



**AGENCE FRANÇAISE
POUR LA BIODIVERSITÉ**
MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT

Écologie spatiale des cormorans huppés des Îles Saint-Marcouf

Nicolas Courbin, Fabrice Gallien, Régis Purenne et David Grémillet

Montpellier, Janvier 2019

Travail réalisé par le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CEFE), UMR 5175 Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France et le Groupe Ornithologique Normand (GONM), 181 rue d'Auge, 14000 Caen, France.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	3
1. CONTEXTE GÉNÉRAL	4
2. LE SITE D'ÉTUDE : LES ÎLES SAINT-MARCOUF	5
3. MATÉRIEL : LE JEU DE DONNÉES	7
3.1. Instrumentation GPS-UHF	7
3.2. Déploiement des GPS-UHF	7
3.3. Le jeu de données	9
4. MÉTHODES	10
4.1. Analyse des caractéristiques des trajets alimentaires.....	10
4.2. Analyse des hauteurs de vol.....	12
4.3. Analyse globale de la répartition spatiale en mer.....	13
4.4. Analyse de la répartition spatiale des zones d'alimentation	14
4.4.1. <i>Les évènements de plongée</i>	14
4.4.2. <i>La répartition de zones de recherche de nourriture</i>	14
4.5. Modélisation de la sélection d'habitat	17
5. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS	19
5.1. Caractéristiques des trajets alimentaires et hauteur de vol	19
5.2. Répartition spatiale en mer des cormorans huppés	21
5.3. Répartition spatiale des zones d'alimentation	22
5.3.1. <i>Les évènements de plongée</i>	22
5.3.2. <i>Répartition des zones d'alimentation</i>	24
5.4. La sélection de l'habitat des cormorans huppés	27
6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	33
7. RÉFÉRENCES	36
Annexe 1. Représentation spatiale des différentes variables océanographiques considérées.....	I

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par l'Agence Française pour la Biodiversité dans le cadre de la mise en œuvre du Document d'Objectif de la ZPS Baie de Seine Occidentale.

Nous tenons également à remercier :

- les adhérents du GONm qui ont participé à la mise en œuvre du projet : Gérard et Claire Debout, Jocelyn et Hélène Desmares, Samuel Crestey, Philippe Gachet, Didier Desvaux, Delphine Breus.
- Gérard Debout pour la relecture du rapport.

1. CONTEXTE GÉNÉRAL

Le régime alimentaire du cormoran huppé est un indicateur de l'état biologique des zones côtières marines, avec l'ambition d'être utilisé au sein d'un réseau Manche-Mer du Nord et Atlantique (Leicher *et al.* 2018). Plus largement, le comportement en mer du cormoran huppé pourrait nous renseigner sur l'état de santé des zones marines. Cette étude s'instaure donc dans le cadre d'un besoin de connaissance générale sur l'écologie spatiale des cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*) adultes nicheurs sur la façade atlantique normande, et notamment sur leur comportement spatial de recherche alimentaire. Ce projet viendra compléter les connaissances acquises précédemment sur le régime alimentaire des cormorans huppés à partir de l'analyse de pelotes d'alimentation collectées à l'échelle de la sous-région marine Manche-Mer du Nord (Leicher *et al.* 2018). Ces connaissances serviront lors de l'évaluation du Document d'Objectif de la ZPS « Baie de Seine occidentale » compte tenu de l'importance des Îles normandes de Saint-Marcouf pour la conservation du cormoran huppé. Bien qu'il n'y ait pas de menaces avérées pour le moment, il convient d'être vigilant notamment quant aux conséquences potentielles des activités de pêche sur les sites d'alimentation des cormorans, et plus généralement aux conséquences de la dégradation de la qualité des eaux en Baie de Seine occidentale.

Pour étudier l'écologie spatiale des cormorans huppés, une étude télémétrique a été mise en place en mai/juillet 2018 dans les îles de Saint-Marcouf. Cette étude consistait en la pose de balises GPS-UHF (Global Positioning System at Ultra High Frequency) sur 15 individus. Les principaux objectifs du projet étaient :

- D'identifier l'ensemble des zones utilisées et les principales zones d'alimentation de la population de cormorans huppés des Îles Saint-Marcouf.
- De caractériser la sélection de l'habitat des cormorans huppés des Îles Saint-Marcouf pour mieux prédire leur répartition spatiale.

2. LE SITE D'ÉTUDE : LES ÎLES SAINT-MARCOUF

Les Îles Saint-Marcouf, situées dans la Manche, forment un archipel dans la Baie de Seine occidentale à environ 7 km au large de la commune de Saint-Marcouf. L'archipel est constitué de deux îles émergeant d'un haut fond de grès armoricain et séparées par un chenal de 400 m (Photo 1). L'île de Terre (3,4 ha) est une réserve ornithologique dont la gestion a été confiée au Groupe Ornithologique Normand (GONm) par le Museum National d'Histoire Naturelle. L'île du Large (2,5 ha) abrite un ancien fort. Les Îles Saint-Marcouf ont été désignées en ZPS en janvier 1990 puis intégrées en 2008 à la ZPS FR2510047 (Directive Oiseaux) et à la ZSC FR2502020 (Directive Habitats-Faune-Flore) « Baie de Seine occidentale » du réseau Natura 2000 (Fig. 1). Ces îles sont également inscrites à l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) depuis 1989. L'État français s'est donc engagé au niveau international quant à la préservation des populations d'oiseaux marins nicheurs de chacune de ces îles.

Les Îles Saint-Marcouf possèdent une importante diversité biologique et constituent avec l'archipel de Chausey la plus importante colonie d'oiseaux marins nicheurs de Normandie. Elle abrite même l'une des colonies d'oiseaux marins nicheurs les plus denses de France (jusqu'à un couple pour 10 m², toutes espèces confondues). Le site a une importance nationale pour trois espèces en particulier, le grand cormoran (22 % de l'effectif nicheur français), le goéland marin (11 %) et le cormoran huppé (7 %) (Debout et Purenne 2016). Plus spécifiquement, les Îles Saint-Marcouf abritent un maximum de ± 415 couples en 2012 et 2015-2016 dont ± 350 sur la Réserve de l'île de Terre et actuellement ± 330 couples en 2017-2018 dont ± 235 sur l'île de Terre (Debout et Purenne 2016, Purenne et Debout 2018).



Photo 1. Îles Saint-Marcouf, avec l'île de Terre au premier plan, lieu de marquage par GPS des cormorans huppés, et l'île du Large au fond. © PHOTOPQR/OUEST FRANCE/Stéphane Geufroi.

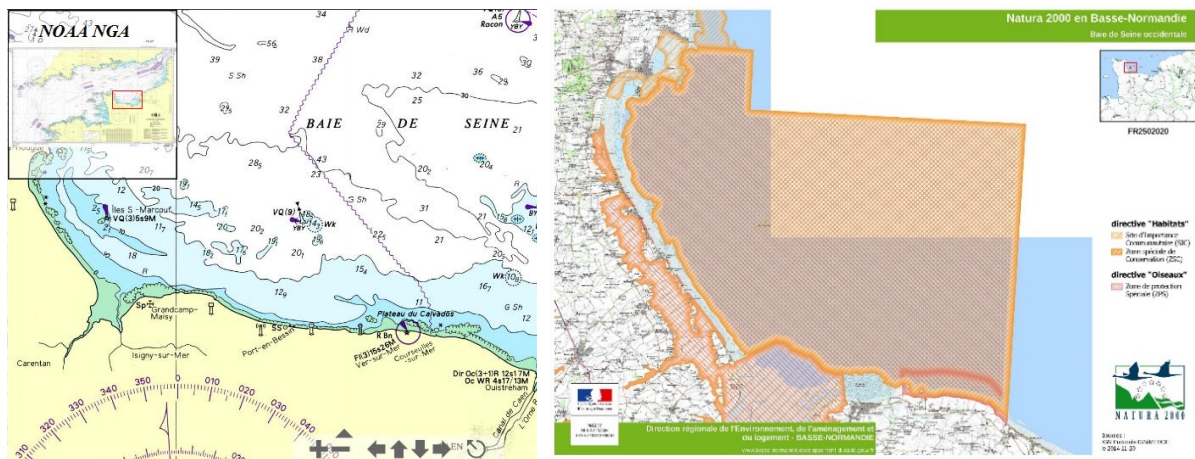


Figure 1. Carte de la bathymétrie de la Baie de Seine et du statut de protection des Îles Saint-Marcouf.

3. MATÉRIEL : LE JEU DE DONNÉES

3.1. Instrumentation GPS-UHF

La répartition spatiale et les activités en mer des cormorans huppés ont été déterminées à partir de GPS-UHF à panneaux solaires (GPS Harrier-L de 13 g, dimensions 58x27x15 mm [longueur x largeur x hauteur], Ecotone, Pologne), représentant moins de 1 % de la masse de l'oiseau (Tableau 1). Ces GPS-UHF étaient programmés pour enregistrer la position géographique, la température et l'altitude des individus toutes les minutes entre 2 h et 22 h, et étaient éteints entre 22 h et 2 h afin d'économiser la batterie et permettre une collecte de données plus longue dans le temps. Les GPS étaient connectés à une station de réception par signaux radio, permettant de télécharger automatiquement les données lorsque les individus équipés se trouvaient à proximité de la station (dans un rayon de 200 m en général). Grâce aux panneaux solaires et au téléchargement régulier des données, les GPS ont enregistré la position des cormorans pendant une à plus de six semaines, sans que cela ne nécessite la recapture des oiseaux pour accéder aux données. Les GPS-UHF possédaient également un mode « plongée », qui détectait automatiquement les périodes d'immersion des oiseaux, nous renseignant ainsi directement sur les zones d'alimentation (les cormorans chassent leurs proies en se déplaçant sous l'eau).

3.2. Déploiement des GPS-UHF

Les GPS ont été déployés sur 14 individus adultes *a priori* reproducteurs, en période d'élevage des poussins, le 25 mai 2018 (Tableau 1). L'opération a été facilitée par le fait que les oiseaux ont été capturés dans le fort avec une entrée unique. Un GPS fonctionnait anormalement au moment de la pose et nous avons préféré ne pas le poser. Les 14 individus furent capturés au nid, et la durée de la manipulation était inférieure à 15 min, afin de minimiser le stress et l'inconfort de l'oiseau. La manipulation des cormorans huppés et la pose des GPS ont été autorisées par le CRPBO dans le cadre du programme personnel n°531 de Fabrice Gallien (n° de permis 11423). La station de réception qui collectait les données

Tableau 1. Bilan des déploiements GPS-UHF sur les cormorans huppés de l'île de Terre (Îles Saint-Marcouf) en mai 2018.

ID Individu	Date de pose	Bague	Masse (g)	Sexe	Age	Lieu-dit	Ilot	Coordonnées GPS
Cormoran 01	25/05/2018	CF42440	1 150,00	F?	+4A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 02	25/05/2018	CF42430	1 900,00	M	+4A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 03	25/05/2018	CF42147	1 950,00	F?	+6A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 04	25/05/2018	CF46507	1 850,00	M	+3A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 05	25/05/2018	CF42480	1 950,00	M?	+3A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 06	25/05/2018	CF42432	1 750,00	F?	+4A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 07	25/05/2018	CF46504	1 900,00	M	3A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 08	25/05/2018	CF39337	1 900,00	M	+8A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 09	25/05/2018	CF42461	1 600,00	F	+4A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 10	25/05/2018	CF46739	1 500,00	F?	+1A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 11	25/05/2018	CF42429	1 800,00	M	+4A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 12	25/05/2018	CF42470	1 500,00	F	+3A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 13	25/05/2018	CF42106	1 450,00	F	7A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O
Cormoran 14	25/05/2018	CF42173	1 700,00	M	+6A	Ile de Terre	Fort	49°29'37"N ; 01°09'15"O

GPS en continu lorsque les oiseaux équipés étaient à proximité est restée sur site, à l'entrée du fort, du jour de la capture jusqu'au 5 juillet, afin de maximiser la collecte des données.

3.3. Le jeu de données

Au total, 37 397 localisations GPS provenant des 14 cormorans ont été utilisées (Tableau 2). Le jeu de données utilisé dans cette étude souffre de la présence de périodes de plusieurs heures/jours sans localisations GPS, et cela pour de nombreux individus (Tableau 2). Ces périodes d'absence de prises de localisations GPS étaient dues aux cycles d'enregistrement (non actif de 22 h à 2 h), à des charges de batterie parfois trop faibles et à des difficultés, apparemment logicielles, lors du téléchargement à distance des données GPS. Pour ces raisons, les données n'ont pas été réinterpolées à pas de temps réguliers pour homogénéiser les trajets. Au total, nous avons collecté 14.5 % (c.à.d. 37 397/258 782) du nombre total de localisations attendues théoriquement, en considérant une prise de données par minute pendant 20 h chaque jour. A noter que pendant une période d'immersion ou entre des périodes d'immersion successives très rapprochées, il n'y a pas de prise de position GPS.

Malgré ces périodes d'absence, le jeu de données collecté couvre une période temporelle d'une à six semaines selon les individus, pendant laquelle les cormorans effectuaient plusieurs trajets alimentaires quotidiennement. Les trajets alimentaires qui présentent une forte répétabilité (c.à.d., un individu retourne au même site d'alimentation entre ses trajets alimentaires, mais les individus diffèrent entre les sites utilisés) sont considérés comme l'unité d'échantillonnage dans les études de comportement alimentaire des oiseaux marins (Pettex *et al.* 2010). Une récente étude a également souligné cette répétabilité du comportement de recherche alimentaire chez le cormoran huppé (Morgan 2017). Finalement, même si tous les trajets alimentaires n'ont pas été enregistrés, étant donné leur répétabilité, le jeu de données utilisé représente un échantillon du comportement des cormorans et son analyse reste tout à fait valide. Seuls les résultats basés sur des variables temporelles, telles que la durée des trajets sont potentiellement biaisés.

Nous avons donc considéré uniquement les trajets sans perte importante d'information pour caractériser les trajets (voir 4.1. Analyse des caractéristiques des trajets alimentaires).

Tableau 2. Bilan des données GPS récoltées sur les cormorans huppés de l'île de Terre (Îles Saint-Marcouf) en mai/juillet 2018.

ID individu	Nombre de localisations GPS	Nombre d'évènement de plongée	Date/Heure locales du début du suivi GPS	Date/Heure locales de la fin du suivi GPS	Durée du suivi (en jours)
Cormoran 01	217	327	25/05/2018 09:48	14/06/2018 21:26	20,5
Cormoran 02	42	784	25/05/2018 11:00	29/05/2018 16:24	4,3
Cormoran 03	1 062	104	25/05/2018 09:55	17/06/2018 16:08	23,3
Cormoran 04	460	126	25/05/2018 08:35	31/05/2018 13:26	6,2
Cormoran 05	263	364	25/05/2018 08:49	28/05/2018 04:01	2,8
Cormoran 06	253	147	25/05/2018 09:08	30/05/2018 16:30	5,3
Cormoran 07	2 077	386	25/05/2018 10:14	30/05/2018 16:31	5,3
Cormoran 08	438	2 110	25/05/2018 09:20	11/06/2018 20:19	17,5
Cormoran 09	358	101	25/05/2018 10:25	04/06/2018 21:03	10,4
Cormoran 10	10 593	853	25/05/2018 08:23	18/06/2018 13:14	24,2
Cormoran 11	4 933	275	25/05/2018 10:47	04/07/2018 21:01	40,4
Cormoran 12	13 986	776	25/05/2018 11:06	01/07/2018 08:33	36,9
Cormoran 13	2 577	1 127	25/05/2018 10:42	02/06/2018 05:01	7,8
Cormoran 14	138	184	25/05/2018 16:09	05/06/2018 14:22	10,9

4. MÉTHODES

4.1. Analyse des caractéristiques des trajets alimentaires

Étant donné que les localisations étaient prises en continu, y compris au nid, une étape préliminaire consiste à éliminer ces localisations. De même les cormorans huppés passaient une grande majorité de leur temps (64 %) à <200 m de leur nid (Fig. 2), probablement pour des activités sociales ou de repos, ou en cas d'échec de la reproduction. Nous avons donc éliminé les localisations GPS à moins de 200 m du nid, localisations qui

n'étaient pas associées à un trajet alimentaire, caractérisé par des éloignements beaucoup plus importants du nid (Fig. 3). Nous avons également éliminé les données GPS prises lorsque les oiseaux se reposaient sur l'île du Large, adjacente, correspondant au pic observé entre 700 et 800 m de la colonie (Fig. 2).

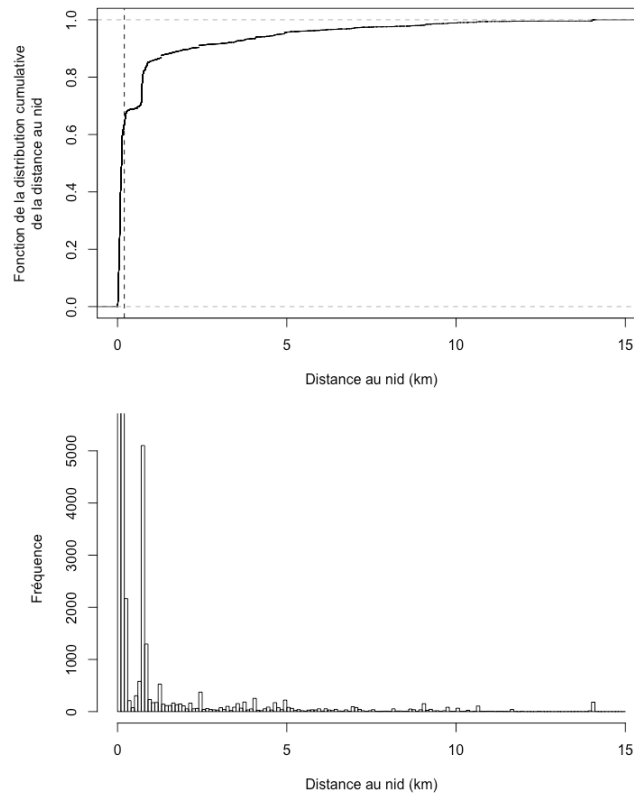


Figure 2. Figure du haut : Distribution cumulative de la distance au nid des localisations GPS (trait plein), avec 64 % des données GPS se trouvant à moins de 200 m du nid (trait pointillé), et 99 % des données GPS à moins de 10,1 km. Figure du bas : Distribution de la distance au nid des localisations GPS, avec une représentation des fréquences limitée à 5500 pour augmenter la clarté de la figure.

Nous avons ensuite identifié les différents trajets alimentaires enregistrés pour chaque individu. Un trajet alimentaire a été défini lorsqu'un individu s'éloignait de plus de 200 m de son nid et ce pendant une durée d'au moins 30 min (Fig. 3). Les trajets ont été caractérisés avec des statistiques descriptives, pondérées par le nombre de trajets par individu et par le nombre d'individus : durée du trajet (en heure), distance totale parcourue

lors du trajet (en km), distance maximale au nid (en km), distance moyenne au nid (en km). Afin de minimiser le biais dû aux périodes sans données GPS pouvant être présentes pendant un trajet, nous avons considéré uniquement les trajets pour lesquels les données GPS étaient successivement prises avec un intervalle systématiquement inférieur à 30 min.

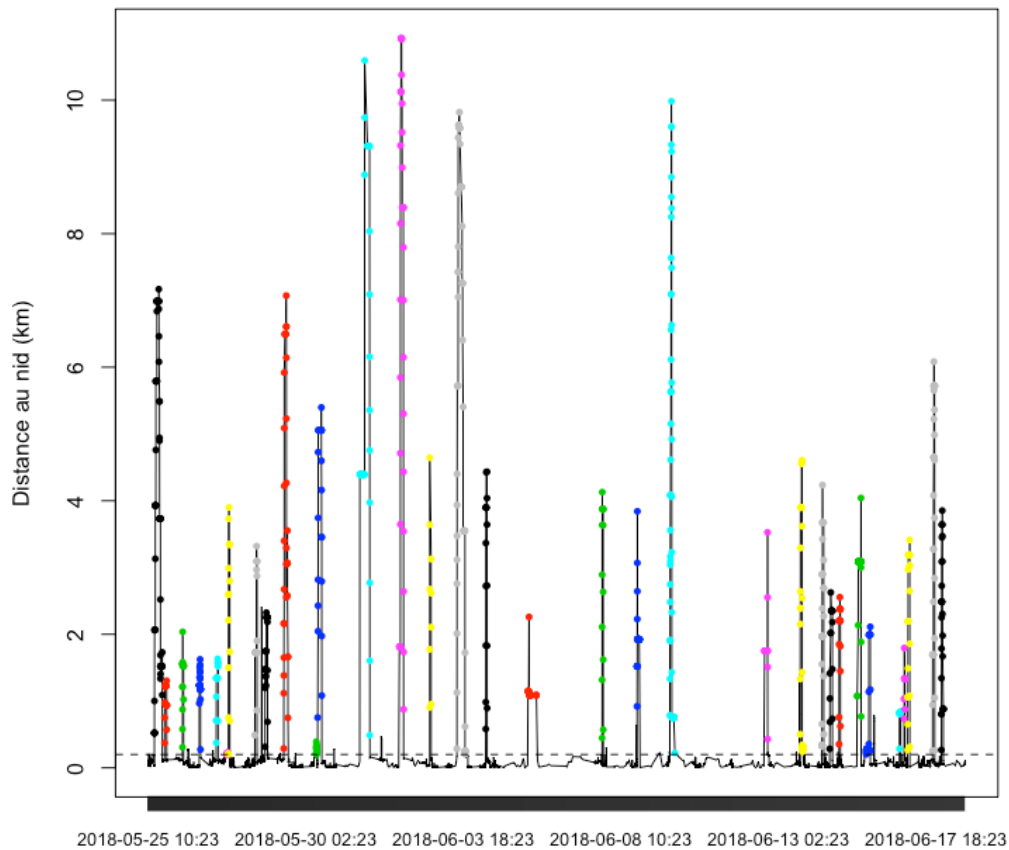


Figure 3. Identification de 33 trajets alimentaires pour le cormoran ID10, entre le 25 mai et 18 juin 2018. La ligne pointillée indique la limite des 200 m en deçà de laquelle l'individu n'est plus considéré le long de son trajet alimentaire.

4.2. Analyse des hauteurs de vol

Nous avons évalué la hauteur de vol (en m) des cormorans à partir des mesures d'altitude des GPS. Dans un premier temps nous avons vérifié l'exactitude et la précision des données d'altitude GPS. Une bonne exactitude des données devrait indiquer une hauteur de vol proche de 0 m juste avant les évènements de plongée. La médiane de la hauteur de vol

trouvé dans ces cas-là était de 1 m, confirmant la bonne exactitude des GPS utilisés pour déterminer l'altitude (Fig. 4). Un problème souvent rencontré avec les données d'altitude GPS réside dans leur imprécision. C'est aussi le cas ici, avec un écart interquartile de 15 m (Fig. 4). En étant conscient de la bonne exactitude des données altitudinales GPS mais de leur faible précision, nous avons ensuite calculé la hauteur de vol moyenne des cormorans pendant leur trajet alimentaire, pondérée par le nombre de localisations entre les individus.

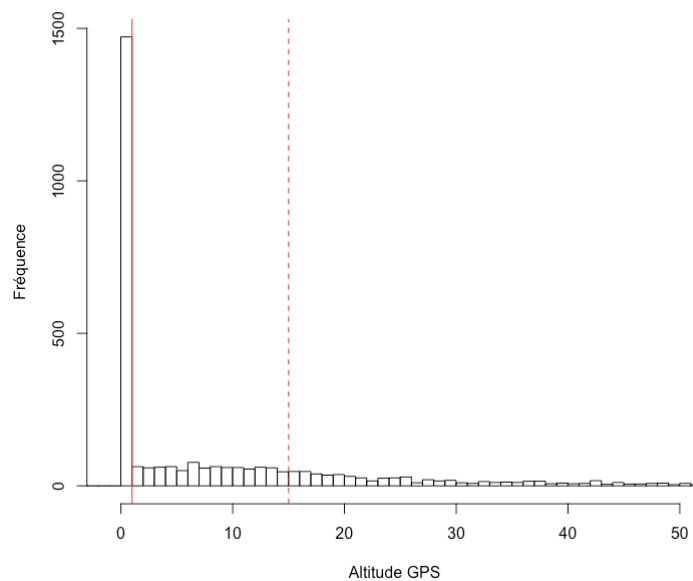


Figure 4. Distribution des altitudes mesurées par GPS juste avant un évènement de plongée, soit proche ou à la surface de l'eau. La médiane (trait plein rouge) et son écart interquartile (trait pointillé rouge) sont représentés.

4.3. Analyse globale de la répartition spatiale en mer

Nous avons caractérisé l'espace utilisé par les cormorans huppés en déterminant la distribution d'utilisation (UD) des cormorans (c.à.d., les distributions de densités de points GPS ; par exemple une densité de 95 % délimite la zone où se concentrent 95 % des localisations GPS enregistrées). Les UD ont été calculées par la méthode du « biased random bridges » (Benhamou 2011) qui permet de tenir compte de l'autocorrélation spatio-temporelle intrinsèque aux séries longitudinales de données GPS enregistrées à très faible

pas de temps (1 min dans notre étude). Nous avons calculé une UD par individu, puis nous avons moyenné les UD pour obtenir un UD populationnel. Nous avons utilisé le package *adehabitatHR* (Calenge 2006) pour le logiciel libre R (R Core Team 2016). Le coefficient de diffusion D a été estimé par maximisation de la vraisemblance et le paramètre de lissage h_{\min} a été fixé à 400 m afin d'obtenir des UD qui ne soient pas trop linéaires (cf. Benhamou et Riotte-Lambert 2012). Nous avons calculé les UD sur une grille avec une résolution de 100 m.

4.4. Analyse de la répartition spatiale des zones d'alimentation

4.4.1. Les évènements de plongée

Le mode « plongée » des GPS nous a permis d'identifier les phases d'immersion des cormorans, reflétant les phases de nourrissage des individus. Nous avons évalué le temps moyen des évènements de plongée pondéré par le nombre d'évènements par individu. Nous avons également déterminé la distribution des évènements de plongée en fonction de l'heure de la journée et de la distance au nid (en km). Enfin, nous avons réalisé une représentation géographique de la répartition spatiale des évènements de plongée. Étant donné que le GPS ne fonctionne pas lorsque les individus sont en activité de plongée, nous avons déterminé la position GPS des évènements de plongée à partir des localisations GPS prises avant et après une plongée.

4.4.2. La répartition de zones de recherche de nourriture

Afin d'identifier les zones d'alimentation, nous avons dû distinguer les différentes phases comportementales lors des trajets en mer (repos, alimentation et transit). Nous avons donc filtré les données à partir de la vitesse instantanée (en $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$) mesurée par le GPS et de la sinuosité entre les localisations, qui reflète les phases de recherche alimentaires chez les oiseaux marins (Grémillet *et al.* 2004). La sinuosité a été déterminée à partir d'un indice de rectitude, calculé pour chaque localisation, comme le rapport entre la distance en ligne droite entre t_i et t_{i+3} , et longueur du trajet entre t_i et t_{i+3} . L'indice de rectitude varie

entre 0 (trajet très sinueux) et 1 (trajet rectiligne). Lorsqu'un oiseau marin est en recherche de proies, sa vitesse instantanée est variable et sa trajectoire est très sinueuse. Au contraire, pendant les phases de transit, la trajectoire est très rectiligne et la vitesse de déplacement est élevée. En phase de repos, période pendant laquelle l'oiseau est posé sur l'eau et se laisse dériver avec le courant, la trajectoire est également rectiligne mais la vitesse de déplacement est faible ou nulle. Le seuil pour la vitesse instantanée a été fixé à 10 km.h^{-1} et celui de l'indice de rectitude a été fixé visuellement à 0,7, c.à.d., que lorsque l'oiseau parcourait +30 % d'une trajectoire rectiligne entre t_i et t_{i+3} , on considérait qu'il était en recherche de proies (Figs 5 et 6, voir aussi Grémillet *et al.* 2004). Chaque phase comportementale a ainsi été caractérisée comme suit :

- Recherche de proies/nourrissage : vitesse variable et indice de rectitude faible à modéré ($\leq 0,7$)
- Repos : vitesse instantanée faible ($< 10 \text{ km.h}^{-1}$) et indice de rectitude élevé ($> 0,7$)
- Transit : vitesse instantanée élevée ($> 10 \text{ km.h}^{-1}$) et indice de rectitude élevé ($> 0,7$).

Pour identifier plus précisément les zones d'alimentation des cormorans huppés, les distributions d'utilisation (UD) ont été recalculées uniquement à partir des localisations GPS associées à des phases de recherche de proies/nourrissage et à partir des localisations des événements de plongée. La méthode du « biased random bridge » permet non seulement d'estimer la distribution d'utilisation mais également de la décomposer en : 1) une distribution d'intensité (ID) reflétant le temps de résidence moyen passé par les individus dans une parcelle d'habitat, et 2) une distribution de récursion (RD) reflétant la proportion du nombre de visites des individus dans une parcelle d'habitat (Benhamou et Riotte-Lambert 2012). Le calcul du temps de résidence était basé sur une zone de rayon 400 m et avec un temps de retour maximum autorisé de 10 min.

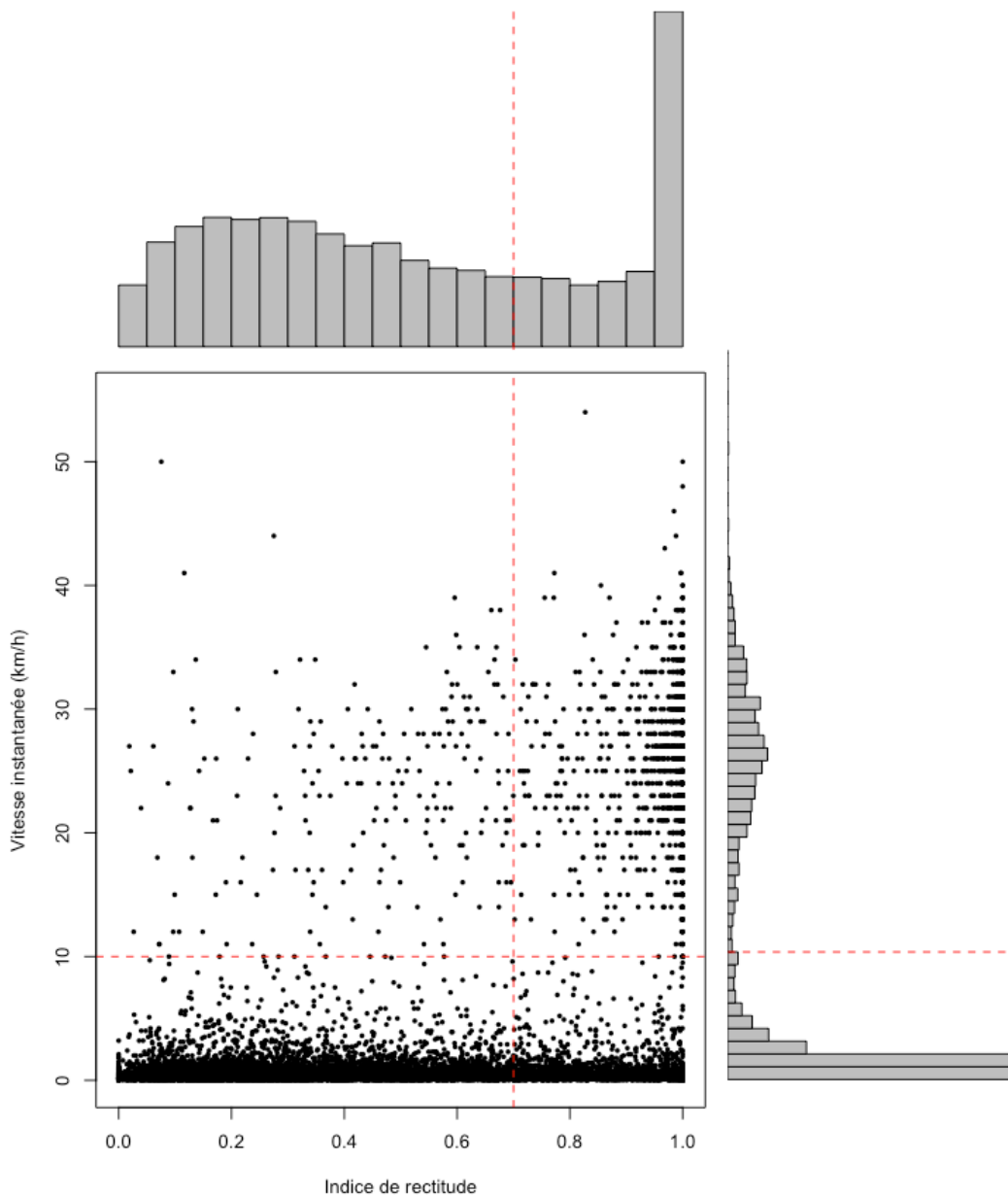


Figure 5. Distinction des différents types de comportements à partir de la distribution de l'indice de rectitude (0 : trajet très sinueux, 1 : trajet rectiligne) (en haut) et de la distribution de la vitesse instantanée (en km.h^{-1}) mesurée par le GPS (à droite). Les seuils de vitesse instantanée et d'indice de rectitude sont représentés par les lignes pointillées rouge. Trois comportements ont été distingués : repos (quadrant en bas à droite), alimentation (les deux quadrants de gauche) et transit (quadrant en haut à droite).

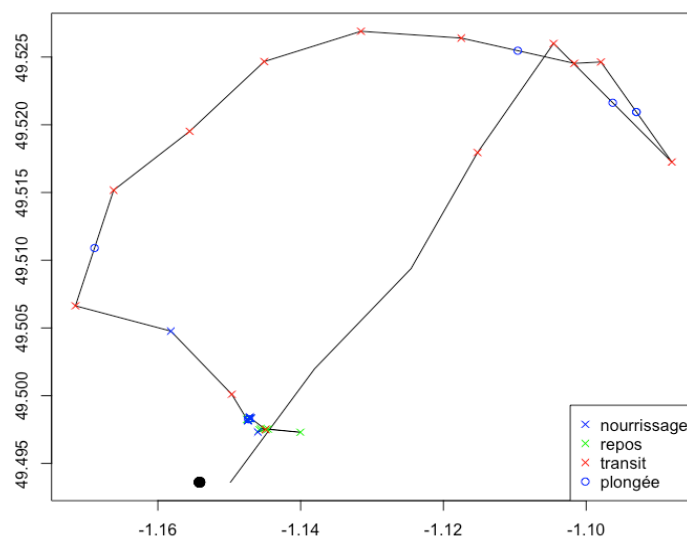


Figure 6. Représentation spatiale de la caractérisation des différentes phases comportementales (recherche de nourriture, repos et transit) déterminées par les données GPS, le long d'un trajet alimentaire. Les évènements de plongée (activation du mode immersion) sont également indiqués. Le cercle noir représente la colonie.

4.5. Modélisation de la sélection d'habitat

Les modèles d'habitat spatialisés permettent de calculer des probabilités d'occurrence en fonction de variables environnementales (ici, océanographiques physiques et biologiques). Nous avons modélisé la probabilité d'occurrence des cormorans en mer lors de leur recherche de nourriture ou en nourrissage, c.à.d., à partir des localisations GPS correspondantes à un comportement d'alimentation et des localisations GPS des évènements de plongée. Pour cela, nous avons utilisé une fonction de sélection des ressources (RSF, Manly *et al.* 2002, Boyce *et al.* 2002, Johnson *et al.* 2013). La sélection d'un individu correspond à une utilisation disproportionnée d'une ressource (physique ou biologique) par rapport à sa disponibilité. Les RSFs comparent dans un cadre de régression logistique les caractéristiques environnementales associées à des localisations observées (cas = 1) avec celles associées à des localisations aléatoires (cas = 0). Nous avons déterminé

la disponibilité (les localisations aléatoires) en tenant compte des contraintes spatiales dues au comportement colonial des cormorans (« central place forager »). Pour cela, nous avons estimé la disponibilité en tirant des points aléatoires selon une distribution exponentielle circulaire bivariée, centrée sur le barycentre des localisations des nids des individus suivis (Benhamou 1994, Monsarrat *et al.* 2013). Pour chaque individu, nous avons tiré autant de points aléatoires qu'il y avait de points observés (ratio 1:1). Nous avons considéré 7 variables océanographiques (Tableau 3). Deux étaient des variables statiques (nature du substrat et bathymétrie) et cinq autres étaient dynamiques et actualisées chaque jour (Tableau 3). La nature du substrat provient du modèle de carte d'habitat EMODNET (www.emodnet-seabedhabitats.eu) et a été recatégorisée en trois classes : rocheux, sableux et autres (classe de référence), à partir des préférences alimentaires des cormorans huppés des Îles Saint-Marcouf basées sur l'étude de 17 pelotes prélevées en janvier 2017 (Leicher *et al.* 2018). La bathymétrie provient du projet Global Multi-Resolution Topography (www.marine-geo.org/tools/GMRTMapTool, Ryan *et al.* 2009). Les variables dynamiques ont été obtenues à partir de modèles spatialisés (marine.copernicus.eu). Nous avons également inclus la distance au nid (km) dans les modèles afin de prédire la distribution en mer plus spécifiquement pour la colonie cible étudiée.

Le RSF a été ajusté avec un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM), et une distribution binomiale des erreurs (lien logit). L'utilisation d'un intercept aléatoire sur l'individu a permis de considérer le nombre différent de localisations GPS entre les individus (Gillies *et al.* 2006). Nous avons considéré une relation non linéaire pour toutes les variables, sauf pour la nature du substrat et la distance au nid. L'ajustement des variables non linéaires s'est fait à partir de « natural cubic spline » avec 5 degrés de liberté. Étant donné la forte nature corrélative de certaines variables dynamiques ($|r| > 0,7$), nous n'avons retenu dans le RSF que quatre variables : la nature du substrat, la bathymétrie, la température de surface de l'eau et le niveau de la mer. La robustesse du modèle a été évaluée avec une validation croisée réalisée 10 fois (« k-fold cross validation »), en prenant itérativement 80 % des individus aléatoirement pour créer le RSF (« training set ») et 20 % des individus restants pour tester le modèle (« testing set »). La valeur de la validation est comprise entre 0 et 1

(corrélation de Spearman, voir détails dans Boyce *et al.* 2002). Plus elle est proche de 1, plus le modèle arrive à prédire correctement la distribution des localisations des cormorans.

Tableau 3. Caractéristiques des variables océanographiques physiques et biologiques utilisées dans le modèle de sélection d’habitat.

Variable	Statut	Résolution spatiale	Résolution temporelle
Distance au nid (km)	Statique	–	–
Nature du substrat	Statique	–	–
Bathymétrie (m)	Statique	79 m	–
Température de surface (°C)	Dynamique	3,1 km	Journalière
Salinité de surface (PSU)	Dynamique	3,1 km	Journalière
Hauteur de la mer (m)	Dynamique	3,1 km	Journalière
Chlorophylle (mg.m ⁻³)	Dynamique	3,1 km	Journalière
Productivité primaire nette de biomasse (mg.m ⁻³ .jour ⁻¹)	Dynamique	3,1 km	Journalière

5. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

5.1. Caractéristiques des trajets alimentaires et hauteur de vol

Au total, nous avons identifié 215 trajets alimentaires pour les 14 cormorans suivis en moyenne une quinzaine de jours par individu. Sur les 215 trajets, 33 trajets ne présentaient aucune période d’absence de données GPS supérieure à 30 min. Ces 33 trajets ont donc été utilisés pour caractériser les trajets alimentaires des cormorans (Tableau 4). En moyenne, les cormorans huppés effectuent des trajets alimentaires d’une durée de 2,33 h, parcourent une distance totale de 10,16 km et s’éloignent de 2,62 km de leur nid. L’éloignement maximum moyen enregistré est de 4,03 km, allant de 0,25 à 11,77 km. Ces résultats indiquent des déplacements moindres par rapport à de précédents travaux ayant déterminé un rayon moyen de 6,5 km pour les trajets alimentaires et avec un éloignement maximum situait entre 16,4 et 20 km (Langston 2010, Thaxter *et al.* 2012). La plupart des trajets alimentaires

sont situés au nord-ouest et à l'est des Îles de Saint-Marcouf, les cormorans utilisant l'ensemble des eaux avec une profondeur inférieure à 25 m entre les îles et le large (Fig. 7). Lors de leur trajet alimentaire, les cormorans volent en général à une hauteur médiane de 5 m (IQR = 20 m, Fig. 8). La moyenne de vol se situe à 12,9 m (SD = 23,7, 95 % IC = 12,1 m à 13,6 m).

Tableau 4. Caractéristiques des 33 trajets alimentaires individuels retenus, avec la moyenne (μ), la déviation standard (SD), l'intervalle de confiance à 95 % (95 % IC) et la gamme de valeurs moyennes (min-max).

Caractéristique du trajet	μ	SD	95%IC	min-max
Durée (h)	2,32	2,36	1,52 ; 3,13	0,52 ; 11,88
Distance totale du trajet (km)	10,16	9,12	7,05 ; 13,27	0,67 ; 34,50
Distance moyenne au nid (km)	2,62	2,56	1,74 ; 3,49	0,22 ; 9,35
Distance maximum au nid (km)	4,03	3,70	2,77 ; 5,29	0,25 ; 11,77

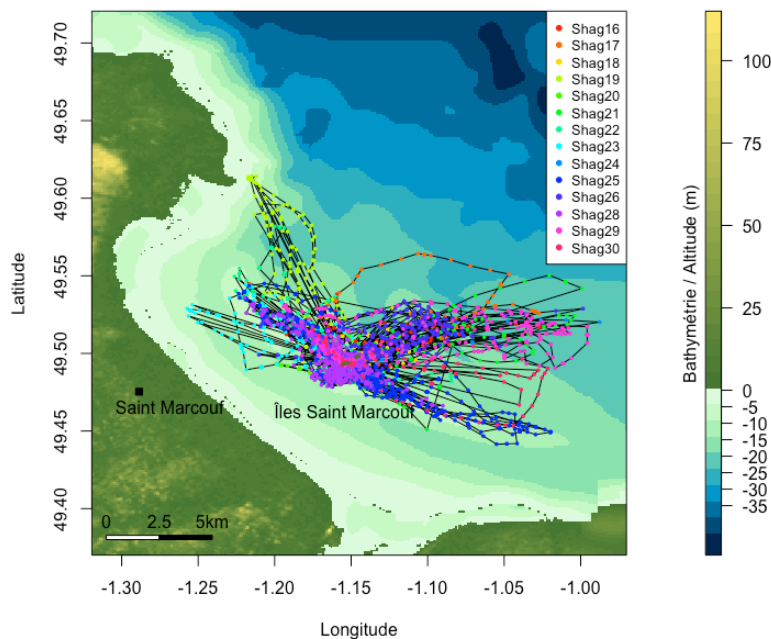


Figure 7. Répartition spatiale des trajets en mer des 14 cormorans huppés nichant sur les Îles Saint-Marcouf, suivis par GPS pendant la période d'élevage des poussins en 2018.

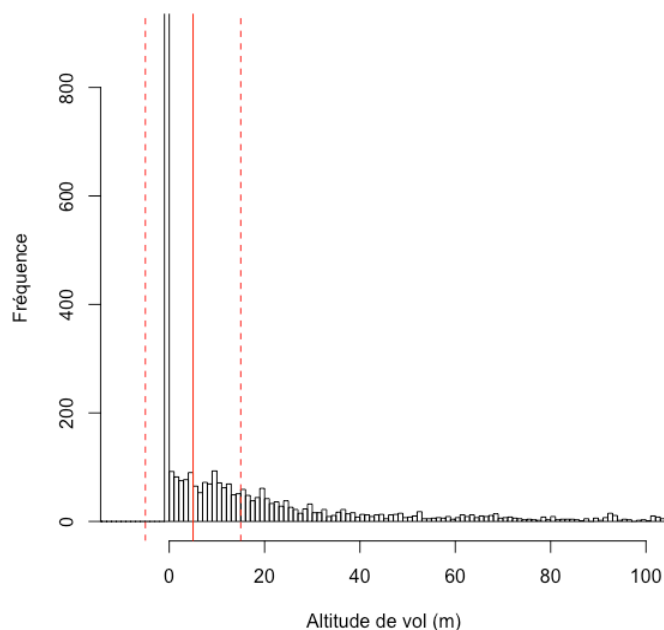


Figure 8. Distribution de la hauteur de vol (en m) des cormorans pendant leurs trajets alimentaires. L'axe des X est tronqué à 100 m et représente 98,1 % de la distribution. L'axe des Y est tronqué à 900, mais 44 % des altitudes enregistrées étaient situées entre 0 et 1 m (fréquence : 1 593). La médiane (trait plein rouge) et son IQR (trait pointillé rouge) sont représentés.

5.2. Répartition spatiale en mer des cormorans huppés

En 2018, les cormorans huppés occupent un espace de 143 km² (95 % UD), avec une zone d'intense utilisation relativement restreinte de 19 km² (50 % UD), centrée autour des Îles Saint-Marcouf (Fig. 9). La plupart de l'aire utilisée se situe entre les îles et le large sur des fonds peu profonds (-5 à -25m). Les cormorans utilisent particulièrement les zones rocheuses des îles, le grand banc de sable de Saint-Marcouf (orienté nord-ouest / sud-est et traversant les îles), les hauts fonds sableux à l'est des îles (dunes hydrauliques), et dans une moindre mesure la pointe de Saire (Figs 1 et 9, Annexe 1).

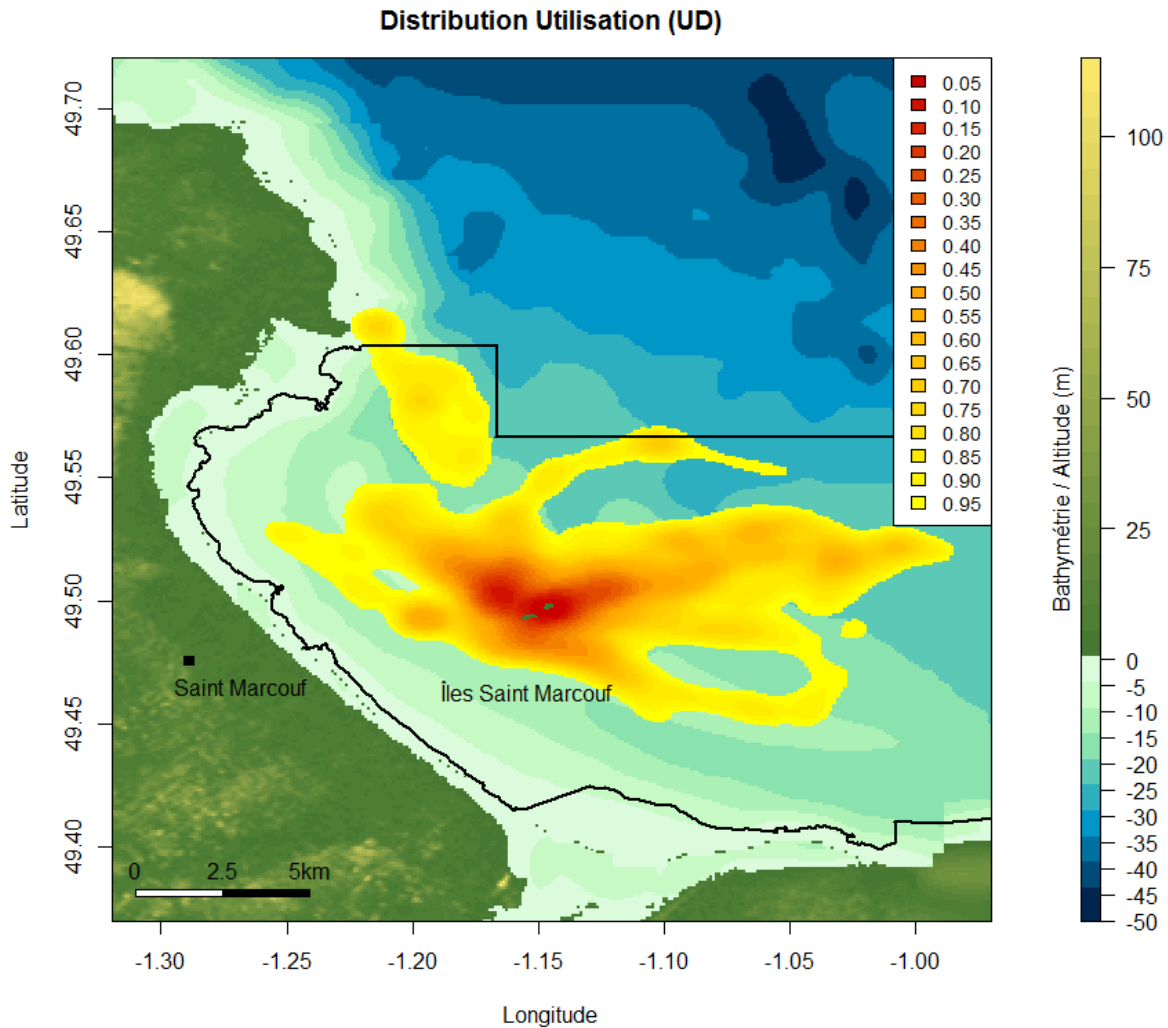


Figure 9. Distribution d'Utilisation (UD) des 14 cormorans huppés nicheurs des Îles Saint-Marcouf suivis pendant la période d'élevage des poussins en 2018. L'UD est représentée jusqu'à 95 % de la fréquence cumulée de l'aire de distribution (UD de 0,95) par classe de 5 % d'isopleth. La ZPS est délimitée par la ligne continue noire.

5.3. Répartition spatiale des zones d'alimentation

5.3.1. Les évènements de plongée

Au total, nous avons détecté 7 628 évènements de plongée, dont 21,2 % sont situés proche de la colonie (< 200 m). Lors des trajets alimentaires uniquement, les activités de nourrissage caractérisées par des plongées répétées (activations successives du mode

immersion des appareils GPS) durent en moyenne 481 s (SD = 1 001, 95 % IC = 455 s à 506 s, Fig. 10). Les cormorans se nourrissent principalement en milieu de journée, avec une activité plus intense de 10 h à 21 h, et très peu d'évènements de plongée sont détectés avant 7 h et après 21 h (Fig. 10). Les cormorans vont se nourrir en moyenne à 3,28 km de leur nid (SD =2,78, 95 % IC = 3,21 km à 3,35 km, médiane = 2,51 km, max = 14,00 km, Fig. 10). La répartition spatiale des évènements de plongée indique que les cormorans se nourrissent principalement au niveau des zones rocheuses des îles de l'archipel, dans les zones sableuses du banc de Saint-Marcouf et au niveau des zones sableuses peu profondes des dunes hydrauliques à l'est des îles (Fig. 11). Les lieux de nourrissage sont spatialement distincts entre les individus.

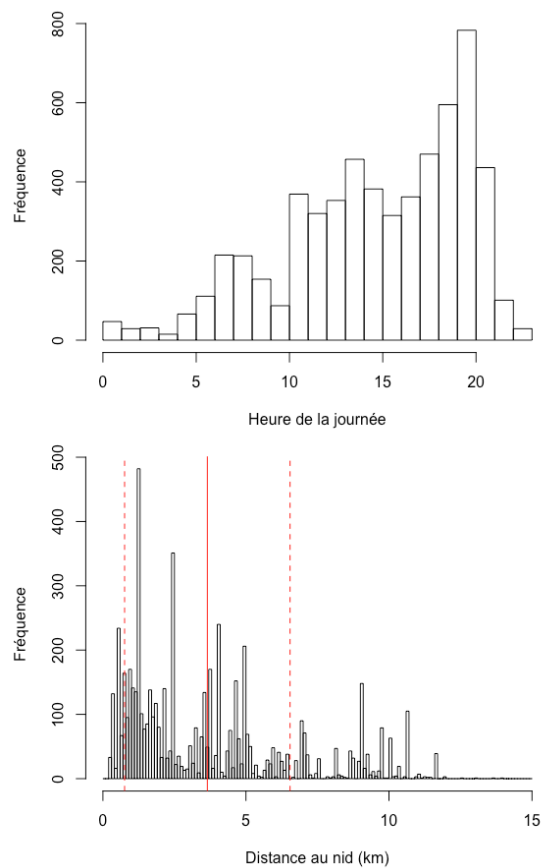


Figure 10. Distribution des évènements de plongée des cormorans huppés en fonction de l'heure de la journée (en haut) et de la distance au nid (km, en bas). La moyenne (trait plein rouge) et sa déviation standard (trait pointillé rouge) sont représentées sur la figure du bas.

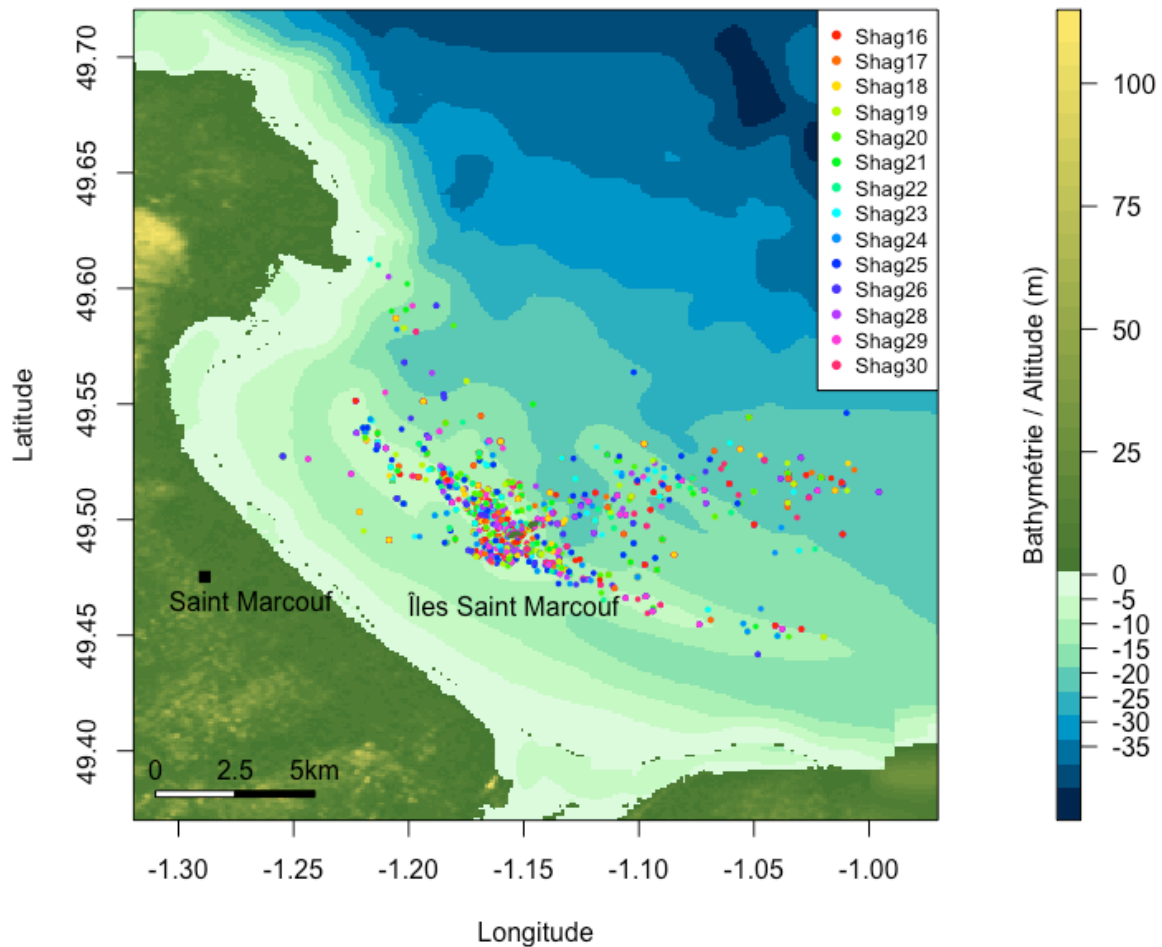


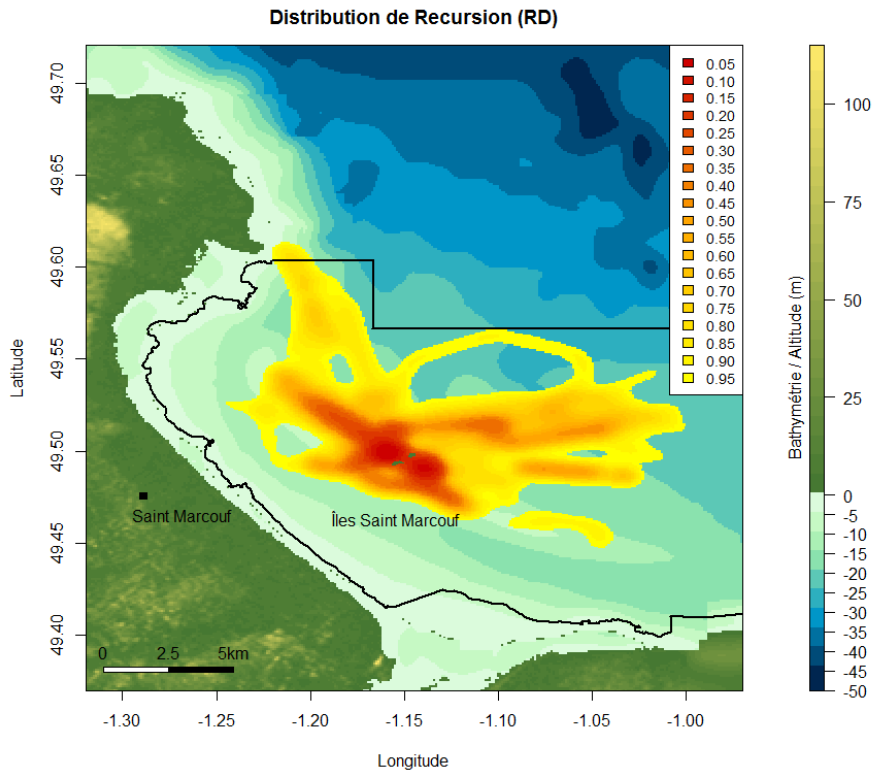
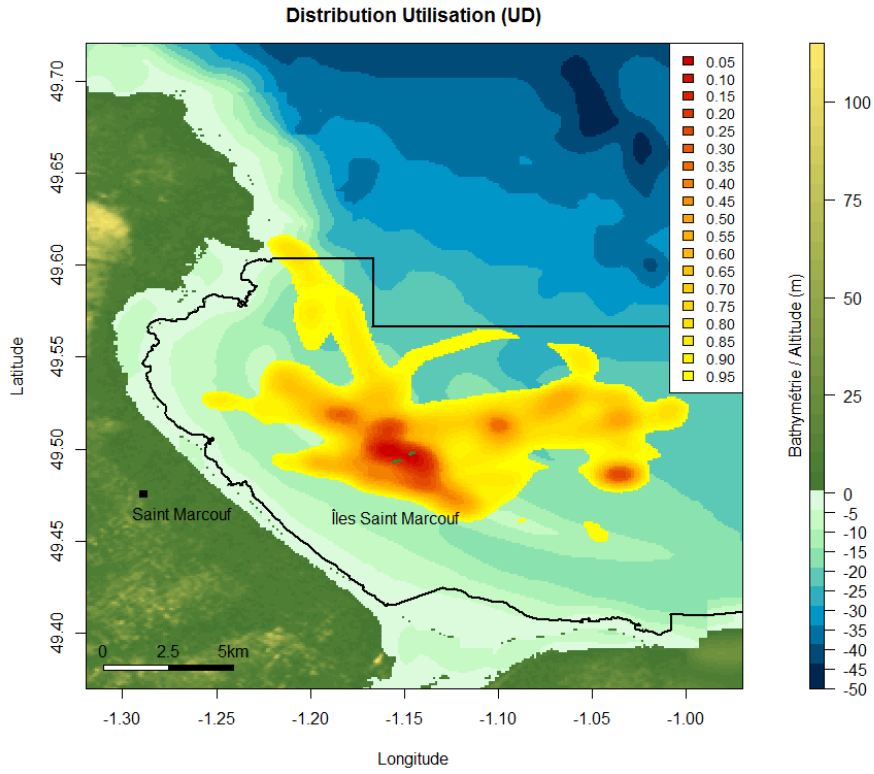
Figure 11. Répartition spatiale des évènements de plongées enregistrés par GPS pour les 14 cormorans huppés suivis des Îles Saint-Marcouf en 2018.

5.3.2. Répartition des zones d'alimentation

L'identification des différents modes comportementaux lors des trajets alimentaires révèle que les cormorans passent environ 56 % du temps du trajet en recherche de nourriture/nourrissage, 30 % du temps du trajet en transit et 14 % du temps du trajet en repos. Ces données sont toutefois à considérer avec précaution étant donné l'incomplétude de certains trajets alimentaires (c.à.d., périodes d'absence de données GPS). Au repos, la vitesse moyenne est de $1,02 \pm 1,65 \text{ km.h}^{-1}$ ($\pm \text{SD}$) et la rectitude moyenne est de $0,87 \pm 0,09$. En transit, les trajets sont fortement rectilignes avec une rectitude moyenne de $0,97 \pm 0,06$ et une vitesse moyenne de $26,1 \pm 6,1 \text{ km.h}^{-1}$ ($\pm \text{SD}$). En recherche de nourriture ou

nourrissage, la vitesse moyenne est de seulement $2,4 \pm 6,6 \text{ km.h}^{-1}$ (\pm SD) et la rectitude moyenne est faible $0,33 \pm 0,19$.

Étant donné la complémentarité des localisations GPS reflétant un comportement de recherche alimentaire et des événements de plongée nous renseignant sur les lieux d'immersion des cormorans en nourrissage, nous avons combiné ces deux sources de données pour calculer les distributions d'utilisation (UD), d'intensité (ID) et de récursion (RD) relatives aux phases de nourrissage/recherche de nourriture. Les zones d'alimentation représentent un espace de 116 km^2 (95 % UD), avec une zone d'intense utilisation relativement restreinte de 17 km^2 (50 % UD) centré autour des îles et de 2,5 km de rayon et quelques zones situées plus à l'est des îles sur des fonds de 15-20 m (Fig. 12 UD). Ces zones sableuses abritent notamment le lançon (*Gymnammodytes semisquamatus*) (Retière 1979), une espèce particulièrement ciblée par les cormorans huppés de l'île de Terre au mois de janvier, selon un lot de pelotes alimentaires récoltées en janvier 2017 (Leicher *et al.* 2018). Les patrons d'intensité et de récursion de la distribution des cormorans huppés sont assez similaires à celui de l'utilisation, révélant une utilisation régulière et avec une intensité similaire des zones d'alimentation, comme précédemment démontré pour cette même espèce sur les îles Farne en Angleterre (Morgan 2017) (Fig. 12 ID et RD). Le patron de récursion de la distribution souligne cependant la très forte utilisation routinière du banc de Saint-Marcouf par les cormorans huppés. Certaines zones sont intensément exploitées mais très peu visitées, notamment à l'est de l'aire de distribution, et représentent des événements d'alimentation plus exceptionnels.



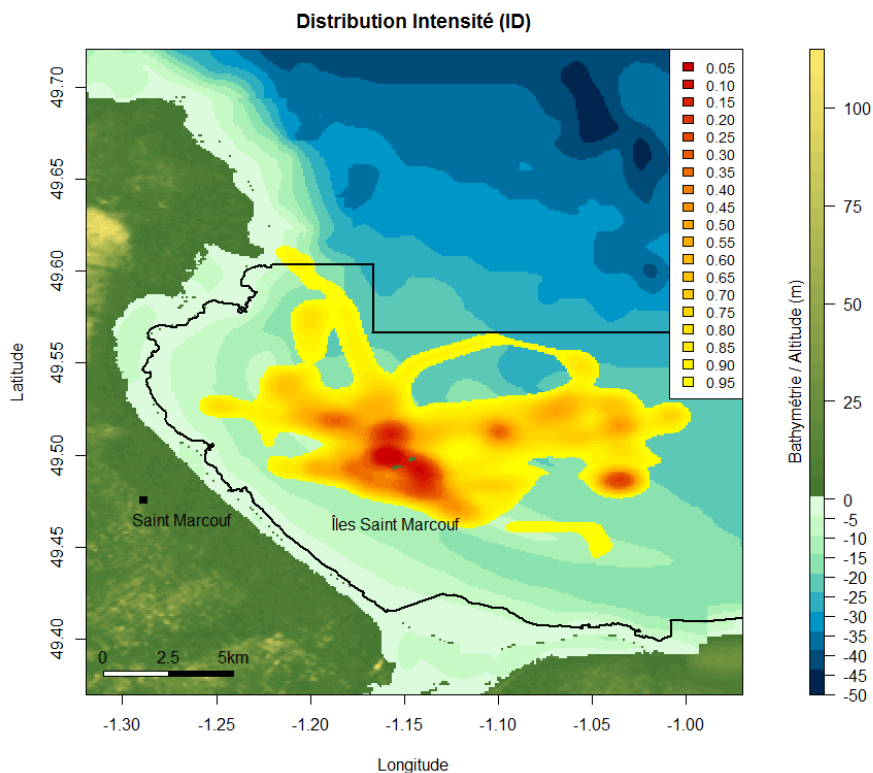


Figure 12. Distribution d'Utilisation (UD), d'Intensité (ID) et de Récursion (RD) en phase comportementale de recherche de nourriture/nourrissage d'après les données GPS et les événements de plongée enregistrés pour les 14 cormorans huppés nicheurs des Îles Saint-Marcouf suivis par GPS pendant la période d'élevage des poussins en 2018. L'UD, ID et RD sont représentés jusqu'à 95 % de la fréquence cumulée de leur aire de distribution (UD 0,95) par classe de 5 % d'isopleth. La ZPS est délimitée par la ligne continue noire.

5.4. La sélection de l'habitat des cormorans huppés

Le modèle de sélection d'habitat prédit assez bien l'utilisation de l'espace des cormorans observé par GPS avec un coefficient de corrélation de Spearman moyen de $r_s = 0,69$, et une fréquence d'utilisation par les cormorans qui augmente de manière continue avec le rang de la classe de probabilité d'occurrence (Fig. 13).

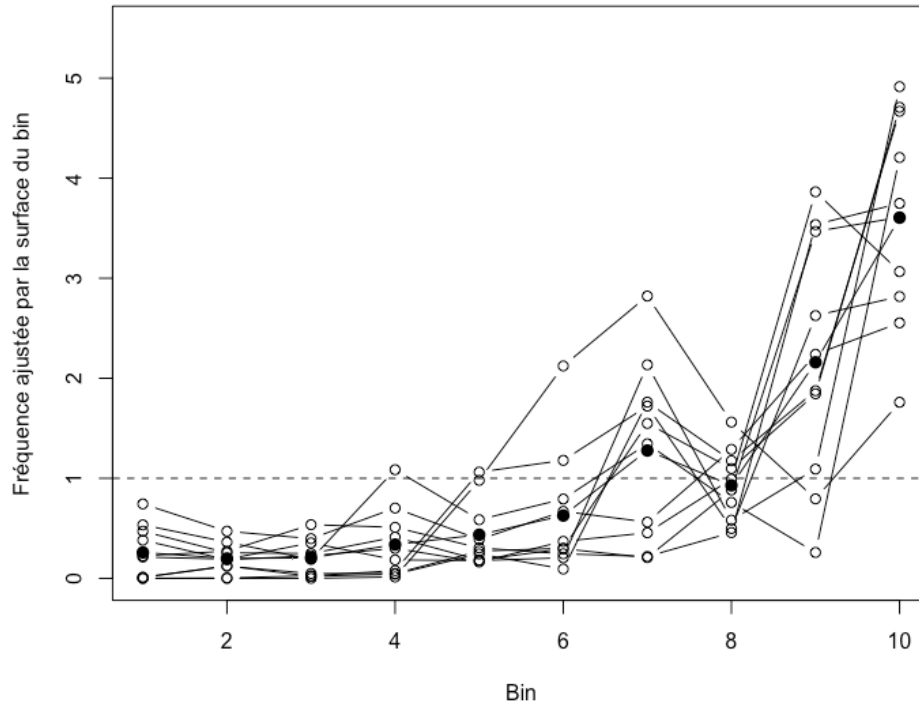


Figure 13. Validation du modèle de sélection d'habitat par validation croisée selon la méthode proposée par Boyce *et al.* 2002. Les lignes avec les cercles blancs correspondent à chaque itération (10 itérations au total). La ligne avec les cercles noirs indique la moyenne. Les valeurs au-dessus de 1 correspondent à un comportement de sélection.

Lors de la recherche de nourriture / nourrissage, les cormorans sélectionnent les fonds avec un substrat rocheux ou sableux (par rapport aux autres substrats), et avec une profondeur généralement située entre 5 et 10 m (Tableau 5, Fig. 14). Dans une moindre mesure, les cormorans sélectionnent aussi des fonds entre 20 et 25 m (Fig. 14). Ces zones fortement fréquentées par les cormorans sont en accord avec l'écologie alimentaire caractérisée pour ce même site d'étude au mois de janvier 2017 à partir de l'analyse de pelote de réjection (Leicher *et al.* 2018). Les Ammodytidae (lançons) sont consommés par plus de 80% des individus et représentent 71% des proies consommées. Les lançons sont des espèces benthiques qui s'enfouissent dans le sable, substrat particulièrement recherché par les cormorans en phase d'alimentation (Tableau 5), mais évoluent également dans quelques mètres d'eau en bancs pélagiques (Leicher *et al.* 2018). De plus la faible teneur en pièces osseuses des lançons facilite l'ingestion et la digestion par les poussins (Leicher *et al.* 2018).

Les Gobidae, Gadidae, Labridae et Cottidae constituent des proies d'appoint (< 10 % des proies consommées pour chaque espèce) pour la majorité des individus. Il est à noter que les pelotes ayant été récoltées au mois de janvier sur l'île de Terre, il est possible que le régime alimentaire des cormorans soit un peu différent en mai-juillet, avec notamment une contribution moins importante des lançons et plus importante des Gobidae, comme observé pour l'archipel de Chausey au mois de mai (Leicher *et al.* 2018). Cela expliquerait la forte préférence des cormorans huppés pour les substrats rocheux en phase d'alimentation, mais cela reste à vérifier. Les cormorans sélectionnent aussi des masses d'eau avec une température de surface relativement fraîche entre 12 et 13°C et une plus faible hauteur du niveau de la mer (Fig. 14), caractéristiques des eaux situées au niveau banc de sable de Saint-Marcouf (Annexe 1). Le modèle de sélection d'habitat indique que les eaux côtières rocheuses des Îles Saint-Marcouf ainsi que les eaux peu profondes et sableuses du banc de Saint-Marcouf constituent les zones d'alimentation privilégiées des cormorans huppés (Fig. 15).

Tableau 5. Modèle de la sélection d'habitat des 14 cormorans huppés reproducteurs suivis pendant la période d'élevage des jeunes des Îles Saint-Marcouf, en 2018. Les valeurs des paramètres (beta) indiqués avec leur erreur standard (SE) ont été estimés avec un GLMM (régression binomiale, lien logit) et l'utilisation de relation non linéaire pour la bathymétrie, la température de surface et la hauteur du niveau de la mer (natural cubic spline, df=5). L'intercept aléatoire sur l'individu a une variance de 0,06 et une déviation standard de 0,25.

Variables	Beta	SE
Intercept	1,76*	0,79
<i>Nature du substrat (Autre représente la référence)</i>		
Rocheux	2,98*	0,13
Sableux	1,10*	0,11
Distance au nid (km)	-0,11*	0,01
Bathymétrie (m), effet de la relation nonlinéaire : $\chi^2_4 = 1256,4$, $P < 0,001$		
Bathymétrie (m), spline 1	0,98	0,53
Bathymétrie (m), spline 2	2,99*	0,59
Bathymétrie (m), spline 3	4,07*	0,33
Bathymétrie (m), spline 4	2,15	1,25
Bathymétrie (m), spline 5	-8,79*	0,76
Température (°C), effet de la relation nonlinéaire : $\chi^2_4 = 448,3$, $P < 0,001$		
Température (°C), spline 1	-0,16	0,16
Température (°C), spline 2	-1,25*	0,21
Température (°C), spline 3	-1,18*	0,19
Température (°C), spline 4	-0,26	0,39
Température (°C), spline 5	-2,50*	0,25
Hauteur de la mer (m), effet de la relation nonlinéaire : $\chi^2_4 = 411,4$, $P < 0,001$		
Hauteur de la mer (m), spline 1	-5,82*	0,52
Hauteur de la mer (m), spline 2	-4,60*	0,57
Hauteur de la mer (m), spline 3	-2,46*	0,32
Hauteur de la mer (m), spline 4	-9,64*	1,14
Hauteur de la mer (m), spline 5	-1,52*	0,26

* signifie que la variable est significative avec un $P < 0,05$.

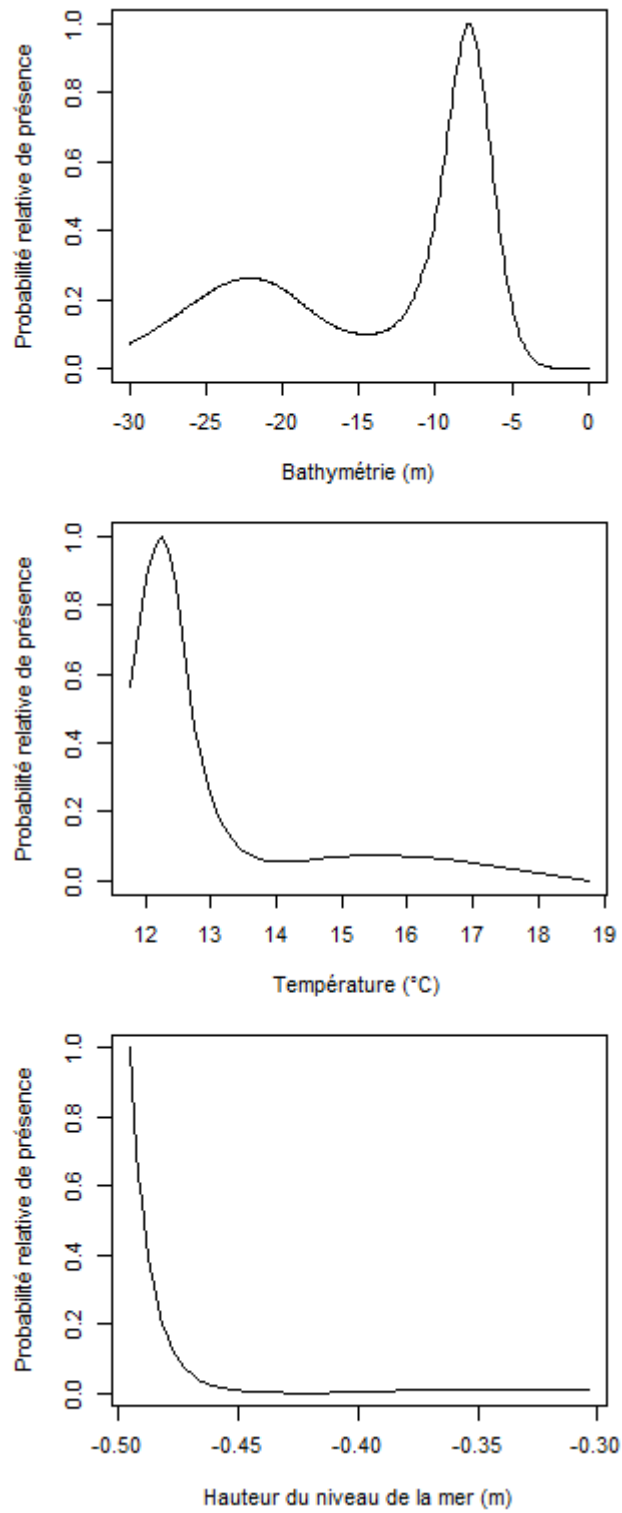


Figure 14. Probabilité de sélectionner un site particulier pour se nourrir en fonction de la bathymétrie, de la température de surface de l'eau et de la hauteur du niveau de la mer.

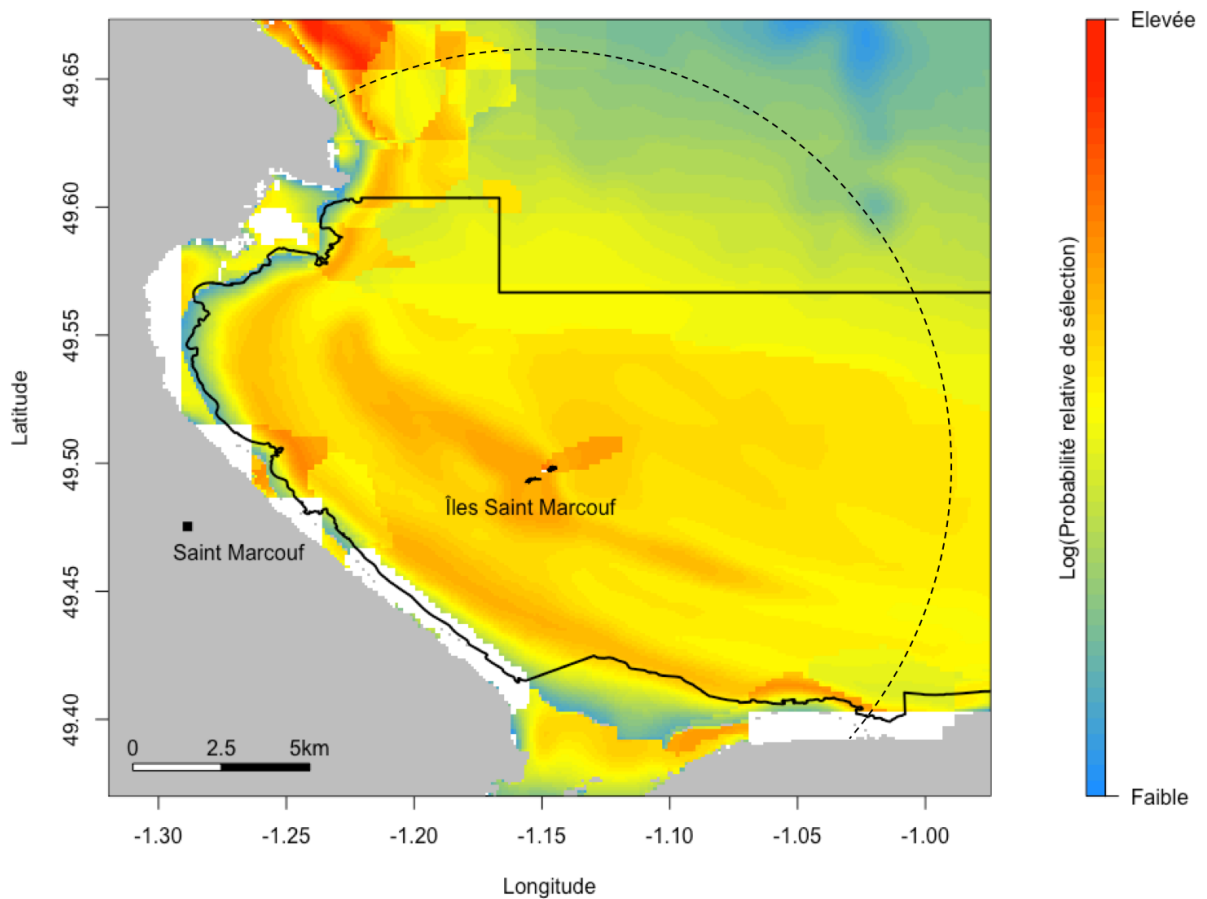


Figure 15. Carte de la probabilité d'occurrence des cormorans huppés reproducteurs lors de la recherche de nourriture ou du nourrissage en mer, lors de la période d'élevage des jeunes, Îles Saint-Marcouf, 2018. Les cormorans huppés s'éloignent en moyenne au maximum d'environ 12 km de leur nid pendant leur trajet alimentaire, ainsi toutes les probabilités d'occurrence calculées pour les zones se situant au-delà de 12 km (cercle pointillé noir) sont biologiquement peu plausibles (ex. les zones rocheuses côtières au nord de la pointe de Saire). La ZPS est délimitée par la ligne continue noire.

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Le suivi des déplacements de 14 individus a permis d'approfondir nos connaissances générales sur l'écologie spatiale de la population de cormorans huppés des Îles Saint-Marcouf pendant la saison d'élevage des jeunes (fin mai – juin). Les cormorans effectuent des trajets alimentaires relativement courts (< 3 h) et avec un faible éloignement de leur nid ($distance_{moyenne} \approx 2,6$ km, $distance_{max(moyenne)} \approx 4$ km, $distance_{max} < 12$ km). Pendant leurs trajets alimentaires les cormorans se déplacent en volant proche de l'eau (médiane = 5 m). La répartition spatiale des cormorans en mer est essentiellement dictée par la bathymétrie et la nature du substrat. Ils affectionnent les fonds rocheux et sableux peu profonds entre -5 et -10 m. Ceci est en accord avec les précédents travaux effectués sur le régime alimentaire des cormorans huppés de ce même site d'étude. Les cormorans des Îles Saint-Marcouf se nourrissent principalement de d'Ammodytidae (71 %), associés aux zones sableuses, et ponctuellement de Gobidae, Labridae, Gadidae et Cottidae (Leicher *et al.* 2018). La température de surface de l'eau est également un facteur déterminant de la répartition spatiale des cormorans huppés, qui sélectionnent des eaux de surface fraîches se situant entre 12 et 13°C.

Les zones utilisées pour l'alimentation sont essentiellement réparties sur les zones rocheuses ceinturant les Îles Saint-Marcouf, et le long d'un axe nord-ouest/sud-est centré sur les îles, au niveau du banc de sable peu profond de Saint-Marcouf. Les cormorans utilisent aussi des zones situées plus à l'est de l'archipel, au niveau des dunes hydrauliques de sable (Fig. 1), particulièrement lors de leur recherche de proie. Ces observations sont confirmées par la forte occurrence des évènements de plongées dans ces secteurs. Le comportement de recherche alimentaire des individus semble assez routinier (patrons d'UD, ID et RD similaires), comme montré pour cette même espèce aux Îles de Farne (Morgan 2017).

Le régime alimentaire des cormorans huppés varie de manière mensuelle et entre les années en Baie de Morlaix, notamment la consommation de lançons (Leicher *et al.* 2018).

Les données sur le régime alimentaire des cormorans huppés de Saint-Marcouf provenant de pelotes alimentaires collectées au mois de janvier 2017, la mise en relation de ces données avec l'écologie spatiale alimentaire observée pendant la saison d'élevage des jeunes 2018 (mai-juin) mérite la plus grande prudence. D'autant plus que les résultats du régime alimentaire des cormorans huppés indiquent un rôle déterminant des lançons. L'analyse des pelotes alimentaires collectées régulièrement depuis juillet 2017 pour un total approchant les 300 pelotes serait une première réponse à nos incertitudes. De plus, il serait intéressant de poursuivre les efforts de suivis GPS des cormorans afin de déterminer si 1) des variations interannuelles existent dans les patrons de recherche alimentaire des individus lors de la période d'élevage des jeunes, et 2) si les cormorans utilisent des zones différentes autour des Îles Saint-Marcouf selon les saisons.

Notons que la faible fréquence et les faibles effectifs de cormoran huppés observés en pêche lors des traversées en zodiac entre la plage de Saint-Marcouf et les îles vont dans le sens des résultats obtenus (Purene obs. pers., Purene 2018). Pourtant, depuis pratiquement une dizaine d'année, l'effectif nicheur a nettement progressé aux îles, plus de 1000 individus sont observés sur les îles à certaines périodes, et la fréquence annuelle des sorties s'accroît nettement. Alternativement, il pourrait y avoir une ségrégation spatiale des zones alimentaires avec les grands cormorans, dont la colonie présente le même ordre d'effectif nicheur que les cormorans huppés. Par exemple, si sur la marge Est on peut retrouver autant de cormorans huppés que de grand cormoran sur les reposoirs de la pointe de Saire/île Tatihou au nord et sur la ZPS falaises du Bessin au sud, sur la marge ouest au plus près de la côte Est les bancs/îlots de crépidules de Morsalines/Crasville (anse du cul de Loup/ ouest Hougue) le reposoir n'est constitué que de grands cormorans. Ainsi, sans suivi précis, le grand cormoran est vu beaucoup plus fréquemment en pêche aux abords de la côte Est ; en janvier 2019 une pêcherie de plus de 300 grands cormorans a été observée près de la côte Saint-Marcouf pour seulement quelques cormorans huppés.

La création d'une zone de quiétude autour de l'île de Terre, où toutes activités de pêche (professionnelle et récréative) et la navigation sont interdites, ainsi que la création d'une zone tampon autour des Îles Saint-Marcouf limitant l'utilisation des engins de pêche

(Aumont *et al.* 2017), permettra d'améliorer la conservation des zones d'alimentation proche de la colonie. Cependant, ces zones règlementées ne concernent qu'une petite superficie des zones régulièrement utilisées par les cormorans pour s'alimenter. Il n'y a pas pour le moment de projet éolien ou d'extraction de granulats marin en Baie de Seine occidentale en conflit avec la population de cormoran huppé de Saint-Marcouf (IFREMER, <https://sextant.ifremer.fr/fr/web/granulats-marins>). Il convient là encore d'être prudent, car nos connaissances sur l'écologie spatiale des cormorans huppés de Saint-Marcouf se limitent à la période d'élevage de jeunes.

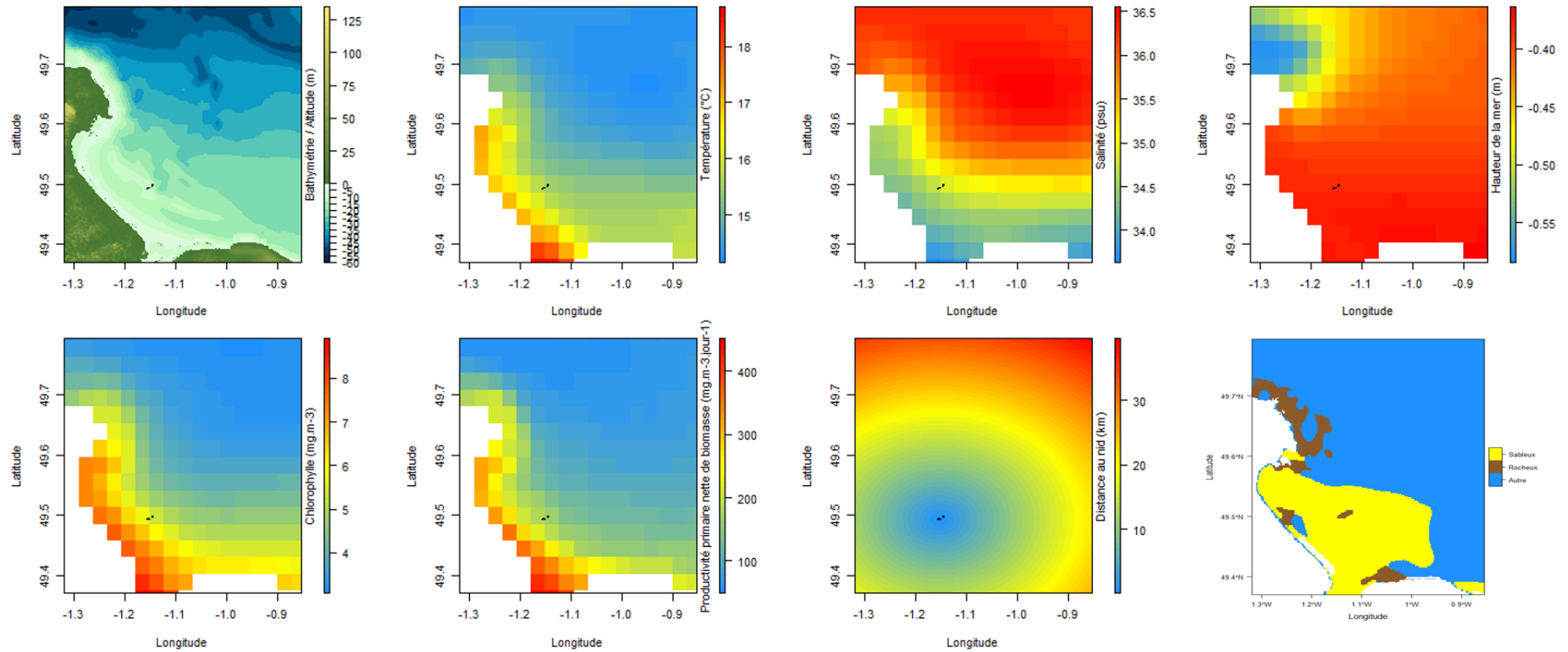
Les connaissances supplémentaires apportées par la poursuite du suivi GPS des cormorans huppés sur un plus long terme permettraient d'évaluer si des zones de conflits existent avec les activités humaines (pêche, et éventuellement extraction de granulats marins et zones éoliennes), et de les localiser le cas échéant. Ces informations sont indispensables pour mener à bien la conservation de la population de cormorans huppés de Saint-Marcouf.

7. RÉFÉRENCES

- Aumont L, De Roton G, Hamon N, Huber A, Poncet S, Toison V. 2017. Document d'objectifs Natura 2000, Baie de Seine occidentale (FR2502020, FR2510047), Tome 1 : Etat des lieux et analyse écologique. Agence des aires marines protégées, DREAL Normandie. 124p.
- Benhamou S. 1994. Spatial memory and searching efficiency. *Animal Behaviour*, 47:1423-1433.
- Benhamou S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLOS One*, 6:1-8.
- Benhamou S, Riotte-Lambert L. 2012. Beyond the utilization distribution: Identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecological Modelling*, 227:112-116.
- Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, Schmiegelow FKA. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157:281-300.
- Calenge C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197:516-519.
- Debout G, Purenne R. 2016. Observatoire des ZPS de Normandie. Les îles Saint-Marcouf (mars 2012 à août 2015). Actualisation des données ornithologiques. GONm. 77p.
- Gillies CS, Hebblewhite M, Nielsen SE, Krawchuk MA, Aldridge CL, Frair JL, Saher DJ, Stevens CE, Jerde CL. 2006. Applications of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75:887-898.
- Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ. 2004. Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series*, 268:265-279.
- Johnson DS, Hooten MB, Kuhn CE. 2013. Estimating animal resource selection from telemetry data using point process models. *Journal of Animal Ecology*, 82:1155-1164.
- Langston R. 2010. Offshore wind farms and birds Round 3 zones, extensions to Round 1 & Round 2 sites & Scottish Territorial Waters, Sandy, RSPB.
- Leicher M, Fortin M, Maes P, Pabion E. 2018. Étude du régime alimentaire du cormoran huppé dans la sous-région marine Manche-mer du Nord. Rapport de recherche Bretagne Vivante, SEPNEB, UBS. 96p.
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP. 2002. *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*. Second edition. Kluwer Academic Publishers.
- Monsarrat S, Benhamou S, Sarrazin F, Bessa-Gomes C, Bouten W, Duriez O. 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PLoS ONE*, 8:e53077.

- Morgan EA. 2017. *The foraging ecology of European shags (Phalacrocorax aristotelis): flexibility, consistency and constraint*. PhD Thesis, University of Leeds.
- Pettex E, Bonadonna F, Enstipp MR, Siorat F, Grémillet D. 2010. Northern gannets anticipate the spatio-temporal occurrence of their prey. *The Journal of Experimental Biology*, 213:2365-2371.
- Purenne R. 2018. Bilan de la saison de reproduction des oiseaux marins et rupestres de la Zone de Protection Spéciale « Falaise du Bessin occidental » et de la Réserve GONm de Saint-Pierre-du-Mont en 2018. GONm, DREAL Normandie. 16p.
- Purenne R, Debout G. 2018. Les îles saint-Marcouf (Réserve Bernard Braillon de l'île de Terre et île du Large). Zone de Protection Spéciale « Baie de Seine occidentale. Rapport d'activité GONm et bilan du suivi des oiseaux marins et côtiers. Septembre 2017 à août 2018. GONm. 41p.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Retière C. 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Produit numérique REBENT Ifremer-MNHN, 2003.
- Ryan WBF, Carbotte SM, Coplan JO, O'Hara S, Melkonian A, Arko R, Weissel RA, Ferrini V, Goodwillie A, Nitsche F, Bonczkowski J, Zemsky R. 2009. Global Multi-Resolution Topography synthesis, *Geochem. Geophysics Geosystems*, 10 :Q03014.
- Thaxter CB, Lascelles B, Sugar K, Cook ASCP, Roos S, Bolton M, Langston RHW, Burton NHK. 2012. Seabird foraging ranges as a preliminary tool for identifying candidate Marine Protected Areas. *Biological Conservation*, 156:53-61.

Annexe 1. Représentation spatiale des différentes variables océanographiques considérées.



NB: les valeurs journalières des variables dynamiques ont été moyennées sur la période d'étude pour l'exemple.