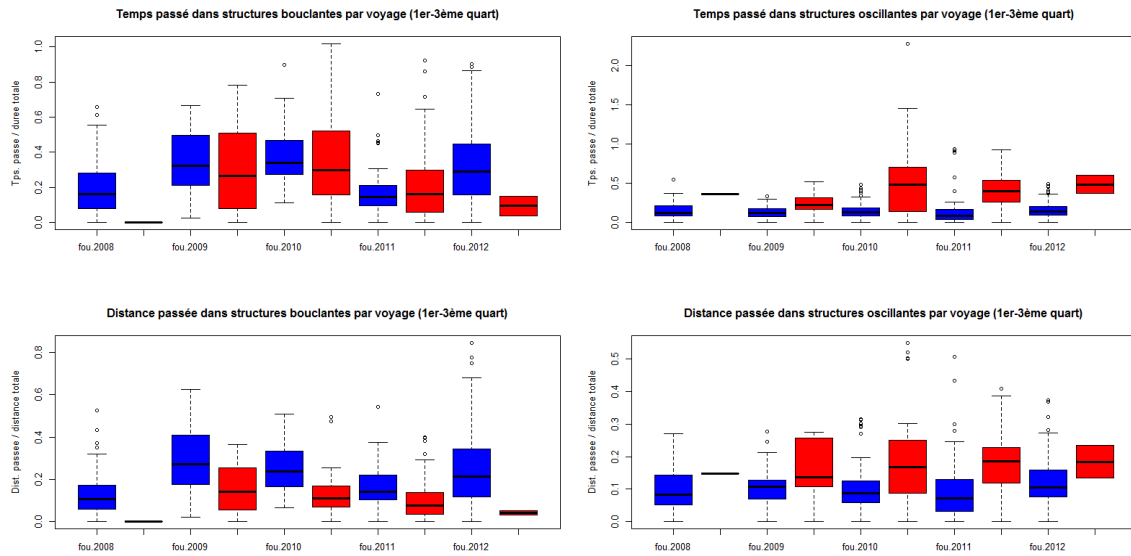


Figure 19 : Temps et distance passés dans les structures bouclantes et oscillantes pour le fou (en bleu) et le cormorant (en rouge) au cours des années

3.3 Statistiques par structures

- **Effet de l'année sur l'effort de forage (temps et distance passés dans une structure rugueuse)**

L'année a un effet significatif pour le temps et la distance passés dans les structures chez le fou ($p=1.10^{-4}$ et $p=0.0173$ respectivement, cf. Tableau 8 en annexe II). Le temps passé dans les structures est significativement plus long pour les années 2010 et 2011 que pour 2008. La distance parcourue dans les structures rugueuses est significativement plus longue en 2010 qu'en 2008 seule 2010.

Pour le cormorant par contre, les deux modèles que nous retenons sont le modèle d'intercepte pour le temps passé dans les structures en fonction de l'année et le modèle nul pour la distance passée (cf. Tableau 9 en annexe II). On en conclut que l'année a un effet significatif pour le temps passé dans les structures rugueuses ($p=1.10^{-4}$), mais pas pour la distance parcourue au sein de ces mêmes structures. Le cormorant a passé plus de temps dans les structures rugueuses en 2010 et 2011 qu'en 2008 (cf. Tableau 9 en annexe II).

- **Effet du nombre de plongées sur l'effort de forage**

Pour le fou, et par un effet probablement mécanique, plus le nombre de plongées est important et plus le temps et la distance passés dans les structures rugueuses augmentent (cf. Tableau 10 en annexe II). Pour le cormorant (cf. Tableau 11 en annexe II), on a le même type d'effet.

- **Répartition des plongées dans les structures rugueuses pour la gamme d'échelles intermédiaires [1^{er} – 3^{ème} quartile des structures rugueuses]**

Le nombre total de plongées effectuées par les fous marqués est de 2425 et de 1982 pour les cormorants. Le nombre de plongées contenues dans les structures d'échelle intermédiaire (déterminée précédemment) est de 1945 (80.2%) pour le fou et de 1880

(14.5%) pour le cormoran. Pour le fou, 40.1% des plongées sont dans des structures de rayon d'ellipse inférieur à 180m (Fig.20). Pour le cormoran, 7.25% sont dans des structures de rayon d'ellipse inférieur à 300m (Fig.21). De plus, quelque soit l'échelle considérée, les deux espèces réalisent plus de plongées dans des structures bouclantes que oscillantes

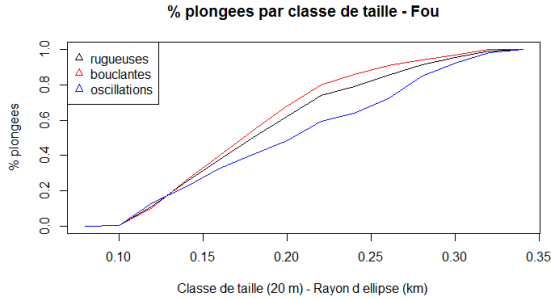


Figure 20 : Répartition des plongées par type de structure d'échelle intermédiaire ([99.5, 326.15] m) pour le fou

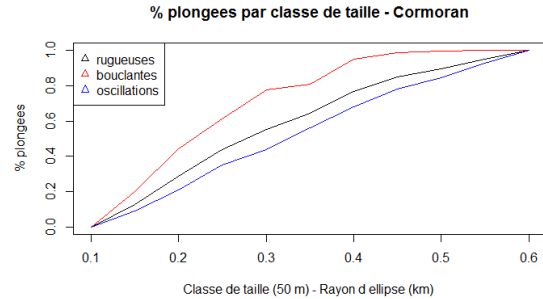


Figure 21 : Répartition des plongées par type de structure d'échelle intermédiaire ([104.05, 578.26] m) pour le cormoran

3.4 Distribution des tailles de motifs et de structures

- **Echelle caractéristique des motifs à partir des rayons de courbure**

La figure 22 présente la distribution des tailles de motifs constituant les structures rugueuses par espèce. Le premier pic observé pour les deux espèces ne peut pas être considéré car il est d'une échelle inférieure à la résolution d'analyse (Fig.22). En effet, lors de l'interpolation de la trajectoire, des motifs de rayon inférieur à la résolution peuvent être générés et donc créer ce pic artefactuel (cf. Annexe III). Par ailleurs, le fou réalise un nombre plus important de motifs rugueux de rayon 60m et le cormoran de rayon 103m (Fig.22). Le fou effectue des motifs à une échelle particulière inférieure à celle du cormoran et sur un intervalle plus petit (cf. Détermination de la gamme d'échelles intermédiaires § 3.2).

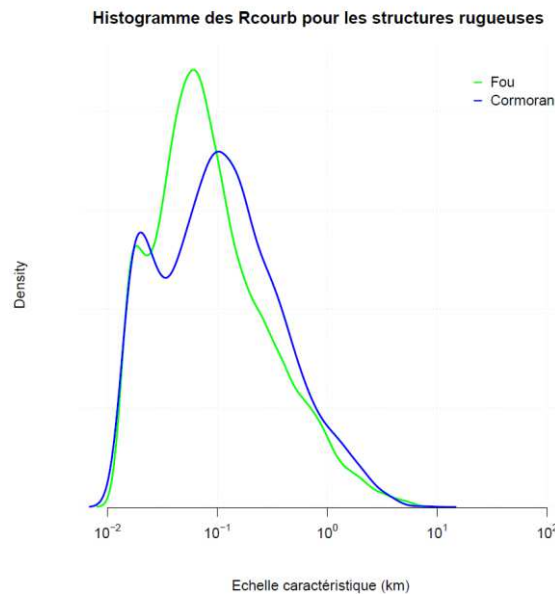


Figure 22 : Distribution des échelles caractéristiques des structures rugueuses

Les distributions des échelles caractéristiques des boucles des deux espèces sont différentes (Fig.23). Nous ne considérerons pas le premier pic observé pour le cormoran à ~ 20 mètres car il s'agit vraisemblablement d'un biais de ré-échantillonnage. Cependant, on observe que le fou réalise un important nombre de boucles à une échelle particulière : ~ 58 mètres de rayon. Le cormoran semble lui aussi réaliser des boucles à une même échelle mais les boucles qu'il effectue sont réparties sur une gamme d'échelles plus large que le fou.

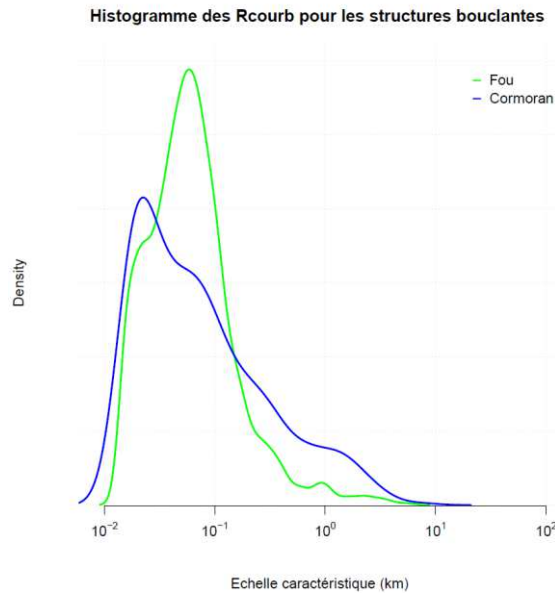


Figure 23 : Distribution des échelles caractéristiques des boucles

Pour la taille des rayons des oscillations, on n'observe pas ou peu de différence entre les distributions des deux espèces bien que les cormorans réalisent des oscillations à des échelles plus grandes que le fou (Fig.24). Nous ne considérons pas le premier pic pour les mêmes raisons que précédemment. Le pic principal pour le fou est à une échelle de 65 mètres et celui du cormoran à 116 mètres.

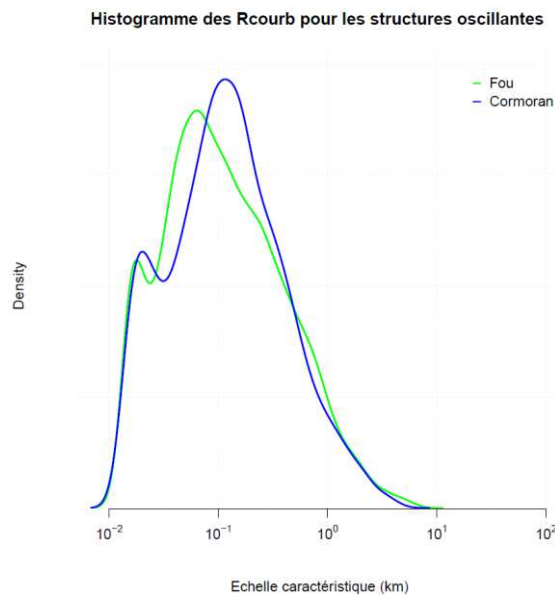


Figure 24 : Distribution des échelles caractéristiques des oscillations

- **Echelle caractéristique des structures rugueuses à partir des rayons d'ellipse**

La distribution des échelles des structures rugueuses pour les deux espèces est unimodale avec un maximum à 157 mètres pour le fou et à 204.5 mètres pour le cormoran. Les deux espèces réalisent donc principalement des ARS de 150 à 200 mètres de rayon (Fig.25).

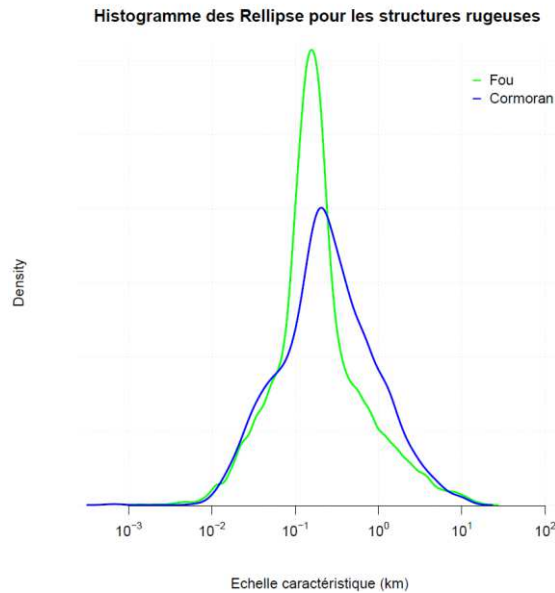


Figure 25 : Distribution des échelles caractéristiques des rayons d'ellipse des structures rugueuses

- **Un comportement constant au cours du temps**

La taille de la zone prospectée par les fous comme les cormorans lorsqu'ils réalisent des structures rugueuses est constante au cours des années (Fig.26). Cette échelle caractéristique commune que l'on observe sur la figure 25 est donc une réponse des oiseaux à un événement particulier, non affectée par la variabilité interannuelle du système.

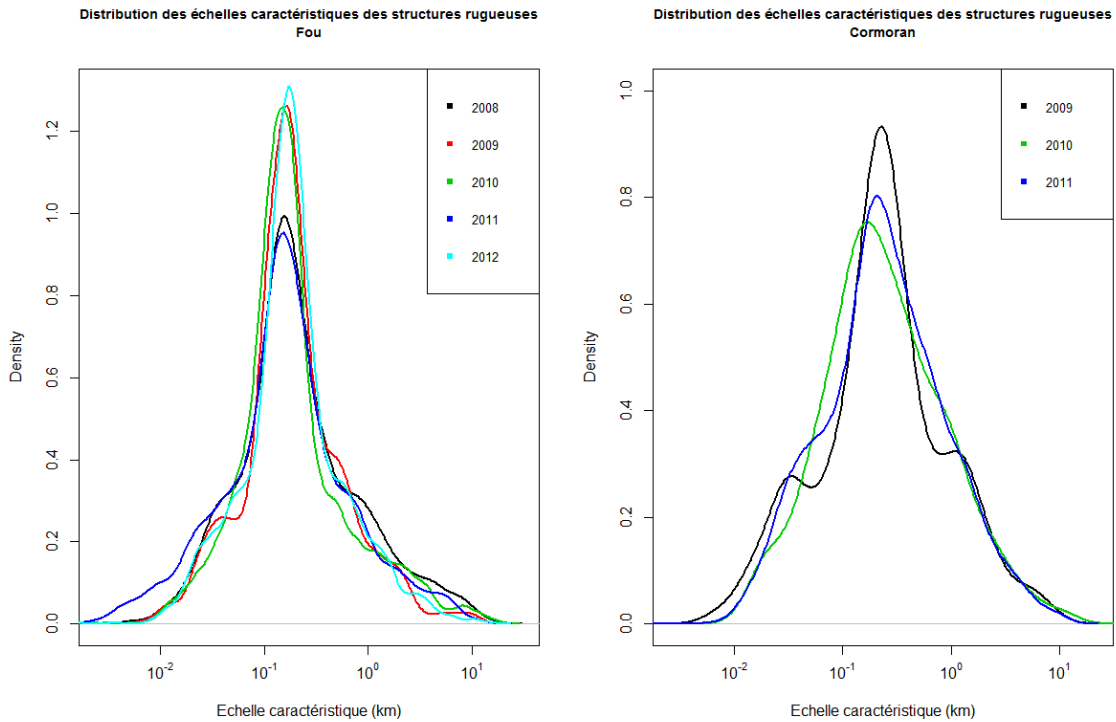


Figure 26 : Distribution des échelles caractéristiques des diamètres d'ellipse pour les structures rugueuses par année pour le fou (à gauche) et le cormoran (à droite)

- **Analyse de sensibilité à la résolution**

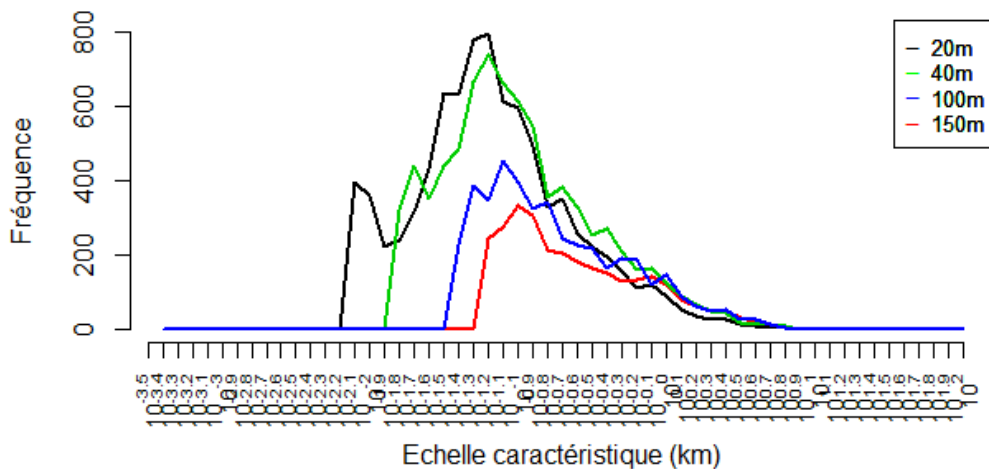


Figure 27 : Exemple d'histogramme des échelles caractéristiques (rayon de courbure) des structures rugueuses du fou pour différentes résolutions

Lors du prétraitement des données, à savoir l'interpolation linéaire des positions le long de la trajectoire, différentes résolutions sont possibles. Pour appliquer l'analyse en ondelettes des trajectoires, nous avons du choisir une résolution d'analyse de 40 mètres pour être cohérents avec les données acoustiques qui ont une résolution minimale de 40 mètres. Un point important à préciser lors de la mise en œuvre de la méthode que nous avons utilisée est un effet de la résolution. C'est-à-dire que plus la résolution est grande et plus le pic principal de l'histogramme des échelles caractéristiques des structures se décale (~50m lorsque l'on passe de 20 à 150m de résolution, Fig.27). Ceci s'explique par le fait que les plus petites structures sont lissées et disparaissent lorsque l'on augmente le grain.

3.5 Effet de la structuration physique de l'écosystème

- **Cohérence des échelles caractéristiques des structures physiques et des comportements bouclant/oscillant des oiseaux**

Nous avons vu précédemment que le fou comme le cormoran réalisent des structures rugueuses à une échelle caractéristique commune de 150 à 200 mètres de rayon c'est-à-dire que la zone que les oiseaux prospectent est de 300 à 400 mètres de diamètre. Pour les structures physiques, on observe un pic important. Il correspond à des structures physiques de 275 mètres de long. On a donc une cohérence des maxima pour chaque distribution. La zone prospectée par les oiseaux et la structure physique correspondant à une zone favorable susceptible de contenir des proies ont des échelles caractéristiques similaires de ~300 mètres de diamètre (Fig.28).

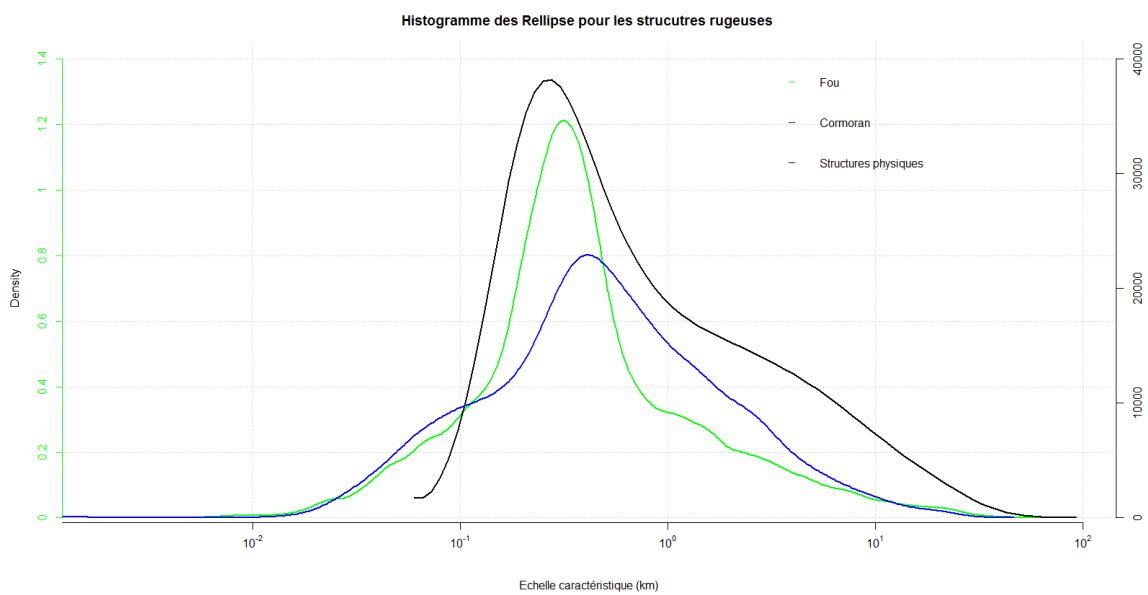


Figure 28 : Distribution des échelles caractéristiques des structures rugueuses pour les diamètres d'ellipse et des structures physiques

- **Correspondance entre une trajectoire de cormoran et une campagne acoustique (2011)**

Sur la totalité des données, nous disposons d'un exemple de trajectoire de cormoran croisant un transect acoustique dans la même fenêtre spatio-temporelle pour l'année 2011 (Fig.29).

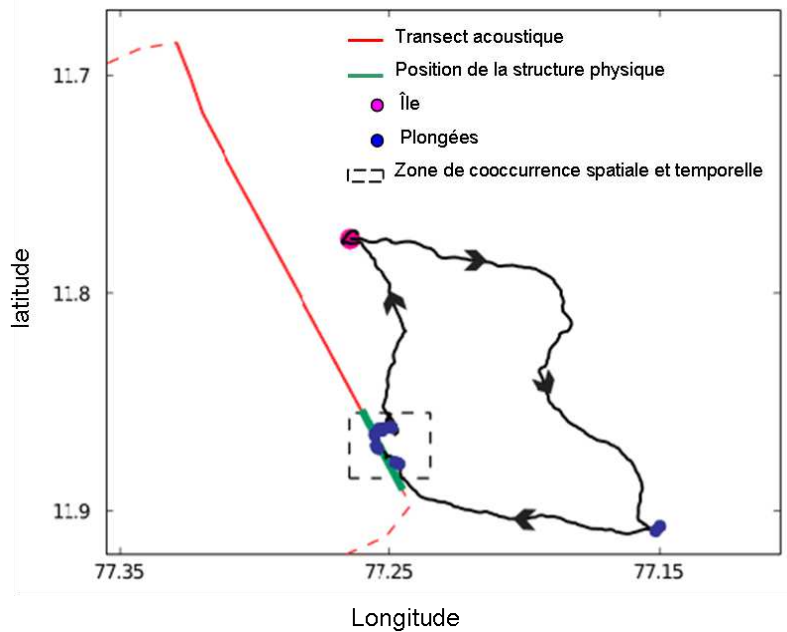


Figure 29 : Trajectoire du cormoran (en noir) et du navire scientifique avec prospection acoustique (en rouge)

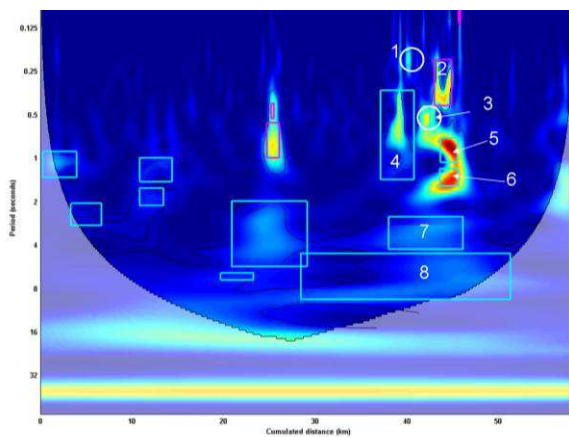


Figure 30 : Spectre d'ondelettes correspondant à la trajectoire (les structures numérotées sont celles qui se trouvent dans la même fenêtre spatio-temporelle que la structure physique détectée par acoustique)

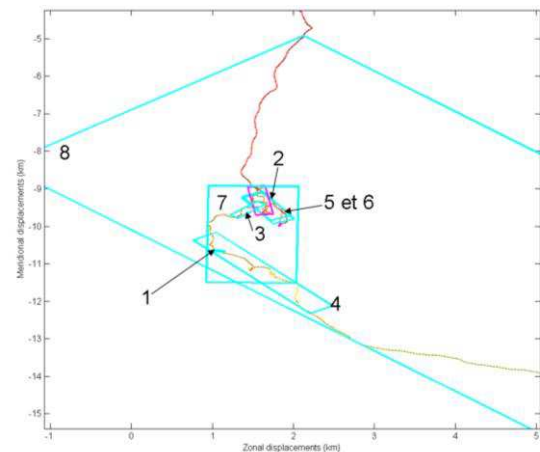


Figure 31 : Zoom de la cooccurrence présentée dans la figure 28 et les différentes structures isolées dans la trajectoire de l'oiseau

La structure physique détectée lors du transect acoustique se trouve sous la trajectoire du cormoran. Ce dernier a réalisé 8 structures dans cette zone (Fig. 30 et 31). La zone prospectée par le cormoran varie d'une cinquantaine de mètres à 4 kilomètres de rayon (cf. Tableau 4). D'après les données acoustiques, la structure physique contient une biomasse de zooplancton et d'anchois importante et mesure 2.6 km de long. L'oiseau a donc pu survoler la totalité de la structure afin de détecter d'éventuelles proies puis a effectué des structures d'échelle de plus en plus petite. Quelle que soit la structure, il a effectué des plongées ce qui montre qu'il se nourrissait dans cette partie de trajectoire.

Tableau 4 : Description des structures réalisées par le cormoran dans la zone de cooccurrence spatio-temporelle

N°	rayon motif (km)	Periode moyenne(s)	rayon ellipse (km)	distance passée dans la structure (km)	temps passé dans la structure (s)	nombre de plongées
1	0.032	0.203	0.057	0.240	373.694	1
2	0.053	0.331	0.259	2.640	1700.507	3
3	0.085	0.537	0.167	0.800	570.403	4
4	0.130	0.814	0.698	3.640	1669.646	6
5	0.134	0.843	0.204	1.880	925.824	3
6	0.226	1.417	0.227	2.040	937.949	3
7	0.536	3.371	0.855	8.120	4980.421	16
8	1.150	7.225	3.961	22.800	6040.251	16

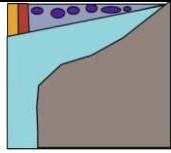
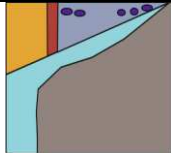
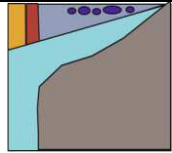
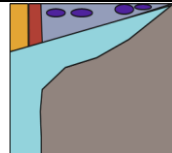
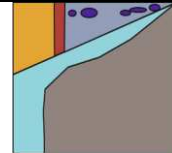
Cet exemple permet de mettre en évidence les relations qui existent entre le comportement des oiseaux, l'occurrence de structures physiques et la présence de proies. Dans ce cas particulier, la structure physique était bien une zone favorable contenant de l'anchois. Les bancs d'anchois détectés ne remplissaient pas entièrement la structure physique. La taille des ARS de l'oiseau dans ce cas est donc bien le marqueur de la zone favorable plutôt que des bancs d'anchois par eux-mêmes.

4. Discussion

4.1 Variabilité de l'effort de fourragement des oiseaux

Bien que le fou et le cormoran soient des espèces sympatriques partageant la même proie, elles présentent des comportements de fourragement différents. On observe des différences de temps passé en mer ainsi que du nombre de boucles et du nombre d'oscillations effectuées par km et par seconde. Une analyse année par année nous montre que les deux espèces n'ont pas systématiquement un effort de fourragement différent, sauf sur la durée des voyages qui est toujours supérieure pour les cormorans et le nombre de boucles qui est toujours supérieur pour le fou, quelles que soient les conditions de l'année. D'autre part, lors de l'analyse des voyages en général et des indices d'effort, nous avons pu observer que l'année 2010 était particulière. L'année 2010 est celle qui se démarque le plus en termes d'effort de fourragement. La distance et la durée totale des voyages ainsi que les indices d'effort ont atteint leur maximum cette année là. La biomasse d'anchois était moyenne mais la « dilution » dans un grand habitat favorable des agrégations d'anchois a contraint les oiseaux à augmenter significativement leur effort de fourragement (cf. Tableau.5). C'est l'année typique où une modulation de l'effort de fourragement permet de compenser une certaine difficulté d'accès aux proies.

Tableau 5: Synthèse des scénarii environnementaux dans le SCH (Schéma descriptif de l'environnement : en jaune les eaux océaniques, en rouge les eaux de mélange, en violet les eaux d'upwelling côtière, D : durée totale d'un voyage, IE : indice d'effort de fourrage, IE₁: nombre de boucles par km et sec., IE₂: temps et distance passés dans les structures bouclantes par voyage, IE₃ : nombre de boucles par km et nombre d'oscillations par km et sec., IE₄ : temps passé dans les structures bouclantes est oscillantes par voyage, ↑ :différence observée par rapport à 2008 pour le fou et 2009et 2011 pour le cormoran ; A. Bertrand (*com. pers.*))

	2008	2009	2010	2011	2012
Environnement	SST moyenne, vents les plus forts, Chlo-a la plus élevée, oxycline la moins profonde (dans tout l'écosystème et là où les oiseaux chassent)	SST la plus élevée, Chlo-a moyenne, oxycline profonde (dans tout l'écosystème et dans une moindre mesure là où les oiseaux chassent)	Vents forts, conditions froides, zone côtière productive, profondeur de l'oxycline moyenne mais plutôt profonde dans la zone de chasse des oiseaux	Vents faibles, SST, Chlo-a et niveau d'oxycline moyens (partout et sur la zone de chasse des oiseaux)	Température élevée, Chlo-a moyenne, niveau d'oxycline relativement profond mais parfois superficiel dans la zone de chasse des oiseaux
Poissons (anchois)	Forte biomasse loin de la côte, bancs larges et denses proches de la surface	Biomasse plus faible proche ou loin de la côte, plus faible nombre de petits bancs et plus profonds	Biomasse moyenne loin de la côte, nombreux petits bancs proches de la surface.	Forte biomasse proche ou loin de la côte, peu de grands (peuplés) et longs bancs	Faible biomasse proche ou loin de la côte, nombreux bancs de taille moyenne
Schéma descriptif de l'environnement					
Modulation de l'effort de fourrage Fou	D, T I.E ₁ I.E ₂	D, T I.E ₁ ↑ I.E ₂ ↑	D, T ↑ I.E ₁ ↑ I.E ₂ ↑	D, T I.E ₁ I.E ₂	D, T I.E ₁ ↑ I.E ₂ ↑
Modulation de l'effort de fourrage Cormoran		D, T I.E ₃ I.E ₄	D, T I.E ₃ ↑ I.E ₄ ↑	D, T I.E ₃ I.E ₄	

De plus, nous avons montré que le fou module son effort de fourrage entre les années selon plusieurs facteurs : la distance et la durée des voyages, le nombre de boucles par kilomètre et par seconde et le temps et la distance passés dans les structures bouclantes par voyage. Le cormoran module lui aussi son effort mais cela ne semble pas lié à la durée ni la distance des voyages. Pour les indices d'effort, on n'observe pas nécessairement de différence marquée mais cela peut être dû la base de données (3 années seulement pour le cormoran). Nous avons aussi déterminé que l'année avait un effet sur le temps et la distance passée par structure pour le fou et un effet uniquement sur le temps passé par structure pour le cormoran. Le fou montre donc un ajustement interannuel de son effort alloué à la recherche grâce aux variables que nous avons étudiées alors que pour le cormoran cela ne semble pas le cas hormis pour le temps passé dans les structures. Le cormoran ajuste son effort surtout dans le plan vertical à partir de ses plongées (durée et profondeur ; Bertrand *com.pers.* ; Passuni-Saldaña, 2011) et non pas par le vol. C'est pour cette raison que l'on ne voit quasiment pas de variation dans les données GPS. Le fou, par contre, ajuste son effort dans le plan

horizontal (Bertrand *com.pers.* ; Passuni-Saldaña, 2011). L'étude des données GPS est donc plus appropriée pour le fou.

Du fait que les anchois soient organisés en bancs ou en clusters de bancs à fine et grande échelle, il est important de tenir compte de l'échelle spatiale. À plus petite échelle, les mécanismes d'auto-organisation sont susceptibles d'être dominants, à plus grande échelle l'adaptation et la réponse à l'environnement sont plus importants (Fig. 32, Bertrand *et al.* 2008). Pour les oiseaux, on n'observe pas ou pas de variation interannuelle des tailles de structures rugueuses. Contrairement aux poissons, la taille des structures ne reflèterait pas directement les variations de l'environnement. Une autre raison est que la série analysée ne comprend pas d'événements drastiquement différents. Les cinq années d'étude correspondent globalement à des scénarii froids. Les différences ne s'expriment donc pas fortement.

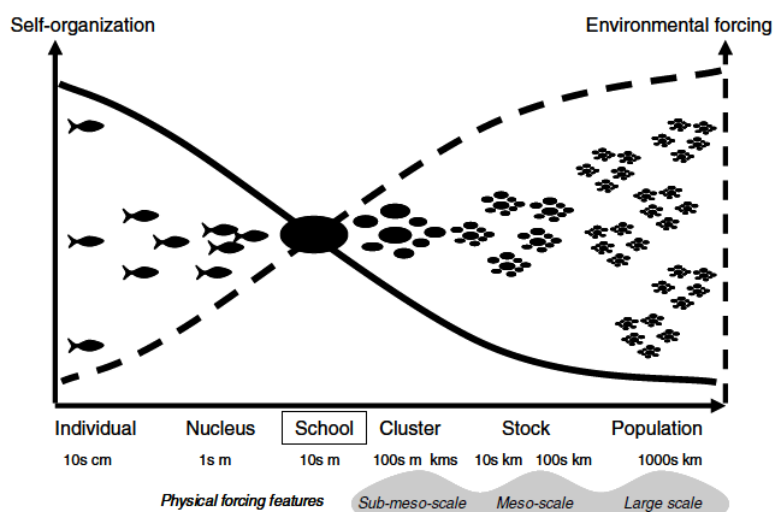


Figure 32 : Modèle conceptuel décrivant l'importance relative des facteurs de régulation de l'agrégation des poissons grégaires en fonction de l'échelle. Il y a deux des ordonnées, un sur la base de l'auto-organisation, l'autre sur le forçage de l'environnement (Bertrand *et al.* 2008)

Les scénarii environnementaux étant différents pour ces cinq années, on peut en déduire que le fou s'adapte à son environnement en modulant son intensité de recherche mais pas la taille de ses structures. Pour le cormoran, on pourrait faire l'hypothèse qu'il s'adapte au changement de condition environnementale en fonction du temps passé dans les structures. Ce seul facteur ne peut pas permettre au cormoran de s'adapter le nombre de voyages qu'il réalise par jour pourrait être un autre moyen.

Les métriques que nous avons étudiées paraissent intéressantes pour quantifier l'intensité de l'effort de fourragement. Pour certains stocks fortement exploités par les oiseaux marins, ces métriques pourraient permettre de recueillir des informations sur l'état de la biomasse des proies en utilisant le comportement des oiseaux comme indicateur dans une approche écosystémique de la gestion des pêches.

4.2 Analyse de la distribution des échelles caractéristiques des structures réalisées par les oiseaux et des structures physiques

Les deux métriques disponibles pour décrire la taille des structures se distinguent par le fait que le rayon de courbure nous informe sur la taille des motifs alors que le rayon d'ellipse décrit la taille de la zone de prospection.

- **Description de la physiologie (Fig.22)**

La taille des rayons de courbure semble refléter des contraintes physiologiques ou biomécaniques différentes pour les deux espèces (Fig.22). Le premier pic observé est probablement dû au biais lié à l'interpolation des données ou aux courts déplacements que les oiseaux effectuent lorsqu'ils sont posés sur l'eau pour récupérer entre chaque plongée. Le pic principal de la taille des motifs effectués par le fou est de 60m aussi bien pour les boucles que les oscillations. Cette échelle pourrait correspondre au comportement spécifique de chasse des fous ('plunge diver', Fig.33). Une fois qu'il a plongé le fou redécollé face au vent et utilise les courants ascendants pour regagner de l'altitude avant de piquer. Une séquence de ce type pourrait donc être considérée comme une seule structure composée de plusieurs boucles d'échelles semblables. D'autre part, le pic principal du cormoran peut lui aussi correspondre à sa stratégie de chasse. Ce pic à ~100m est essentiellement composé de structures oscillantes. Lors d'un événement de fourragement, le cormoran réalise des enchaînements de nombreuses plongées depuis la surface ('pursuit diver' Fig.34), ce qui pourrait être considéré comme une seule structure de type oscillante lors de l'analyse.

La taille des motifs de chaque espèce semble liée à leur manière de chasser qui est elle-même directement influée par leur physiologie respective. Le fou est un oiseau voilier et ne peut pas réellement nager sous l'eau. Il capture donc ses proies par surprise lorsqu'il pique depuis le ciel. Le cormoran est un bon plongeur. Pour cela, il capture ses proies à partir de la surface de l'eau et nage sous l'eau. La distribution des tailles de rayon de courbure est donc un indicateur qui est soumis aux contraintes physiologiques des oiseaux.

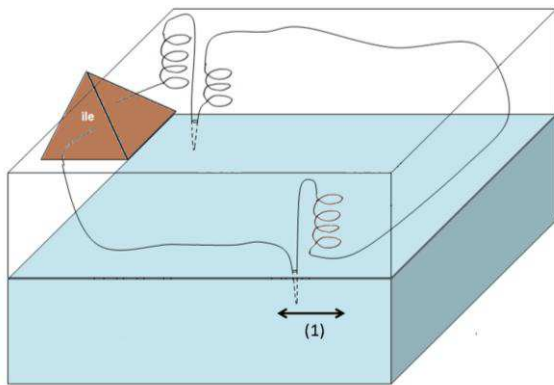


Figure 33 : Comportement de chasse du fou (en noir : exemple trajectoire de fou avec deux plongées), (1) ascension avant de plonger puis redécollage face au vent et ré-ascension

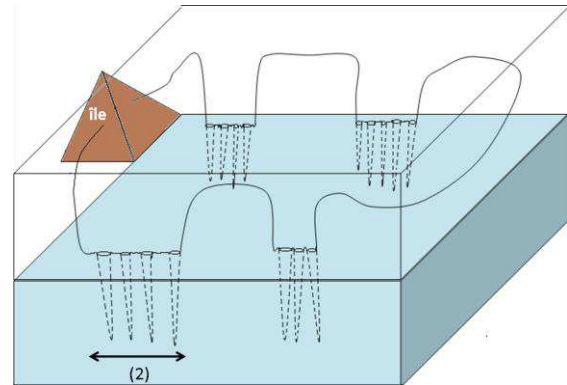


Figure 34 : Comportement de chasse du cormoran (en noir : exemple de trajectoire de cormoran avec 16 plongées), (2) séquence de plongées dans un temps réduit

- **Description du comportement de recherche alimentaire (Fig.25)**

On a déterminé précédemment qu'un nombre important des plongées se trouve dans les structures rugueuses décrites à partir du rayon d'ellipse (jusqu'à 80% pour le fou). Nous n'observons pas de différence d'échelle des rayons d'ellipse entre les deux espèces. On peut supposer que la taille de ces structures (zone prospectée) n'est plus limitée par des contraintes physiologiques. Les deux espèces répondent de manière commune à une échelle particulière. Ce pic peut donc être lié à la contrainte

environnementale. Ces structures rugueuses de rayon 150m pour le fou et 200m pour le cormoran sont équivalentes à des ARS. C'est-à-dire que la taille de la zone prospectée, i.e. le rayon d'ellipse de la structure, est un marqueur d'une zone d'intérêt pour les oiseaux. Le rayon d'ellipse des structures est donc un indicateur du comportement de recherche alimentaire des oiseaux et de la taille des zones d'intérêt qu'ils survolent.

- **Cohérence des tailles observées avec celles des structures physiques**

Nous avons beaucoup d'indices, par notre étude et dans la littérature, pour conclure que les ARS que nous avons isolées sont de bons marqueurs des zones favorables à l'anchois. Dans un premier temps, le pic principal de la taille des structures physiques est cohérent avec le diamètre d'ellipse des structures rugueuses. Les structures rugueuses à cette échelle traduisent une réponse particulière des oiseaux. La cohérence des échelles entre les oiseaux et la physique laisse penser que cette réponse des oiseaux est liée à la structuration physique. Ainsi, les zones d'intérêt survolées peuvent être considérées comme des indicateurs de la structuration physique. Dans un second temps, l'échelle caractéristique des structures physiques (~300m) correspond à des structures de sub-méso échelles de type onde interne. Ces ondes internes sont connues pour agréger le zooplancton et les poissons (Bertrand *et al.*, 2008). La taille moyenne des bancs d'anchois détectés par acoustique autour de l'île est d'une trentaine de mètres (cf. Tableau.6). La taille des agrégations de zooplancton et d'anchois observée dans les données acoustiques est de 100 à 300m (Bertrand et Grados, in prep.). Ainsi, tout mène à penser que ces structures physiques survolées par les oiseaux peuvent contenir des bancs entiers, voire des clusters de bancs (Fig.35). Cependant, rien ne nous permet d'affirmer la présence d'anchois au moment où les oiseaux ont effectué ces voyages. En effet, il ne s'agit que de cohérence de taille et pas de co-occurrence spatiale ou temporelle stricte entre les structures physiques et celles réalisées par les oiseaux. On peut toutefois faire l'hypothèse que ces structures rugueuses correspondent à une réponse comportementale moyenne (fourragement) des oiseaux à une structuration moyenne de leur environnement, de leurs proies.

Tableau 6 : Caractéristiques des bancs d'anchois détectés lors des campagnes acoustiques autour de l'île Pescadores (1.5°*1.5°)

Année	Hauteur moyenne (m)	Profondeur moyenne (m)	Largeur moyenne (m)
2008	2.295977	8.387452	19.54946
2009	1.885577	13.795717	24.8308
2010	1.495478	8.02084	35.73336
2011	3.017377	9.863064	51.58649
2012	1.351942	11.598107	11.59807

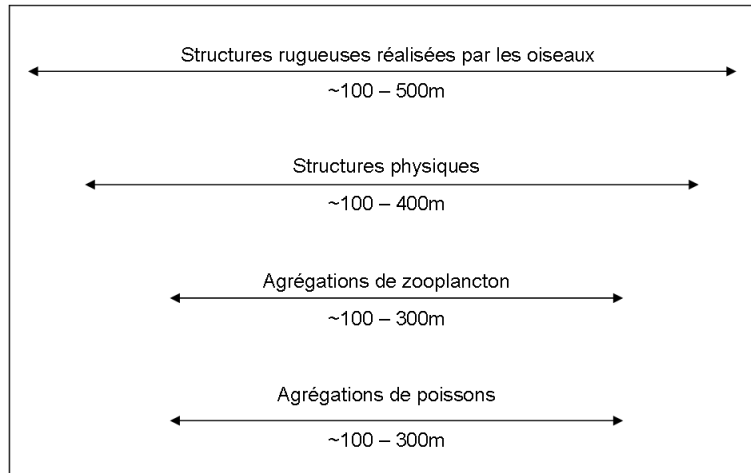


Figure 35 : Emboîtement des différentes structures (taille des structures réalisées par les oiseaux = échelle intermédiaire, taille des structures physiques = échelle intermédiaire, taille des agrégations = Bertrand et Grados, in prep.)

De plus, Weimerskirch (2007) a montré que dans les zones polaires et tempérées, à grande et méso-échelle, les oiseaux semblent avoir une bonne connaissance de la répartition spatiale des agrégations de proies. Ils prennent des directions particulières à partir de l'île pour atteindre des zones privilégiées où la productivité est forte comme des tourbillons, des zones de front ou d'upwelling. Dans ces zones de méso-échelle, les oiseaux utilisent des ARS lorsqu'ils détectent des indices indiquant une zone favorable pour le fourrage. Les oiseaux reviennent constamment dans les zones de grande échelle mais à fine échelle, ceci ne semble ne plus être le cas hormis pour des structures particulières telles que les fronts ou les ondes internes. En effet, les ondes internes semblent influencer la distribution des oiseaux (Haney, 1987). Les ondes internes jouent un rôle dans la structuration de l'environnement et dans la distribution des prédateurs marins. L'étude de la structuration physique via les oiseaux nous permettrait donc de déterminer les échelles caractéristiques des zones de fourrage et donc de présence d'anchois.

4.3 Analyse de la répartition des plongées dans les structures rugueuses

Lors de l'analyse de la répartition des plongées dans et hors des structures, nous avons pu observer que 80% des plongées effectuées par le fou sont contenues dans les structures d'échelle moyenne contre 14.5% pour le cormoran. On peut donc en conclure que le fou s'alimente principalement lorsqu'il réalise des structures rugueuses. Par contre, le cormoran semble avoir un comportement de fourrage complètement différent à savoir qu'il ne s'alimenterait pas lorsqu'il réalise des structures rugueuses. Une des raisons qui pourrait expliquer cela est un effet de la gamme d'échelle moyenne choisie c'est-à-dire que les plongées des cormorans seraient dans des structures de très petite échelle ou au contraire dans des structures de grande échelle. Il s'avère que cela n'est pas le cas. Une autre raison pourrait être un effet de l'interpolation spécifique aux cormorans. Lors des séquences de plongées répétées, la probabilité pour qu'il y ait des trous longs dans leur trajectoire est plus élevée. Ces trous, où il y a plongée, pourraient être considérés comme des parties linéaires qui sont tout sauf rugueuses. Enfin, une dernière raison serait que les structures rugueuses et les ARS ne sont pas nécessairement synonymes de fourrage. Weimerskirch *et al.* (2007) ont montré que la capture d'une proie pour le grand albatros n'est pas toujours réalisée dans une ARS. Ainsi, ce

rapprochement qui est très souvent fait dans la littérature à savoir ARS = zone de fourragement (Tew Kai *et al.*, 2013) n'est pas si trivial . En effet, les ARS permettent aux oiseaux d'augmenter leur probabilité de rencontrer une proie mais ne sont pas forcément des zones de nourrissage.

4.4 Relations proies – prédateurs

Le changement climatique et la pêche peuvent potentiellement modifier la disponibilité des petits poissons pélagiques pour les grands prédateurs marins. Les prédateurs supérieurs sont sensibles aux changements de leur environnement. Ces changements peuvent être mesurés et ainsi être utilisés dans un but de gestion. Le fait que les fous du Pérou et le cormoran Guanay peuvent être utilisés comme des indicateurs de la structuration physique de l'environnement, que les structures physiques des fous peuvent être considérées comme des événement de fourragement et que la quantification de l'intensité de fourragement nous renseigne sur la biomasse des proies de manière générale, nous permettrait sans doute de récolter de nouvelles informations à propos des stocks d'anchois et de leur environnement.

4.5 Forces et faiblesses de l'analyse en ondelettes

Un des intérêts majeurs de l'analyse en ondelettes par rapport aux autres méthodes est l'étude multi-échelle des trajectoires sans avoir à fixer une échelle d'analyse a priori. De plus, l'analyse en ondelettes met en évidence l'emboîtement des échelles et donc des structures. Cela permet de déterminer les différents comportements des oiseaux : ceux liés aux contraintes de vol et ceux liés directement à la recherche alimentaire. Cependant, cette méthode possède aussi ses limites. Lors de l'interpolation des points de la trajectoire, on peut générer un pic artificiel de petites structures. Comme vu précédemment cela influe la valeur du pic principal dans la distribution des tailles. Nous ne pouvons pas réellement donner une valeur absolue. Ce phénomène est lui aussi présent pour les structures physiques (Fig.36). Donc, même si la valeur absolue du pic est peu fiable, le décalage s'opérant de la même façon pour les structures physiques et celles des oiseaux, la cohérence dans les tailles observées reste valable.

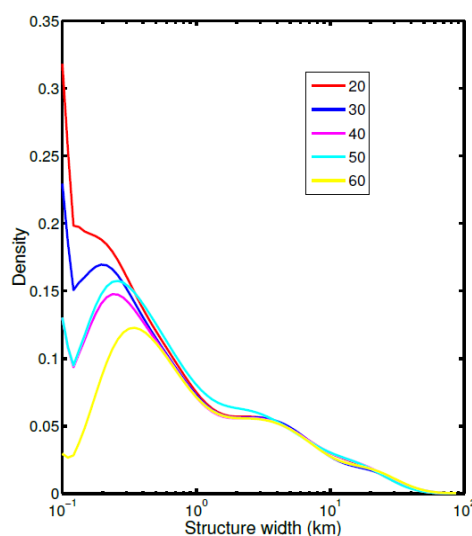


Figure 36 : Distribution des tailles des structures physiques pour différentes résolutions

5. Conclusion

Cette étude nous a permis de montrer que (1) l'analyse en ondelettes est une méthode efficace pour extraire des déplacements des oiseaux en recherche de nourriture les zones de recherche restreintes (ARS). Elle surpasse les méthodes existantes (i.e. FPT) car elle permet d'identifier des ARS de tailles caractéristiques différentes, et potentiellement emboîtées. Une implication directe de la méthode nous a permis de montrer que la relation ARS/plongées est variable entre espèces. Nous avons pu mettre en évidence que considérer une ARS comme une zone probable d'alimentation est sans doute un raccourci trop rapide. Le cas du cormoran nous montre que celui-ci semble se nourrir sur les parties de trajectoire apparemment linéaires contrairement au fou qui réalise des plongées principalement au sein de structures rugueuses. (2) L'analyse en ondelettes permet aussi de caractériser à la fois la zone d'ARS ('structure') ainsi que les motifs unitaires qui la composent. La méthodologie employée ici permet enfin de distinguer les oscillations simples des boucles vraies et les résultats de ce travail montrent que ce distinguo est intéressant car il existe des différences entre espèces (proportions relatives boucles et oscillations, intensité de l'effort de fourragement) et entre années (la variabilité interannuelle se reflétant surtout dans les boucles). Les deux espèces ont donc des niches comportementales différentes et modulent leur effort alloué à la recherche pour faire face aux variations des conditions de leur environnement. (3) L'étude des distributions des tailles d'ARS sans nécessité d'a priori sur une taille caractéristique permet une exploration puissante des relations entre comportement des oiseaux et structuration de l'environnement physique ; on montre notamment une bonne cohérence entre les tailles des ARS et les tailles des zones favorables à l'anchois. Ces structures physiques, qui correspondent à différent processus selon leur échelle (onde interne ici), agrègent le zooplancton et les poissons pélagiques (Bertrand *et al.* 2008; Grados *et al.* 2012 ; la taille des agrégations de zooplancton et d'anchois est inférieure à l'échelle caractéristique principale des structures physiques). Le comportement des oiseaux lorsqu'ils sont en recherche alimentaire reflète donc la structuration spatiale de leur environnement physique. Les oiseaux pourraient être utilisés comme des indicateurs mais il faudra prêter attention aux espèces (le fou semble plus moduler son intensité d'effort de recherche en fonction des années) et aux métriques utilisées (la variabilité interannuelle se reflétant surtout dans les boucles). La cohérence entre les tailles des ARS et les tailles des zones favorables à l'anchois est observée pour une échelle particulière. Cependant, la force d'une telle méthode est l'analyse multi-échelle d'une trajectoire. La distribution des tailles des motifs et des structures rugueuses a un pic principal contenant la majorité des structures mais elles possèdent d'autres modes moins importants. En décomposant ces distributions on pourrait caractériser les échelles des différents comportements des oiseaux (limites dues aux contraintes de vol, recherche alimentaire... ; cf. Annexe IV).

Pour la suite, il serait intéressant d'équiper les animaux de caméras et/ou de senseurs gastriques de température (donnant la preuve définitive d'un épisode d'alimentation) afin de pouvoir faire le rapprochement direct en les caractéristiques des structures observées (type de structures, taille) et les proies rencontrées. Ceci nous permettrait de mieux comprendre les relations proies – prédateurs, au delà de la seule cohérence des structures spatiales. L'objectif de ceci serait d'améliorer nos connaissances pour être capable d'utiliser les oiseaux comme des échantillonneurs de l'océan (description de l'environnement, étude des proies, etc.). Mieux comprendre les processus en jeu qui permettent la détection des proies et les comportements intra et interspécifiques nous

permettrait d'aboutir à une approche écosystémique de la gestion des pêches dans un tel écosystème. De plus, poursuivre cette étude dans le temps (marquage d'oiseaux et campagnes acoustiques) mais de manière à obtenir plus de voyages d'oiseaux et de transects acoustiques dans la même fenêtre spatio-temporelle nous permettrait de montrer de manière plus forte que les oiseaux survolent des structures physiques qui contiennent effectivement des proies, et étudier les relations proies-prédateurs-environnement.

Bibliographie

- Arbulu-Smet C.L., 2011. Étude comparée des comportements de fourragement en 3 dimensions des fous du Pérou (*Sula variegata*) et des cormorans de Bougainville (*Phalacrocorax bougainvillii*). Comparaison sur quatre années (de 2007 à 2010) et 2 îles (Pescadores et Guañape Sur). Mémoire de Master en Océanographie. Univ. Aix-Marseille II.
- Ballón, M., Bertrand, A., Lebourges-Dhaussy, A., Gutiérrez, M., Ayón, P., Grados, D., Gerlotto, F., 2011. Is there enough zooplankton to feed forage fish populations off Peru? An acoustic (positive) answer. *Progress in Oceanography* 91, 360–381.
- Benhamou, S., 1992. Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology* 159, 67–81.
- Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltilla, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., Chavez, F.P., 2011. Oxygen: A Fundamental Property Regulating Pelagic Ecosystem Structure in the Coastal Southeastern Tropical Pacific. *PLoS ONE* 6, e29558.
- Bertrand, A., Gerlotto, F., Bertrand, S., Gutiérrez, M., Alza, L., Chipollini, A., Díaz, E., Espinoza, P., Ledesma, J., Quesquén, R., Peraltilla, S., Chavez, F., 2008. Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. *Progress in Oceanography* 79, 264–277.
- Bertrand, A., Segura, M., Gutierrez, M., Vasquez, L., 2004. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and Fisheries* 5, 296–316.
- Bertrand, S., 2005. Analyse comparée des dynamiques spatiales des poissons et des pêcheurs: mouvements et distributions dans la pêche d'anchois (*Engraulis Ringens*) du Pérou. Ecole nationale supérieure agronomique de rennes.
- Bertrand, S., Dewitte, B., Tam, J., Díaz, E., Bertrand, A., 2008. Impacts of Kelvin wave forcing in the Peru Humboldt Current system: Scenarios of spatial reorganizations from physics to fishers. *Progress in Oceanography* 79, 278–289.
- Bertrand, S., Joo, R., Arbulu Smet, C., Tremblay, Y., Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2012. Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. *Journal of Applied Ecology* 49, 1168–1177.
- Bez, N., Bertrand, S., 2010. The duality of fractals: roughness and self-similarity. *Theoretical Ecology* 4, 371–383.
- Boyd, I.L., Wanless, S., Camphuysen, C.J., 2006. Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management, *Conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK ; New York.
- Cazelles, B., Chavez, M., Berteaux, D., Ménard, F., Vik, J.O., Jenouvrier, S., Stenseth, N.C., 2008. Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia* 156, 287–304.
- Chavez, F.P., 2003. From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science* 299, 217–221.
- Chavez, F.P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., Csirke, J., 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography* 79, 95–105.
- Cox, S., Scott, B., Camphuysen, C., 2013. Combined spatial and tidal processes identify links between pelagic prey species and seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 479, 203–221.
- Cushing, D.H., 1971. Upwelling and the production of fish. In: Russell, F S, Yonge, M (éds.). *Advances in Marine Biology* (9). Academic Press, New York, p 255–334.

- Davoren, G.K., Montevecchi, W.A., 2003. Signals from seabirds indicate changing biology of capelin stocks. *Marine Ecology Progress Series* 258, 253–261.
- Dean, B., Freeman, R., Kirk, H., Leonard, K., Phillips, R.A., Perrins, C.M., Guilford, T., 2012. Behavioural mapping of a pelagic seabird: combining multiple sensors and a hidden Markov model reveals the distribution of at-sea behaviour. *Journal of The Royal Society Interface* 10, 20120570–20120570.
- Einoder, L.D., 2009. A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research* 95, 6–13.
- Elliott, K., Woo, K., Gaston, A., Benvenuti, S., Dall’Antonia, L., Davoren, G., 2008. Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series* 354, 289–303.
- Fablet, R., Chaigneau, A., Bertrand, S., 2013. Multiscale analysis of geometric planar deformations: application to wild animals electronic tracking and satellite ocean observation data. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 15.
- Fauchald, P., 1999. Foraging in a Hierarchical Patch System. *The American Naturalist* 153, 603–613.
- Fauchald, P., Erikstad, K.E., Skarsfjord, H., 2000. Scale-dependent predator–prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81(3), 773–783.
- Fauchald, P., Tveraa, T., 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* 84, 282–288.
- Fauchald, P., Tveraa, T., 2006. Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. *Oecologia* 149, 383–395.
- Fréon, P., Misund, O.A., 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour effects on fisheries and stock assessment. *Fishing News Books*, Oxford [England]; Malden, Mass.
- Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., Lange, C., 2009. Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56, 992–1003.
- Gaucherel, C., 2009. Multiscale animal movement analyzed by wavelet transform: illustration with wandering albatross multiple behaviours. *Ecology*.
- Grados, D., Fablet, R., Ballón, M., Bez, N., Castillo, R., Lezama-Ochoa, A., Bertrand, A., Brickman, D., 2012. Multiscale characterization of spatial relationships among oxycline depth, macrozooplankton, and forage fish off Peru using geostatistics, principal coordinates of neighbour matrices (PCNMs), and wavelets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 740–754.
- Haney, J.C., 1987. Ocean Internal Waves as Sources of Small-Scale Patchiness in Seabird Distribution on the Blake Plateau. *The Auk* 104, 129–133.
- Jahncke, J., Goya, E. 1998. Las dietas del guanay y del piquero peruano como indicadores de la abundancia y distribución de anchoveta. *Bol Inst Mar del Peru*, 17 (1-2) : 15-33.
- Kareiva, P., Odell, G., 1987. Swarms of Predators Exhibit “Preytaxis” if Individual Predators Use Area-Restricted Search. *The American Naturalist* 130, 233–270.
- MacLennan, D. N., and Simmonds, E. J., 1992. *Fisheries acoustics*. Chapman and Hall.
- Mallat, S. A., 2008. *Wavelet Tour of Signal Processing*. Academic Press.
- Mehlum, F., Jr, G.L.H., Klusek, Z., Decker, M.B., 1999. Scale-dependent correlations between the abundance of Brunnich’s guillemots and their prey. *Journal of Animal Ecology* 68, 60–72.
- Montecino V, Strub P, Chavez F, Thomas A, Tarazona J, Baumgartner T., 2006.

- Biophysical interactions off western South America. In: Robinson AR, Brink KH (éds.) *The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses - Pan-Regional Syntheses and the Coasts of North and South America and Asia*. The Sea. Harvard University Press. (10): 329-390.
- Montevecchi, W., Myers, R., 1995. Prey harvests of seabirds reflect pelagic fish and squid abundance on multiple spatial and temporal scales. *Marine Ecology Progress Series* 117, 1–9.
- Muck P, Fuentes H., 1987. Sea lion and fur seal predation on the Peruvian anchoveta, 1953 to 1982. In: Pauly D, Tsukayama I (éds.) *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: Three decades of change*. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GZT), International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), 234-247.
- Muck P, Pauly D., 1987. Monthly anchoveta consumption of guano birds, 1953 to 1982. In: Pauly D, Tsukayama I (éds.) *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: Three decades of change*. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GZT), International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), 219-233.
- Murphy R.C., 1936. *Oceanic birds of South America*. The Macmillan company. The American museum of natural history, New York.
- Nelson, B., 2005. *Pelicans, cormorants and their relatives: Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethontidae*, Bird families of the world. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Nevitt, G., Veit, R., 1999. Mechanisms of prey-patch detection by foraging seabirds.
- Passuni-Saldaña G., 2011. Effets de la variabilité environnementale, de la distribution et de l'abondance des proies et du régime d'exploitation de la pêche sur l'effort de fourrageage des fous et des cormorans du Pérou. Mémoire de Master en Océanographie. Univ. Aix-Marseille II.
- Pinaud, D., Weimerskirch, H., 2005. Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology* 74, 852–863.
- Pinaud, D., Weimerskirch, H., 2007. At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* 76, 9–19.
- Rouyer, T., Fromentin, J., Stenseth, N., Cazelles, B., 2008. Analysing multiple time series and extending significance testing in wavelet analysis. *Marine Ecology Progress Series* 359, 11–23.
- Russell, R.W., Hunt, G.L., Coyle, K.O., Cooney, R.T., 1992. Foraging in a fractal environment: Spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology* 7, 195–209.
- Simmonds, E.J., Gutierrez, M., Chipollini, A., Gerlotto, F., Woillez, M., Bertrand, A., 2009. Optimizing the design of acoustic surveys of Peruvian anchoveta. *ICES Journal of Marine Science* 66, 1341–1348.
- Tew Kai, E., Benhamou, S., van der Lingen, C.D., Coetzee, J.C., Pichegru, L., Ryan, P.G., Grémillet, D., 2013. Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology* 50, 659–670.
- Torrence, C., Compo, G.P., 1998. A Practical Guide to Wavelet Analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79, 61–78.
- Tremblay, Y., Bertrand, S., Henry, R., Kappes, M., Costa, D., Shaffer, S., 2009.

- Analytical approaches to investigating seabird–environment interactions: a review. *Marine Ecology Progress Series* 391, 153–163, in press.
- Tremblay, Y., Roberts, A.J., Costa, D.P., 2007. Fractal landscape method: an alternative approach to measuring area-restricted searching behavior. *Journal of Experimental Biology* 210, 935–945.
- Weimerskirch, H., 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54, 211–223.
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Bost, C., Peraltilla, S., 2012. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series* 458, 231–245.
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J.C., Goya, E., 2010. Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. *PLoS ONE* 5, e9928.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., Marsac, F., 2005. Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 288, 251–261.
- Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F., Bost, C., 2007. Does Prey Capture Induce Area - Restricted Search? A Fine - Scale Study Using GPS in a Marine Predator, the Wandering Albatross. *The American Naturalist* 170, 734–743.
- Zuur, A.F., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for biology and health.* Springer, New York, NY.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Smith, G.M., 2007. *Analysing ecological data, Statistics for biology and health.* Springer, New York ; London.

Annexe I : Tableau de résultats des statistiques de voyages pour le jeu de données utilisé pour l'analyse en ondelettes.

Tableau 7 : Statistiques de voyages pour le jeu de données utilisé pour l'analyse en ondelettes

	2009	2010	2011	Kruskal-Wallis et pairwise wilcoxon test
Boucle par km FOU (2008-2012)				Chi sq=43.7337 Df=4 P=7.287 10⁻⁹ Diff.signi 2008-2009 2008-2010 2008-2012 2010-2011
Boucle par km COMORAN (2009-2011)				Chi sq=10.7019 Df=2 P=0.004744 Diff.signi 2010-2011
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=258 P=0.01257	W=1648 P=2.539 10⁻⁷	W=3184 P=6.382 10⁻⁷	W=19125 P < 2.2 10⁻¹⁶
Boucle par sec FOU				Chi-sq=51.5988 Df=4 P=1.673 10⁻¹⁰ Dif.sig 2008-2009 2008-2010 2008-2012 2009-2011 2010-2011 2011-2012
Boucle par sec CORMORAN				Chi-sq=2.988 Df=2 P=0.2245
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=314 P=7.491 10⁻⁶	W=1937 P=1.836 10⁻¹³	W=3277 P=7.103 10⁻⁸	W=20778 P < 2.2 10⁻¹⁶
Oscillation par km - FOU				Chi-sq=9.6911 Df=4 P=0.04596 Dif.sig aucune
Oscillation par km - CORMORAN				Chi-sq=6.638 Df=2 P=0.03619 Dif.sig 2010-211
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=146 P=0.5164	W=1083 P=0.3991	W=1770 P=0.2154	W=9389 P = 0.01697
Oscillation par sec - FOU				Chi-sq=13.5272 Df=4 P=0.008967 Dif.sig aucune
Oscillation par sec - CORMORAN				Chi-sq=15.0316 Df=2 P=0.0005444 Dif.sig 2010-2011

Wilcoxon-Mann-Whitney	W=260 P=0.01055	W=1816 P=1.22 10⁻¹⁰	W=2479 P=0.06055	W=17088 P=2.544.10⁻¹⁵
Temps passé dans structures bouclantes – FOU (50% des données, [99.5, 326.15]m)				Chi-sq=51.0854 Df=4 P=2.142 10⁻¹⁰ Dif.sig 2008-2009 2008-2010 2008-2012 2009-2011 2010-2011 2010-2012 2011-2012
Temps passé dans structures bouclantes – CORMORAN (50 % des données, [104.05, 578.26]m)				Chi-sq=8.8797 Df=2 P=0.0118 Dif.sig 2010-2011
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=195 P=0.4986	W=1125 P=0.2445	W=1995 P=1	W=14724 P=1.104.10⁻⁶
Temps passé dans structures oscillantes - FOU				Chi-sq=4.9125 Df=4 P=0.2964
Temps passé dans structures oscillantes - CORMORAN				Chi-sq=6.9525 Df=2 P=0.03092 Dif.sig 2009-2011
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=81.5 P=0.01372	W=469.5 P=0.0001277	W=626.5 P=9.034.10⁻¹⁰	W=3149.5 P<2.2.10⁻¹⁶
Distance passée dans structures bouclantes - FOU				Chi-sq=45.4236 Df=4 P=3.246 10⁻⁹ Dif.sig 2008-2009 2008-2010 2008-2012 2009-2011 2010-2011 2011-2012
Distance passée dans structures bouclantes - CORMORAN				Chi-sq=5.5784 Df=2 P=0.06147
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=257 P=0.0137	W=1586 P=2.845.10⁻⁶	W=2821 P=0.0002181	W=18179 P<2.2.10⁻¹⁶
Distance passée dans structures oscillantes - FOU				Chi-sq=4.9526 Df=4 P=0.2922
Distance passée dans structures oscillantes - CORMORAN				Chi-sq=0.9009 Df=2 P=0.6373
Wilcoxon-Mann-Whitney	W=110.5 P=0.09846	W=531.5 P=0.0007859	W=949.5 P=2.879.10⁻⁶	W=5181.5 P=1.76.10⁻¹⁵

Annexe II : Tableaux de résultats des modèles mixtes mis en œuvre.

Tableau 8 : Sélection du modèle pour la structure de l'effet aléatoire pour déterminer un effet de l'année sur l'effort de fourragement chez le fou (en gris le modèle que nous avons retenu ; analyse des résidus du modèle retenu en dessous)

Modèle choisi	Effet aléatoire	AIC	Effet aléatoire		Effet fixe	
			Dev.std de l'intercepte ($\sigma_{\text{voyage}}^{1/2}$)	Dev.std des résidus ($\sigma^{1/2}$)	Valeur de l'estimation (α) - p-value de l'effet fixe intercepte - effet de l'intercepte en général	Valeur de l'estimation (β) - p-value de l'effet fixe - effet du facteur en général (anova(modèle))
log(temps passé) ~ 1	Le voyage	26113.95	0.3410683	1.249661	4.975255 - 0 - P=<0.0001	
log(temps passé) ~ année	Le voyage	26098.42	0.3165988	1.249945	4.891904 - 0 - P=<0.0001	2009=0.006654 / 0.9456 2010= 0.166060 / 0.0232 2011=0.331112 / 0.0004 2012=-0.020605 / 0.7787 - P=1 10⁻⁴
log(distance passée) ~ 1	Le voyage	25293.48	0.1879988	1.198495	0.283225 - 0 - P=<0.0001	
log(distance passée) ~ année	Le voyage	25289.59	0.1768294	1.198572	0.20584866 - 0 - P=<0.0001	2009=0.08316318 / 0.2647 2010= 0.14653338 / /0.0068 2011= 0.11316133 / 0.1038 2012=0.01872092 / 0.7376 - P=0.0173

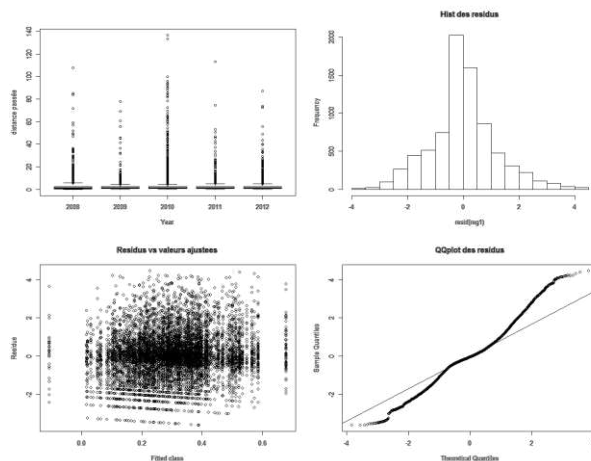


Figure 37 : Analyse des résidus du modèle log(distance passée dans les structures) ~ année pour le fou

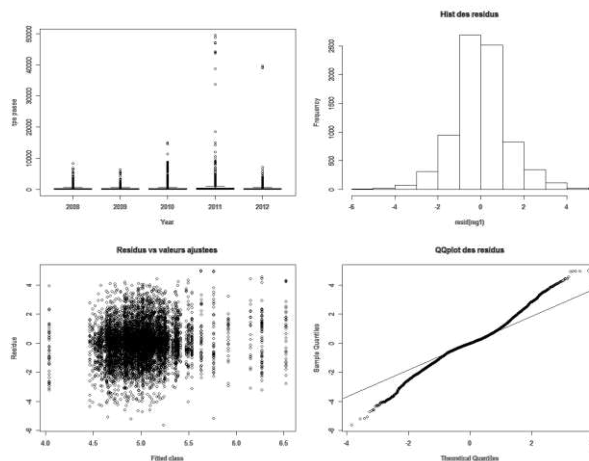


Figure 38 : Analyse des résidus du modèle log(temps passé dans les structures) ~ année pour le fou

Tableau 9 : Sélection du modèle pour la structure de l'effet aléatoire pour déterminer un effet de l'année sur l'effort de fourrage chez le cormoran (en gris le modèle que nous avons retenu ; analyse des résidus du modèle retenu en dessous)

Modèle choisi	Effet aléatoire	AIC	Effet aléatoire		Effet fixe	
			Dev.std de l'intercepte ($\sigma_{\text{voyage}}^{1/2}$)	Dev.std des résidus ($\sigma^{1/2}$)	Valeur de l'estimation (α) - p-value de l'effet fixe intercepte - effet de l'intercepte en général	Valeur de l'estimation (β) - p-value de l'effet fixe - effet du facteur en général (anova(modèle))
log(temps passé) ~ 1	Le voyage	9530.662	0.3075388	1.234634	6.097667 - 0 - P=<0.0001	
log(temps passé) ~ année	Le voyage	9515.682	0.277121	1.233761	5.748076 - 0 - P=<0.0001	2010=0.658825 / 0.0001 2011=0.312391 / 0.0336 - P=1 10 ⁻⁴
log(distance passée) ~ 1	Le voyage	9472.137	0.1588824	1.23738.	0.3824025 - 0 - P=<0.0001	
log(distance passée) ~ année	Le voyage	9472.13	0.1467894	1.237621	0.30971618 - 0.0081 - P=<0.0001	2010=0.19908277 / 0.1456 2011=0.053351617 / 0.6578 - P=0.1329

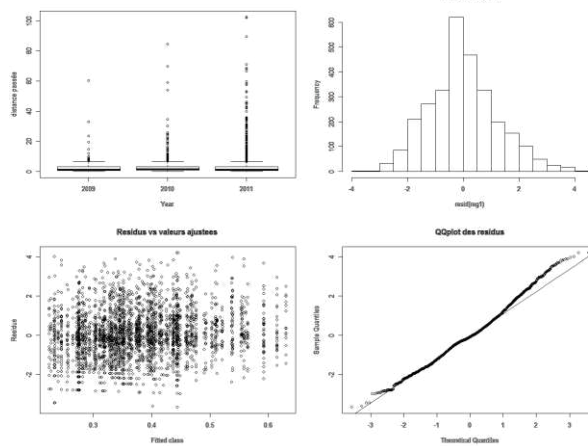


Figure 39 : Analyse des résidus du modèle $\log(\text{distance passée dans les structures}) \sim 1$ pour le cormoran

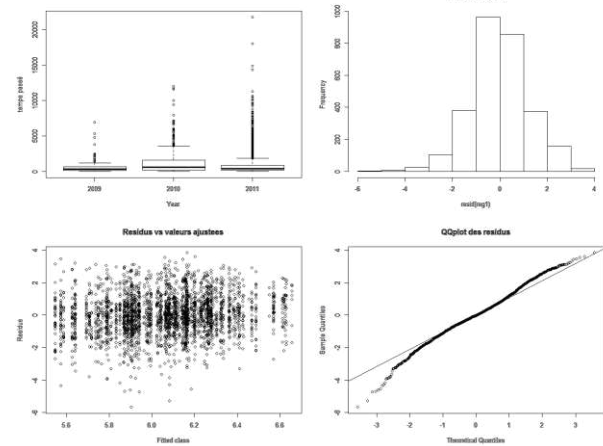


Figure 40: Analyse des résidus du modèle $\log(\text{temps passé dans les structures}) \sim \text{année}$ pour le cormoran

Tableau 10 : Sélection du modèle pour la structure de l'effet aléatoire pour déterminer un effet du nombre de plongées sur l'effort de fourragement chez le fou (en gris le modèle que nous avons retenu ; analyse des résidus du modèle retenu en dessous)

Modèle choisi	Effet aléatoire	AIC	Effet aléatoire		Effet fixe	
			Dev.std de l'intercepte ($\sigma_{\text{voyage}}^{1/2}$)	Dev.std des résidus ($\sigma^{1/2}$)	Valeur de l'estimation (α) - p-value de l'effet fixe intercepte - effet de l'intercepte en général	Valeur de l'estimation (β) - p-value de l'effet fixe - effet du facteur en général (anova(modèle))
log(temps passé) ~ 1	Le voyage	7502.432	0.2271615	0.5947237	4.962255 0 P=<0.0001	
log(temps passé) ~ nombre plongée	Le voyage	7332.354	0.2599483	0.5773764	4.883466 P=0 P=<0.0001	0.157611 P=0 P=<0.0001
log(distance passée) ~ 1	Le voyage	5561.052	0.1450434	0.4708505	0.2606913 0 P=<0.0001	
log(distance passée) ~ nombre plongée	Le voyage	5313.346	0.1797771	0.4513139	0.1886803 0 P=<0.0001	0.1463353 P=0 P=<0.0001

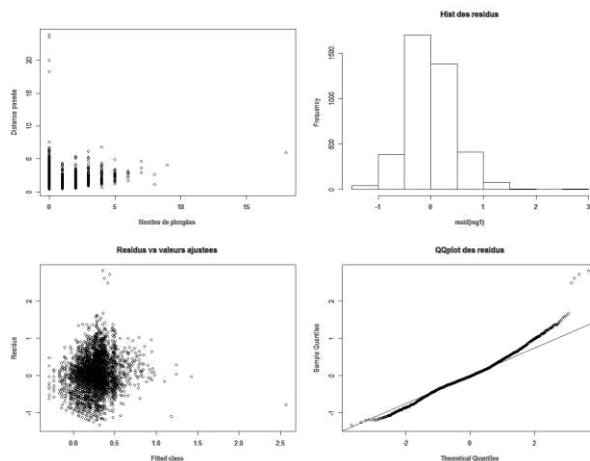


Figure 41 : Analyse des résidus du modèle log(distance passée dans les structures) ~ nombre de plongées pour le fou

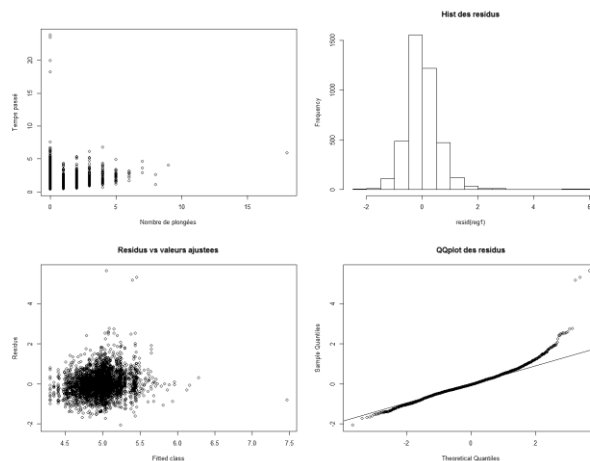


Figure 42 : Analyse des résidus du modèle log(temps passé dans les structures) ~ nombre de plongées pour le fou

Tableau 11 : Sélection du modèle pour la structure de l'effet aléatoire pour déterminer un effet du nombre de plongées sur l'effort de fourrage chez le cormoran (en gris le modèle que nous avons retenu ; analyse des résidus du modèle retenu en dessous)

Modèle choisi	Effet aléatoire	AIC	Effet aléatoire		Effet fixe	
			Dev.std de l'intercepte ($\sigma_{\text{voyage}}^{1/2}$)	Dev.std des résidus ($\sigma^{1/2}$)	Valeur de l'estimation (α) - p-value de l'effet fixe intercepte - effet de l'intercepte en général	Valeur de l'estimation (β) - p-value de l'effet fixe - effet du facteur en général (anova(modèle))
log(temps passé) ~ 1	Le voyage	3897.222	0.4102462	0.8752549	5.968614 0 P=<0.0001	
log(temps passé) ~ nombre plongée	Le voyage	3707.488	0.4699471	0.8070306	5.790838 P=0 P=<0.0001	0.143005 P=0 P=<0.0001
log(distance passée) ~ 1	Le voyage	2077.271	0.1477617	0.4784482	0.340236 0 P=<0.0001 0.26766922	
log(distance passée) ~ nombre plongée	Le voyage	1955.599	0.15894	0.4557848	0 P=<0.0001	0.05797929 P=0 P=<0.0001

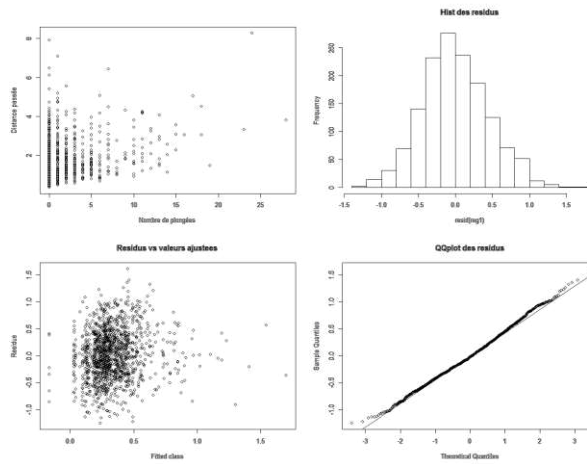


Figure 43 : Analyse des résidus du modèle $\log(\text{distance passée dans les structures}) \sim \text{nombre de plongées}$ pour le cormoran

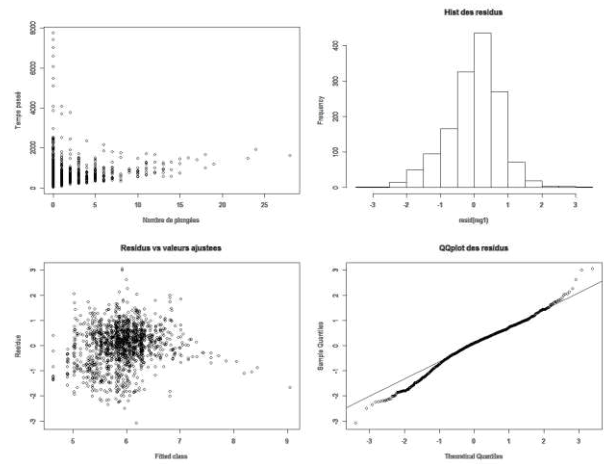


Figure 44 : Analyse des résidus du modèle $\log(\text{temps passé dans les structures}) \sim \text{nombre de plongées}$ pour le cormoran

Annexe III : Effet de l'interpolation des positions le long de la trajectoire.

L'interpolation des positions le long de la trajectoire engendre une autre limite que le décalage des pics principaux des échelles caractéristiques des structures. Elle engendre une forte hétérogénéité des structures oscillantes. C'est-à-dire que les structures dites oscillantes peuvent correspondre à de nombreuses configurations de trajectoire (Fig.45). Des points trop proches les uns des autres pourraient engendrer des trajectoires en « triangle ». Ce type de structure ne correspond qu'à un effet de l'interpolation, ce qui rend leur interprétation impossible car ne correspondant pas à un comportement naturel. La plupart du temps, ce type de structures n'est présent qu'aux très petites échelles qui sont inférieures à la résolution d'analyse et ne sont pas considérées.

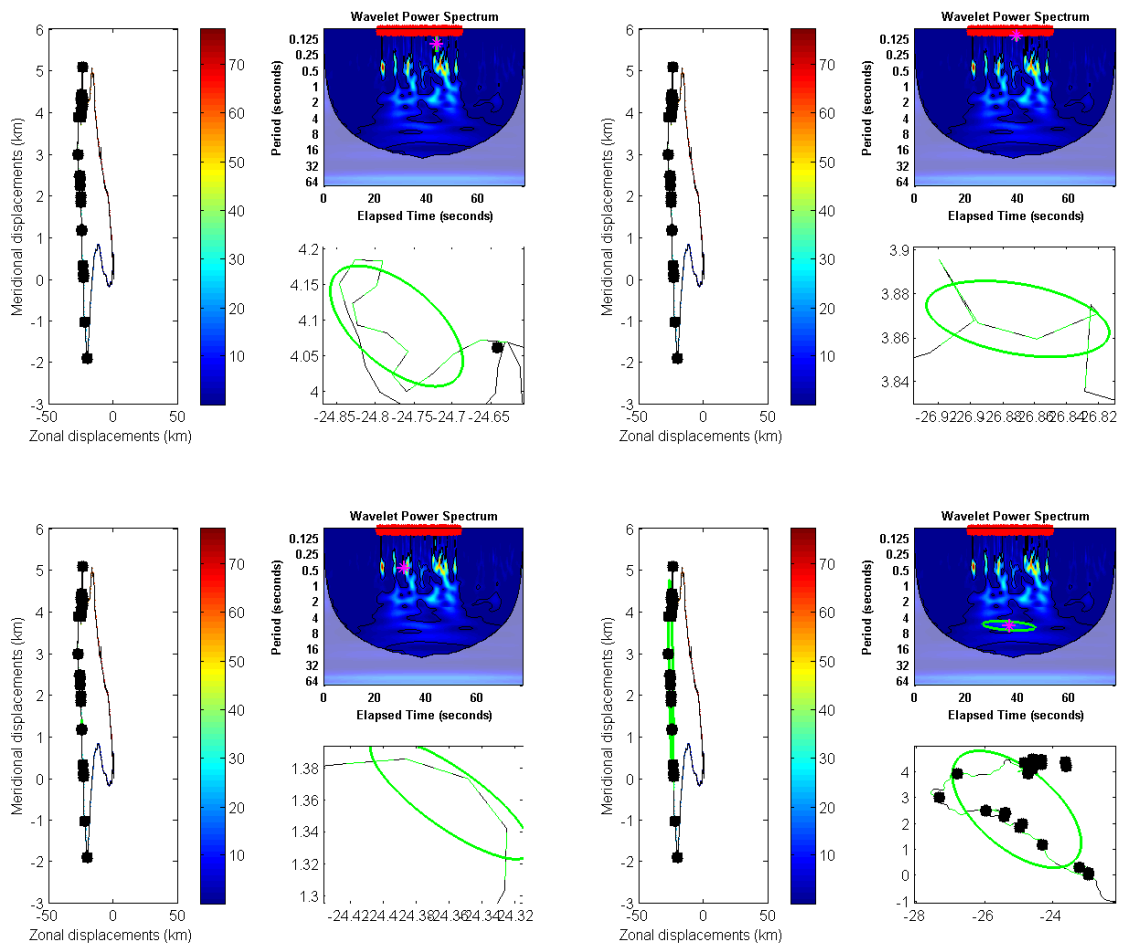


Figure 45 : Différentes parties de trajectoires définies comme structure oscillante (en bas à droite) avec le spectre d'ondelettes correspondant (en haut à droite) et leur position sur la trajectoire (à gauche)

Annexe IV : Décomposition des distributions des tailles des motifs et des structures rugueuses.

On présente ici un exemple de décomposition des distributions des tailles des motifs (Fig.46 et 47) afin de distinguer les différents patterns observés. Les distributions sont décomposées en plusieurs distributions normales (sélection selon le critère d'Akaike). Les bornes (inférieures et supérieures) de chaque sous distribution sont définies comme étant la moyenne \pm la variance. La décomposition des tailles des motifs effectuées par les oiseaux mettent en évidence trois groupes différents. Le premier groupe de structures (15-18m pour le fou et 16-24m pour le cormoran) est sans doute lié à l'effet d'interpolation. Le second groupe (23-93m pour le fou et 37-151m pour le cormoran) contient la majorité des structures. Il pourrait correspondre à des structures caractérisant les limites biomécaniques des espèces et les contraintes de vol.

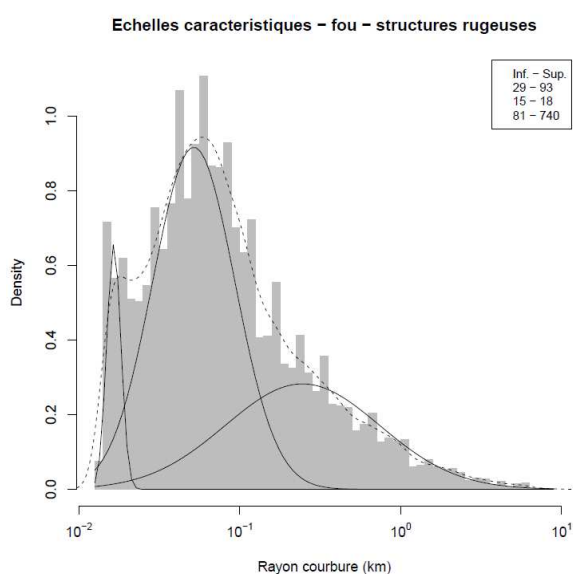


Figure 46 : Décomposition multimodales des tailles des motifs du fou

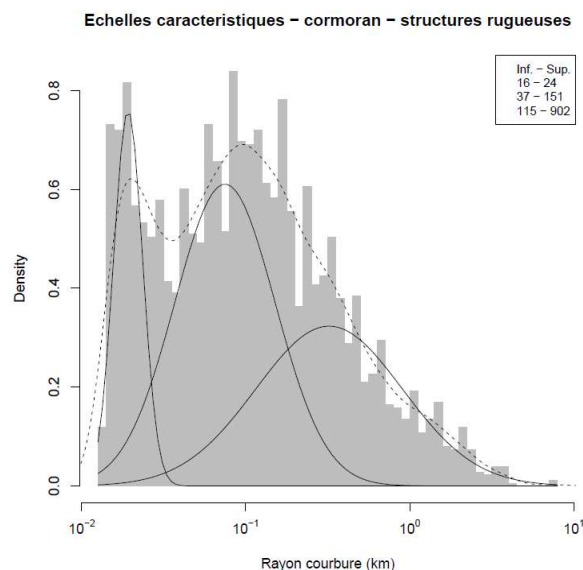


Figure 47 : Décomposition multimodales des tailles des motifs du cormoran

Une telle décomposition est aussi possible sur la taille des structures rugueuses afin de faire émerger différentes catégories d'échelle de structure et donc différentes tailles de zones prospectées par les oiseaux. Nous avons aussi effectué une décomposition multivariée des tailles des structures en fonction de la taille des motifs (Fig.48). Ce type de décomposition permettrait de décrire avec précision les différentes réponses comportementales des oiseaux et les relations entre la taille des structures et la taille des motifs les constituants.

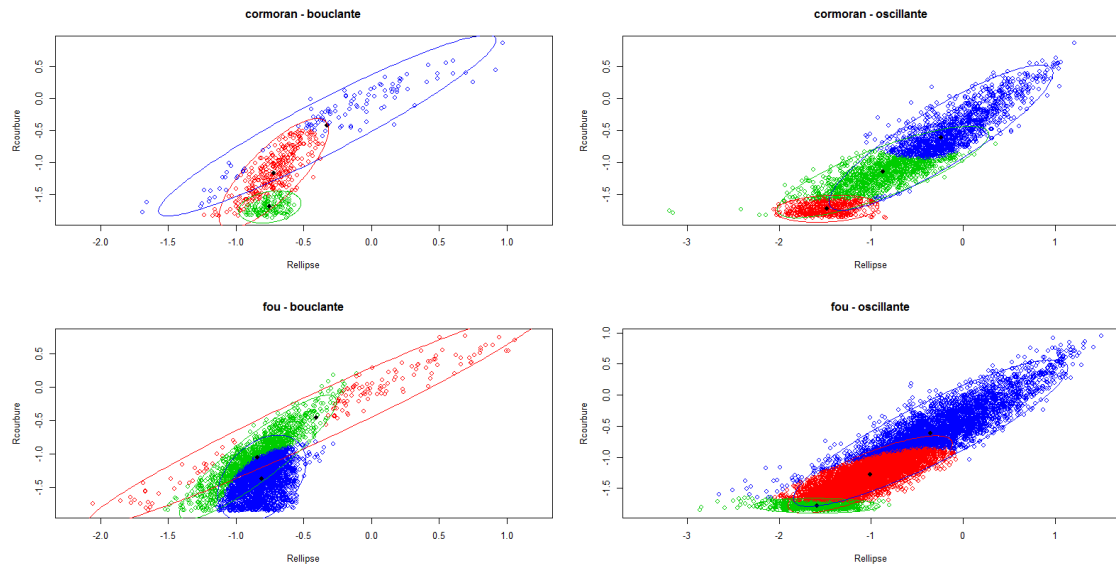


Figure 48 : Décomposition multivariée par espèce des tailles des structures bouclantes et oscillantes en fonction de la taille des motifs (axes en échelle $\log_{10}(\text{rayon}(\text{km}))$)

Annexe V: Poster présenté au colloque "Exploitation et conservation des écosystèmes aquatiques : une question d'échelles ?" organisé par l'Association Française d'Halieutique.

Analyse multi-échelle de la réponse comportementale des oiseaux marins à la structuration spatiale de leur environnement pélagique

Mousseigne Alexandre¹, Fablet Ronan², Grados Daniel^{1,2,3}, Bertrand Arnaud¹, Bertrand Sophie¹

¹IRD UMR 212 EME, ²TELECOM BREST LAB.STICC, ³IMARPE

Contact : alexandre.mousseigne@gmail.com



INTRODUCTION

Les écosystèmes marins pélagiques sont fortement structurés dans l'espace et de manière hiérarchique. Les prédateurs de petits pélagiques doivent prendre en compte cette structuration pour augmenter leurs probabilités de captures. La géométrie de leurs déplacements est donc susceptible de nous renseigner sur la structure spatiale de l'écosystème qu'ils exploitent. On s'intéresse ici à l'écosystème côtier d'upwelling péruvien où les oiseaux marins constituent une partie importante des prédateurs apicaux. Des données acoustiques à haute résolution¹ montrent que les déformations du niveau de l'oxycline (structures physiques) sont structurantes pour les premiers niveaux trophiques et constituent des zones plus favorables pour les bancs d'anchois (50% de la biomasse de zooplancton et de l'anchois contenus dans des structures <1km)¹. Nous étudions ici, par analyse en ondelettes, la géométrie des déplacements de deux espèces d'oiseaux prédateurs d'anchois pour (1) identifier les structures bouclantes et oscillantes et (2) évaluer si ces comportements ont des tailles cohérentes avec celles des structures observées dans les données acoustiques.

MATERIELS ET METHODES



Figure 1. Fou du Pérou (*Sula variegata*)

- Données GPS & TDR : ~508 voyages à très haute résolution (1s.) de fous (357 voyages) et de cormorans (151 voyages) en reproduction entre 2007 et 2012 avec les preuves de plongées
- Données acoustiques à très haute résolution (1s.) pour 3 ans (2006, 2008, 2010)
- Résolution d'analyse de 40 mètres pour les données GPS et acoustiques



Figure 2. Cormoran de Bougainville (*Phalacrocorax bougainvillii*)

ETAPE 1 : Détermination des structures bouclantes dans les données GPS par une analyse en ondelettes

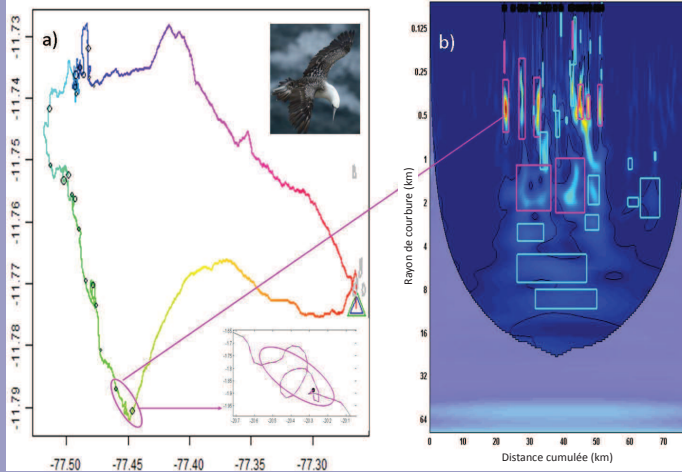


Figure 3. Détermination des structures présentes dans une trajectoire de fou. (a) Une trajectoire de fou péruvien : trajectoire originale (gradient de couleur = temps, en noir = les positions de plongées, triangle = position de la colonie) et zoom sur une structure bouclante ; (b) Analyse en ondelettes de la trajectoire et extraction des structures significativement bouclantes (rose) et oscillantes (bleu); Intérêt de l'analyse en ondelettes : analyse multi-échelle dans le temps et l'espace (e.g. le zoom fig 3 (a) montre un emboîtement des structures à différentes échelles)

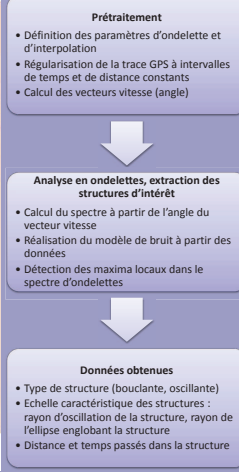


Figure 4. Structure de l'algorithme de l'analyse en ondelettes, modèle de bruit = tirage aléatoire des points de la trajectoire afin d'en reconstruire une aux propriétés similaires à l'initiale mais sans événement particulier type boucle (100 réplicats)

ETAPE 2 : Zones océanographiques favorables à l'anchois : analyse en ondelettes des données acoustiques¹

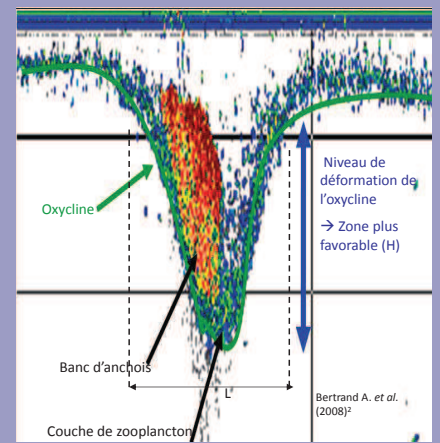


Figure 5. Echogramme montrant une déformation de l'oxycline (= structure physique) avec un banc d'anchois à l'intérieur (quantification de la déformation = $H * L$)

RESULTATS ET CONCLUSION

- 83.5% des plongées sont dans les structures isolées par ondelettes
- Majorité des structures bouclantes de taille ~ 300m
- Forte énergie pour les structures physiques à une échelle de ~ 300m
- Cohérence des pics entre les histogrammes des structures bouclantes des oiseaux et des structures physiques
- Hypothèse : réponse comportementale (fourrage) des oiseaux à une structuration de leur environnement, de leurs proies.

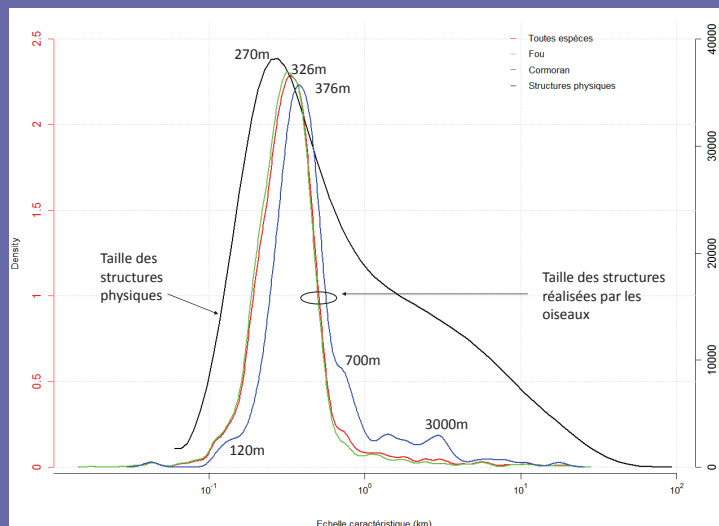


Figure 6. Histogramme des échelles caractéristiques des structures bouclantes effectuées par les oiseaux et des structures physiques (rouge, vert, bleu : diamètre de l'ellipse englobant la structure isolée par ondelette; noir : déformation, taille de la structure pouvant être une zone plus favorable pour les anchois)

- Le comportement de recherche alimentaire (boucle) est structuré par l'environnement pélagique des oiseaux marins
- Le comportement des prédateurs supérieurs reflète la structuration physique de l'habitat potentiel de leur proie ~ indicateur de leur environnement

Références :

- 1 : Travail effectué dans la thèse de Daniel Grados
- 2 : Bertrand A. et al., 2008, Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales, Progress in Oceanography 79 (2008) 264-277

Je remercie Nicolas Bez pour son implication et son aide.





Diplôme : Diplôme d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage

Spécialité : Halieutique

Option : Ressources et Ecosystèmes Aquatiques

Enseignant référent : Etienne Rivot

Auteur : Alexandre MOUSSEIGNE

Date de naissance : 19/01/1989

Nb pages : 34

Annexes : 5

Année de soutenance : 2013

Organisme d'accueil : IRD, UMR 212 EME

Adresse : UMR EME, Avenue Jean Monnet BP 171, 34203 Sète Cedex France

Maître de stage : Sophie Bertrand et Ronan Fablet

Titre : Analyse multi-échelle de la réponse comportementale des oiseaux marins à la structuration spatiale de leur environnement pélagique.

Résumé : Dans les écosystèmes marins pélagiques, on observe une forte structuration hiérarchique, dans tous les compartiments de l'écosystème depuis la masse d'eau jusqu'aux prédateurs. Les oiseaux marins consommateurs de petits pélagiques sont des prédateurs apicaux et leur comportement doit dans une certaine mesure refléter la structuration spatiale de l'écosystème sous-jacent et de leurs proies. Dans ce contexte, nous étudions ici la géométrie des déplacements de fourrage d'oiseaux marins (fous et cormorans du Pérou) et la taille des structures physiques présentes dans l'océan. Une analyse en ondelettes est mise en œuvre pour extraire des trajectoires des oiseaux des structures significatives, imbriquées ou non, sur un continuum d'échelles spatiales. Cette méthode est efficace pour extraire des déplacements des oiseaux en recherche de nourriture les zones de recherche restreintes (ARS). Elle surpasse les méthodes existantes (i.e. FPT) car elle permet d'identifier des ARS de tailles caractéristiques différentes, et potentiellement emboîtées. Elle permet aussi de caractériser à la fois la zone d'ARS ('structure') ainsi que les motifs unitaires qui la composent. La méthodologie employée ici permet enfin de distinguer les oscillations simples des boucles vraies. Les résultats de ce travail montrent que (1) considérer les ARS comme des indicateurs de zone effective de fourrage n'est pas trivial et que (2) distinguer boucle et oscillation est intéressant car il existe des différences entre espèces (proportions relatives boucles et oscillations) et entre années (la variabilité interannuelle se reflétant surtout dans les boucles) ; (3) l'étude des distributions des tailles d'ARS sans nécessité d'a priori sur une taille caractéristique permet une exploration puissante des relations entre comportement des oiseaux et structuration de l'environnement physique ; on montre notamment une bonne cohérence entre les tailles des ARS et les tailles des zones favorables à l'anchois.

Mots clés : Fou du Pérou, Cormoran de Bougainville, structuration physique de l'environnement, réponse comportementale, analyse en ondelettes, multi-échelle, géométrie d'une trajectoire.

Titre : Multi-scale analysis of the behavioral responses of seabirds to the spatial structure of their pelagic environment.

Abstract : In pelagic marine ecosystems, there is a strong hierarchical structure in all compartments of the ecosystem from the water body to predators. Seabirds small pelagic consumers are top predators and their behavior reflect to some extent the spatial structure of the underlying ecosystem and their prey. In this context, we study the geometry of foraging travels of seabirds (Peruvian booby and Guanay cormorants) and the size of physical structures in the ocean. A wavelet analysis is implemented in order to extract significant structures from seabirds tracks, nested or not, on a continuum of spatial scales. This method is efficient to extract areas restricted search (ARS) from the foraging tracks of the seabirds. It outmatches existing methods (i.e. FPT) because it permits to identify ARS of different scales and potentially nested. Moreover, it permits to characterize the ARS ('structure') and the patterns that compose it. The method used here allows to distinguish simple oscillations from real loops. The results of this work show that (1) considering ARS as indicators of foraging areas is not obvious and that (2) separate oscillation and loop is interesting because some differences exist between species (relative oscillations and loops proportions) and between years (inter-annual variability mostly in loop); (3) the study of size distributions of ARS without hypothesis requirement about a characteristic scale permits to study the relationships between seabirds behavior and physical processes and shows a good consistency between the sizes of ARS and the sizes of areas favorable for anchovy.

Key words : Peruvian booby, Guanay cormorants, environmental processes, seabird-environment interactions, behavioral responses, wavelet analysis, multi-scale, geometry of a curve.