Université de Bretagne Occidentale

Institut Universitaire Européen de la Mer

THESE

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale

Océanologie biologique

Ecole Doctorale des Sciences de la Mer

Intégration du lien consommateur-ressource dans l'étude de l'influence des activités humaines sur l'hivernage des bernaches cravant dans un écosystème littoral fortement anthropisé

Présentée et soutenue publiquement par Diane Desmonts

Le 30 novembre 2007

JURY

M. Jacques CLAVIER, Professeur, Université de Bretagne Occidentale	Examinateur
M. Gilles GAUTHIER, Professeur, Université de Laval, Canada	Rapporteur
M. François SARRAZIN, Professeur, CNRS-MNHN-UPMC	Rapporteur
M. Dominique BERTEAUX, Professeur, Université du Québec à Rimouski, Canada	Examinateur
M. Vincent SCHRICKE, Ingénieur de Recherches, ONCFS	Examinateur
M Christian HILY, Chargé de Recherches, LEMAR, CNRS, Brest	Co-directeur
M. Hervé FRITZ, Chargé de Recherches, Université de Lyon I	Co-directeur

Remerciements

*Les premiers remerciements s'adressent au Directeur du laboratoire d'accueil. Il y a donc ici deux personnes à remercier : **Patrick Duncan**, qui m'a accueillie lors de mon arrivée au laboratoire, puis **Vincent Bretagnolle**, qui m'a permis de rédiger ma thèse dans des conditions optimales, seule dans un bureau les derniers mois. Merci pour cela Vincent, ainsi que pour tes bons conseils, et pour les discussions plus 'gastronomiques'.*

***Hervé Fritz**, « l'homme invisible » comme m'avait dit une certaine Sonia Saïd lors de mon arrivée au labo… Il est vrai que tu es toujours ultra débordé, mais tu as toujours su être là quand il le fallait, me laisser gérer comme je le voulais et surtout avoir la patience de me rassurer encore et encore ! Et nos séances de travail ont toujours été très productives ! Merci pour tout !*

***Christian Hily**, merci d'avoir en premier lieu soutenu le projet pour obtenir les financements, puis d'avoir accepté d'être le Directeur d'une thèse se déroulant loin, et dans un domaine un peu différent du tien !*

***Charly Bost**, merci d'avoir accepté d'être mon « correspondant labo » depuis la mutation d'Hervé, et pour ta gentillesse au quotidien, tant comme 'collègue' que comme voisin !*

*Un immense merci à **Roger Mahéo**, sans qui tout ce travail n'aurait jamais existé !*

*Merci à **Philippe Fera**, de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne pour m'avoir fait confiance et soutenue dans la recherche de financements. Pendant que nous sommes dans les 'finances', un énorme merci à **Simone Cousson**, pour m'avoir guidée dans ce labyrinthe de la gestion de budget ! Merci également à **Evelyse Rouby**, **Sylvie Houte**, **Martine Lacalle** et **Aimé Bayonga** pour toute l'aide qu'ils m'ont fournie.*

*Merci à la **Réserve de Séné** et à **Guillaume Gélinaud** pour la location du bateau et les comptages de bernaches.*

*Merci à **Patrick Dion** du CEVA de nous avoir fourni les cartographies des herbiers de zostères.*

*Maintenant que nous avons commencé les remerciements de 'terrain', un grand merci à tous ceux qui y ont participé de près ou de loin, et plus particulièrement merci à **Léo**, **Pierre-Yves**, **Pierre**, **Seb, Noël. Maël**, le roi du dépannage ! **Yo Charbo**, j'espère que si tu le désires toujours tu pourras la faire ta thèse ; et merci pour ton efficacité ! Merci également à l'équipe canard des débuts : **Sandra**, **Daphné**, etc…(Maud et Coraline attendez encore un peu !) Merci à **Nadine** d'avoir trié autant de ces fichus prélèvements ! Si tu ne m'avais pas donné un tel coup de main, j'y serai très probablement encore ! Merci également à **Valy**, amie de longue date n'ayant rien à voir avec ces « algues », qui a trié juste pour aider ! Et aussi à **Emmanuelle** ! Oui Léo et Charbo, vous aussi vous avez trié, alors 2è merci !! Merci à **Christian**, **Christophe** et **Patrice** d'avoir fabriqué le plus top des carottiers, avec grille coulissante ! **Matthieu**, aussi nommé Amiral Palourde, tu le connais ce carottier, tu as prélevé et piloté le navire pendant 3 ans ! Toujours présent, toujours professionnel, toujours de bonne humeur. Un très grand merci ! Et merci aussi d'être devenus, **Gabrielle** et toi, des amis que je verrais bien plus souvent ! En parlant des personnes toujours présentes, **Coraline**, tu l'as été depuis le début et dans bien des domaines : le terrain, le SIG, mais surtout l'amitié ! Et comme vous êtes inséparables, j'en profite pour remercier **Hervé** maintenant ! Deux autres inséparables : **Maud** et **Laurent**, à des milliers de kilomètres vous êtes toujours là pour me soutenir ! Merci*

*beaucoup, et pour tout plein d'autres choses aussi, dont la technique de la barre de céréales ! Qui d'autre a participé au terrain… ? **Marion**nette bien sûr ! Depuis le DEA tu es là ! Même encore aujourd'hui c'est toi qui as relu à peu près chaque ligne de ma thèse, m'a conseillée, soutenue ! Tu m'as aussi fait découvrir l'Afrique ! Merci pour tout, merci surtout pour ton amitié ! Un grand merci à **Simon** aussi, tout particulièrement pour sa finesse et sa sensibilité ! Revenons un peu dans le Morbihan : merci à **Isa**, **Gurvan** et les enfants pour leurs fromages, leur accueil et leur amitié !*

*Retour à Chizé : **Alex** et **Carole**, **Lolo** et **Véro**, **David** et **Hélène**, **Maryline**, **Fred**, vous êtes tous un peu loin maintenant mais j'espère bien vous revoir bientôt ! **Camille**, encore combien d'années avant de se croiser de nouveau quelques heures ? **Lôran**, **Julie** et **Antoine**, vous être toujours en Italie ? **Pierrot** et **Aurélie** vous êtes encore là pour le moment…mais j'espère que vous pourrez faire votre petit tour outre-Atlantique ! **Marie** et **Rodolphe** vous serez bientôt outre-Manche ! **Francou**, t'en es où ? Non, je t'interdis de répondre tu sais quoi ! Et il y a également ceux qui sont là pour un loooong moment et qui font le quotidien du labo : **Céline**, les **Oliviers**, **Karine**, **Nounours**, **Henri**, **Christophe** (si je t'assure que je mange des légumes le soir !), **Micheline** et tous les autres ! Les 'petits nouveaux' qui m'ont été d'une grande aide ces derniers temps ; un immense merci à vous deux **Virginie** et **Philippe** ! Et pas uniquement pour le boulot ! Et puis **Marie** et **Cyril**, mon frangin. Marie, tu trouves toujours les mots justes, merci ! Cyril, quand j'aurai fini on se mangera une bonne tarte Nutella et chocolat ! **Will**, **Perrine** et **Milán**, j'espère pouvoir vous rendre visite au Zim…et que nous pourrons boire de l'Amarula et du ginto sous les acacias ensemble avec **Marion** et **Simon**, **Maud** et **Laurent**, et bien sûr **RV**, grâce à qui nous nous connaissons tous aujourd'hui !*

Il y a également tous les étudiants du labo à remercier…

J'espère n'oublier personne …

*Je dédie cette thèse à ma « **Vieille mère** », qui a fait preuve d'un courage innommable depuis toutes ces années ! Merci à toi ! Et pour tout le reste aussi !*

***Marine**, **Constant**, **Cyprien**, **Margaux** et **Pénélope**, vous m'avez fait découvrir en peu de temps une vie très différente de celle que je connaissais ! Elle n'est pas de tout repos mais me plaît vraiment !*

***Xavier**, merci pour tes conseils avisés, dont j'ai tenu compte malgré ce que tu crois ! Kzxfogrnlphby.*

Préambule

Hormis les questions propres à la thèse, le travail a également présenté un aspect très appliqué : la possibilité d'utiliser la bernache cravant comme indicateur de l'état des herbiers de zostère naine *Zostera noltii*. En effet, pour financer cette thèse nous avons monté un projet d'étude pouvant intéresser des organismes décideurs et gestionnaires : le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, l'Agence de l'eau Loire-Bretagne et le Conseil Général du Morbihan. La zostère naine étant considérée comme élément de qualité biologique des eaux côtières et eaux de transition dans le cadre de la Directive Eau (n° 2000/60 CE), il était nécessaire d'obtenir un indicateur simple et peu onéreux pour le suivi à long terme de ces herbiers. Nous avons proposé d'utiliser l'abondance et la distribution des bernaches.

Merci à ceux qui ont eu confiance en ce projet et ont accepté de le financer.

INTRODUCTION **11**

I Contexte **13**

II Concepts **19**

III Problématique **27**

PROTOCOLE DE TERRAIN ET BILAN DES DONNEES RECOLTEES **29**

I Suivi des herbiers de zostères **31**

II Suivi des bernaches et des activités humaines **33**

Bilan des données récoltées **35**

CHAPITRE 1: ANALYSE HISTORIQUE DE LA RELATION BERNACHES-ZOSTERES ET DE L'INFLUENCE POTENTIELLE DES ACTIVITES HUMAINES A L'ECHELLE DU GOLFE **37**

Abstract **42**

Introduction **43**

Methods **45**
Study area and data collection 45
Data processing 46
Statistical analyses 47

Results **49**
Relationships between Brent geese and *Zostera* spp areas and changes between the two periods 49
Links between changes in Brent geese numbers, *Zostera spp* beds and human activities 52

Discussion **53**
Relationship between Brent geese and *Zostera* spp 53
Changes between the two periods and links with human activities 55
Conclusions and conservation implications 56

CHAPITRE 2: ROLE DES BERNACHES DANS LA DEPLETION DE *Z. NOLTII* AU COURS DE L'HIVER ET DISTRIBUTION INTER-HERBIERS DES BERNACHES **59**

Abstract **64**

Introduction **65**

Methods **67**
Data collection 67

Zn data ... 68
Zn feeding birds data ... 68
Analyses ... 69
Amount of Zn consumption ... 69
Relationship between Zn abundance and Brent geese grazing pressure (GP) ... 71

Results ... **72**
Amount of Zn consumption ... 72
Relationship between Zn abundance and Brent geese grazing pressure (GP) ... 74

Discussion ... **75**
Amount of Zn consumption ... 75
Relationship between Zn abundance and Brent geese grazing pressure (GP) ... 77

ACKNOWLEDGEMENTS ... **79**

CHAPITRE 3: DISTRIBUTION INTRA-HERBIERS DES BERNACHES AU COURS DU CYCLE TIDAL : IMPORTANCE DE LA LAME D'EAU ... **81**

Introduction ... **86**

Methods ... **88**
Study area and data collection ... 88
Data processing ... 90
Statistical analyses ... 90

Results ... **92**
Relationship between tide edge and Brent geese ... 92
Linked with food acquisition? ... 93
Linked with an anti-predator behaviour? ... 94
Factors influencing distance to tide edge ... 96

Discussion ... **97**

CHAPITRE 4: REPONSE COMPORTEMENTALE DES BERNACHES AUX ACTIVITES HUMAINES: ESTIMATION DU COUT ENERGETIQUE POTENTIEL ... **101**

Introduction ... **106**

Materials and methods ... **108**
Study area and data collection ... 108
Behavioural responses ... 110
Grouping human activities ... 110
Estimation of potential energy cost (PEC) ... 111
Frequency of human activities ... 113

Results ... **113**
Grouping human activities ... 113
PEC estimation ... 115

Frequency of human activities 123

Discussion 123
Grouping HA 123
PEC estimation 124
Management implications 128

DISCUSSION 129

A large échelle temporelle et spatiale… 131

Resserrons un peu les 'mailles'… 137

Resserrons encore un peu les 'mailles'… 143

Changeons de 'cible'… 145

A quoi ces résultats peuvent-ils servir… ? 147

Conclusions et perspectives 148

ANNEXE: LES BERNACHES COMME INDICATEUR SIMPLE DE L'EVOLUTION DES HERBIERS DE *Z. NOLTII* 151

Mise en relation des trois volets : zostères, bernaches et activités humaines 153
Surface des herbiers 153
Biomasses de zostères 157
Aspects dynamiques et relations avec les activités humaines 160

Application et limites de l'indicateur 161
Evolution de la surface d'un herbier 162
Evolution de la biomasse de feuilles vertes en septembre 164
Evolution de la biomasse de rhizomes en septembre 166

Conclusion 166

Bibliographie 169

INTRODUCTION

I Contexte

« By these and other standards, it is clear that we live on a human-dominated planet » (Vitousek et al. 1997). Dans cet article 'Human domination of Earth's Ecosystems', publié dans *Science* il y a déjà 10 ans, les auteurs s'appuient sur une soixantaine de références pour montrer que les humains ont une influence sur la totalité des écosystèmes de la planète. Cette influence peut être directe. Ainsi, les terres cultivées ont augmenté de 466% entre 1700 et 1980 (Meyer & Turner 1992). Les écosystèmes forestiers sont pour la plupart gérés ou modifiés par les humains, que cela soit pour le prélèvement ou la production de bois, la chasse, la conservation de zones dites 'naturelles' (Noble & Dirzo 1997). Même si elle est beaucoup plus difficile à quantifier, l'influence directe de l'humanité sur les océans est maintenant admise, ne serait-ce que dans le domaine des pêcheries : les prélèvements non raisonnés ont conduit et conduiront encore à l'extinction de plusieurs espèces de poissons (Botsford, Castilla, & Peterson 1997;Malakoff 1997). L'extension des zones urbaines est également une modification directe par les humains (Cohen 2003). Toutes ces influences directes ont des conséquences qui peuvent être qualifiées d'influences indirectes. L'exemple le plus connu est l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 (Idso 1999;Niklaus et al. 2001;Reich et al. 2001;Curtis et al. 1990), à la fois par un accroissement de son émission due aux combustibles fossiles et par une diminution de son assimilation due à la réduction des surfaces forestières. Un autre phénomène bien connu est l'augmentation de la fréquence et la durée des blooms de phytoplancton et d'algues vertes, dus entre autres aux rejets de nitrates (Paerl & Whitall 1999;Platt, Fuentes-Yaco, & Frank 2003). L'intensification de l'agriculture conduit à un appauvrissement de la faune endogée, un durcissement des sols et une accélération de l'érosion. L'introduction, volontaire ou non, d'espèces animales et végétales peut entraîner de graves conséquences pour les espèces autochtones (Mooney & Cleland 2001).

Nous pouvons citer comme exemple très connu celui du lapin européen, introduit en Australie en 1859 (Williams & Moore 1989;Pech & Hood 1998). La grenouille taureau, originaire de la côte est d'Amérique du Nord, a quant à elle été introduite en Californie entre 1914 et 1920 (Moyle 1973) et en France en 1968 (Detaint & Coïc 2006). Enfin, citons un exemple 'végétal' : celui de la jussie, originaire d'Amérique et introduite dans le sud de la France au début du XIXème siècle (Dandelot et al. 2005).

Ainsi l'être humain, par son action dominante sur la planète, favorise certaines espèces végétales et animales et en défavorise d'autres. Il en résulte dans la plupart des cas une homogénéisation des milieux et des espèces qui les peuplent, et par conséquent une diminution de la biodiversité (Chapin, III et al. 1997;Loreau et al. 2001;Tilman & Lehman 2001;Loreau et al. 2001). Jenkins (Jenkins 2003) envisage d'ici 2050 une forte chute de la biodiversité s'il n'y a pas de transformation radicale du comportement humain. L'être humain finirait d'ailleurs par être victime de ses actions (Balmford & Bond 2005). Cependant, il faut relativiser ce tableau 'dramatique' en mentionnant deux types d'écosystèmes dans lesquels l'action de l'être humain par le feu, par le pâturage, maintient une mosaïque et donc de la biodiversité : il s'agit des écosystèmes de savane et des écosystèmes méditerranéens (Bond 2005).

Afin d'avoir une vision synthétique de l'action de l'être humain, la figure 1 résume ses influences directes et indirectes sur la planète.

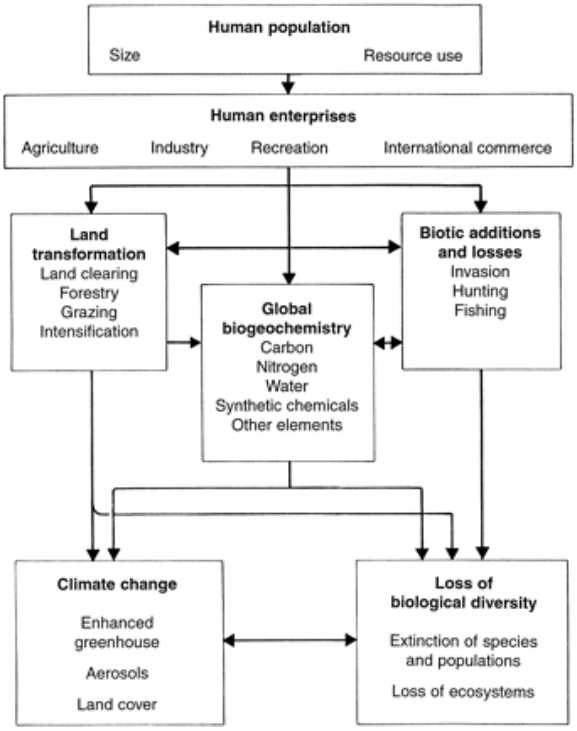


Figure 1 : Schéma conceptuel tiré de (Vitousek, Mooney, Lubchenco, & Melillo1997) illustrant les influences directes et indirectes de l'humanité sur les différents systèmes de la planète.

L'homme est donc absolument partout, soit par sa présence physique soit par des influences indirectes, et pourtant il n'est pas souvent pris en compte dans les recherches en écologie (Western 2001), hormis dans le domaine de la conservation, et encore ! Il n'y a pas si longtemps, était soulignée la nécessité d'inclure une dimension humaine dans la formation à la biologie de la conservation, aussi bien dans les pays dits 'développés' que dans les pays dits 'en voie de développement' (Jacobson & Duff 1998). Castilla (1999) a montré qu'il était essentiel d'étudier aussi le comportement des pêcheurs et pas uniquement les dynamiques de populations d'algues, crustacés et poissons pour comprendre et tenter de limiter la surexploitation des ressources marines côtières. Quelques années plus tard, Alberti et al. (2003) insistent sur l'importance d'intégrer l'être humain dans tous les aspects de la pensée écologique car « en ajoutant de puissantes forces de sélection à toutes les échelles spatiales et à beaucoup

d'échelles temporelles, les humains changent fondamentalement l'expression des règles qui gouvernent la vie sur Terre ».

Les écosystèmes marins côtiers sont particulièrement touchés par ces modifications d'origine humaine. En effet, plus de 60% de la population se concentre à moins de 100km des côtes, plus de 50% des mangroves ont été transformées ou détruites par les activités humaines (Vitousek et al. 1997), les récifs coralliens présentent une altération de leurs régimes de perturbation provoquée par les humains (Nystrom, Folke, & Moberg 2000). De nombreuses activités, qu'elles soient professionnelles ou de loisir, se pratiquent sur l'estran (i.e. zone de balancement des marées). En France l'activité professionnelle la plus développée est la conchyliculture : 53,000 concessions sur le domaine publique maritime occupent une surface de presque 20,000ha, dont plus de 18,000ha de parcs et plus de 1,500km de lignes de bouchots (Comité national de la conchyliculture 2006). Outre une présence humaine, plus intense à certaines périodes de l'année, ce type d'activité entraîne des modifications des caractéristiques physiques de l'estran, (courants, sédimentation) dues à l'implantation de piquets, tables à huîtres, etc.… De telles modifications physiques peuvent aussi avoir pour origine des constructions permanentes comme par exemple des barrages, des ports, des digues (Schekkerman, Meininger, & Meire 1994). Les eaux littorales sont également en première ligne pour subir des modifications de salinité, température, teneur en composés divers comme les nitrates, car ce sont elles qui reçoivent les rejets des bassins versants (soit directement soit par l'intermédiaire des fleuves). Enfin, l'élévation du niveau de la mer pourra avoir d'ici 2080 des conséquences assez dramatiques, aussi bien pour les humains vivant dans certaines zones côtières que pour les zones humides (Nicholls, Hoozemans, & Marchand 1999). En effet, il semblerait que le nombre d'humains touchés par des inondations deviendrait plus de cinq fois plus que ce qu'il est maintenant, avec une augmentation de fréquence telle qu'il ne

s'agirait plus 'uniquement' de catastrophes naturelles mais d'un gros problème à gérer. Les zones humides, quant à elles, pourraient diminuer de 22% uniquement à cause de l'augmentation du niveau de la mer, et jusqu'à 70% si on combine cette augmentation aux autres pertes dues directement aux activités humaines.

Les activités de loisirs dans les zones littorales ne cessent de croître en nombre et en diversité. La navigation de plaisance a atteint un développement tel que dans un grand nombre de ports en France il n'est pas possible d'obtenir une place avant plusieurs années. Le kayak de mer, la planche à voile, le jet ski se pratiquent tout au long de l'année. De nos jours, même en plein hiver, aux premiers rayons de soleil des promeneurs grouillent le long des côtes et dans la partie haute de l'estran ! Le summum reste quand même un jour de grande marée : l'estran jusqu'à l'étage infralittoral est couvert de pêcheurs à pied amateurs qui ramassent à peu près tout ce qu'ils peuvent !

Dans la mesure où il s'agit déjà d'un milieu à fortes contraintes pour les organismes qui le peuplent (successions de périodes exondées et inondées), qu'ils soient végétaux ou animaux, toute modification, qu'elle soit physique, chimique ou tout simplement en densité d'êtres humains, peut avoir un impact non négligeable. Selon les organismes l'impact peut être favorable, au moins à court terme, ou défavorable.

Nous nous sommes intéressés à l'hivernage de la bernache cravant à ventre sombre *Branta bernicla bernicla* (par la suite dénommée 'bernache') dans le golfe du Morbihan, en Bretagne Sud. Plus précisément, nous désirions étudier l'influence potentielle des activités humaines sur la distribution et le comportement des bernaches. L'espèce et le site sont tous deux au cœur des problématiques abordées ci-dessus. En effet, la bernache est une petite oie littorale, se reproduisant sur la péninsule du Taïmyr en Sibérie et parcourant environ 5,000 km pour hiverner sur les côtes de l'ouest de l'Europe, tout particulièrement la côte atlantique française, qui accueille de nos jours plus du

tiers de la population mondiale (qui est actuellement de moins de 200,000 individus, après avoir dépassé plus de 300,000 individus en 1992, et dont le minimum a été de 16,000 au début des années 50). Il s'agit d'une espèce à forte valeur patrimoniale, protégée sur toute son aire de répartition (en France depuis 1962) hormis en Russie, listée en annexe II (2) de la Directive Oiseaux (directive 79/409/CEE) et en catégorie B2b de l'Accord sur les oiseaux migrateurs d'Afrique-Eurasie (AEWA) car dépendante à un type d'habitat gravement menacé. Ce type d'habitat, i.e. les zones humides au sens large, est fortement impacté par les activités humaines (Williams 1990) comme nous l'avons écrit plus haut. Ces zones sont particulièrement problématiques et font l'objet d'enjeux à débats. En effet, hormis l'importance qu'elles présentent en termes de conservation de la biodiversité (plus de 50% des espèces d'oiseaux dépendent des zones humides et 30% des espèces végétales remarquables et menacées en France y sont inféodées), elles présentent de multiples fonctions : production agricole, piscicole et conchylicole, prévention des risques naturels (réduction des risques d'inondation, stabilisation des sols), espaces touristiques et de loisirs (Fritz 2004). Le golfe du Morbihan est une de ces principales zones de la façade atlantique française : il est concerné par la Directive Habitats (directive 92/43/CEE), est désigné à la Convention de Ramsar depuis 1991 et contient une Zone de Protection Spéciale (1991 et extension en 1995) soumise pour le réseau Natura 2000. Ce site possède de grands herbiers de zostères, la zostère naine *Zostera noltii* et la zostère marine *Z. marina*. Ces phanérogames marines constituent la principale ressource alimentaire des bernaches sur les côtes françaises, d'où l'intérêt supplémentaire de l'association golfe du Morbihan-bernaches

II Concepts

L'influence des activités humaines sur la distribution et le comportement d'une espèce animale ne peut être correctement étudiée, comme l'ont précisé Gill et al. (2001a,b), que si l'on tient compte des facteurs majeurs régissant distribution et comportement. Dans le cas de la bernache en hivernage, il semblait donc assez évident de s'intéresser aux ressources alimentaires.

Ainsi, les concepts sur lesquels nous nous sommes appuyés concernent les relations entre prédateurs et proies au sens large. En effet, pendant la période d'hivernage, la priorité pour chaque individu est de survivre et reconstituer ses réserves pour la migration de printemps. En conséquence, acquérir des ressources alimentaires est primordial, de même que minimiser les risques de prédation. Dans nos travaux il ne s'agit pas de réels risques de prédation, mais d'événements pouvant être perçus comme tels, i.e. des activités humaines. Notre modèle d'étude est donc à la fois 'prédateur' (i.e. consommateur) de *Z. noltii* et 'proie' des activités humaines.

Nous n'avons pas travaillé au niveau de l'individu, donc ne parlerons pas de compromis concernant nos résultats. Cependant, considérant que ce que l'on observe en termes d'abondance et de distribution cumule (ne parlons pas non plus de somme exacte…) l'ensemble des décisions prises au niveau individuel, il semble impératif d'aborder certaines notions théoriques à ce niveau pour pouvoir émettre des hypothèses au niveau de la population. Goss-Custard et al. ont d'ailleurs développé des modèles permettant d'estimer des paramètres au niveau de la population à partir de variations individuelles du comportement alimentaire. Le modèle initial s'appuie sur la théorie des jeux pour prédire la distribution de l'huîtrier pie *Haematopus ostralegus* en fonction de la distribution de la ressource alimentaire (Goss-Custard et al. 1995a). Les paramètres individuels sont l'efficacité alimentaire et la susceptibilité à l'interférence, i.e. l'efficacité compétitrice. Grâce à ce modèle, la capacité d'accueil d'un site et la

survie hivernale peuvent être estimées (Goss-Custard et al. 1995b). La même année, à partir de ce modèle, Goss-Custard et al. ont développé un modèle pour prédire les conséquences au niveau de la population d'une perte de zone(s) d'hivernage (Goss-Custard et al. 1995c;Goss-Custard et al. 1995d). Ainsi, ce type de modèle 'individu-centré' est très intéressant en termes de conservation/gestion, car il permet d'envisager les conséquences, au niveau de la population, d'une perte d'habitat, qu'elle soit physique ou 'stérilisée' à cause de dérangements trop fréquents, et les conséquences de tel ou tel mode de gestion (Pettifor et al. 2000;West & Caldow 2006;West et al. 2005;West et al. 2002).

Au niveau de l'individu, l'interprétation des comportements dans un cadre évolutionniste (Danchin, Giraldeau, & Cézilly 2005) caractérise une discipline assez 'jeune' mais de plus en plus 'populaire' : l'écologie comportementale. Un concept central de l'écologie comportementale est le concept d'optimisation (MacArthur & Pianka 1966;Emlen 1968;Emlen 1966). Il est utilisé pour analyser et expliquer des comportements, et leur évolution par le processus de la sélection naturelle. D'après ce principe, les stratégies comportementales adoptées par les individus tendent à maximiser leur valeur sélective (Cézilly & Benhamou 1996). En d'autres termes, les individus se trouvent sans cesse confrontés à des choix, et les décisions prises tendent à maximiser le rapport entre bénéfices et coûts, un ensemble de décisions constituant une stratégie comportementale.

Appliqué à l'acquisition des ressources alimentaires, qui apportent l'énergie nécessaire aux grandes fonctions (survie, croissance, reproduction), le concept d'optimisation prend le nom de théorie de l'approvisionnement optimal, 'Optimal foraging theory' (Stephens & Krebs 1986;Pierce & Ollason 1987;Ydenberg & Hurd 1998). Dans ce cas, c'est le taux net d'acquisition d'énergie qui tend à être maximisé, et deux grands domaines sont distingués : la composition du régime alimentaire et la répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche (Krebs & McCleery 1984). Dans ce deuxième domaine, les individus

se trouvent face à des décisions à prendre à différentes échelles spatiales (m^2, habitat, site) et temporelles (instant, jour, mois, saison) imbriquées. L'intérêt d'exploiter un patch (agrégat de ressources) ou un site diminue à mesure que le temps d'exploitation augmente car le plus fréquemment, le renouvellement des ressources est plus lent que leur diminution par la consommation. Ainsi, la maximisation du taux d'acquisition d'énergie se fera par le choix des patchs ou des sites puis en modulant le temps de leur exploitation. Le temps d'exploitation d'un patch est optimal si l'individu le quitte au moment où son taux d'acquisition d'énergie instantané est au minimum égal au taux d'acquisition d'énergie moyen sur l'ensemble des autres patchs. C'est le théorème de la valeur marginale (Charnov 1976).

Pour maximiser son taux net d'acquisition d'énergie, l'individu doit donc maximiser les bénéfices, i.e. l'acquisition d'énergie, par l'ingestion de nourriture, et minimiser les coûts, par exemple tenter ne pas se faire attraper par un prédateur. De nombreuses études, expérimentales et descriptives, ont montré que bien souvent les individus changeaient de comportement alimentaire et/ou faisaient des compromis entre ces deux aspects (Stein & Magnuson 1976;Guillemain, Duncan, & Fritz 2001;Milinski & Heller 1978). Ainsi par exemple, Lima et al. (1985) ont montré que des écureuils gris consommaient d'autant plus leur nourriture sur place que les items étaient plus petits (= temps de manipulation plus court) et situés plus loin d'un abri (= temps de trajet plus long). Une étude expérimentale récente sur des lapins (Bakker et al. 2005) a montré que le risque de prédation perçu par les lapins (odeur de fèces de vison) entraînait un report d'une partie du temps d'alimentation nocturne sur la journée. En revanche, aucun évitement spatial des zones supposées risquées n'a été constaté. Chez les oiseaux, une étude en Finlande (Suhonen 1993) a montré que les mésanges boréale et huppée privilégiaient des zones moins risquées en termes de prédation les années de mauvaise reproduction pour les campagnols, i.e. quand la chevêchette d'Europe commençait à les chasser. Chez le mulet à

cornes *Semotilus atromaculatus*, Gilliam et Fraser (1987) ont testé expérimentalement un modèle permettant de prédire des changements de site d'alimentation en tenant compte à la fois des ressources alimentaires et du risque de prédation.

Chaque individu, pour choisir un endroit où s'alimenter, fera par conséquent un compromis entre l'énergie qu'il pourra acquérir et le risque qu'il prendra dans cet endroit, mais en fonction de son état et ses besoins (Duriez et al. 2005;Lind 2004). Ainsi par exemple un individu en mauvaise condition et nécessitant de l'améliorer prendra probablement plus de risques d'être capturé par un prédateur pour s'alimenter sur un patch riche en ressources qu'un individu ayant juste de besoin de maintenir sa condition telle quelle (McNamara & Houston 1986).

Comment relier les décisions individuelles à l'abondance et la distribution observées à l'échelle de la population ? Si l'on se positionne dans le cadre des relations entre prédateurs et proies (nous assimilons ici un herbivore à un prédateur et ses ressources aux proies), la réponse numérique des prédateurs aux proies représente la variation du nombre de prédateurs en réponse à la variation de la densité de proies. A une échelle de temps court, on parle souvent de réponse agrégative (Hassel & May 1974). Il est ainsi possible de relier la distribution des prédateurs à celle des proies, des patchs présentant une plus grande abondance de proies devant en principe accueillir plus de prédateurs. Si l'on intègre à cela la notion d'approvisionnement optimal on aboutit, dans le cas d'individus égaux entre eux, à la notion de distribution libre idéale (Fretwell & Lucas 1970). Le terme 'idéale' suppose que les individus utilisent le patch qui leur est le plus profitable. Le terme 'libre' indique que les individus sont capables de se déplacer où ils veulent (Sutherland 1996). Ainsi, à l'équilibre tous les individus ont le même taux d'acquisition d'énergie (Cézilly & Benhamou 1996). La

prédiction d'un tel modèle est donc que le nombre d'individus exploitant un patch s'ajuste en proportion directe de sa profitabilité relative, cette dernière intégrant la déplétion des ressources et les relations d'interférence entre individus, qui diminuent à court terme le taux d'ingestion (Sutherland 1983;Sutherland 1996). Ce modèle a fait l'objet d'un très grand nombre d'études, de tests et de remises en cause. Ainsi, Lampert et al. (2003) ont montré que la distribution verticale du zooplancton en l'absence de prédateurs répondait à une distribution libre idéale 'avec coûts environnementaux', ici la température, comme l'avaient montré Tyler et Gilliam (1995) pour des poissons d'eau douce devant s'alimenter dans les courants. Guillemette et Himmelman (1996) ont trouvé que l'utilisation des patchs de moules par les eiders était corrélée dans le temps avec la disponibilité des ressources et suivait une distribution libre idéale. En revanche, Harper (1982) a trouvé que même si la distribution de canards colverts entre deux patchs de ressources s'approchait d'une distribution libre idéale, la supposition du modèle selon laquelle tous les individus présentaient le même taux net d'acquisition d'énergie n'était pas respectée. La distribution des individus était influencée par l'existence de 'despotes' monopolisant une grande partie de la ressource dans chaque patch. Cette différence de capacités compétitrices a été un thème largement abordé (Houston & McNamara 1988;Milinski 1984;Parker & Sutherland 1986;Van Der Meer 1997). Un modèle ayant fait l'objet de tant de tests et études a assez logiquement fait l'objet d'articles remettant en cause les modalités de son application dans un certain nombre de cas (Gray & Kennedy 1994;Kennedy & Gray 1993;Milinski 1994;Tregenza 1994). Enfin, un article assez récent de Jackson et al. (2004) propose un modèle incluant des mouvements aléatoires pour expliquer les trois grands types d'écart aux prédictions de la distribution libre idéale (1.malgré d'évidentes différences de capacités compétitrices les distributions se rapprochent d'un nombre égal d'individus dans chaque patch ; 2.les patchs pauvres en ressources

sont surexploités par rapport aux prédictions ; 3.la persistance d'un mouvement des individus entre patchs après que l'équilibre ait été atteint).

En abordant les thèmes de réponse agrégative et distribution libre idéale, nous considérions des individus qui ne cherchaient pas particulièrement à s'alimenter avec d'autres individus de la même espèce. C'est pourtant le cas chez certaines espèces, que l'on qualifie alors de 'grégaires'. Le fait de s'alimenter en groupe présente à la fois des effets bénéfiques et des effets néfastes. Les effets néfastes se rapportent à un domaine que nous avons déjà abordé plus haut : la compétition intraspécifique. La plupart du temps, deux catégories de compétition sont distinguées : par exploitation et par interférence (Begon, Harper, & Townsend 2003). Dans la compétition par exploitation, c'est la déplétion des ressources par les uns qui les rend moins disponibles pour les autres. Dans la compétition par interférence, ce sont les interactions entre individus qui réduisent leurs taux d'ingestion. Les effets bénéfiques du 'grégarisme alimentaire' sont de deux types : la réduction des menaces de prédation et/ou l'existence d'avantages liés à l'exploitation des ressources. Pour une espèce proie, le fait de s'alimenter en présence de congénères peut diminuer le temps de vigilance par individu (Beauchamp 2001;Blumstein, Daniel, & Evans 2001;Roberts 1996). Cela peut également entraîner une réduction de la probabilité d'être victime d'une attaque par un prédateur ; on parle alors d'effet de dilution (Hamilton 1971). Pour une espèce prédatrice (au sens large, i.e. les herbivores sont inclus), l'efficacité d'exploitation des ressources peut être accrue grâce au partage d'information. Chez les carnivores, un certain nombre d'espèces chassent en groupe (e.g. lycaon, lion, hyène, loup), ce qui leur permet de maximiser les chances de capturer leur proie.

Il est assez clairement établi que les activités humaines peuvent avoir un effet perturbateur pour les animaux. D'ailleurs un nombre toujours croissant

d'études s'intéresse à cet impact non létal des activités humaines, souvent qualifié de 'dérangement'. En 1977, Owens (1977) s'intéressait déjà à la réaction (distance d'envol, comportement alimentaire) que pouvaient avoir les bernaches face à un potentiel dérangement par les activités humaines. Cette question se posait car un important site d'alimentation devait servir à la construction du troisième aéroport de Londres. Owens a constaté que la distance d'envol augmentait avec la taille du groupe et avec la fréquence des dérangements. Il a également observé une forme d'habituation dans la mesure où la distance d'envol provoqué par des promeneurs diminuait avec l'avancement dans l'hiver. La plupart des études se sont intéressées au dérangement chez les oiseaux (Bélanger & Bédard 1990;Blumstein et al. 2005;Carney & Sydeman 1999;Evans & Day 2001;Evans & Day 2002;Fernandez-Juricic, Vaca, & Schroeder 2004;Fernandez-Juricic et al. 2005;Fox, Bell D.V., & Mudge 1993;Fox & Madsen 1997;Gill, Norris, & Sutherland 2001a;Lafferty 2001;Madsen & Fox 1995;Madsen 1995;Madsen 1998b;Madsen 1998a). Des études ont également été réalisées chez les mammifères, mais en moins grand nombre (Frame, Cluff, & Hik 2007;George & Crooks 2006;Gibeau et al. 2002;Pauli & Buskirk 2000).

Cependant comme l'ont soulevé Frid et Dill (2002), il n'existait pas réellement, jusqu'à assez récemment, de cadre théorique auquel se rattacher pour formuler des prédictions et comprendre la raison de certaines réponses. Plusieurs auteurs ont mis en évidence que les individus, face à une gamme de dérangements potentiels, devraient très probablement suivre les mêmes règles que face à des prédateurs (Gill, Norris, & Sutherland 2001b;Gill, Sutherland, & Watkinson 1996;Madsen 1995;Rees, Bruce, & White 2005). Il s'agit de l'hypothèse de 'risque-dérangement', dont la prédiction est que 'les réponses des animaux aux dérangements suivent les changements à court terme des facteurs caractérisant les stimuli de dérangement, ces réponses étant plus fortes quand le risque perçu est plus grand' (Frid & Dill 2002). Frid et Dill proposent d'aller plus loin et d'expliquer pourquoi, à partir d'une approche évolutionniste, les stimuli

de dérangement peuvent être assimilés aux risques de prédation. Ils fournissent ainsi un cadre théorique permettant d'améliorer la compréhension des mécanismes et par conséquent d'augmenter la valeur de certaines études en terme de conservation. Peu de temps après, Beale et Monaghan (2004b) proposent un modèle comportemental reposant sur la perception du risque de prédation pour expliquer les conséquences, sur des oiseaux nichant sur des falaises, des dérangements par les touristes.

Cependant les mêmes auteurs, dans un autre article (2004a), précisent que l'intensité de la réponse d'un individu n'est pas nécessairement liée à sa susceptibilité aux dérangements : ainsi par exemple, il est tout à fait possible que les individus présentant un changement de comportement face à une activité humaine soient ceux qui peuvent se le permettre, i.e. ceux en meilleure condition et donc pas ceux pour lesquels ce dérangement serait le plus coûteux. Au niveau individuel, on ne peut donc pas mesurer l'effet des activités humaines sans tenir compte de la condition de l'individu. Il est par conséquent évident qu'étudier les réponses comportementales à l'échelle de la population et la distribution en relation avec les activités humaines ne donne pas d'indications concernant les compromis que feraient les individus. En revanche, dans la mesure où ce que l'on observe à l'échelle de la population intègre l'ensemble des décisions individuelles, mettre en relation la distribution de l'espèce d'intérêt et les activités humaines peut malgré tout nous informer sur l'influence des activités humaines sur cette espèce. De nombreuses d'études ont d'ailleurs été conduites de la sorte. Pourtant, assez peu ont pris en compte les facteurs majeurs régissant la distribution de l'espèce. Ainsi par exemple, Gill et al. ont montré que la présence et le nombre d'habitats alternatifs pour l'espèce considérée avaient un rôle non négligeable (Gill, Norris, & Sutherland 2001b), et surtout qu'il était impératif de prendre en considération les ressources alimentaires pour estimer le potentiel effet des activité humaines sur les barges à queue noire *Limosa limosa islandica* en hivernage dans l'est de l'Angleterre (Gill, Norris, & Sutherland 2001a).

III Problématique

C'est à cette question particulière que nous nous sommes intéressés : l'intégration du facteur 'ressources' dans l'étude de l'influence des activités humaines sur l'abondance, la distribution et le comportement (à l'échelle du groupe) des bernaches. En conséquence, cette thèse concerne en premier lieu la compréhension des relations entre abondance et distribution des bernaches et de leurs ressources, puis le rôle joué par les activités humaines dans ces relations. Pour atteindre ces objectifs, il était nécessaire d'obtenir des données sur les ressources, et de les mettre en relation dans l'espace et le temps avec des données sur l'abondance, la distribution et le comportement des bernaches et avec des données sur le type, l'abondance et la distribution des activités humaines.

Le travail présenté dans ce manuscrit se décompose en quatre chapitres, correspondant à quatre articles (soumis ou à soumettre). Les trois premiers se focalisent essentiellement sur les relations entre bernaches et ressources, avec un enchaînement d'échelles spatiales et temporelles décroissantes. Dans le premier chapitre, nous nous sommes intéressés aux modifications, en trente ans, de l'abondance et la distribution des bernaches et des zostères, à l'échelle du golfe du Morbihan. Nous avons également émis des hypothèses sur l'effet de l'importante augmentation des activités humaines sur ces modifications. Dans le deuxième chapitre, nous descendons à l'échelle de la période d'hivernage (septembre-octobre à mars) et concentrons nos questions sur les huit herbiers suivis. Nous étudions la part de responsabilité des bernaches dans la déplétion de leur principale ressource, ainsi que leur distribution inter-herbiers. Dans le troisième chapitre, nous atteignons l'échelle temporelle la plus fine que nous ayons abordée : le cycle de marée, et nous concentrons sur la dépendance des bernaches à la lame d'eau. En nous intéressant à leur comportement et à la présence ou non d'activités humaines, nous tentons de déterminer si cette

dépendance est plutôt due à des contraintes liées aux ressources ou à un comportement de type 'anti-prédateur'.

Enfin, dans le quatrième chapitre, nous étudions les réponses directes des bernaches aux activités humaines, et estimons un coût énergétique potentiel moyen pour une bernache dans une situation donnée (i.e. en fonction de l'activité humaine, la distance, la taille du groupe de bernaches).

Protocole de terrain et

bilan des données récoltées

Mis à part le premier chapitre dans lequel nous utilisons des données historiques, pour la plupart récoltées par Roger Mahéo, nous utilisons dans chacun des chapitres uniquement une partie des données récoltées au cours de la thèse, et ne décrivons donc que la partie du protocole de terrain que nous avons suivi. En conséquence, nous avons décrit ci-après le protocole dans sa globalité pour donner une vue d'ensemble du travail de terrain et avons fait un bilan rapide des données récoltées.

Nous avons décidé de suivre huit herbiers dans le golfe afin de couvrir différentes densités de zostères, différents niveaux de fréquentation par les bernaches et différentes intensités et types d'activités humaines. Les mesures ont été répétées trois hivers successifs : 2003-2004, 2004-2005 et 2005-2006.

I Suivi des herbiers de zostères

Une première nécessité était d'obtenir un contour récent de ces herbiers afin de mesurer leur étendue. Le Centre d'Etude et de Valorisation des Algues a fourni une cartographie construite à partir de photos aériennes prises en 2004. Nous avons considéré que les limites d'herbiers n'ont pas varié drastiquement entre septembre 2003 et mars 2006 et avons donc utilisé ces contours pour toutes les analyses. Ces herbiers sont présentés dans la figure 2 ci-dessous.

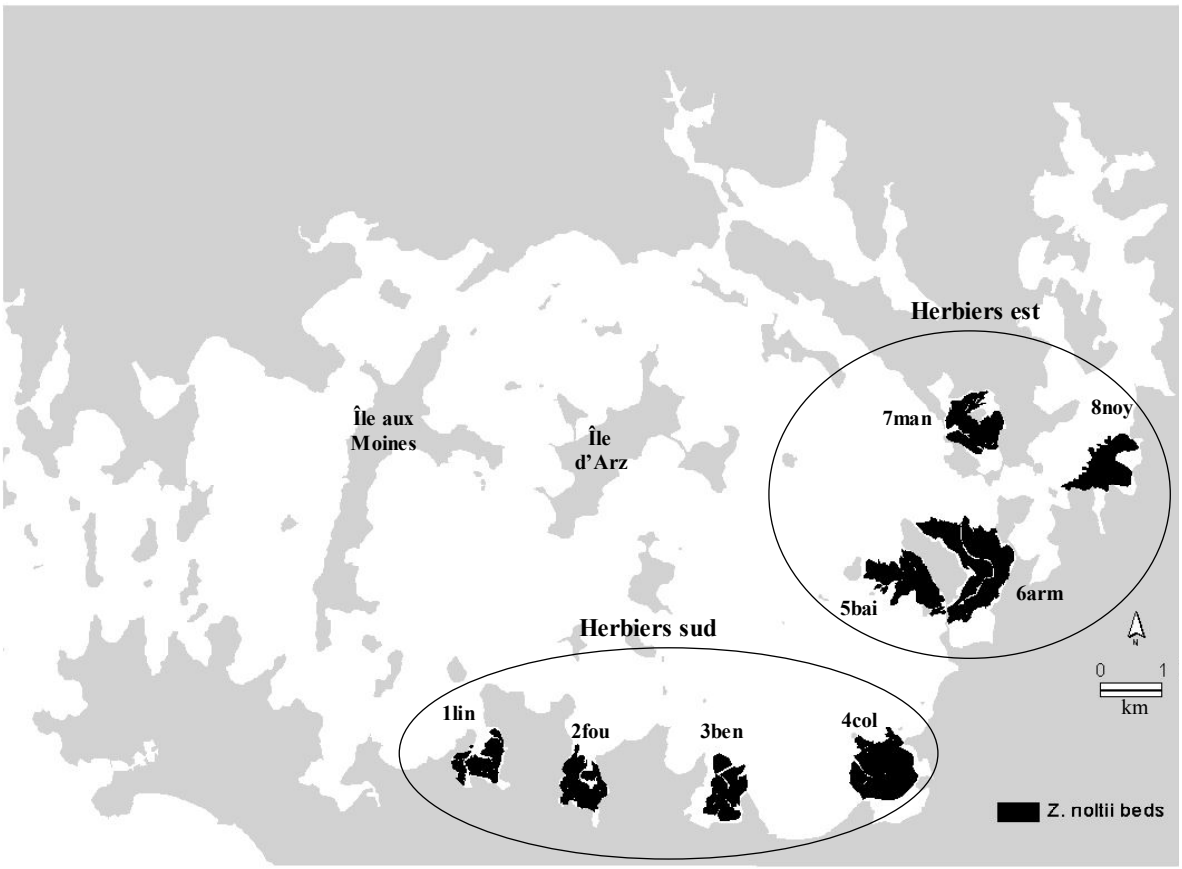


Figure 2 : Golfe du Morbihan et herbiers de zostère naine retenus pour le suivi.

(Conception : C.E.V.A., C. Moreau et D. Desmonts)

Des prélèvements ont été réalisés sur chacun des herbiers, à des fréquences différentes selon qu'ils appartenaient aux herbiers Sud ou Est. Les herbiers Est ont été échantillonnés tous les mois de septembre à mars, les herbiers Sud tous les deux mois, c'est-à-dire en septembre, novembre, janvier et mars. Des prélèvements supplémentaires ont été effectués en mai et juillet 2004 sur trois herbiers : 5bai, 7man et 8noy. Les quatre herbiers de chaque groupe étaient échantillonnés le même jour à marée montante, à l'aide d'un zodiac et d'un carottier d'une surface de 15cm x 15cm. Pour chaque herbier, lors de chaque session d'échantillonnage, 10 prélèvements étaient réalisés en 5 points différents.

Ces points avaient été sélectionnés aléatoirement au préalable grâce à un logiciel de S.I.G., puis intégrés dans le G.P.S. du bateau.

Les prélèvements étaient ensuite congelés puis triés au laboratoire et séchés dans une étuve à 60°C pendant 48h. Cela a permis d'obtenir les biomasses sèches de la matière vivante épigée (feuilles vertes essentiellement) d'une part et de la matière vivante endogée (rhizomes et racines) d'autre part. Nous avons également compté le nombre de graines germées lorsqu'il y en avait.

Afin de mieux caractériser les herbiers, des prélèvements de sédiment (deux par herbier) ont été réalisés pour chacun d'eux en septembre 2004, afin d'effectuer une analyse granulométrique. De même, nous avons compté le nombre de pieds et mesuré la longueur de la feuille la plus longue des 30 premiers pieds pour 3 prélèvements de chaque herbier en septembre 2004.

II Suivi des bernaches et des activités humaines

Etant très liés, les deux protocoles (bernaches et activités humaines) sont présentés simultanément.

Les bernaches de l'ensemble du golfe du Morbihan ont été comptées simultanément, entre 2h30 et 2h avant la basse mer, tous les mois d'octobre à mars lors des trois hivers.

Un protocole de suivi plus fin a été appliqué aux huit herbiers sélectionnés. Chacun des trois hivers, d'octobre à mars, un suivi sur les bernaches et les activités humaines a été réalisé la même semaine que les prélèvements de zostères. Un herbier échantillonné correspondait à un site de suivi. Chaque site a été suivi deux fois par mois, un jour en semaine et un jour pendant le week-end. Quatre observateurs suivaient simultanément chaque groupe de quatre sites.

Lors d'une journée de suivi, des scans comportementaux (ou " comptages par balayage ", qui détaillent le comportement de chaque oiseau du groupe) sur les groupes de bernaches présentes sur le site ont été réalisés toutes les 30mn, de 4h avant la basse mer (BM) à BM –1h, puis de BM +1h à BM +4h. Lors de ces scans, toutes les activités humaines ont été également relevées. Les autres consommateurs de zostères, étant des compétiteurs potentiels des bernaches, ont aussi été comptés : foulques macroules (*Fulica atra*) et canards siffleurs (*Anas penelope*) ; lors des deuxième et troisième hivers, les cygnes tuberculés et noirs (*Cygnus olor* et *Cygnus atratus*) ont été ajoutés aux compétiteurs potentiels.

Les oiseaux et les activités humaines ont été positionnés spatialement, chaque site étant divisé en une grille virtuelle constituée de mailles de 150 mètres de côté. Au cours des deuxième et troisième hivers, le positionnement de la lame d'eau a été relevé lors de chaque scan. La méthode de positionnement a fait l'objet d'une validation lors de sessions d'échantillonnage des herbiers. Une fois pour chaque site, un observateur est resté à terre lors de la session d'échantillonnage, et a positionné le bateau sur la grille pour chacun des cinq points de prélèvement. Les coordonnées exactes de la position du bateau (connues grâce au GPS du bateau) ont ensuite été mises en relation avec les positions notées par l'observateur sur la grille. Il s'est avéré que la concordance était bonne.

La figure 3 présente un exemple de carte de site.

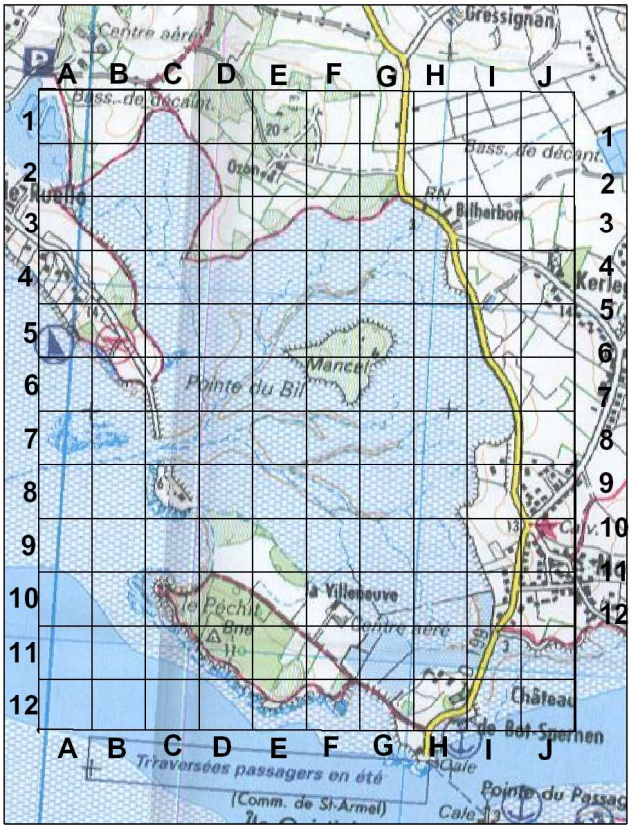


Figure 3 : Carte de suivi du site 7man.

Entre les scans, quand des bernaches étaient présentes, leur réaction était relevée dès qu'une nouvelle activité humaine survenait. Cette partie du protocole a été dénommée « interscans ». Pour chaque interscan, les positions des bernaches et de l'activité humaine (ou des activités humaines) en cause ont été relevées.

Bilan des données récoltées

Une grande quantité de données, tant sur les zostères que sur les bernaches, a été récoltée.

Concernant les zostères, 1259 échantillons ont été prélevés et triés. Le tri de ces prélèvements a nécessité au total plus de 3000 heures de travail. Pour 23

prélèvements (en septembre 2004), les pieds ont été comptés et des longueurs de feuilles mesurées. La table 1 donne le détail des dates, herbiers et nombres de prélèvements. Les cases remplies par NA correspondent à une absence de données, prévue ou due à de mauvaises conditions météorologiques.

Table 1 : Bilan des prélèvements de zostères.

hiver	mois	**1lin**	**2fou**	**3ben**	**4col**	**5bai**	**6arm**	**7man**	**8noy**	
a2003-2004	1sep	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	**0**
a2003-2004	2oct	NA	NA	NA	NA	12	10	10	14	**46**
a2003-2004	3nov	5	5	5	5	5	10	10	10	**55**
a2003-2004	4dec	NA	NA	NA	NA	10	10	10	10	**40**
a2003-2004	5jan	NA	NA	10	NA	10	10	10	10	**50**
a2003-2004	6fev	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
a2003-2004	7mar	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
a2003-2004	9mai	NA	NA	NA	NA	10	NA	10	10	**30**
a2003-2004	11jul	NA	NA	NA	NA	10	NA	10	10	**30**
b2004-2005	1sep	10	10	10	10	13	13	13	12	**91**
b2004-2005	2oct	NA	NA	NA	NA	10	10	10	10	**40**
b2004-2005	3nov	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
b2004-2005	4dec	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	**0**
b2004-2005	5jan	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
b2004-2005	6fev	NA	NA	NA	NA	10	10	10	10	**40**
b2004-2005	7mar	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
c2005-2006	1sep	10	10	10	9	10	10	10	10	**79**
c2005-2006	2oct	NA	NA	NA	NA	10	10	10	10	**40**
c2005-2006	3nov	10	10	10	8	10	10	10	10	**78**
c2005-2006	4dec	NA	NA	NA	NA	10	10	10	10	**40**
c2005-2006	5jan	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
c2005-2006	6fev	NA	NA	NA	NA	10	10	10	10	**40**
c2005-2006	7mar	10	10	10	10	10	10	10	10	**80**
		105	**105**	**115**	**102**	**210**	**193**	**213**	**216**	**1259**

Concernant les bernaches et activités humaines, chacun des huit sites a été suivi 6 heures par jour, deux jours par mois d'octobre à mars, trois hivers de suite. Cela correspond à 288 jours de suivi et à 1728 heures. Ces suivis nous ont permis d'obtenir 3849 scans et 2380 interscans.

CHAPITRE 1: Analyse historique de la relation bernaches-zostères et de l'influence potentielle des activités humaines à l'échelle du golfe

Article soumis à *The Condor*

Dans ce premier chapitre, nous nous sommes intéressés, à l'échelle du golfe du Morbihan, à l'historique (1970 à 2000) de la relation entre l'abondance et la distribution des bernaches et de leurs deux ressources principales : la zostère naine *Z. noltii* et la zostère marine *Z. marina* pérenne. Nous avons également tenté d'estimer le potentiel rôle de l'accroissement des activités humaines dans le système.

Dans la mesure où nous ne possédions pas de cartographie des zostères pour toutes les années, nous avons divisé les trente ans en deux périodes, de durée équivalente et séparées par plusieurs années. La deuxième période correspondait à une bien plus forte intensité d'activités humaines que la première. Une des principales activités ayant connu un essor considérable est la pêche à pied à la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, qui se pratique sur les vasières, à proximité et sur les herbiers de zostères. En conséquence du développement de cette activité, certains herbiers de *Z. noltii* ont été protégés en tout ou partie, i.e. l'accès y était interdit au cours de la deuxième période.

Nos analyses ont montré qu'entre les deux périodes couvrant en tout trente ans et une forte augmentation des activités humaines, la pression de pâturage par les bernaches n'a pas diminué significativement, les surfaces de ressources n'ont pas diminué significativement, mais les distributions spatiales ont toutes changé.

Nous avons également testé l'existence d'une relation entre la distribution des bernaches et celle de deux espèces de zostères, et un potentiel changement dans cette relation entre les deux périodes. Les zones avec de plus importantes surfaces de zostères étaient les plus fréquentées par les bernaches, la pente de la relation avec *Z. noltii* étant plus forte en deuxième période qu'en première. La plus forte attraction de *Z. noltii* en deuxième période pourrait ainsi être liée à une augmentation de la densité de biomasse dans les zones protégées. Concernant l'influence de l'essor des activités humaines, il semblerait que leur action majeure aurait été sur les ressources : fragmentation et potentielle destruction. Les changements de distribution des bernaches n'étant pas liés aux variables

caractérisant les activités humaines, il est peu probable que le dérangement direct ait eu un effet majeur, à cette échelle temporelle et spatiale, et dans ces conditions de ressources alimentaires. A l'échelle inter-annuelle et du golfe, la distribution des ressources semble avoir tenu le rôle principal.

Rise in human activities on the mudflats and Brent geese wintering distribution in relation to *Zostera spp* beds: a 30-year study

Diane DESMONTS [a, *], Hervé FRITZ [a 1], Thomas CORNULIER [a, 2], Roger MAHEO [b, 3]

[a] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Villiers-en-Bois, France ; e-mail addresses : desmonts@cebc.cnrs.fr; fritzh@cebc.cnrs.fr; t.cornulier@abdn.ac.uk

[b] Université de Rennes, Station de Biologie Marine, Ile de Bailleron, 56860 Séné, France ; E-mail address : rmaheo-odem@wanadoo.fr

Corresponding author: Diane DESMONTS; desmonts@cebc.cnrs.fr, telephone: +33.549.099.602; fax number: +33.549.096.526

[1] Université de Lyon ; université Lyon 1 ; CNRS ; UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, 43 boulevard du 11 novembre 1918, Villeurbanne F-69622, France (email: fritz@biomserv.univ-lyon1.fr).

[2] School of Biological Sciences, Zoology building, Tillydrone Avenue, Aberdeen AB24 2TZ, UK

[3] 34 rue de Brocéliande, 56000 Vannes, France

Abstract

Human activities may restrict access of wintering birds to their food resources, but habitat destruction and fragmentation may interact with disturbance to reduce carrying capacity. We analyzed the abundance and distribution of wintering Brent geese (*Branta bernicla*) in a major French wintering site from 1970 to 2000, when they experienced increases in human foreshore activities. We used mixed-effects models to test whether physical extent of two *Zostera* species, *Z. noltii* and *Z.marina*, influenced the distribution of Brent geese. The number of geese increased significantly with the area of *Zostera* beds, although the relationship changed in the period after the increase in human activities, mostly after the most accessible food resource, *Z. noltii*, was protected by banning human access. This implies that direct disturbance might not have been the major cause of changes in Brent geese distribution, but rather the effects of human activities on food resources. Indeed, changes in Brent geese distribution were linked to changes in food characteristics but not to variables related to human activities. Thus our results show that areas of resource protection are efficient as conservation measures and underline the need for studies of impacts of human activities on resources, in addition to disturbance effects.

Key words. Branta bernicla, *disturbance, refuge design; shell harvesting; shellfish farming*, Z. marina, Z. noltii

Introduction

Increasing human population density places increasing pressure on habitats and species, and when animals specialize on a given resource, habitat or food item, human activities may have dramatic effects on their distribution and abundance (Dolman & Sutherland 1995;Rodriguez-Prieto & Fernandez-Juricic 2005). Most avian studies have focused on direct disturbance effects of human activities (Madsen & Fox 1995;Carney & Sydeman 1999;Blumstein et al. 2005;Fernandez-Juricic et al. 2005), which can be exploited (Goss-Custard et al. 2006) to optimise refuge design (Fox & Madsen 1997;Lafferty, Goodman, & Sandoval 2006). Nevertheless, changes in resource extent and quality need to be considered before drawing definitive conclusions about direct human-induced disturbance effects on the distribution and abundance of birds (Percival, Sutherland, & Evans 1998;Gill, Norris, & Sutherland 2001b;Gill, Norris, & Sutherland 2001a).

Dark-bellied Brent geese (*Branta bernicla bernicla*) traditionally eat eelgrasses *Zostera marina* and *Zostera noltii* during winter (Ganter 2000). Throughout Europe, *Zostera spp* beds face threats from physical destruction, water quality and climate changes (Hily et al. 2002;Phillips & McRoy 1980;Short, Ibelings, & Den Hartog 1988) and so have become of high conservation value (Water Framework Directive 2000/60/EC, Habitats Directive 92/43/EEC). Many pressures have the potential to modify the distribution and abundance of *Zostera spp* and hence the primary food resource of Brent geese, which are themselves listed in the Birds Directive (79/409/EEC). So the association between Brent geese and *Zostera spp* is of high conservation interest. Extensive human modification of coastal ecosystems has caused critical habitat loss to wintering and staging waterbirds (Schekkerman, Meininger, & Meire 1994). So human activities may have greater effects on wintering Brent geese through habitat modification than direct

disturbance, for instance by the partial destruction and fragmentation on *Zostera spp* beds (e.g. from shellfish farming or shell harvesting).

One third of the world population of these Brent geese winter in France (Ebbinge et al. 1999), the Gulf of Morbihan (NW of France) being one of the top four French wintering sites (Mahéo 1976;Gillier & Mahéo 1998). Numbers have fluctuated here between 1970 and 2000, during which time shellfish farming and clam harvesting have increased. Since the mid-seventies the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) and in 1980 the manila clam (*Ruditapes philippinarum*) have been introduced for shellfish farming, and since free living stocks of manila clam appeared in 1991 (Bachelet et al. 1993) harvesting has thrived on the mudflats. Brent geese primarily forage on the mudflats, creating potential conflicts between human activities and conservation obligations. As a result, patches of *Z. noltii* have been protected, i.e. designated areas have been preserved from human activities, as a strategy for conserving these fragile systems.

Here, we tested whether an increase in human activities on the mudflats could have led to a decrease in Brent geese abundance in the Gulf of Morbihan and/or changes in their distribution within the Gulf. Brent geese distribution and abundance often mirror that of their food, *Zostera spp*, as documented in England (Percival, Sutherland, & Evans 1996). We thus first expected to explain the winter spatial distribution of Brent geese by the areas of available *Zostera spp* beds for any given winter. We also expected that the relationship may differ between *Z. noltii* and *Z. marina* due to their difference in accessibility for Brent geese. Indeed the latter, despite having larger leaves and potentially being more attractive, was much less accessible for Brent geese because it was subtidal and seldom out of water. To test for a potential effect (direct or indirect) on Brent geese of an increase in human activities, we defined two periods in our 30-year study, separated by six years. The first period presented low shellfish farming activity and no clam harvesting, and the second much higher shellfish farming activity, developed clam harvesting and protection of some patches of *Z. noltii*. We then

tested for differences between the two periods in Brent geese abundance and distribution, and in *Zostera spp* characteristics, area and fragmentation, on the whole Gulf and distribution within the Gulf. We finally aimed at linking changes in Brent geese numbers and distribution to changes in *Zostera spp* bed characteristics, to *Z. noltii* protection and to human activities. In case of an indirect effect of human activities on Brent geese, i.e. effects on food resource, we expected changes in Brent geese abundance/distribution to be linked with changes in *Zostera spp* bed characteristics (area, protection status, fragmentation), themselves associated with the presence/absence of human activities (shellfish farming or clam harvesting) on the mudflats. Conversely, if the main effect of human activities was direct disturbance, then we expected to observe changes in Brent geese abundance and/or distribution unrelated to changes in *Zostera spp* but mostly linked with the distribution of shellfish farming or clam harvesting.

Methods

Study area and data collection

The Gulf of Morbihan (South Brittany, France; 47°34'N, 2°45'W; Fig. 4) is an almost fully enclosed sea area of 11,500 ha, connected with the Atlantic ocean by a narrow channel (Mahéo 1976). It is divided into western and eastern basins, separated by two islands. The Gulf comprises 7,000 ha of mudflats where *Zostera spp* can develop, of which an average of 4,300 ha is exposed at low tide.

Two eelgrass species grow there: the common eelgrass (*Z. marina*) and the dwarf eelgrass (*Z. noltii*). As *Z. noltii* occurs higher on the foreshore and is thus exposed during each low tide, most feeding time by Brent geese is on *Z. noltii* beds, and less on the less accessible *Z. marina* beds. All *Zostera spp* beds were mapped by ground survey at c. 10 year intervals four times between the years 1970 and 2000. The intertidal annual ecotype of *Z. marina* (sometimes called *Z.*

marina var. *angustifolia*) also occurs in the Gulf, but is less abundant than the perennial one. The two ecotypes were mapped together. Maps of shellfishing activities were available from the local authorities (*Affaires Maritimes*), especially detailed maps of shellfish farming concessions and sites with clam harvesting.

Monthly counts of Brent geese were carried out, at falling tide and by the same two people, in 29 winters from October to March during the winters of 1970-1971 to 1999-2000.

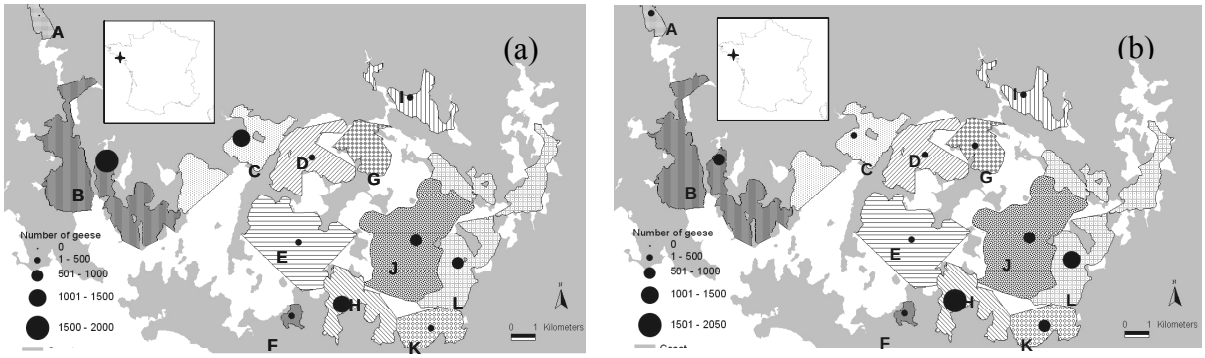


Figure 4. The Gulf of Morbihan with the 12 census zones and distribution maps of the mean monthly number of Brent geese: (a) the first period and (b) the second period. each pattern corresponds to a census zone and black circles increase with the number of Brent geese.

Data processing

The study area was divided into 12 census zones, based on Brent geese movements during a tidal cycle (Fig. 4). Indeed, because Brent geese fed in different coves during a single tide cycle and because not all coves were counted simultaneously, some were grouped to avoid double census. As inter-annual variation in *Zostera spp* bed extent is minimal, we used the first map of *Zostera spp* beds for the winters 1970-1971 to 1973-1974, the second for the winters 1977-1978 to 1983-1984, the third for the winters 1989-1990 to 1992-1993 and the fourth for the winters 1997-1998 to 2000-2001. We used count data from those years to examine the relationship between *Zostera* availability and Brent geese

distribution. Data between 1970 and 1983 constituted the first period and those between 1989 and 2000 constituted the second.

All the data were integrated into a Geographic Information System (ArcView). The following layers were built: (a) census zones, (b) spatial distribution of *Zostera spp* (n = 8, 4 by species, i.e. one for each distribution map of each *Zostera* species), (c) shellfish farming concessions and (d) areas of highest densities of clam harvesters. This allowed us to generate new variables which we subsequently used in the analysis: the area and number of beds of each *Zostera* species in each census zone for each mapped year, the area of shellfish farming concessions per census zone, the census zones where there was clam harvesting (n = 4 census zones with, B, H, K and L, and n = 8 without) and the census zones where there was some *Z. noltii* protection (n = 3, H, K and L, corresponding to three out four census zones with clam harvesting). It has to be pointed that *Z. noltii* protection was not on the entire beds but on average 60% of them (or 25% of the respective census zone).

Statistical analyses

We analyzed the determinant of geese numbers per census zone per month per winter (n = 642 with 326 values for the first period and 316 for the second) using mixed-effects models. The numbers were log-transformed for all analyses unless specified. The census zone and the month were included in the model as random effects to account for repeated measures, and the areas of each eelgrass species (covariate) and the period (factor) were included as fixed effects. We also included as a fixed effect covariate the world population of Brent geese to account for between years differences in Brent geese numbers. We used the 'lmer' function in the MASS package (Venables & Ripley 2002) in R 2.1.0 (R Development Core Team 2003), and performed a manual backward stepwise selection of the variables, based on their significance (kept when $P < 0.05$). We

tested for the presence of spatial autocorrelation in both the raw data and the residuals of the final model, using variograms, and found none.

To test for changes in the number of Brent geese between the two periods over the whole Gulf and changes in distribution within the Gulf we performed another mixed-effects model with the number of geese as a dependent variable (n = 620). The random effects were again the month and the census zone. The world population of Brent geese, the period and the interaction between the period and the census zone were included as fixed effects. In case of changes in Brent geese abundance for the whole Gulf we expected the period to be significant, and in case of changes in Brent geese distribution within the Gulf, we expected the interaction between the period and the census zone to be significant.

We also tested for changes between the two periods in total areas and distributions within the Gulf of areas of each *Zostera* species, by performing two generalized linear models (GLMs, one for each *Zostera* species) with a negative binomial error, with the area of *Zostera spp* per zone as dependent variable (n = 48 for each *Zostera* species). We included the period, the census zone and the interaction between them as explanatory variables. Then to test for changes in *Zostera spp* fragmentation (i.e. numbers of patches), over the whole Gulf and inside the Gulf, we performed two GLMs (one for each *Zostera* species) with a 'quasipoisson' error, with the number of patches of *Zostera spp* per zone as dependent variable (n = 48 for each *Zostera* species). Like previously we included the period, the census zone and the interaction between them as explanatory variables.

We then tested for a significant relationship between differences in numbers of Brent geese in each census zone and significant differences in *Zostera spp* characteristics (i.e. area and/or fragmentation) on the one hand, and between differences in numbers of Brent geese in each census zone and variables related to human activities on the other hand. The variables related to human activities were, per census zone: the presence/absence of clam harvesting, the

presence/absence of *Z. noltii* protection and the proportion of the census zone covered by shellfish farming concessions. We performed two mixed-effects models with the difference between the two periods in mean numbers of Brent geese per month per census zone as dependent variable (n = 61). The month and the census zone were included as random effects. The fixed effects were the differences in *Zostera spp* characteristics on the one hand, and the variables related to human activities on the other hand.

Finally, for differences in *Zostera spp* significantly linked with differences in numbers of Brent geese, we tested for a relationship between these differences and the variables related to human activities. We performed GLMs with a 'quasipoisson' error, and the focused differences in *Zostera spp* as dependent variables (n = 12). The explanatory variables were those related to human activities, i.e. the presence/absence of clam harvesting, the presence/absence of *Z. noltii* protection and the proportion of the census zone covered by shellfish farming concessions.

Results

Relationships between Brent geese and *Zostera* spp areas and changes between the two periods

We found no significant relationship between the number of Brent geese and the world population, the period alone and the area of *Z. noltii* alone. However, the number of Brent geese increased significantly with the area of *Z. marina*, and the period had a significant effect through the interaction with the areas of *Z. noltii* and *Z. marina* (Table 2). The relationship between the number of geese and *Z. noltii* area during the second period was positive (slope = 0.010 ± 0.002 SE), meaning that Brent geese were more numerous in the census zones with larger areas of *Z. noltii* during this period, but not during the first period

(slope = 0.003 ± 0.002 SE), although close to significant. Thus *Z. noltii* alone did not have a strong effect on the number of Brent geese in the first period. The pattern was the opposite for *Z. marina* as the number of Brent geese increased significantly with the area of *Z. marina* beds during the first period (slope = 0.006 ± 0.002 SE), but the slope was not significantly different from zero in the second period (slope = -0.001 ± 0.003 SE).

Table 2. Relationship between Brent geese (BG) and *Zostera spp*: results of a mixed-effects model on log transformed monthly number of BG per census zone(n = 642), with census zone and month as random variables and the world population of BG, area of *Zostera noltii* (Zn), area of *Zostera marina* (Zm) and period as fixed effects.

	df	*t*	*P*
Intercept	635	4.68	**<0.001**
BG world population	635	-0.04	0.965
Period	635	1.73	0.084
Zn area	635	1.86	0.063
Zm area	635	2.71	**0.007**
Zn area*Period	635	3.96	**<0.001**
Zm area*Period	635	-2.66	**0.008**

When performing the analysis with census zone and period as fixed effects, controlling for the Brent geese world population, the interaction between census zone and period was significant ($F_{10, 598}$ = 2.52, P = 0.006). This means that Brent geese changed their distribution between census zones between periods as well as changed their relationship with *Zostera spp* beds (Fig.4).

For *Z. marina*, we found no significant difference in area nor fragmentation between the two periods, but differences in areas and fragmentation between

census zones (Table 3, Fig. 5). For *Z. noltii* however, we found significant changes between periods as both the distribution of area and fragmentation (i.e. number of patches per census zone) within the Gulf significantly differed between the two periods.

Table 3. Changes in *Zostera spp* area and fragmentation: GLMs on areas and numbers of patches per census zone (n = 48 for each GLM), with period, census zone and interaction between them as explanatory variables.

		Area			Fragmentation		
Response variable	Explanatory variable	df	*F*	*P*	df	*F*	*P*
Changes in *Z. noltii*	Period	1	-0.04×10^{-13}	1.000	1	5.54	**0.027**
	Census zone	11	24.07	**<0.001**	11	16.40	**<0.001**
	Period * Census zone	11	2.65	**0.022**	11	4.31	**0.001**
Changes in *Z. marina*	Period	1	-0.02×10^{-11}	1.000	1	-0.04×10^{-13}	1.000
	Census zone	11	8.46	**<0.001**	11	3.28	**0.007**
	Period * Census zone	11	2.07	0.067	11	0.48	0.895

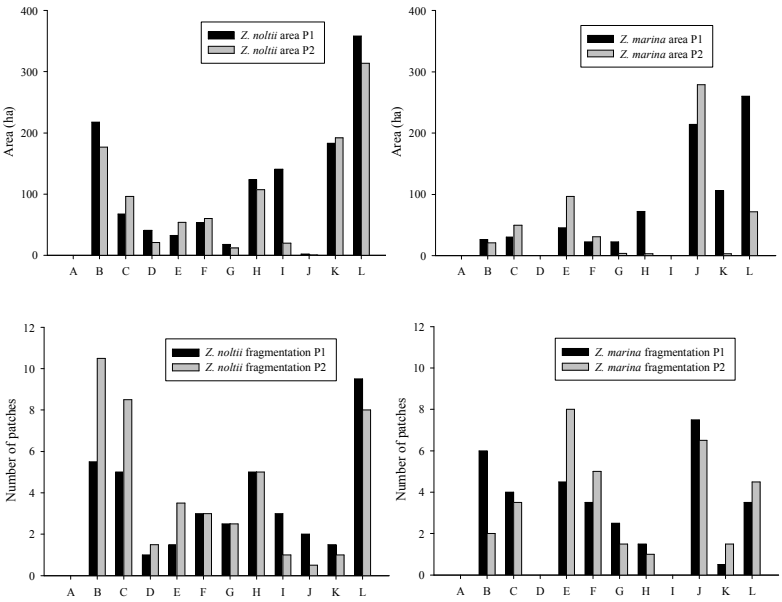


Figure 5. Mean area and fragmentation of each *Zostera* species per census zone for the first period (P1) and the second (P2).

Links between changes in Brent geese numbers, *Zostera spp* beds and human activities

The only *Zostera spp* characteristics for which there were significant differences between the two periods were the distributions of *Z. noltii* area and number of patches. Because differences in areas and in numbers of beds were not significantly correlated, $r_s = 0.374$, df = 10, $P = 0.227$, we were confident that this increase in number of patches corresponded to an increase in fragmentation. So we included only those two variables in the models and found that solely the fragmentation of *Z. noltii* had a significant effect (Slope = -165.9, SE = 58.3, $t = -2.85$, $P = 0.006$). The number of Brent geese increased more/decreased less in the census zones where the fragmentation increased less.

Concerning the variables related to human activities, we found that Brent geese tended to increase more in the census zones with *Z. noltii* protection and less where there was clam harvesting (Table 4). We also found that the fragmentation of *Z. noltii* increased more with increasing proportion of the census zone covered with shellfish farming concessions (Fig. 6) and less in census zones with protection (Table 4).

Table 4. Results of GLMs on changes in number of Brent Geese (BG, $n = 61$) and changes in *Z. noltii* fragmentation (i.e. number of patches, $n = 12$), with human activities related variables as explanatory

Response variable	Explanatory variable	Slope	SE	df	*t*	*P*
Changes in number of BG	Protection of *Z. noltii*	1636.31	430.78	57	3.80	**<0.001**
	Clam harvesting	-935.75	411.95	57	-2.27	**0.027**
	Shellfish farming	338.35	915.25	57	0.37	0.713
Changes in *Z. noltii* fragmentation	Protection of *Z. noltii*	-1.49	0.52	8	-2.87	**0.020**
	Clam harvesting	0.70	0.38	8	1.83	0.104
	Shellfish farming	4.13	1.50	8	2.76	**0.024**

variables.

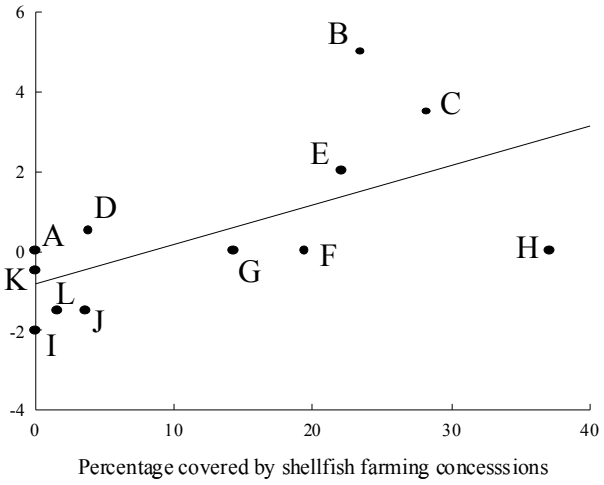


Figure 6. Changes in *Z. noltii* fragmentation in relation to the percentage of census zone covered by shellfish farming concessions (letter of corresponding census zone is indicated next to each point of the graph).

Discussion

Relationship between Brent geese and *Zostera* spp

As we expected, areas of food resources had a significant effect in determining the spatial distribution of Brent geese: greater numbers of geese were found in census zones with greater areas of *Zostera spp*. These results are in accordance with results found in California for staging Black brant *Branta bernicla nigricans* (Moore et al. 2004) and in England for wintering Brent geese (Tubbs & Tubbs 1983;Percival, Sutherland, & Evans 1996). However these studies focused on intertidal *Zostera spp*, whereas here we also assessed the role of the subtidal perennial ecotype of *Z. marina*. Our results strongly suggest that although *Z. marina* is much less accessible to wintering Brent geese, it also influences their spatial distribution, hence contributing to the quality of wintering sites. Even if the calorific values of *Z. marina* and *Z. noltii* do not seem to differ (Percival & Evans 1997), the leaves of the former are much larger. It is thus likely that *Z. marina* offers Brent geese larger bites and a greater energy intake rate compared to *Z. noltii*, as bite size is a key determinant of intake rate in grazing anatids (Durant et al. 2003). The relative influence of the two *Zostera* species may in fact

reflect the differences between their characteristics as food sources, a higher intake rate for *Z. marina* and higher accessibility for *Z. noltii*. This can be compared to the situation of staging Brent geese in Denmark (Clausen 2000). They alternate between feeding on submerged *Z. marina* beds and salt-marshes, and the switch between habitats is partly determined by accessibility and availability of *Z. marina*.

Our results showed that the number of Brent geese increased with increasing areas of both *Z. noltii* and *Z. marina*, but differently between the two periods, meaning the relationship between Brent geese and their food resources had changed in the second period compared to the first. Even though most of the changes in *Zostera spp* beds between the two period appear to be heterogeneous between census zones (Fig. 5), the overall area of both species decreased: for *Z. noltii*, from an average of 1237 ha to 1054 ha (c. 15%) and for *Z. marina* from 799 ha to 559 ha (c. 30% decrease). This may well explain part of the change in the relationship between the distribution of Brent geese numbers and that of their resources. Overall it is possible that the food resource was less limiting in the first period, and that geese could have distributed themselves according to the most profitable resource even though rarely available, i.e. *Z. marina*. Indeed, it was suggested by the positive relationship between geese numbers and *Z. marina* areas in the first period and the absence of relationship with *Z. noltii*. If so, the overall decrease in resource and in particular in *Z. marina* would have led to a tighter relationship with the most available resource *Z. noltii*, which would have been exacerbated by the creation of partially protected *Z. noltii* beds, hence with less fragmentation. The absence of relationship between geese and *Z. marina* in the second period could also come from the fact that most of the reduction in *Z. marina* bed area occurred in their shallowest ends, i.e. those the most accessible to geese, and possibly those experiencing greatest human-induced modification (see below).

Changes between the two periods and links with human activities

The reason for changes in the relationship between Brent geese and areas of their food resources could be linked with human activities, which was one of the initial concern from local conservation bodies, and one of the question of this study. Although Brent geese distribution followed that of their resources, the degree of changes in Brent geese distribution in fact mostly followed changes in *Z. noltii* fragmentation: the number of geese increased more where the fragmentation of *Z. noltii* decreased. These differences in fragmentation are related to shellfish farming (number of patches increased more with increasing proportion of census zone covered by shellfish farming concessions) and *Z. noltii* protection (number of patches tended to decrease in the census zones with protection). By limiting fragmentation, the protection may have had several positive effects and thus increased the attractiveness of the sites to foraging Brent geese: (1) it may have maintained patches large enough to accommodate large groups of gregarious feeders such as Brent geese; (2) it may have maintained the most selected part of the beds in relation to tide edge, hence in fact have limited the reduction in actual useable bed area; (3) it could have allowed an increase in *Z. noltii* biomass, i.e. both shoot density and leaf length (Auby & Labourg 1996). Trampling by people and clam harvesting can have negative effects on *Zostera spp* beds by decreasing or stopping their increase in biomass (Alexandre, Santos, & Serrão 2005;Cabaço, Alexandre, & Santos 2005), so in this case, we propose that resource protection played an important role in determining Brent geese distribution through mitigating resource degradation. However, more specific data are needed to verify this hypothesis and we cannot exclude a possible disturbing effect of human activities. Indeed we also found that the number of Brent geese increased significantly more in the census zones with *Z. noltii* protection than in those without and decreased significantly more when there was clam harvesting. However, in the only census zone with clam harvesting and without *Z. noltii* protection, the number of patches doubled whereas the area

decreased. So we could fairly suppose that the overall available abundance of food resource decreased, leading to the avoidance of this census zone by Brent geese independently of any disturbance by clam harvesters. Thus, the direct effect, i.e. disturbance, of human activities does not appear central in explaining between census zones differences. Nevertheless, it could have had an influence within the census zones. Indeed, by feeding on the *Z. noltii* protected patches, Brent geese could have remained more than several hundred meters away from clam harvesters.

Although correlative, these results suggest that both shellfish farming and clam harvesting have had an effect on Brent geese changes in distribution, probably mostly by indirect effects on food resources. More generally, these results highlight the importance of the indirect effects of human activities due to exploitation of food resources, as has been shown to affect shorebird populations elsewhere (Norris, Bannister, & Walker 1998;Stillman et al. 2001;Atkinson et al. 2003;Atkinson et al. 2005).

Conclusions and conservation implications

The spatial distribution of wintering Brent geese in the Gulf of Morbihan appears mostly to rely on the distribution of food resources, as found by Clausen et al. (1998) for Light-bellied Brent geese (*Branta bernicla hrota*) in a more northern part of Europe between 1980 and 1994, and by Rowcliffe et al. (1999) for Dark-bellied Brent geese feeding on green algae in Eastern England. Even though disturbance by human activities cannot be excluded, the two activities considered here (clam harvesting and shellfish farming) clearly seem to affect the characteristics of the food resources, either by reducing *Zostera spp* area or by increasing bed fragmentation, possibly leading to a medium- or long-term decrease in food availability. Both theoretical models (Dolman & Sutherland

1995;Goss-Custard et al. 1995c;Goss-Custard et al. 1995d) and empirical evidence (Burton et al. 2006) indicate that winter habitat loss could have dramatic consequences on bird populations. Therefore, our results rise concerns about the influence of ongoing human activities on wintering habitats in the Gulf of Morbihan and its long-term impact on Brent geese populations.

Our results also suggest that although the less accessible, the perennial subtidal *Z. marina* could be as important as *Z. noltii* in determining Brent goose distribution. Consequently we suggest that areas of resource protection should also consider both ecotypes of *Z.marina,*.to take into account the gradient of food resources used by Brent geese.

Our results address a key conservation issue, underlying once more the importance of understanding the influence of changes in food resources on changes in wintering birds distributions before concluding about the disturbance effects of human activities. Human impacts on food resources can easily be taken for disturbance effects when food resources are not considered. However conservation measures should not be the same if human effects are on food resources more than on their consumers. Places with abundant food resources could be selected for refuge design even if they are close to human activities, whereas they would not be chosen if the main human effect was disturbance. Further, human presence could be authorized provided it does not affect food resources.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to all the persons who helped for Brent geese counts. Thanks to S. Le Dréan-Quénec'hdu for data entry, to N. Bernard and S. Chauvaud (T.B.M.) for providing us with some data on eelgrasses in 2000, to D. Person (Affaires Maritimes) for providing us with data on shellfish farming concessions, to C. Rebout (Bretagne Vivante-S.E.P.N.B.) for integrating the census zones map into a GIS. Thanks also to P. Camus (IFREMER) for his helpful information on shellfish farming and clam harvesting. Many thanks to P. Clausen, T. Fox, G. Gauthier, M. Poisbleau, P. Rivalan and M. Valeix for their comments on earlier drafts of this manuscript. Our work is funded by the Ministry of Ecology and Sustainable Development, the Water Agency, the General Council of Morbihan and the European "Coast Bird Diversity" program EVK2-2000-00612 for its Brent goose component.

CHAPITRE 2: Rôle des bernaches dans la déplétion de *Z. noltii* au cours de l'hiver et distribution inter-herbiers des bernaches

Article soumis à *Oïkos*

A partir du deuxième chapitre, nous avons focalisé sur *Z. noltii*, pour laquelle nous avons collecté des données, et sur tout ou partie des données collectées trois hivers successifs, de 2003 à 2006.

Dans ce deuxième chapitre nous avons affiné l'échelle temporelle à la période de l'hivernage pendant laquelle il n'y a pas de croissance de *Z. noltii*, i.e. de septembre à mars, et nous sommes intéressés à la distribution des bernaches entre les huit herbiers suivis. Nous voulions en premier lieu estimer si la déplétion des ressources au cours de cette période était principalement liée à la consommation par les bernaches, afin de déterminer si le nombre arrivant en début d'hivernage pouvait avoir une influence sur celui pouvant rester la totalité de l'hiver. Nous avons procédé pour cela à de simples simulations en utilisant les consommations journalières moyennes obtenues dans la littérature pour bernaches (consommant feuilles et rhizomes de *Z. noltii*), canards siffleurs *Anas penelope* (herbivore consommant uniquement les feuilles de *Z. noltii*) et foulques macroules *Fulica atra* (omnivore mais connue pour manger des feuilles de *Z. noltii*). Il s'est avéré que les consommateurs autres que les bernaches avaient un impact quasi nul sur le stock de *Z. noltii*. Les bernaches avaient un impact non négligeable, mais n'étaient pas les principales responsables de la chute de biomasse de *Z. noltii* entre septembre et novembre. Les facteurs environnementaux (tempêtes, sénescence naturelle…) joueraient, eux, ce rôle primordial Par conséquent il est peu probable que l'intensité du pic d'effectif ait eu une influence sur le nombre de bernaches pouvant stationner tout l'hiver dans le golfe. Nous avons ensuite montré que lorsque les ressources devenaient limitantes, il existait une relation positive significative entre distribution des bernaches et distribution des biomasses de *Z. noltii*, avec les feuilles en novembre puis avec les rhizomes en janvier. Nous avons également mis en évidence que les meilleurs sites étaient sous-exploités et les moins bons surexploités en novembre, mais pas en janvier. Ces résultats seraient très probablement liés au niveau d'interférence pour l'acquisition des ressources, élevé en novembre et plus faible

en janvier. Ainsi, à une échelle plus fine intra-annuelle et inter-herbiers, les ressources joueraient encore un rôle majeur sur la distribution des bernaches.

Do large numbers of geese during autumn stop-over affect subsequent food resource availability for wintering birds at the same site?

Diane Desmonts [a, *], Hervé Fritz [a], Yohan Charbonnier [a], Matthieu Fortin [b] & Christian Hily [c]

[a] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Villiers-en-Bois, France ; fax number: +33.549.096.526 ; e-mail addresses : desmonts@cebc.cnrs.fr; fritz@biomserv.univ-lyon1.fr; yo.charbo@wanadoo.fr. Present address for H. Fritz : Université de Lyon ; université Lyon 1 ; CNRS UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, 43 boulevard du 11 novembre 1918, Villeurbanne F-69622, France

[b] Réserve Naturelle des marais de Séné - Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne, Brouël Kerbihan, 56860 Séné, France ; e-mail : grimaud56@gmail.com

[c] Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, CNRS UMR 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM), Place Nicolas Copernic, Technopôle Brest Iroise, 29280 Plouzané, France ; e-mail : Christian.Hily@univ-brest.fr

Abstract

Understanding relationships between food resources and their consumers is essential to assess how many consumers, and for how long, a given food quantity can sustain. We focused on two aspects of food-consumers relationships: the extent to which consumers are responsible for the depletion of their food resource and the relationship between the distributions of consumers and that of their food resources. We studied the grazing pressure and distribution of a migratory herbivore bird, the Brent goose (*Branta bernicla*), during stop-over and wintering in a major French site. At this site, Brent geese almost exclusively feed on a single food resource: the dwarf eelgrass (*Zostera noltii*). By performing simulations and mixed-effects models, we found that Brent geese, even if being the main consumers of *Z. noltii*, were not much responsible for its depletion between September and November. Environmental factors had a greater impact, hence the peak number of geese at stop-over had little effects. Conversely, between November and January, Brent geese are the likely cause of most *Z. noltii* depletion. There was a relationship between Brent geese and *Z. nolti* distributions only when food became limiting, i.e. between November and January, but the relationship held with shoots in November and with rhizomes in January. We also highlight that the best sites were underused in November (the resource was less grazed than expected), but not in January.

Introduction

Food acquisition is a key process determining survival and body condition of individuals, and often their reproductive success, hence their fitness (Schoener 1971). Usually, food resources are in finite quantities and may decrease with time under the effect of consumers, but also because of natural mortality or remarkable environmental conditions. Accordingly, a good knowledge of whether consumers exhaust their food resources, or conversely if environmental factors are responsible for most of food losses, is of major importance for understanding resource-consumers relationships. Indeed, if consumers deplete their food resources, the time they can feed on them or the number of consumers truly feeding on them if individuals differ greatly, may be related with the number of consumers (Goss-Custard et al. 2002). Conversely, if environmental factors act predominantly, the number of consumers will not necessarily have an impact on the time they can feed on their resources. One key characteristic to consider is the spatial distribution of food resources (Krebs 1978;Newton 1980). If these have a patchy distribution, then consumers will have to choose between patches with different food abundances and to decide for how long they stay in each patch (Marginal Value Theorem, (Charnov 1976). In the case of an ideal free distribution (Fretwell & Lucas 1970), all individuals should have the same feeding rate and are distributed between patches so that food abundance and interference balance out (Sutherland 1983). A positive relationship can therefore be expected between food and consumer abundances, and the same proportion of food should be consumed in each patch. In most cases, not only one food resource is consumed by a given animal species, and several species consume a given food resource, which complicates a lot the understanding of these relationships.

We studied the aggregative response and grazing pressure of a specialist migratory herbivore bird, the dark-bellied Brent goose (*Branta bernicla bernicla*),

wintering on the foreshore and feeding on the dwarf eelgrass, *Zostera noltii* (afterwards named Zn). Studying resource-consumers relationship in migratory herbivores may be simpler for two reasons: plants are fixed in space for a given season and initial values of food resource abundance can be obtained before consumers arrive. Eelgrasses are the preferred food for Brent geese (Ganter 2000), which consume both above- (shoots) and belowground (rhizomes and roots, afterwards named rhizomes) parts of the plant (Jacobs et al. 1981;Madsen 1988). Consequently, we expected a significant impact of grazing pressure by Brent geese on Zn, and also a fairly tight relationship between Brent geese and Zn abundances. As Zn did not show a short-term regrowth in response to grazing, we did not expect Brent geese to affect their resources other than through depletion, contrary to their grazing effect on grass quality and regrowth during spring, conditioning their aggregative response (Bos, van de Koppel, & Weissing 2004).

As two other bird species consuming Zn were present in our study area, we estimated the impact they could also have had on Zn, hence on Brent geese winter resource. One of these species was the wigeon (*Anas penelope*), which is herbivorous but not as specialized as the Brent goose on eelgrasses, and consumes only shoots (Fox 1996;Jacobs et al. 1981). The other was the coot (*Fulica atra*), which is known to feed on Zn but is an omnivorous bird (Borowiec 1975; pers. obs.).

We first had to assess if the availability of Zn shoots allowed the three species to feed exclusively on Zn shoots. If so, we then asked whether birds were completely responsible for Zn shoots depletion, and determined the relative role of Brent geese in Zn losses. If not all species could feed on Zn shoots, we calculated the likely proportion of rhizomes in Brent geese diet, and then estimated the highest likely proportion of Zn shoots in the diet of each species, depending on its degree of specialization. In a second step, relying on these initial results, we tested for a positive relationship between Zn abundances and the

grazing pressure exerted by Brent geese. We expected the grazing pressure to increase with increasing biomass of Zn. We also expected the relationships with shoots and rhizomes to differ depending on the time of the wintering period. In case of a significant relationship, the ideal free distribution predicts a similar proportion of consumption in all sites. However, we expected the best sites (i.e. with highest Zn biomasses) to be underused and the poor sites to be overused. Indeed, Brent geese can present high levels of interference, particularly in early winter (Poisbleau 2005), although they are gregarious feeders and hence should have exhibited reduced interference (Sutherland & Parker 1985;Sutherland 1983).

Methods

Data collection

The Gulf of Morbihan (South Brittany, France; 47°34'N, 2°45'W; Fig. 7) is an almost fully enclosed sea area of 11,500 ha, connected with the Atlantic ocean by a narrow channel (Mahéo 1976). It is divided into western and eastern basins, separated by two islands. The gulf comprises 7,000 ha of mudflats where *Zostera* spp can develop, of which an average of 4,300 ha is exposed at low tide. We focused on one *Zostera* species, the dwarf eelgrass *Z. noltii* (Zn), which is exposed during each low tide and then accessible for feeding birds.

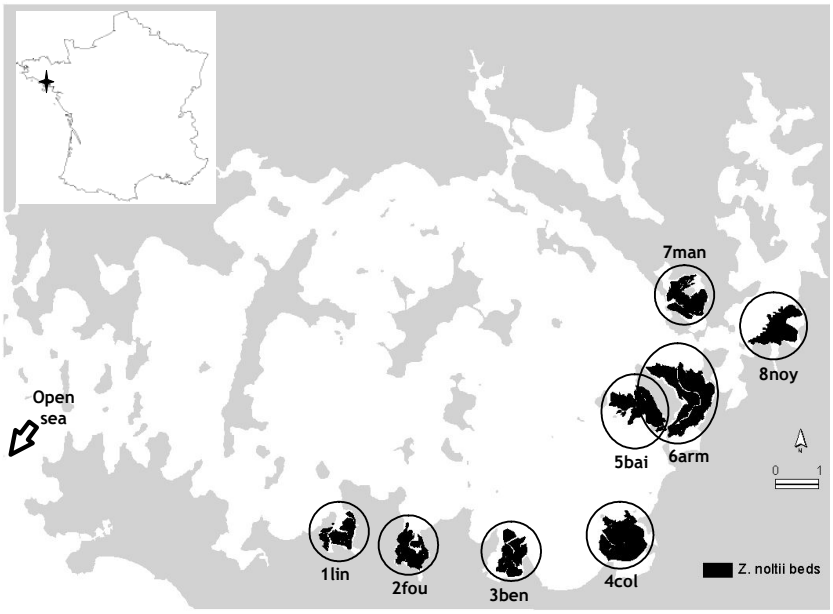


Figure 7: The Gulf of Morbihan with the eight study sites.

We collected data on eight study sites inside the gulf (Fig. 7), from September to March during three following winters (2003-2004; 2004-2005 and 2005-2006). These eight sites, corresponding to eight Zn beds, were selected depending on a gradient of the abundance of Zn, consumers and human activities. We limited our analyses to the September-January period, as Zn presented regrowth signs from February onwards.

Zn data

We sampled Zn beds every two months: in September, November and January. For each sampling session on each Zn bed, five positions were randomly determined with a Geographic Information System. We reached these positions at rising tide with an inflatable boat and a Global Positioning System. Per position, we collected two samples of sediment measuring 15◎15 cm and 10 cm in depth, including both Zn shoots and rhizomes. So for each sampling session we obtained 10 samples by Zn bed. Due to bad weather, we did not perform all the sessions during the first year (no sampling session in September, and no samples for sites 1lin, 2fou and 4col in January). Samples were frozen, and later sorted out in the lab. Live shoots, rhizomes and roots were dried at 60°C during 48h, and then weighed, providing a measure of above- and belowground dry biomasses per m^2.

Zn feeding birds data

In September, the few early birds were only counted and spatially associated with the different areas of the gulf. Then, from October to March, we collected monthly data on Brent geese behaviour. For four days around the 15^{th}, at each of the eight study sites, four observers monitored four sites simultaneously: the four in the east two days and the four in the south two other days. In November and January the week of birds observation also corresponded to the week of Zn sampling. We counted birds every 30 minutes during five hours: two and a half

hours at ebb-tide (-3h30 to –1h) and two and a half hours at flow-tide (+1h to +3h30). We did not count birds when the tide was at its lowest because most of them were away from Zn beds. Not all bird species were present in each of the eight study sites. Wigeons were regularly present in only three sites (3ben, 4col and 6arm) and coots were absent from one site (4col). The possible reason for these differences in distribution might be hunting activity (Madsen 1998b;Madsen 1998a). Indeed, in the three sites frequented by wigeons, hunting was totally forbidden whereas it was allowed in the other sites. Coots are also game birds, but they are not favoured by hunters and during this three-year study, none of us has seen a coot shot at. The reason why one site (4col) was avoided by coots remains an open question.

Analyses

We performed all analyses with the software R (R Development Core Team 2003).

Amount of Zn consumption

Our first question was whether all birds could have fed on Zn shoots. To answer this we required, daily consumption rates and information on Zn natural mortality. We used weekly survival values from Percival et al. (1996), converted into monthly survival, for shoot senescence. Concerning daily consumption rates, literature values were available for Brent geese and wigeons. As Percival et al. (1996) found bi-monthly different intake rates, we decided to incorporate this seasonal variation in our estimates. For Brent geese we applied daily consumption rates of 153g dry biomass from mid-September to mid-November (named September and October) and 127g from mid-November to mid-January (named November and December). For wigeons, Madsen (1988) found a much higher value than Percival et al. (1996) in early autumn: 65g per day (versus 49.8),

which we chose for September and October, in order not to underestimate wigeons' consumption of Zn shoots. We then applied 28.3g (Percival et al. 1996) for November and December. As no values already existed for wintering coots, we calculated a theoretical daily consumption of 123g using daily energetic requirements, energetic value of Zn (Auby 1991) and assimilation rate of Zn (Charman 1979). So for coots we applied a daily consumption rate of 148g for September and October and 123g for November and December, scaling the values on the difference observed for Brent geese. Once again, this was chosen so as to avoid minimising the relative effect of one of the consumer species.

We built a simple model to predict the evolution of shoot biomass from the initial measured value, taking into account shoot senescence and grazing depletion. The equation was as follows:

$$\mathbf{B[t] = B[t-1] - Ng[t] \times Cg - Nw[t] \times Cw - Nc[t] \times Cc - (1-S) \times B[t-1]},$$

where B[t] is shoot biomass at time t (in grams dry biomass), B[t-1] shoot biomass a month earlier; Ng[t], Nw[t], Nc[t] are the mean number of individuals counted at months t-1 and t, multiplied by the number of days between the two counts, for respectively Brent geese, wigeons and coots; Cg, Cw, Cc, are the daily consumption rates (in grams of dry biomass), and (1-S) is shoot monthly natural mortality, i.e. senescence. We repeated the simulations for each species with five different proportions of Zn shoots in the diet: 100%, 75%, 50%, 25% and 0% of daily energetic requirements, expressed in grams of Zn dry biomass.

When it was necessary to include rhizomes in the diet of Brent geese (i.e. when not all birds could have fed on Zn shoots), we also performed simulations on rhizome biomass but with Brent goose as unique consumer. For senescence we used the value provided by Percival et al (1996). For daily consumption rates we relied on calorific values from Percival and Evans (1997) as we had chosen their values for shoot consumption: the calorific value for rhizome was about 84.5%

that for shoot. For example, a daily consumption rate of 127g of shoots therefore corresponded to about 150g of rhizomes.

We then compared the simulated values to the measured ones, to assess the maximum of Zn shoots consumers could have included in their diet, and to determine whether they were responsible for all shoot depletion. We performed two comparisons: in November, with the initial observed value in September, and in January, with the initial observed value in November. For statistical analyses we used mixed-effects models, with negative binomial distribution. The dependent variable was the biomass of Zn shoots (observed or simulated) and the explanatory was the factor 'model type' with two values: observed and simulated. We included as random factors the year nested in site. We predicted that if there was a model type effect, simulations would not be in accordance with observations. We had two years of measured values for September (2004 and 2005), so n = 32 for November analyses, and three years for November measured values, so n = 48 for January analyses.

Relationship between Zn abundance and Brent geese grazing pressure (GP)

To calculate GP in this second part, we used the results found in the first part, i.e. we included rhizomes in Brent geese diet when necessary. We calculated three monthly GP: September (from mid-September to mid-October), November (from mid-November to mid-December) and January (from mid-January to mid-February). To calculate GP in January, we applied the daily consumption rate from Percival et al. (1996): 116g dry biomass for shoots if only feeding on shoots. For rhizomes we applied the same method as previously and found 137g if only feeding on rhizomes.

We then tested for a relationship between the measured biomass of Zn shoots and/or rhizomes (in g/m^2) and then calculated GP (in g/m^2) for the same month, i.e. for respectively September, November and January. We performed mixed

effects models with GP as a dependant variable and Zn shoots and rhizomes biomasses as explanatory variables. We included the year as random factor. We applied a 'quasipoisson' distribution to account for over-dispersed data.

When there was a significant positive relationship between Zn biomass and GP, we tested with Spearman's rank correlation whether there was a correlation between Zn biomass and the proportion consumed. We assumed that in case of an overuse of the best sites, there would be a positive correlation, and on the contrary a negative correlation if the best sites were underused.

Results

Amount of Zn consumption

In November, when simulating all the consumers feeding on Zn shoots, the mixed-effects model showed a significant difference between simulated and observed mean biomass of Zn shoots ($t = 3.45$, $df = 15$, $p = 0.004$). The value obtained for the remaining biomass with the simulation was significantly higher than the observed value (Fig. 8), suggesting that grazing was not enough to explain all the observed decrease in Zn biomass.

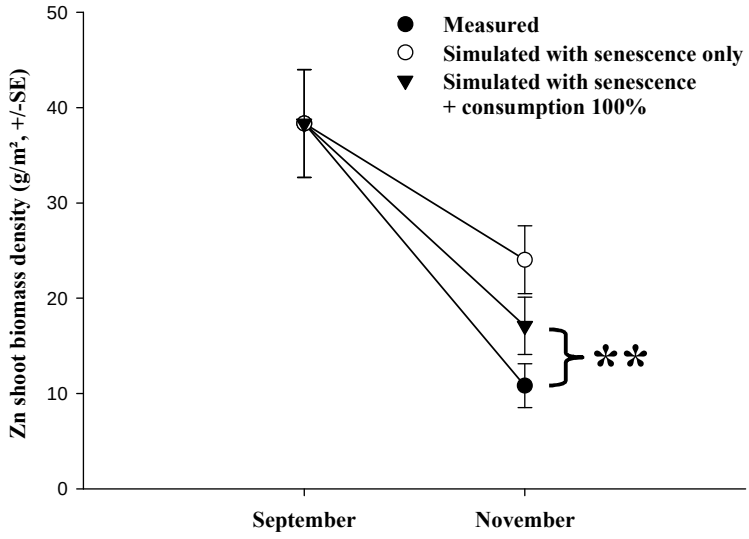


Figure 8: Zn shoots depletion between September and November. The initial value in September is the observed value. For November are presented: the observed value and the values for simulations with shoot senescence only and with

Between November and January, Brent geese, even without any other consumer, could not have fed on the remaining Zn shoots only (t = -2.74, df = 20, p = 0.013). So we first estimated the proportion of rhizomes Brent geese could have included in their diet. By doing this, we aimed at assessing which proportion of shoots was still present in their diet. We found that the most likely value was 50% of rhizomes (t = 1.66, df = 20, p = 0.113). Then, considering 50% of shoots in Brent geese diet, we estimated the proportion of shoots that could remain in coots' and wigeons' diet. Still, the two species could not have fed exclusively on Zn shoots because the simulated value was significantly lower than the observed one (t = -2.59, df = 20, p = 0.018, Fig. 9a). Wigeons being more specialized than coots, we kept them feeding 100% on Zn shoots and simulated decreasing proportions for coots. The simulated value was not significantly lower anymore for 50% (t = -1.73, df = 20, p = 0.099, Fig. 9b). So we deduced that the maximum realistic value for the proportion of Zn shoots in coots' diet was 50%.

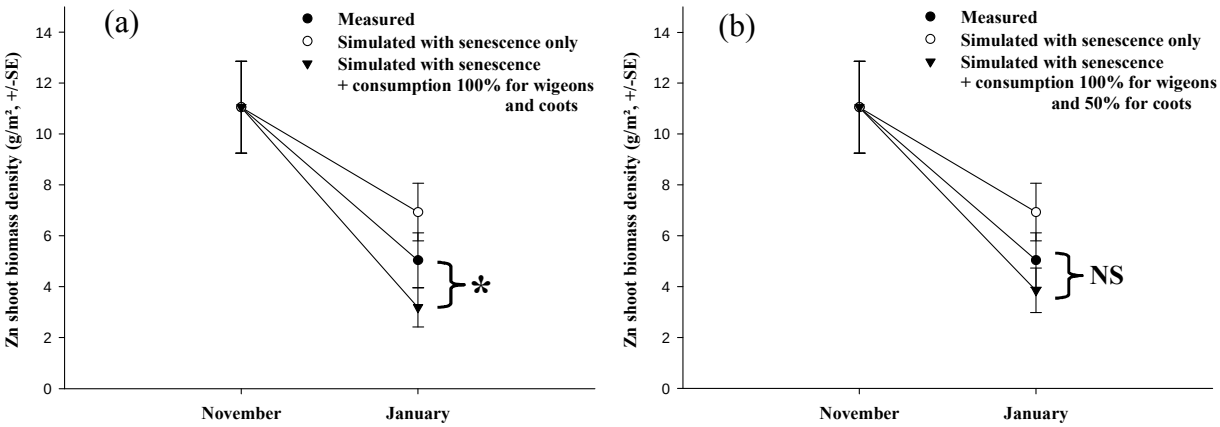


Figure 9: Zn shoots depletion between November and January. The initial value in November is the observed value. For January observed and simulated values are presented. Brent geese are considered to feed for 50% on shoots. (a) Coots and wigeons are considered to feed only on shoots. (b) Coots are considered to feed for 50% on Zn shoots and wigeons only on Zn shoots.

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Relationship between Zn abundance and Brent geese grazing pressure (GP)

In September we found no significant relationship between Zn shoot biomass and GP ($t = -0.51$, $df = 13$, $p = 0.617$). In November and January Brent geese were assumed to feed half on Zn shoots and half on Zn rhizomes. We therefore included both in the analyses, after having controlled that the two biomasses were not correlated (Spearman's rank correlation tests; $r_s = 0.278$, $p = 0.187$ for November and $r_s = -0.021$, $p = 0.928$ for January). In November there was a significant positive relationship between GP and Zn shoot biomass only ($t = 3.39$, $df = 19$, $p = 0.003$; Fig. 10a; whereas $t = 0.35$, $df = 19$, $p = 0.733$ for rhizome biomass) and in January there was a significant positive relationship between GP and Zn rhizome biomass only ($t = 3.33$, $df = 16$, $p = 0.004$; whereas $t = -1.94$, $df = 16$, $p = 0.07$ for shoot biomass).

We performed Spearman's rank correlation tests between proportion consumed and Zn biomass for November with Zn shoots and for January with Zn rhizomes. We found a negative correlation between proportion consumed and Zn shoot biomass in November ($r_s = -0.43$, $p = 0.037$; Fig 10b). In January there was no significant correlation between proportion consumed and Zn rhizome biomass ($r_s = -0.29$, $p = 0.186$).

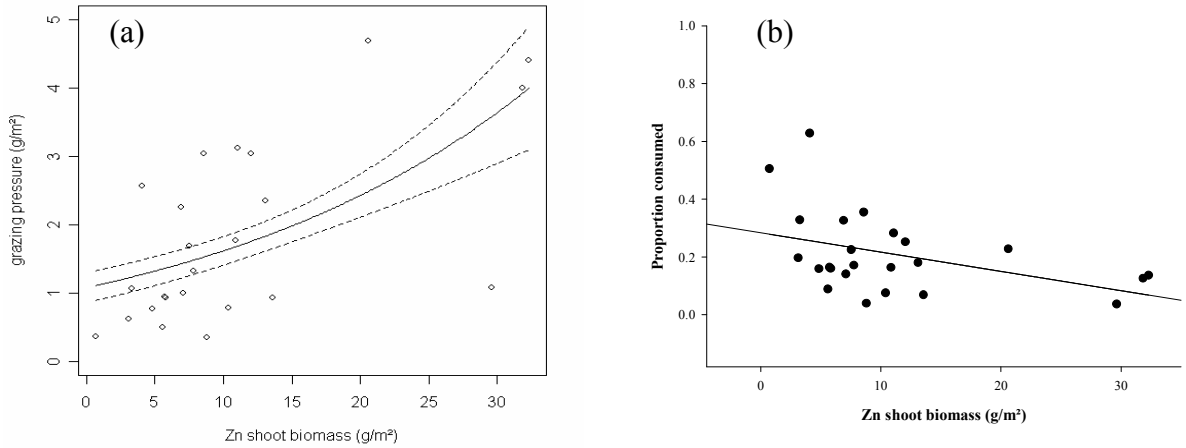


Figure 10: Grazing pressure by Brent geese in November. (a) Predicted values and standard error of the mixed-effects model (no effect of year). Original data are presented by points on the graph. (b) Proportion consumed by geese during one month following Zn sampling.

Discussion

Amount of Zn consumption

We studied winter grazing pressure and distribution of Brent geese in relation to their food resource in the Gulf of Morbihan (France): *Zostera noltii* (Zn). Because we focused on one single food resource with several consumers, we also estimated the likely highest amount of Zn shoots consumed by wigeons and coots. We estimated that the three species could all have fed on Zn shoots in early autumn, in September and October, but not in November and December. Between September and November, shoot biomass decreased by 72% on average. Shoot senescence was responsible for 51% of this loss, and birds, if only feeding on Zn shoots, for 27%, i.e. they consumed 20.3% of initial shoot biomass. Considering only Brent geese, they consumed 19.8% of initial shoot biomass, so they were responsible for nearly all the decrease in Zn shoot biomass due to consumers, but for less than a third of the overall decrease in Zn shoot biomass. However, 22% of Zn shoot biomass loss remained "unexplained", meaning that in early autumn birds were probably not limited by food abundance. Damage caused by severe storms may be the cause of this 'unexplained' loss. To test our 'storm damage hypothesis', we looked at the mean proportion (for two years: 2004 and 2005) per site of unexplained Zn shoot losses. We observed that the most sheltered sites (1lin and 7man) faced the lowest losses (Figs. 7 and 11).

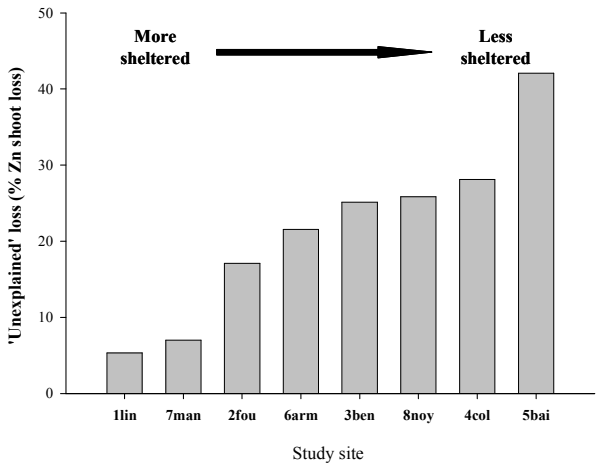


Figure 11: Per site, average on two years of percentage of Zn shoot loss unexplained by senescence and bird consumption.

An additional cause for the "unexplained" loss could be trampling by clam harvesters. Indeed, this professional activity was practised in the site with the highest proportion of unexplained Zn shoot losses (5bai) and for one year in another site (8noy). Although clam harvesters could have had an additional effect, the level of differences showed by the sheltered sites suggests that the most important source of Zn losses was storm damage. As we could not evaluate the actual proportion of Zn losses due to storm damage, it is even possible that not all birds have fed on Zn shoots, contrary to what we estimated. However, we can conclude that the birds were not responsible for the major part of Zn shoots losses between September and November. In this situation, environmental factors thus acted predominantly, and consequently the number of birds feeding on Zn shoots from September to November did not depend only on the number arriving in September.

The situation was completely different between November and January. During this period, birds could not have all fed on the remaining Zn shoots. Food was therefore most likely limiting, and the number of birds remaining in November surely had a major impact on the number feeding on Zn shoots until January. Between November and January, Zn shoot biomass decreased on average by 39%, and Brent geese likely consumed around 30% of November shoot biomass. Concerning rhizomes, biomass decreased by 35% and Brent geese likely consumed around 17% of November rhizome biomass. So Brent geese were probably responsible for the major part of Zn shoot biomass loss, and for half the Zn rhizome biomass loss.

As we expected, Brent geese had a significant impact on Zn shoot biomass as they consumed about 27% of September biomass between September and January. These results are in accordance with other studies: Mahéo and Denis (1987) found 30 to 40% for the whole winter in the same study area, Madsen (1988) found 30% in early December consumed by all waterfowl species.

Concerning other bird species consuming Zn shoots in our study area, our results strongly suggest that they had a negligible role in Zn shoot depletion. Consequently, they were not a major cause of the reduction of Brent geese food resource.

Relationship between Zn abundance and Brent geese grazing pressure (GP)

We tested for a relationship between Zn biomass and GP exerted by Brent geese the same month, three times during our study period: at the beginning in September, in the middle in November and at the end in January. In September we found no significant relationship, in November we found a significant positive relationship only with Zn shoot biomass, and in January we found a significant positive relationship only with Zn rhizome biomass. The result for September is in accordance with what we suspected in the first part of the discussion, which was Brent geese were not limited by food in early autumn. Food abundance is therefore unlikely to be the factor determining site choice, and other factors like for example human avoidance might have been of greater importance. Another reason for the absence of relationship could have been a decrease in intake rate at high Zn biomasses, like Bos et al. (2004) found in marsh habitats in the Netherlands, which would suggest a dome-shaped functional response. However, the mechanisms behind a dome-shaped functional response can be explained in tall swards, in relation to the dilution of green parts with plant growth (Durant et al. 2003), but this is less likely for *Zostera sp.* as the senescent parts of the plant are progressively washed by the tide. Accordingly, the few functional responses available for *Zostera noltii* are either linear or asymptotic (Percival & Evans 1997;Pettifor et al. 2000). The results for November and January are also in accordance with our initial hypothesis that food might have become limiting between November and January. The fact that the significant relationship was with Zn shoots in November and with Zn rhizomes

in January supports the assumption that Brent geese fed firstly on shoots and secondly on rhizomes. This is also in accordance with the results found by Madsen (Madsen 1988). Mathers and Mongtomery (1996) found that Brent geese dug for rhizomes before shoots were depleted, but in their study area Zn shoot quality were lower than in other areas, as found also by Inger et al. (2006).

Comparing the proportion of Zn shoots possibly consumed by Brent geese and Zn shoot biomass in November, we found a significant negative correlation. This suggests that poor sites were overused and best sites underused. This is what we expected with high levels of interference. Other causes than high interference can however explain this pattern, like for example imperfect knowledge of resources profitability and travel time between sites (Gray & Kennedy 1994;Kennedy & Gray 1993;Milinski 1994). Nevertheless, in our situation, individuals can be considered free to move as the distances between sites are short, which allows them to also have a quasi-perfect knowledge of their environment. Indeed the birds can move throughout all eight sites in less than an hour. Recently, Jackson et al. (2004) have shown that simple random movements between sites can also explain this pattern. Yet, the correlation between the proportion consumed and Zn biomass was not significant anymore in January, with Zn rhizome biomass. In the case of random movements we would have expected the negative correlation to remain significant in January. Consequently, in the framework of the ideal free distribution, this absence of a significant negative correlation could be linked to lower levels of interference. What could be the reason for lower levels of interference? In January, we found that food was most likely limiting, and Brent geese distributed themselves between sites in relation to rhizome biomass. A decrease in interference levels could be due to a decrease in general aggressiveness of individuals as dominance hierarchy could be stabilised, as found on Oleron island, further south on the French coast (Poisbleau 2005). Alternatively, it is possible that Brent geese being less numerous (means of the three years ± SD on the eight Zn beds: 4,757 ± 1,217 in November and 1,205 ± 614

in January), interactions between individuals were less frequent, hence interference levels decreased. These changes in interference levels could also be due to the type of food resource. Indeed, extracting rhizomes from the mud is very different from grazing shoots. So, changes in feeding behaviour could also have led to a decrease in levels of interference (Stillman et al. 2002). These three hypotheses are not mutually exclusive. Nonetheless, further data and analyses are needed to go deeper into this question.

The overall grazing pressure potentially supported by a wintering area is usually studied in relation to the number of consumers arriving in early autumn or/and remaining in late winter. However, we have highlighted here that environmental factors might be of greater influence on food resources for part of the wintering period (here at the beginning). Focusing on Brent geese, we have shown like several other studies that their distribution is linked to food resource distribution when it becomes limiting. In addition, we show that Brent geese distribution can be related to the part of the plant they consume (shoot vs rhizome) depending on the time of the wintering period, with possibly changes in interference strength. These results support the need for finer behavioural studies in the evaluation of carrying capacities of wintering sites, as already highlighted by other authors (van Gils et al. 2004;Nolet, Gyimesi, & Klassen 2006).

Acknowledgements

We are grateful to all the persons who helped in the field for collecting data. We also thank the 'Centre d'Etude et de Valorisation des Algues' for providing us with information on Zn mapping. Many thanks to C. Calenge for his advice on simulations with R, and to M. Guillemain for his comments on an earlier draft of the manuscript. Funding was by the 'Ministère de l'Environnement et du Développement Durable', 'Agence de l'Eau Loire-Bretagne' and 'Conseil Général du Morbihan'.

CHAPITRE 3: Distribution intra-herbiers des bernaches au cours du cycle tidal : importance de la lame d'eau

Article en préparation pour *Journal of Avian biology*

Dans ce troisième chapitre, nous nous sommes intéressés à la distribution et au comportement des bernaches intra-herbiers à l'échelle du cycle tidal.

Nous avons centré nos questions sur une potentielle dépendance des bernaches à la lame d'eau, ainsi que les raisons de cette dépendance. Une telle dépendance limiterait encore plus l'accès aux ressources dans le temps et l'espace, cet accès étant déjà fortement contraint par les cycles tidaux. Nous avons mis en évidence que les bernaches étaient très probablement contraintes par la lame d'eau, i.e. le linéaire de lame d'eau en contact avec les ressources prédisait mieux le nombre de bernaches que la surface exondée de *Z. noltii* au même instant, que les ressources soient ou non limitantes. Nous désirions également déterminer si cette relation à la lame d'eau était plutôt liée à des contraintes pour l'acquisition des ressources, e.g. minimiser l'ingestion de particules non digestibles, ou plutôt un comportement de type anti-prédateur, la pleine mer étant considérée comme une zone refuge. La proportion de bernaches en alimentation augmentant avec la longueur de lame d'eau en contact avec *Z. noltii*, et la distance à la lame d'eau ne diminuant pas avec l'augmentation du risque perçu par les bernaches, nous en avons déduit que cette relation à la lame d'eau devait être principalement liée à l'acquisition des ressources. Cependant, l'aspect 'zone refuge' n'était pas exclu pour autant, dans la mesure où la proportion de bernaches en vigilance augmentait avec l'éloignement de la lame d'eau. Le facteur majeur semblant éloigner les bernaches de la lame d'eau était leur densité par mètre de lame d'eau en contact avec *Z. noltii*, elle-même corrélée positivement avec le niveau d'interférence. A cette échelle plus fine intra-herbier et du cycle tidal, il semblerait que les ressources jouent à nouveau un rôle majeur, devançant les activités humaines. Ces dernières n'auraient cependant pas non plus une influence négligeable.

Brent geese and tide edge: a tight relationship

Diane Desmonts, Coraline Moreau and Hervé Fritz

Introduction

Wintering birds feeding on tidal areas are known to face important constraints on food accessibility. Indeed, food is available to them for only few hours a day, during which they have to maximise their intake, in order to reach their daily energetic requirements. Moreover, even when feeding zones are exposed, consumers may not feed on all available food. For example, some shorebird species have been found to prefer areas within one meter from the tide edge whereas other prefer drier substrate more than one meter from the tide edge (Colwell & Landrum 1993). At Humboldt Bay, avocets *Recurvirostra americana* usually feed within 100 m of the tide edge and preferentially in or on the edge of channels (Evans & Harris 1994). Wildfowl is also concerned by such preferences. Indeed, wigeon *Anas penelope* has been shown to prefer feeding next to the tide edge on several occasions (Fox 1996;Percival, Sutherland, & Evans 1998;Percival, Sutherland, & Evans 1996). Two major explanations were given: one was linked to predation risk and the other to food resource acquisition. First, Mayhew & Houston (1989) suggested that feeding close to water was primarily an anti-predator behaviour rather than a requirement for drinking and bathing. Indeed, they found that wigeons went back to water when any danger or disturbance occurred. Second, Fox (1996) showed, using a model wigeon bill, a potential increased efficiency of wigeon harvesting floating *Zostera* compared with leaves lying on the mud surface. Another study on wildfowl, this time on mallard *Anas platyrhynchos*, showed that feeding next to water was necessary to minimize the ingestion of indigestible particles (Guillemain, Corbin, & Fritz 1999). Considering these explanations, what was called preferences of birds feeding on tidal flats appears to be more constraints than preferences. If so, this would mean even more restricted feeding time and space.

More than a third of the world population of dark-bellied Brent goose *Branta bernicla bernicla* winters on the French Atlantic coast, where the Gulf of Morbihan

(South Brittany) is the fourth major site. There, Brent geese nearly exclusively feed on *Zostera spp* on the foreshore, particularly on *Z. noltii* which is more or less exposed about eight hours around low tide, so have to cope with tidal cycles. Like wigeon, they have been found to feed on the tide edge where possible (Percival, Sutherland, & Evans 1998). However, it is not well-known whether they really depend on tide edge, and why.

In this paper, we test the hypothesis of a tight relationship between Brent geese and tide edge, and aim at finding out whether it is related to food acquisition or/and to an anti-predator behaviour. As feeding is the essential activity during wintering, we obviously expect a positive relationship between food abundance and the number of Brent geese. After having verified it, we predict that the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed better explains the number of geese than the total area of exposed *Z. noltii* at the same time. Then, in case of relationship related to food acquisition, we expect a positive relationship between the proportion of geese feeding and the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed. In case of an anti-predator behaviour, distance to tide edge should decrease with increasing potential disturbance, and proportion of geese being vigilant should increase with increasing distance to tide edge. We finally ask which factors could modify the distance between geese and tide edge. We predict that: distance should increase with food depletion, i.e. with decreasing food abundance, and distance should increase with increasing number of geese per meter of tide edge. Indeed, for these two predictions, the relative decrease in food availability per individual and per unit time lead them to adopt a suboptimal feeding location to maintain a satisfactory intake and reduce the level of interference.

Methods

Study area and data collection

The Gulf of Morbihan (South Brittany, France; 47°34'N, 2°45'W; Fig. 12) is an almost fully enclosed sea area of 11,500 ha, connected with the Atlantic ocean by a narrow channel (Mahéo 1976). Eight study sites were selected, corresponding to eight *Z. noltii* beds visited by Brent geese and mapped by integrating aerial photographs in a Geographic Information System (ArcView GIS, Fig. 12).

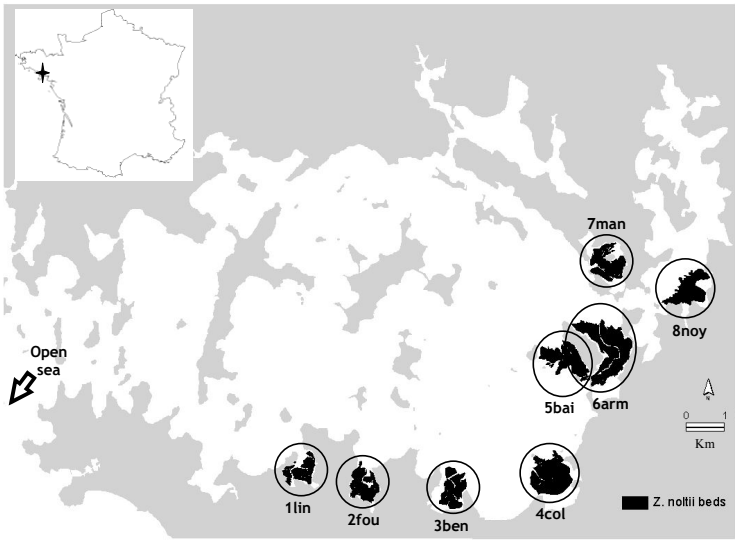


Figure 12: The Gulf of Morbihan with the eight study sites.

We sampled *Z. noltii* beds every month from October to March on the four sites in the East (5bai, 6arm, 7man and 8noy) and in November, January and March on the four sites in the South (1lin, 2fou, 3ben and 4col). For each sampling session on each *Z. noltii* bed, five positions were randomly determined with a GIS. We reached these positions at rising tide with an inflatable boat and a Global Positioning System. Per position, we collected two samples measuring 15x15 cm and 10 cm in depth, including both *Z. noltii* shoots and rhizomes. So for each sampling session we obtained 10 samples by *Z. noltii* bed. Samples were frozen, and later sorted out in the lab. Live shoots, rhizomes and roots were dried at 60°C during 48h, and then weighed, providing a measure of above- and belowground

dry biomasses per m². Two samples of sediment per site were also collected to determine whether it was pure mud or not.

Each study site was divided in virtual cells of 150x150m, and all data were integrated in a GIS (Fig. 13).

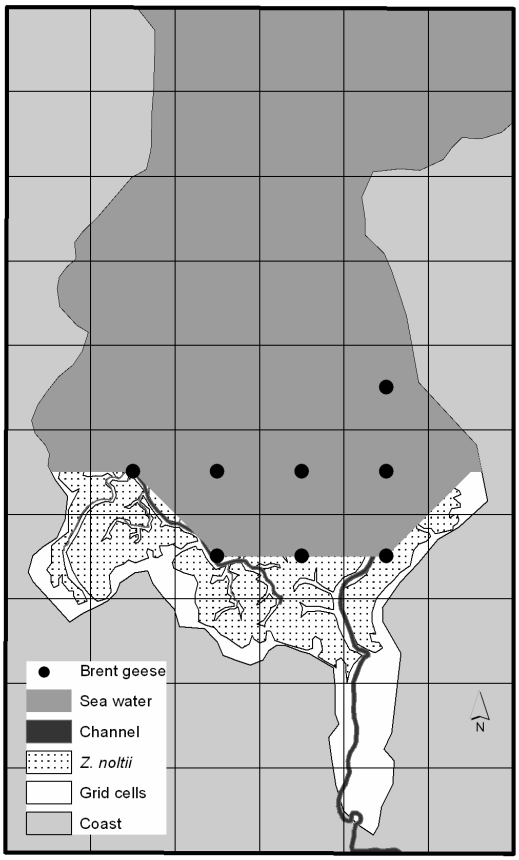


Figure 13: Map of the study site 2lin at falling tide. Cells with Brent geese are repaired by a point in the centre of the cell.

Data were collected from October to March during two successive winters (2004-2005 and 2005-2006), twice a month by site and during six hours around low tide (-4h to –1h and +1 to +4h). We did not collect data when the tide was at its lowest because most of them were away from *Z. noltii* beds. Every 30mn, we recorded:

- the position of tide edge
- the number, position and behaviour of Brent geese; number feeding, number vigilant and number involved in agonistic behaviour where of interest for this study (other behaviours were recorded but not used for the analyses)

- the type, number and position of potentially disturbing events, i.e. all human activities (including dogs), birds of prey and flying herons (which make Brent geese flying in about 90% of cases, pers.obs.).

Data processing

Integrating all data in a GIS allowed us to obtain, every 30mn during the six hours of survey (i.e. 14 times per tidal cycle):

- the area of *Z. noltii* bed exposed
- the length of tide edge crossing each *Z. noltii* bed
- the mean distance between Brent geese and tide edge and between Brent geese and the closest channel

Statistical analyses

For statistical analyses, we kept only data for which there was at least one Brent goose on the site (n = 2,079).

We first verified there was a positive relationship between the number of Brent geese and *Z. noltii* biomass ($g.m^{-2}$) on the data for which we had information on food biomass (n = 1,461). We performed a mixed-effects model with the number of geese, log transformed to normalize the distribution (lnNG), as a dependent variable, the biomass of *Z. noltii* (ZB) as a fixed effect, and month nested in year and in site was included in the model as random effects.

To test whether the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed (LTE) better explained the number of geese than the area of exposed *Z. noltii* (SURF) at the same time, we performed mixed-effects models with lnNG as a dependent variable. The fixed effects were LTE, SURF and a factor, TIDE, with two values (F and R) to account for differences between falling and rising tide. To account for sampling bias, month nested in year and in site was included in the model as

random effects. We ran the full model first and then performed a manual backward stepwise selection of the parameters, based on their significance (kept when $P < 0.05$). We used this method for all the subsequent mixed-effects models we performed.

To look for a relationship linked with food acquisition, we tested whether there was a positive relationship between LTE and the proportion of geese feeding (pFEED) by performing a mixed-effect model, with pFEED arcsine transformed as a dependent variable. LTE and TIDE were included as fixed effects, and month nested in year and in site as random effects.

To look for a relationship linked with an anti-predator behaviour, we focused on the distance between Brent geese and tide edge. Because channels could also provide water nearness, we first wondered whether distance to channels decreased when distance to tide edge increased, i.e. we tested for a significant negative relationship between them. For that, we performed a mixed-effects model with a negative binomial distribution, with distance to the closest channel (DCH) as a dependent variable, distance to tide edge (DTE) as a fixed effect and month nested in year and in site as random effects. If the relationship was significant, we included DCH in the analyses each time we used DTE as a dependent variable. We used the number of cells containing a potentially disturbing event (NCDE) as a measure of potential disturbance intensity. To test whether distance to tide edge decreased with increasing potential disturbance, we performed a mixed-effects model with a negative binomial distribution, with DTE as a dependent variable, NCDE, DCH and TIDE as fixed effects, and month nested in year and in site as random effects. Then, to test for a positive relationship between the proportion of vigilance behaviour (pVIGI) and DTE, we performed a mixed-effects model with pVIGI arcsine transformed as a dependent variable, DTE, NCDE (we of course expected a positive relationship between pVIGI and NCDE) and TIDE as fixed effects, and month nested in year and in site as random effects.

Lastly, to determine which factors could modify the distance between Brent geese and tide edge, we performed mixed-effects models with a negative binomial distribution and with DTE as a dependent variable. We included as fixed effects the biomass density of *Z. noltii* (ZB), the number of geese per meter of tide edge crossing a *Z. noltii* bed (LDG), TIDE and DCH, and month nested in year and in site as random effects. Like for all other models, we first fitted the full model and performed a manual backward stepwise selection of the parameters, based on their significance (kept when $P < 0.05$). To test our hypothesis that moving away from tide edge was, at least partly, to minimize the level of interference, we looked for a positive relationship between the proportion of individuals involved in agonistic behaviour (pAGO) and LDG. We performed a mixed-effects model with pAGO as a dependent variable, LDG as a fixed effect, and month nested in year and in site as random effects.

All statistical analyses were performed using R 2.2.1 (R Development Core Team 2003).

Results

We found a significant positive relationship between ZB and lnNG (coefficient value = 0.018, $t = 8.58$, $P < 0.001$): the number of geese increased significantly with increasing *Z. noltii* biomass.

Relationship between tide edge and Brent geese

The final model contained LTE and TIDE, without interaction (Table 5): the number of geese increased significantly with increasing length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed and there were significantly less geese at rising tide than at falling tide (Fig. 14), but the relationship between the number of geese and LTE was the same at falling and rising tide. There was no significant relationship between the number of geese and the area of exposed *Z. noltii*.

Table 5: Results of a mixed-effects model on number of geese with month nested in year and in site as random variables and tide (TIDE) and the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed (LTE) as fixed effects.

	Coefficient value [for Ln(number of geese)]	**SE**	**df**	**t**	**P**
Intercept	4.63	0.06	2076	79.31	< 0.001
LTE	$3x10^{-4}$	$0.63x10^{-4}$	2076	4.73	< 0.001
TIDE (R compared to F)	- 0.41	0.07	2076	- 5.91	< 0.001

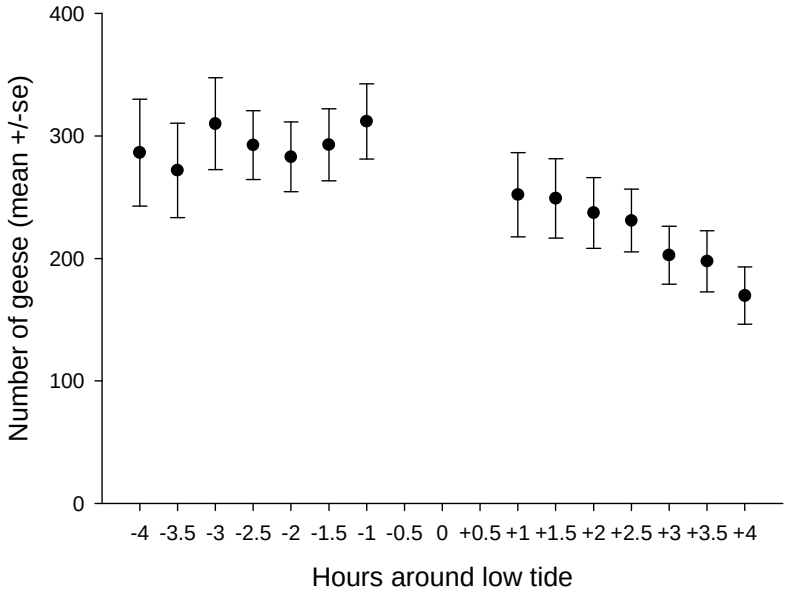


Figure 14: Number of geese per hour around low tide.

Linked with food acquisition?

The proportion of geese feeding increased significantly with increasing LTE, and there was no significant difference between falling and rising tide (Table 6, Fig. 15).

Table 6: Results of a mixed-effects model on the proportion of geese feeding, with month nested in year and in site as random variables and the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed (LTE) as a fixed effect

	Coefficient value [for pFEED arcsine transformed]	**SE**	**df**	**t**	**P**
Intercept	49.26	0.71	2072	56.65	< 0.001
LTE	5.2×10^{-3}	9.3×10^{-4}	2072	5.56	< 0.001

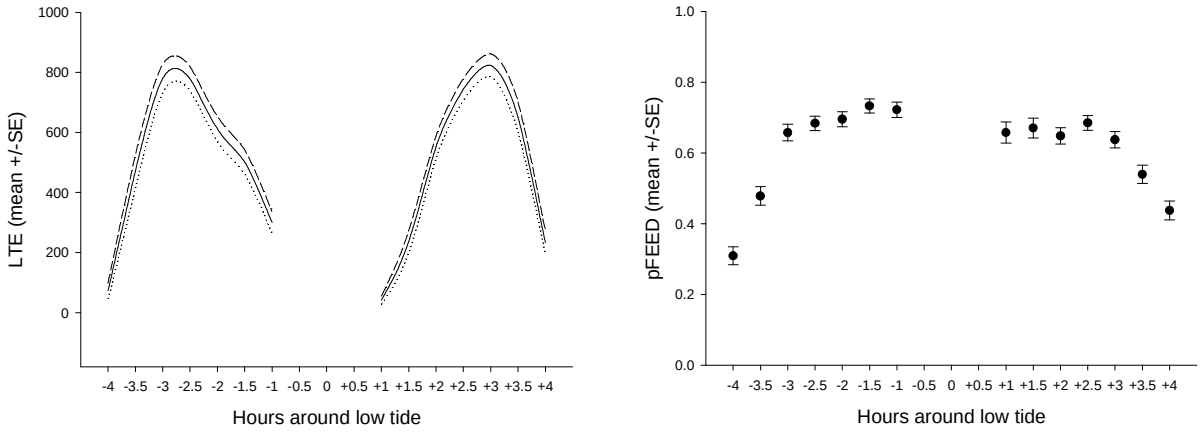


Figure 15: Per hour around low tide: a) length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed (LTE) and b) proportion of geese feeding (pFEED).

Linked with an anti-predator behaviour?

We found a significant negative relationship between DTE and DCH (coefficient value = -2.6×10^{-4}, t = -3.1, P = 0.002). However, the relationship was weak: distance to closest channel decreased 50 times less than the increase in distance to tide edge, e.g. when geese moved away from tide edge from 0 to 500 meters, they got closer to a channel from 75 to 65 meters. Nevertheless, we

included DCH in all subsequent full models when DTE was the dependent variable.

Concerning a potential anti-predator behaviour, the final model contained NCDE, DCH and the interaction between them (Table 7). However, NCDE alone was not significant (Fig 16), only its interaction with DCH was, and positive. It meant that with a higher number of cells with a potential disturbing event, the distance to tide edge decreased less with increasing distance to the closest channel. This was the opposite as what would have been expected if increasing potential disturbing events led geese to get closer to water.

Table 7: Results of a mixed-effects model on the distance to tide edge, with month nested in year and in site as random variables and the number of potentially disturbing events (NCDE), the distance to closest channel (DCH) and the interaction between them (NCDE:DCH) as fixed effects.

	Coefficient value	**SE**	**df**	**t**	**P**
Intercept	4.79	0.090	2058	50.64	< 0.001
NCDE	1.8×10^{-3}	0.045	2058	0.04	0.97
DCH	-4.4×10^{-3}	0.001	2058	- 4.12	< 0.001
NCDE:DCH	8×10^{-4}	4×10^{-4}	2058	2.02	0.04

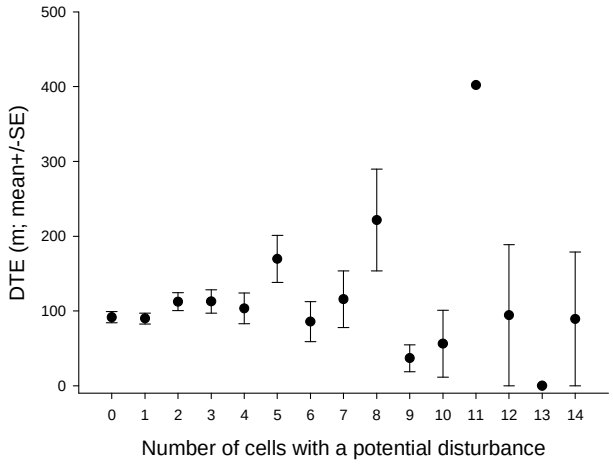


Figure 16: Mean distance (± SE) between Brent geese and tide edge per number of cells with a potentially disturbing event.

For the proportion of birds being vigilant, the final model contained DTE, NCDE and TIDE (Table 8).There were less geese vigilant at rising than at falling tide, and vigilance increased with both distance to tide edge and number of cells with a potential disturbing event. However, as the interaction between those two parameters was not significant, pVIGI did not increase more with DTE when there where more potential disturbing events. The relationship between pVIGI and DTE remained the same.

Table 8: Results of a mixed-effects model on the proportion of geese being vigilant, with month nested in year and in site as random variables and the distance to tide edge (DTE), the number of potentially disturbing events (NCDE) and tide (TIDE) as fixed effects.

	Coefficient value [for pVIGI arcsine transformed]	**SE**	**df**	**t**	**P**
Intercept	5.56	0.25	2055	22.40	< 0.001
DTE	1.8×10^{-3}	7.7×10^{-4}	2055	2.33	0.02
NCDE	4.25	0.09	2055	4.86	< 0.001
TIDE (R compared to F)	- 1.43	0.31	2055	- 4.65	< 0.001

Factors influencing distance to tide edge

The final model contained ZB, LDG and TIDE, without any significant interaction (Table 9). The distance to tide edge was shorter at rising than at falling tide, and increased with the number of geese per meter of tide edge and with *Z. noltii* biomass.

Table 9: Results of a mixed-effects model on the distance to tide edge, with month nested in year and in site as random variables and the biomass of Z. noltii (ZB), the number of geese per meter of tide edge (LDG) and tide (TIDE) as fixed effects.

	Coefficient value	SE	df	t	P
Intercept	3.94	0.11	872	33.39	< 0.001
ZB	0.01	$3x10^{-3}$	872	4.13	< 0.001
LDG	0.09	0.03	872	2.76	0.006
TIDE (R compared to F)	- 0.31	0.12	872	- 2.66	0.008

For the last analysis, we found that the proportion of geese involved in agonistic behaviour increased significantly with the number of geese per meter of tide edge crossing a *Z. noltii* bed (coefficient value = 0.36, t = 4.89, P < 0.001). This was in accordance with our hypothesis that moving away from tide edge when the number of geese per meter of tide edge increased was, at least partly, to minimize interference.

Discussion

As expected we find a positive relationship between the number of geese and food abundance; and because the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed better explains the number of Brent geese than the area of exposed *Z. noltii* at the same time, we can assume that, most probably, Brent geese are fairly dependent on tide edge. Moreover, personal observations during three following winters emphasize these results as Brent geese were always seen to follow tide edge movements. The fact that the proportion of geese feeding increases with the length of tide edge crossing a *Z. noltii* bed indicates there may be a link with food

acquisition. Guillemain et al. (1999) have found the same kind of results for mallards feeding on terrestrial land: they fed only in a narrow strip of vegetation around the waterbodies and did frequent walking trips to the water. So it seemed to be more important that feeding sites possessed waterbodies with great length of banks and food resources around within few meters, than large areas of food resources far away from water. In our study, Brent geese, like wigeons, could have an increased efficiency while harvesting floating leaves compared with leaves lying on the mud surface (Fox, 1996). This increase in efficiency could be related to reduced ingestion of indigestible particles, like Guillemain et al. (1999) have found for mallards. The fact that it is sea water and though salty might of course cause no trouble to Brent goose, the 'most marine of all the geese', which has been shown to possess nasal glands with relatively high metabolic mass-specific weight (Stahl, Bos, & Loonen 2002). Brent geese are particularly concerned by the 'risk' of absorbing indigestible particles because they also consume rhizomes and roots of *Z. noltii* by mud-digging (Fox 1996;Mathers, Montgomery, & Portig 1998;Percival, Sutherland, & Evans 1996). So the need of water nearness to wash off these indigestible particles could be of great importance for Brent geese. It could be particularly true in the gulf of Morbihan as we found that the sediment of all the eight *Z. noltii* beds of survey was pure mud (unpublished data) and then particularly sticky. This leads us to think about the reason why there are fewer geese at rising than at falling tide. The first hypothesis would be they have had enough for the day during falling tide. However, relying on previous studies it does not seem likely. Another hypothesis could be that at rising tide there is higher suspension of substrate than at falling tide, increasing the probability of absorbing indigestible particles, and so decreasing too much the efficiency of some individuals. Nevertheless, far more data and analyses are needed to test this hypothesis. If looking at the mean distance to tide edge, which is a little less than 100 meters, one could argue that it is relatively far from tide edge. However, the foreshore in the gulf of Morbihan is

very flat, and then there might be a film of water remaining. Indeed, Fox (1996) has shown that the standing crop of *Zostera* traps water about 20-30 min after tidal recession. So we can fairly assume that enough water remains for Brent geese.

Brent geese do not move closer to tide edge when potentially disturbing events increase, so this proximity to tide edge does not seem to be an anti-predator behaviour. However, the proportion of geese in vigilance increases with increasing distance to tide edge. It also increases with increasing number of cells with a potentially disturbing event, confirming that our measure of potential disturbance was appropriated. So water is likely to be considered as a refuge place, but maybe the geese are not frightened enough by these events to stay closer to water. Another explanation could be they have no choice if they want to meet their daily energetic requirements. Further studies are though necessary to go deeply into this question.

When focusing on the factors influencing the distance to tide edge, we find that it increases with food abundance and with the number of geese per meter of tide edge, i.e. with 'linear density' of geese. The increase with food abundance is the opposite of our prediction which was that geese should have to move away from tide edge with food depletion. Nevertheless, taking into account that Brent geese are more numerous when food is more abundant, it looks logical: geese may have to move away from tide edge when the 'linear density' becomes too important, in order to minimize interference. This hypothesis is emphasized by the positive relationship we find between the proportion of geese involved in agonistic behaviour and the number of geese per meter of tide edge.

CHAPITRE 4: Réponse comportementale des bernaches aux activités humaines: estimation du coût énergétique potentiel

Article en préparation pour *Journal of Applied Ecology*

Après avoir étudié les relations entre les bernaches et *Z. noltii* à différentes échelles spatiales et temporelles afin de mieux comprendre le fonctionnement du système, nous avons voulu mesurer plus précisément, quantifier, la réponse des bernaches aux activités humaines, pour ensuite intégrer ces résultats dans la relation bernaches-*Z. noltii*.

Dans ce quatrième chapitre, nous nous sommes donc intéressés à la réponse instantanée des bernaches aux différentes activités humaines. Nous avons en premier lieu montré que des caractéristiques générales des activités humaines (e.g. forme, bruit, visibilité) et la position, i.e. sur l'estran ou non, expliquaient au minimum aussi bien la réponse comportementale que le détail des activités (e.g. pêcheur à pied, vélo, bateau à moteur, voiture, bateau sans moteur…). Nous avons ensuite construit un indicateur pour quantifier la potentielle dépense énergétique associée à telle ou telle catégorie d'activité humaine. Nous avons utilisé pour cela un BMR moyen pour une bernache, puis cherché dans la littérature les dépenses énergétiques (en nombre de fois le BMR) associées à tel ou tel type de comportement (i.e. vigilance, marche, nage, vol). Nous avons ensuite déterminé les équations des probabilités (en tenant compte de la taille du groupe de bernaches et de la distance à l'activité humaine) de réaction, de vigilance, de déplacement à terre, d'envol avec retour sur le site et d'envol sans retour. En associant ces probabilités aux coûts énergétiques, nous avons obtenu ce que nous avons nommé le « coût potentiel énergétique » (PEC), auquel est exposée une bernache 'moyenne' face à une catégorie d'activité humaine, en fonction de la taille du groupe de bernaches et de la distance à l'activité humaine. Le PEC serait beaucoup plus élevé pour des distances inférieures à 200 mètres, pour des activités humaines se trouvant sur l'estran, et pour des groupes de bernaches plus grands.

Potential Energy Cost induced by human activities to wintering Brent geese: a tool for a simple categorisation of disturbance impact

Diane Desmonts, Raffaele Gambino and Hervé Fritz

Introduction

Human activities on the coastal zone are still thriving and being more and more diverse. As they largely encroach on natural habitats for wildlife, they can have adverse effects on them, the worst being destruction (Burton et al. 2002). They can thus lead to dramatic consequences for animal populations, by for example decreasing the availability of breeding and/or wintering sites (Burton et al. 2006;Schekkerman, Meininger, & Meire 1994). When not destroying animals' resources or directly killing animals, human activities can have adverse effects on animals by being perceived as a predation risk (Frid & Dill 2002;Beale & Monaghan 2004b). This is usually called disturbance, and several studies have shown that disturbance could lead to behaviours which ultimately have negative effects on populations (West et al. 2002). Consequently, even if the strength of behavioural responses to human activities may not reflect the population consequences of disturbance (Gill, Norris, & Sutherland 2001b;Beale & Monaghan 2004a), knowing whether a particular human activity never, sometimes or always induces responses, and to what extent, can still be of great interest when taking conservation/management decisions. Indeed, even if involving only individuals that can afford them (i.e. that are in 'good condition') as stated by Beale & Monaghan (2004), changes in behaviour indicate that the human activity considered can have disruptive effects. If this activity induces important changes (e.g. flying away) in most of individuals and most of the time, it is fair to consider that, for a given group of individuals, it is more disruptive than one involving fewer individuals, in vigilance, and less often. Because human activities on the coastal zone become more and more numerous and diverse, it would be useful from a management and conservation point of view to categorise and then group them into classes, defined by general characteristics leading to similar behavioural response from the birds.

We studied the behavioural response to human activities of wintering dark-bellied Brent geese *Branta bernicla bernicla* feeding on the dwarf eelgrass *Zostera noltii* in the Gulf of Morbihan (NW France). More than a third of the world population of this species winters along the French Atlantic coast, the Gulf of Morbihan being the fourth major French site. However, this site was the first French site about 35 years ago (Mahéo 1976). This decrease in wintering Brent geese was most probably due to a combination of a decrease in food resource and an increase in human activities, professional as well as recreational (ref). One great advantage of this simple consumer-resource system is that foraging efficiency of birds is not affected by different functional responses or food quality associated with different resources. Most of the resource acquisition constraints are related with changes in food abundance and intra-specific competition. It provides a simpler framework in which to assess the additional costs that would be caused by human disturbance for the wintering birds, hence also makes it easier to categorise the human activities in terms of behavioural responses and energetic costs.

In this paper, we aimed first at grouping human activities (HA) in broad categories. We expected general characteristics such as having human shape, being noisy or not, being visible or not, and being on the foreshore (i.e. directly on the mudflats) or not (i.e. on the coast or in the air), to predict Brent geese behavioural responses as well as (or even better than) detailed types of HA (e.g. shell harvesters, oyster farmers, walkers, hunters, bicycles, planes, etc...). We took into account both the distance between geese and HA and the number of geese in our analyses to categorise HA. Second, we aimed at estimating the potential energy expenditure for an average bird when exposed to a given HA category, still accounting for the distance to it and the number of geese in the flock. This would be useful in setting a hierarchy of possible disturbance sources based on possible energy costs to the birds, which was the main aim of our study. Our results will be useful to explore mechanism behind behavioural responses and

population responses to environmental changes associated with human activities. However, they cannot be used to infer fitness costs, as these depend on trade-offs at the individual level, incorporating the benefits associated with the sites used as well as the individual state.

Materials and methods

Study area and data collection

The Gulf of Morbihan (South Brittany, France; 47°34'N, 2°45'W; Fig. 17) is an almost fully enclosed sea area of 11,500 ha, connected with the Atlantic ocean by a narrow channel (Mahéo 1976).

Eight study sites, corresponding to eight *Z. noltii* beds visited by Brent geese, were selected in order to cover all types of HA. Each study site was divided in virtual cells of 150x150m, and all data were integrated in a Geographic Information System (Fig. 17).

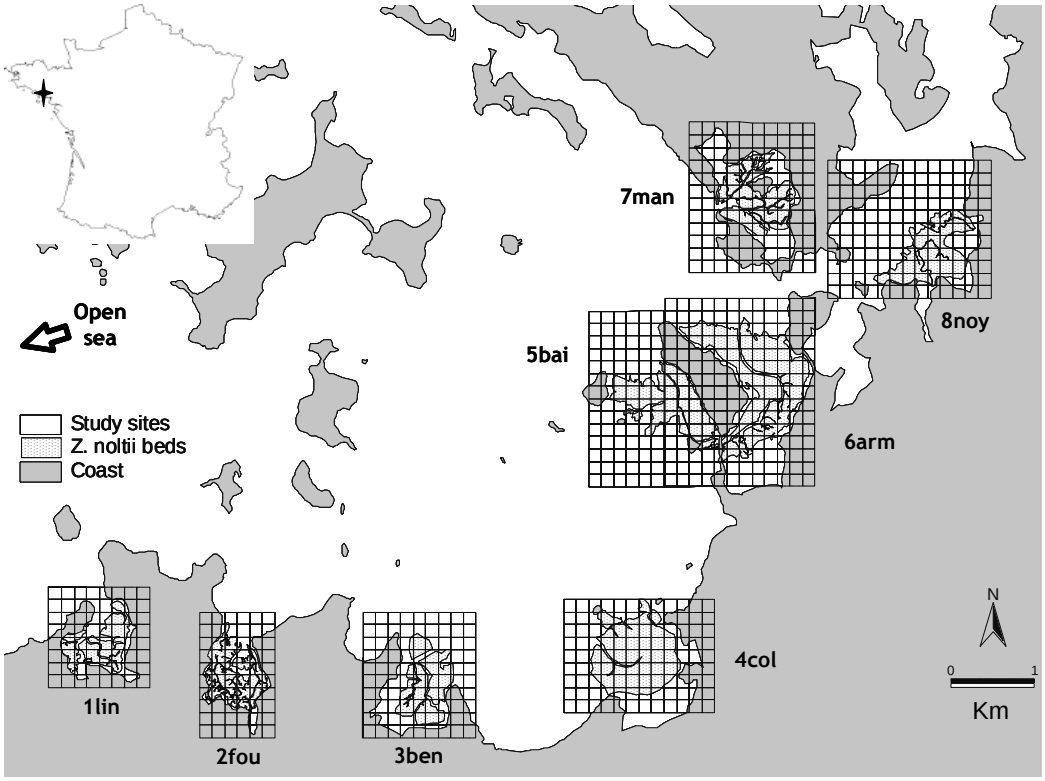


Figure 17: Map of the Gulf of Morbihan with the eight study sites

Data were collected from October to March during three successive winters (2003-2004; 2004-2005 and 2005-2006), twice a month by site and during six hours around low tide (-4h to -1h and +1 to +4h). We did not collect data when the tide was at its lowest because most of the geese were away from Zn beds. Behavioural responses of Brent geese to HA were recorded on four sites simultaneously (1lin, 2fou, 3ben and 4col on the one hand; 5bai, 6arm, 7man and 8noy on the other hand) by four observers, positioned far enough from the geese so that they were not disturbed by their presence (observers arrived at early falling tide, before Brent geese arrival, were partly hidden and did not move). For each HA occurring and noticed by the observer (afterwards named 'observation'), the following information was recorded:

- for a given flock of geese, cell position, number with no change in behaviour, number and average time (in seconds) of alert ('vigilance'), walking or swimming ('move'), and flying ('fly'). To obtain a flight duration for the geese flying but not landing back on the same site, we calculated the distance to the nearest *Z. noltii* bed and applied a flight speed of $18 m.s^{-1}$, based on values found by Green and Alerstam (Green & Alerstam 2000). Then to end with only one flight duration, we calculated an average value weighed by the numbers of geese in each group (i.e. flying and landing back and flying but not landing back).
- type and cell position of HA, and so the distance between Brent geese and HA. Nine types of HA were recorded: 'bicycle', 'car', 'dog', 'gunshot', 'human', 'motorbike', 'motorboat', 'plane' (the position was the cell over which was the plane and the distance was calculated using Pythagorus' theorem), 'silent boat'.

For the analyses, we only retained observations related to a single type of HA.

We considered that not all HA occurring during these six hours could be recorded, as an observer alone could not maintain his attention to its best all

along. So to estimate the frequency of HA, in addition to the observations described above, we performed scan sampling, i.e. recorded all HA, 30mn a day, regularly spread over the six hours.

Behavioural responses

For each observation (n = 1196) we considered there was a significant reaction when a change in behaviour was recorded for at least 25% of the flock.

When there was a reaction (n = 288), we assigned to the flock the response adopted by the major part of the flock (which was less than 50% only 42 times). We then obtained, 80 cases of 'vigilance', 70 of 'move', and 138 of 'fly'.

Grouping human activities

We defined four classes of HA with more general characteristics than detailed types:

- lb: 'living being', which contained humans and dogs
- sv: 'silent vehicle', which contained bicycles and silent boats
- nv: 'noisy vehicle', which contained cars, motorbikes and motorboats
- dn: 'diffuse noise', which contained gunshots and planes.

We added an information on position: 'being on the foreshore', with to possibilities, yes (F) or no (NF). As two sites (5bai and 6arm, Fig.17) were around an island with a road prone to flooding, bicycles, cars and motorbikes could also be seen on the foreshore. So, except for 'diffuse noise' (only 4% of F), all the classes presented an equilibrium between the two positions. We thus obtained eight broad categories to compare to the nine types of HA recorded.

For the probability of reaction and each behavioural response ('vigilance', 'move', 'fly'), we performed three mixed-effects models with binomial distribution, fitted by Maximum Likelihood:

- one with the nine types of HA
- one with the four classes (lb, sv, nv and dn) only, to test if the class alone was sufficient
- one with the four classes (lb, sv, nv and dn) and two positions (F and NF).

The dependent variable was the geese response, encoded with 0 and 1, so the result of the model was the probability of recording a given response, depending on different parameters. We included as random effects the month nested in year and in site. The fixed effects were type of HA or class and position of HA, flock size (i.e. number of geese) and distance between geese and HA, and were included in the models as follows:

HA type + distance * number of geese (A)

HA class + distance * number of geese (B)

HA class + position + distance * number of geese (C)

For the probability of reaction and each behavioural response we compared the three models using Akaike's Information Criterion (AIC). We considered that models differed when $\Delta AIC > 5$, the best model being the one with the smallest AIC (Burnham & Anderson 2002).

Estimation of potential energy cost (PEC)

To estimate the PEC incurred by an average individual in a given situation, we decided to combine the reaction probability with the probabilities of the different behavioural responses, the time of the responses and associated energy expenditure expressed as multiples of Basal Metabolic Rate (BMR). We chose to apply the BMR of a Brent goose weighing 1.359 kg, which was the average body mass value found by Poisbleau *et al.* (2006) in another French wintering site between 2001 and 2003. Relying on the equation of Aschoff & Pohl (in Gauthier, Bédard, & Bédard 1984), i.e. $BMR = 307 \times (\text{body weight in kg})^{0.734}$, we found a BMR of 384.5 $kJ.day^{-1}$. Based on values found in the literature (Gauthier, Bédard, &

Bédard 1984;Riddington et al. 1996;Banks & Paterson 2002;McKinney & McWilliams 2005), we decided to apply the following multiples of BMR to each category of response: 1.95 for 'vigilance', 2.55 for 'move' and 13.2 for 'fly'.

For each class of HA, we wrote an equation as follows:

$$PEC_i = P_i(react) \times [P_i(vigilance) \times T_i(vigilance) \times 1.95BMR + P_i(move) \times T_i(move) \times 2.55BMR + P_i(fly) \times T_i(fly) \times 13.2BMR] \quad eqn(G1)$$

with PEC_i being the PEC for the i class of HA in kJ, P_i the probability of occurrence of each type of response and T_i the time in seconds.

If converting the BMR in $kJ.s^{-1}$, we obtain 0.0045 $kJ.s^{-1}$ and could rewrote the equation as follows:

$$PEC_i = P_i(react) \times [0.0088 \times P_i(vigilance) \times T_i(vigilance) + 0.0115 \times P_i(move) \times T_i(move) + 0.0594 \times P_i(fly) \times T_i(fly)] \quad eqn(G2)$$

As probabilities and duration could vary depending on the number of geese, the distance between geese and HA and the HA being or not on the foreshore, we decided to express them as equations accounting for these parameters.

So, for probabilities we performed mixed-effects models with binomial distribution for each class of HA, probability of reaction and each type of response (i.e. 'vigilance', 'move', 'fly'). We included as random effects the month nested in the year and in the site. The fixed effects were the number of geese, the distance and the position (i.e. being on the foreshore or not). We retained the models for the equations by performing manual backward stepwise selections of the parameters, based on their significance (kept when $P < 0.05$). For each model selected for each type of response, we used the parameter coefficients of the fixed effects to write the equations, after having compared them to the values obtained with generalized linear models. This way we ensured that not entering the random effects in the equations (which was not possible) was not a big mistake. Because the sum of the probabilities of the three behavioural responses should

not exceed 1, we decided to deduce the third equation from the two others when necessary.

We used the same method to obtain equations for the duration, but with a quasi-Poisson distribution ('quasi' in order to account for over-dispersion).

When the position had a significant effect, we wrote two equations: one for events occurring on the foreshore (F) and one for events not occurring on the foreshore (NF). We then calculated the proportions of events occurring and not on the foreshore and accounted for that in the general equation.

Frequency of human activities

We recorded all the HA present on a site 30mn a day, regularly spread over the six hours. To have an estimation of the frequency of each class of HA, we calculated the number of times it was observed by day, and expressed it as a mean frequency of occurrence per hour, i.e. number of events per hour. We then compared the frequencies of HA by an analysis of variance and a post-hoc Tukey HSD test.

All statistical analyses were performed using R 2.2.1 (R Development Core Team 2003).

Results

Grouping human activities

For each behavioural response, the model with HA categories (i.e. classes and positions) was better, or at least as good as the model with HA types (Table10).

Table 10: Results and AIC of the mixed-effects models fitted to compare responses expressed with HA types and HA categories (i.e. classes and positions). Fixed effects of the models are as follows:

HA type + distance x number of geese (A)

HA class + distance x number of geese (B)

HA class + position + distance x number of geese (C)

	Response	Model	Residual deviance	Df	AIC
When reaction	Reaction (n = 1196)	A	990.5	1183	1017.0
		B	1053.0	1188	1069.0
		C	961.1	1187	987.1
	Vigilance (n = 288)	A	313.5	276	337.5
		B	314.1	280	330.1
		C	309.5	279	327.5
	Move (n = 288)	A	267.1	276	291.1
		B	278.3	280	294.3
		C	278.0	279	296.0
	Fly (n = 288)	A	358.3	276	382.3
		B	367.5	280	383.5
		C	360.9	279	378.9

So using general characteristics as 'living being', 'silent' or 'noisy vehicle' and 'diffuse noise', and being on the foreshore or not was more interesting than using detailed types of HA for estimating probabilities of Brent geese behavioural responses to HA. However, using only the class without information on position was not interesting as it never was the best model.

PEC estimation

As more than 50 models were fitted, only the significance of parameters from the selected models and equations corresponding are presented in the results.

Equations and constant values for all the probabilities of behavioural responses are presented in Table 11.

Reaction probability (Fig. 18)

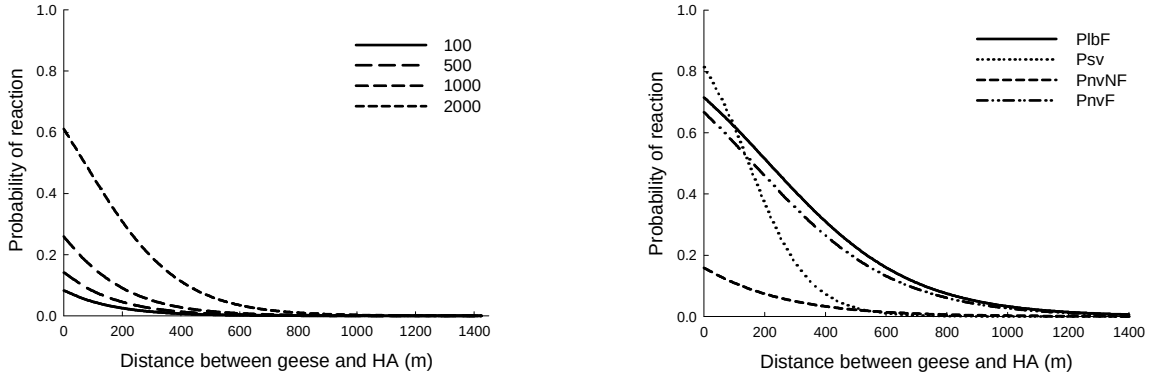


Figure 18: Reaction probability of Brent geese when A) 'living being' not on the foreshore for different numbers of geese and B) 'living being' on the foreshore (PaF), 'silent vehicle' (Pb), 'noisy vehicle' not on the foreshore (PcNF) and 'noisy vehicle' on the foreshore (PcF). For A, B, C, D and F, different curves correspond to different numbers of geese.

The probability of observing a reaction for at least 25% of the flock when the HA occurring was a 'living being' (lb) differed if the HA was on the foreshore (F) or not (NF). When NF, P_{lbNF}(react) increased with the HA activity being closer, i.e. with decreasing distance (D) between geese and HA ($z = -5.712$, $P < 0.001$) and with increasing numbers of geese, NG ($z = 2.592$, $P = 0.01$). When F, P_{lbF}(react) increased only with decreasing D ($z = -5.011$, $P < 0.001$).

For the class 'silent vehicle' (sv), P_{sv}(react) increased only with decreasing D ($z = -2.706$, $P = 0.007$). The reaction probability did not change with the number of geese NG and with the HA being on the foreshore or not.

There were two equations for the class 'noisy vehicle' (nv), but each containing only D (z = -2.428, P = 0.015 if NF and z = -5.016, P < 0.001 if F). The reaction probability was higher and increased more with decreasing D if the HA was on the foreshore than if it was not.

For the class 'diffuse noise' (dn), the reaction probability was constant as neither D nor NG had significant effects.

Vigilance probability

The probability of observing vigilance as behavioural response, P(vigilance), was constant for two out of four classes of HA: 'silent vehicle' and 'diffuse noise'. For the class 'living being', the equation was deduced from 1-[P_{lb}(move)+P_{lb}(fly)]. P_{lb}(vigilance) increased with decreasing NG. Finally, for the class 'noisy vehicle', P_{nv}(vigilance) was constant when the HA was not on the foreshore and increased with increasing D (z = 3.051, P = 0.002) and decreasing NG (z = -2.332, P = 0.02) when the HA was on the foreshore.

Move probability

The probability of observing walking or swimming as behavioural response, P(move), was constant for two classes of HA: 'silent vehicle' and 'diffuse noise'. For the class 'living being', P_{lb}(move) was constant with D and increased with decreasing NG, i.e. when there were fewer geese (z = -3.114, P = 0.002). For the class 'noisy vehicle', P_{nv}(move) was constant when the HA was not on the foreshore. When the HA was on the foreshore, P_{nvF}(move) was deduced from 1-[P_{nvF}(vigilance)+P_{nvF}(fly)].

Fly probability

The probability that geese flew off, P(fly) was constant for two classes of HA: 'silent vehicle', and 'diffuse noise' . For the class 'living being', P_{lb}(fly) increased only with increasing NG (z = 3.192, P = 0.001). Finally, for the class

'noisy vehicle', P_{nv}(fly) was constant and null when the HA was not on the foreshore. When the HA was on the foreshore, the probability of flying off, P_{nvF}(fly), increased with decreasing D ($z = -2.404$, $P = 0.016$) and with increasing NG ($z = 3.185$, $P = 0.001$).

Table11: Equations, or constant values, of probabilities for reaction and behavioural responses, depending on flock size (NG) and distance of HA (D)

Class of HA	Position	Probalilities			
		P(react)	*P*(vigilance)	*P*(move)	*P*(fly)
'living being' (lb)	NF	$\frac{1}{1+12.7994\exp(0.0063D - 0.0015NG)}$	$\frac{13.956\exp(0.0021\,NG) - 1}{[1+7.1757\exp(0.0054NG)]x[1+1.9449\exp(-0.0033NG)]}$	$\frac{1}{1+7.1757\exp(0.0054NG)}$	$\frac{1}{1+1.9449\exp(-0.0033\,NG)}$
	F	$\frac{1}{1+0.3981\exp(0.0043D)}$			
'silent vehicle' (sv)		$\frac{1}{1+0.2274\exp(0.0101D)}$	0.20	0.20	0.60
'noisy vehicle' (nv)	NF	$\frac{1}{1+5.3079\exp(0.0043D)}$	0.64	0.36	0.00
	F	$\frac{1}{1+0.4984\exp(0.0043D)}$	$\frac{1}{1+4.9968\exp(-0.0057D + 0.0078NG)}$	$\frac{4.8584\exp(-0.0015D + 0.0003NG) - 1}{[1+4.9968\exp(-0.0057D + 0.0078NG)]x[1+0.9723\exp(0.0042D - 0.0075NG)]}$	$\frac{1}{1+0.9723\exp(0.0042D - 0.0075NG)}$
'diffuse noise' (dn)		0.53	0.50	0.03	0.14

Duration of the response (Table 12)

The duration of the vigilance reaction was constant for three classes of HA: 'living being', 'silent vehicle' and 'noisy vehicle', but differed between NF and F for nv. For the class 'diffuse noise' the equation contained D (t = 4.374, P < 0.001), NG (t = 4.571, P < 0.001) and the interaction between D and NG (t = - 4.062, P = 0.001): the duration of vigilance increased with increasing D when there were less than 190 geese and increased with decreasing D when there were more than 190 geese. The duration of vigilance also increased with increasing NG when the 'diffuse noise' was less than 350 meters away from the geese and increased with decreasing NG when it was more than 350 meters.

The duration of walking or swimming (i.e. move) and the duration of flying were constant for all classes of HA.

Table 12: Equations, or constant values, of the durations of the behavioural responses, depending on flock size (NG) and distance of HA (D)

Class of HA	Position	Duration of the reaction (in seconds)		
		T(vigilance)	T(move)	T(fly)
'living being' (lb)		27	52	76
'silent vehicle' (sv)		35	120	71
'noisy vehicle' (nv)	NF	41	54	79
	F	29		
'diffuse noise' (dn)		$4.9828\exp(0.0019D + 0.0035NG - 10^{-5} D \times NG)$	30	85

PEC equations

For each of the four classes of HA, we included all equations in the general equation, *eqn*(G2), to obtain the equation of the PEC incurred by an average Brent goose in a given situation.

For the class 'living being' (lb), the probabilities of observing a reaction and of walking or swimming depended on the HA being on the foreshore (F) or not (NF). So we calculated the proportion of occurrence in each category, and obtained 0.571 for NF and 0.429 for F.

By replacing the equations by their respective values and simplifying, we obtained:

$$\mathrm{PEClb} = \left[\frac{0.571}{1 + 12.7994\exp(0.0063\mathrm{D} - 0.0015\mathrm{NG})} + \frac{0.429}{1 + 0.3981\exp(0.0043\mathrm{D})} \right] \times \left[eqn(1) + eqn(2) + eqn(3) \right]$$

With:

$$eqn(1) = \frac{13.956\exp(0.0021\ \mathrm{NG}) - 1}{\left[1 + 7.1757\exp\left(0.0054\mathrm{NG}\right)\right] \mathrm{x} \left[1 + 1.9449\exp(-0.0033\mathrm{NG})\right]}$$

$$eqn(2) = \frac{0.598}{1 + 7.1757\exp(0.0054\mathrm{NG})}$$

$$eqn(3) = \frac{4.5144}{1 + 1.9449\exp(-0.0033\mathrm{NG})}$$

For the class 'silent vehicle' (b), the PEC depended only on the distance between Brent geese and HA, not on the number of geese nor on the position. The equation is thus much simpler:

$$\mathrm{PECsv} = \frac{2.868}{1 + 0.2274\exp(0.0101\mathrm{D})}$$

For the 'noisy vehicle' (c) the probability of observing a reaction depended on the HA being on the foreshore (F) or not (NF). So we calculated the proportion

of occurrence in each category, and obtained 0.62 for NF and 0.38 for F. By combining the intermediate equations we obtained:

$$\mathrm{PECnv} = \left[\frac{0.2818}{1+5.3079\exp(0.0043\mathrm{D})}\right] + \left[\frac{0.38}{1+0.4984\exp(0.0043\mathrm{D})}\right] \times \left[eqn(4) + eqn(5) + eqn(6)\right]$$

With:

$$eqn(4) = \frac{4.8584\exp(-0.0015\mathrm{D} + 0.0003\mathrm{NG}) - 1}{\left[1+4.9968\exp(-0.0057\mathrm{D} + 0.0078\mathrm{NG})\right] \mathrm{x} \left[1+0.9723\exp(0.0042\mathrm{D} - 0.0075\mathrm{NG})\right]}$$

$$eqn(5) = \frac{0.2552}{1+4.9968\exp(-0.0057\mathrm{D} + 0.0078\mathrm{NG})}$$

$$eqn(6) = \frac{4.6926}{1+0.9723\exp(0.0042\mathrm{D} - 0.0075\mathrm{NG})}$$

For the class 'diffuse noise' (d), only the time of vigilance depended on D and NG:

$$\mathrm{PECdn} = 0.4336 + 0.0118\exp(0.0019\mathrm{D} + 0.0035\mathrm{NG} - 10^{-5}\mathrm{D} \times \mathrm{NG})$$

Curves of the PEC for each class of HA and position (when needed) are presented in figure 19.

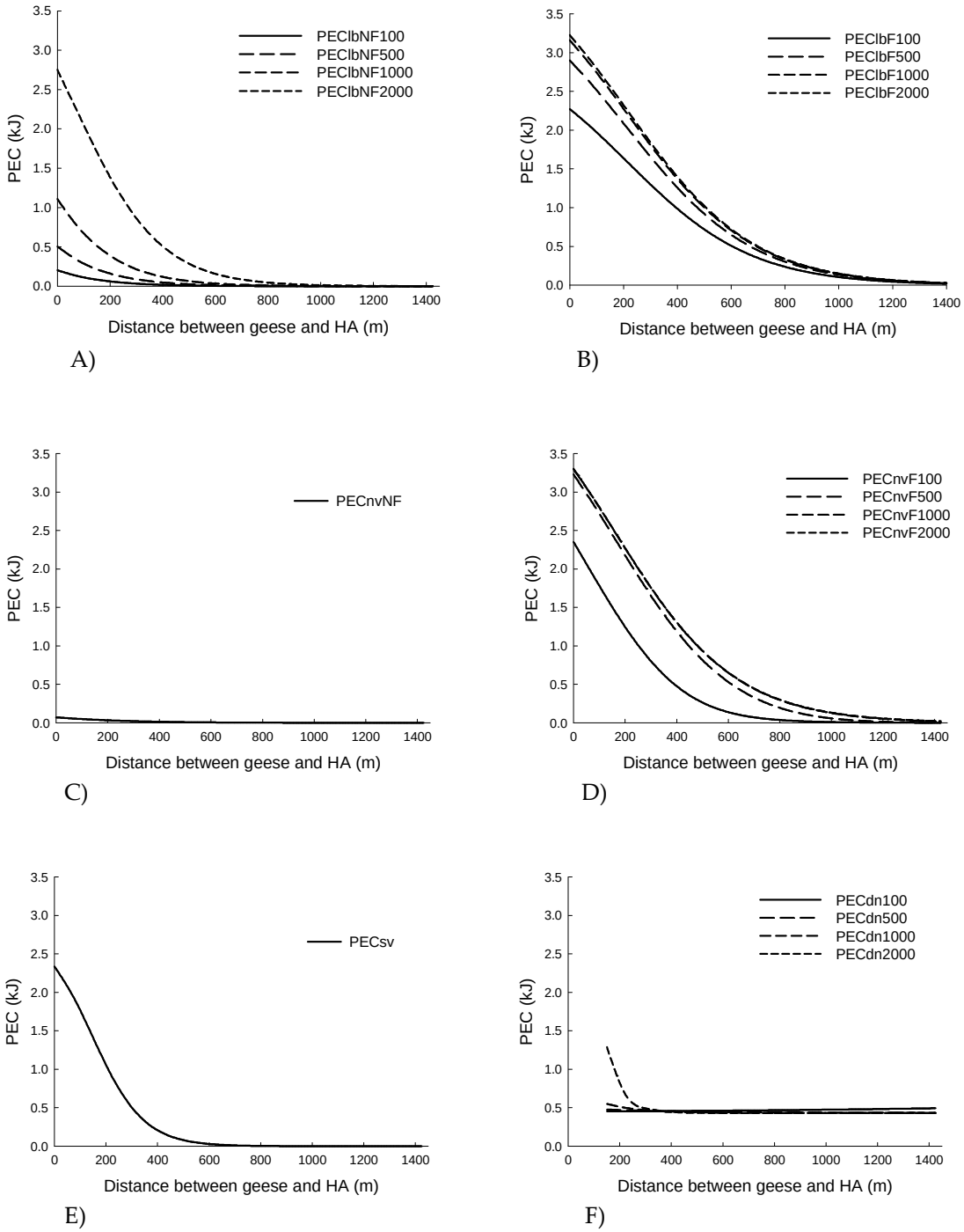


Figure 19: Changes of the Potential Energy Cost (PEC) with distance between geese and HA for: A) 'living being' not on the foreshore, B) 'living being' on the foreshore, C) 'noisy vehicle' not on the foreshore, D) 'noisy vehicle' on the foreshore, E) 'silent vehicle' and F) 'diffuse noise'.

Frequency of human activities

The frequencies of HA differed significantly (n = 1728, F = 110.69, $P < 0.001$). They all differed significantly from each other, except the frequency of a 'silent vehicle' which not differed from the frequencies of a 'noisy vehicle' on the foreshore and of a diffuse noise (Fig. 20). The most frequent were 'living beings', first not on the foreshore and second on the foreshore. Third and fourth were the 'noisy vehicles', then 'silent vehicle'. The least frequent was the 'diffuse noise'.

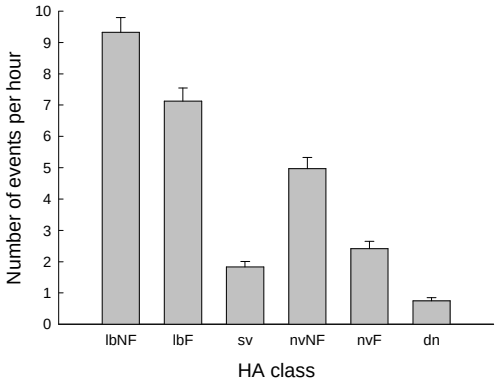


Figure 20: Frequency of occurrence of each class of HA: 'living being' not on the foreshore (lbNF) and on the foreshore (lbF), 'silent vehicle' (sv), 'noisy vehicle' not on the foreshore' (nvNF) and on the foreshore (nvF) and 'diffuse noise' (dn).

Discussion

Grouping HA

We found that Brent geese responses to HA were better (or at least equally well) explained by general characteristics of HA than detailed types of HA. Particularly, the probability of reaction was much better explained by the eight categories, i.e. general characteristics and position, than by the nine detailed types of HA. When there was a reaction (24% of observations), the probability of vigilance was also better explained by the categories of HA. The probabilities of observing 'move' or 'fly' as behavioural responses were better explained by neither of the two models, and the sum of observations of these two responses represented less than 20% of the overall observations. Thus, we can conclude that in most cases the categories of HA better explained the behavioural responses of

Brent geese than detailed types of HA. This could be very useful when taking management/conservation decisions. Indeed, it could help predicting the effects of new HA occurring at a given place if they present the same general characteristics as ones already existing. However, even if numerous and diverse, not all HA types were present in our study and some were in too few numbers to be included in the analyses. For example, we did not observe enough helicopters to include them in our analyses. So we have to remain careful in our conclusions and further studies are required to test the robustness of our broad characteristics as describers of HA categories in relation to their potential disturbance and energetic costs. Nevertheless, we can be quite confident about having observed the major HA occurring on a coastal ecosystem.

PEC estimation

We estimated the Potential Energy Cost (PEC), for a Brent goose with an average BMR, in a given situation depending on the category of HA, the distance to it and the number of geese in the flock. For the four classes of HA (i.e. 'living being', 'silent vehicle'; 'noisy vehicle' and 'diffuse noise'), the distance under which PEC increases the most, i.e. the critical distance between the geese and HA, is about 400 m. This sharp increase in PEC comes both from an increase in reaction probability and in more energetically demanding behavioural responses. This result is consistent with what has already been found (Owens 1977;Rees, Bruce, & White 2005;Keller 1991;Gill, Sutherland, & Watkinson 1996). Recently, a mean escape distance of 319 m was experimentally found for Brent geese (Laursen, Kahlert, & Frikke 2005), with a maximum of 1,000 m. The HA was a single person walking towards the birds. Their results are also in accordance with ours for the class 'living-being': PEC becomes different from zero under about 1,000 m. However, our results reveal great differences in PEC values between 'living beings' on the foreshore and not on the foreshore (Fig. 19). Indeed, for a

distance of 300 m and a flock of 2,000 geese for example, PEC is two times higher if the 'living being' is on the foreshore than if not. At the same distance but for a flock of 100 geese, PEC is 43 times higher if the 'living being' is on the foreshore. We also find increased PEC values for 'noisy vehicles' when they are on the foreshore. So the position of the HA appears to be crucial in determining PEC values for at least two classes of HA. For the 'silent vehicles' and the 'diffuse noises' we found no differences in PEC values between the foreshore and not. As these two classes are the less frequent (Fig. 20), this could be due to a too small number of observations. Nevertheless, for the class 'diffuse noise', it could seem logical because this class of HA is precisely not easy to locate for the geese, which is also in accordance with a nearly constant PEC with changes in distance.

Another important factor is flock size, which has a non negligible effect on PEC value under 400 m for mostly three categories of HA, 'living beings' not on the foreshore and on the foreshore, and 'noisy vehicles' on the foreshore: PEC increases with increasing flock size. Indeed, in our study flock size mostly acts as an amplifier of the reactions rather than mitigating the behavioural response to perceived threat like was found in many studies relating vigilance levels to flock size (Elgar 1989;Lima & Dill 1990;Roberts 1996;Beauchamp 2001). If looking at the reaction probability, flock size has an effect only for 'living beings' not on the foreshore. So we can assume that increasing flock size mostly induces more energetically costly behavioural responses, probably by inducing a 'panic' effect, possibly associated to the lack of direct information on the threat an individual can access in a large flock. Indeed, in case of a reaction, the probability of observing vigilance decreases while the probability of flying increases with increasing flock size. These results are in accordance with previous studies finding an increasing flight distance with increasing group size (Platteeuw & Henkens 1997;Mori et al. 2001).

Focusing on the PEC value, we can estimate the potential extra time of feeding induced by a HA, by using an approximated net intake rate, i.e. once the

energy cost of foraging has been subtracted. Riddington et al. (1996) cited 124.7kJ/h for Brent geese feeding on grass pastures and 71.6kJ/h on saltmarsh. We choose to apply the mean value i.e. 98.2kJ/h. If considering that the daily energy expenditure (DEE) corresponds to 2.05xBMR (Ramsay, Kaiser, & Hughes 1998), the DEE of an average individual should be 788.2kJ/day, so this individual would have to feed during at least eight hours a day. It means that even without any extra energy expenditure, Brent geese probably have to feed at night, as they have access to food resources during hardly seven-eight hours. This is also what was found in previous studies (Lane & Hassall 1996;Percival & Evans 1997). So in such a context, any human activities entailing 100kJ of PEC would induce more than an extra hour of feeding. In our study, mean flock size is 250, so PEC values usually do not exceed 3kJ (Fig. 21). However, by combining the number of events per tidal cycle (i.e. frequency of occurrence per hour x 8h during which food is accessible to the geese) of a HA category (Fig. 20) to its PEC at the most frequent distance (Fig.21), we obtain a PEC of 113.6kJ for the 'living beings' on the foreshore, so 1h10mn of extra time feeding. Other categories of HA lead to lower PECs: 14.88kJ for 'living beings' not on the foreshore, 21.6kJ for 'silent vehicles', 4kJ for 'noisy vehicles' not on the foreshore, 25kJ for 'noisy vehicles' on the foreshore and 3kJ for 'diffuse noise'. Nevertheless, if added to each other, all HA occurring during a tidal cycle could force Brent geese to spend more than 1h22mn of extra time feeding, and what is considered here is only the extra energy expenditure due to HA. Indeed, added to the energy expenditure due to the response to a HA, there is a lost of energy gain due to the lost feeding time (Urfi, Goss-Custard, & Le V.dit Durell 1996;Fox & Madsen 1997).

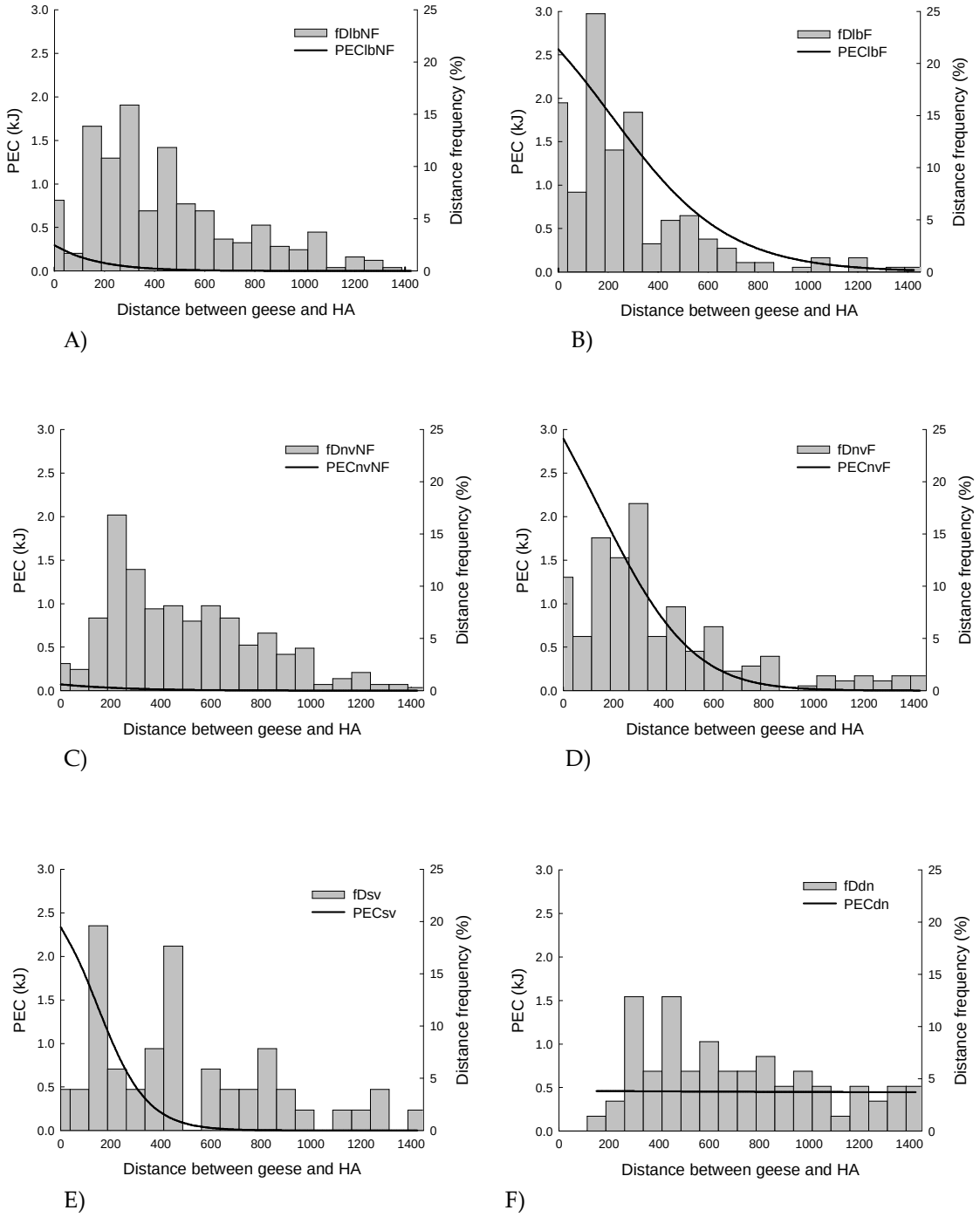


Figure 21: Distance frequencies for each category of HA (fD) and changes of Potential Energy Cost with distances for a flock of 250 Brent geese (PEC) for: A) 'living being' not on the foreshore, B) 'living being on the foreshore', , C) 'noisy vehicle' not on the foreshore, D) 'noisy vehicle on the foreshore, E) 'silent vehicle and F) 'diffuse noise'.

This lost in energy gain can even be greater if birds resettle in a feeding site where the feeding rate is smaller (Béchet, Giroux, & Gauthier 2004). Consequently, the cost of HA estimated by our PEC is most probably under the real cost induced by HA. Because Brent geese are already very constrained in time and space for food acquisition, wintering sites with high levels of human activities could in term be abandoned by them. Moreover, if too many wintering sites present high levels of human presence, particularly on the foreshore, it could lead to consequences at the population level, like has been shown for other species (Goss-Custard et al. 2006;Klaassen et al. 2006).

Management implications

Our study shows how useful the PEC approach could be for categorising the potential impact of human activities, but it actually also allows us to distinguish, a posteriori, two important conclusions for management/conservation decisions. First, for similar distances, activities occurring on the foreshore appear much more costly than if not. Thus, buffer distances should be much longer on the foreshore than not on the foreshore, i.e. for example noisy vehicles could be allowed to get very close (less than 200m) to the geese as long as they stay on the coast. Walkers also could be tolerated close to the geese if they stay in the coast, but not for large flocks of geese. Second, as the PEC for one event of any HA does not look very costly for any HA, the impact a HA will have mostly relies on its frequency of occurrence. So management measures should focus on the activities the most frequent rather than the most costly.

DISCUSSION

L'influence des activités humaines sur la distribution et le comportement d'une espèce animale ne peut être correctement étudiée, comme l'ont précisé Gill et al. (2001a,b), que si l'on tient compte des facteurs majeurs régissant distribution et comportement. Dans le cas de la bernache cravant en hivernage, il semblait donc assez évident de s'intéresser aux ressources alimentaires.

A large échelle temporelle et spatiale…

Grâce à une longue série temporelle de comptages et à la cartographie régulière des ressources alimentaires (*Z. noltii* et *Z. marina*) tout au long de ces trente ans (de 1970 à 2000), nous avons analysé les changements de distribution des bernaches et de leurs ressources alimentaires et les avons mis en relation avec l'importante croissance des activités humaines. Nous avions au préalable testé s'il existait une différence de fréquentation globale du golfe par les bernaches entre les deux périodes. Contrairement à ce à quoi nous nous attendions, cette fréquentation n'a pas diminué significativement entre les deux périodes (cf Digression 1).

« **Digression 1 » : Evolution de la fréquentation du Golfe du Morbihan** #### ############################ **par les bernaches**

Il y a eu bien sûr, au cours des ces trente années, de fortes fluctuations sur l'ensemble du golfe, mais la pression de pâturage sur la totalité d'un hiver n'a semble-t-il pas diminué à cette échelle temporelle (Fig. 22). Le seul paramètre ayant nettement diminué de 1970 à 2000 est la proportion de bernaches dans le golfe par rapport au total français. Cela pourrait être lié à l'importante augmentation de la population française. Il serait tout à fait possible d'envisager un scénario dans lequel la capacité d'accueil du golfe resterait sensiblement la même au cours du temps, mais l'abondance de bernaches augmentant à l'échelle de la France, la part relative du golfe diminuerait. Cependant, même si de 1970 à 2000 la tendance globale dans le golfe n'est pas une diminution, il n'est pas exclu

qu'actuellement la fréquentation du golfe par les bernaches soit en train de chuter. En effet, en se plaçant à une échelle de temps plus courte et en ajoutant les données de comptage de 2000 à 2006, la tendance à la diminution s'étendrait à plus de dix ans puisqu'elle date du début des années 90. Mais l'effectif mondial est en baisse depuis le début des années 90 aussi, l'effectif français tend à se stabiliser depuis cette période également, et la diminution du rapport golfe/France tend à se réduire.

Alors pourquoi ne pas envisager qu'il n'existe pas de problème spécifique lié au golfe, mais qu'il s'agirait plutôt d'un phénomène lié à la 'découverte' du Bassin d'Arcachon ? En effet, la fréquentation de ce site a connu une énorme croissance depuis le début des années 80, et accueillait plus de la moitié de la population française en décembre-janvier au début des années 2000 ! Il pourrait être envisageable que les individus qui étaient fidèles au golfe par 'habitude d'hivernage' auraient vieilli et seraient morts… Les 'nouvelles populations' auraient établi leurs quartiers d'hivernage dans le bassin d'Arcachon, faisant éventuellement une halte migratoire dans le Morbihan. En effet, depuis le début des années 80, plus d'oiseaux sont présents en octobre qu'auparavant, et le pic d'abondance a avancé de décembre à novembre. Un autre type d'interprétation est tout à fait possible en observant ces courbes. En effet, nous pouvons observer deux périodes de chute de la fréquentation du golfe : au début des années 80 et au début des années 90 (des phénomènes cycliques pourraient être envisagés mais il faudrait pour déterminer cela une bonne vingtaine d'années supplémentaires !). La chute de fréquentation du début des années 80 pourrait être liée à une forte diminution de *Z. marina* (perte de près de deux tiers des surfaces entre 1965/1972 et 1978/1982, Mahéo & Denis 1987 + cf « Digression 2 »). La chute de fréquentation du début des années 90 pourrait, elle, être associée à l'essor de la pêche à pied à la palourde japonaise, par l'intermédiaire d'une action sur les zostères.

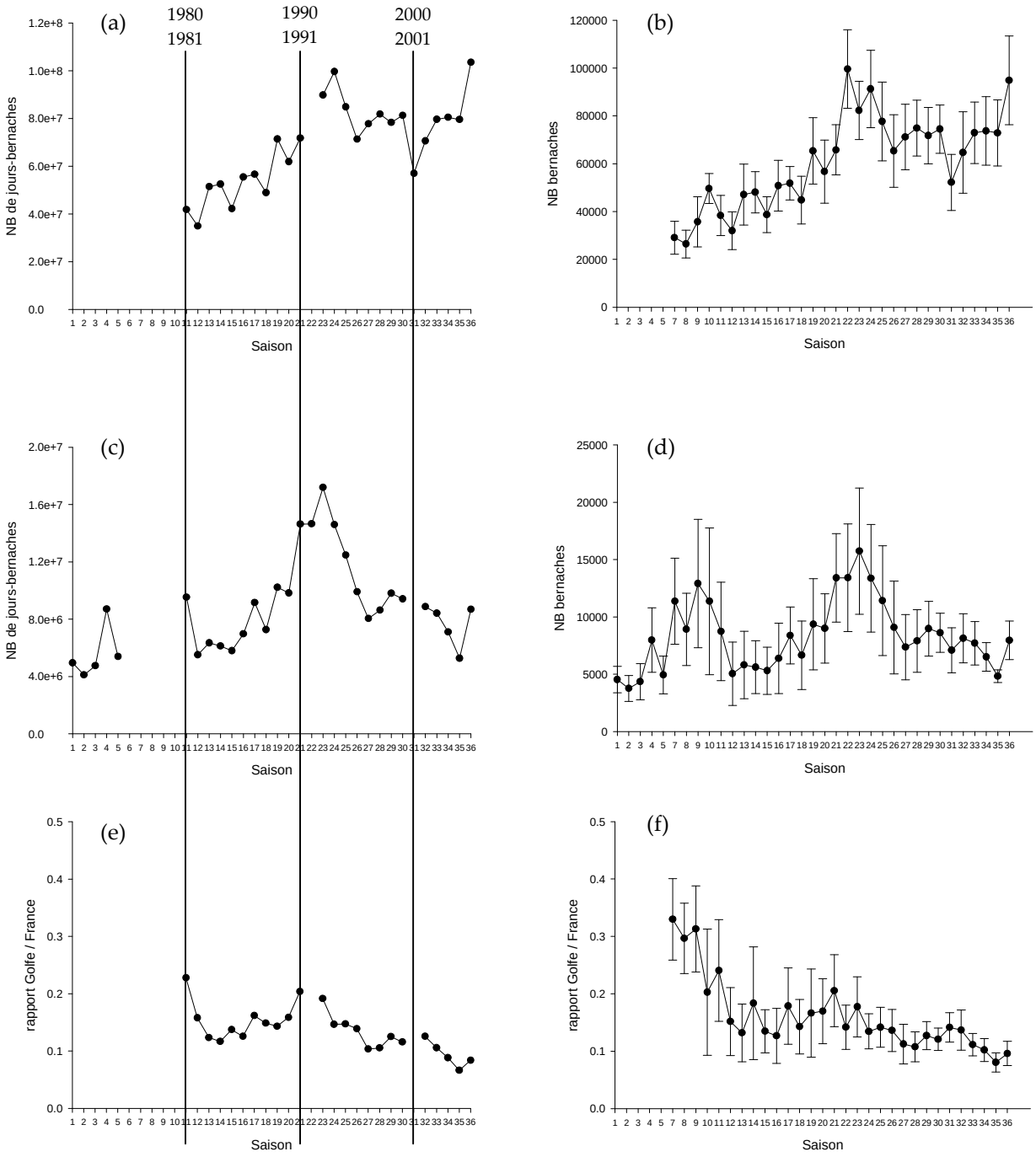


Figure 22 : Evolution, de l'hiver 1970-1971 à l'hiver 2005-2006, du nombre de jours-bernaches (somme des effectifs x 182 jours) et de la moyenne des effectifs (+/- se) d'octobre à mars pour la France (a et b), le golfe du Morbihan (c et d) et le rapport golfe/France (e et f).

Mais toutes ces interprétations ne restent que des hypothèses et nécessitent d'une part une analyse rigoureuse et fine des tendances, ce qui est réalisable, et des données plus précises sur les ressources et les bernaches, ce qui en revanche ne semble pas exister…

##

En ce qui concerne les ressources alimentaires, les surfaces des deux espèces de zostères n'ont globalement pas diminué significativement entre les deux périodes (malgré des fluctuations intra-périodes). Cela ne nous permet pas d'affirmer que la quantité de ressources n'a pas diminué, car il est évidemment probable que la densité de biomasse ait changé, d'autant plus que la fragmentation de *Z. noltii* a plutôt augmenté. En revanche, ce qui a significativement changé entre les deux périodes est la distribution des ressources et des bernaches. De plus, nos analyses ont montré que sur l'ensemble des deux périodes, la distribution des bernaches était liée à celle des deux espèces de zostères. Ainsi, la forme pérenne de *Z. marina* qui ne semble accessible que rarement et partiellement pour les bernaches aurait un rôle non négligeable dans leur choix de site d'alimentation (cf Digression 2).

########## « **Digression 2 »: forme pérenne de *Z. marina*** ##########
########## **dans le régime alimentaire des bernaches** ##########

L'importance de *Z. marina*, ou plus exactement de la forme pérenne subtidale de cette espèce, pour la distribution des bernaches n'avait pas encore été mise en évidence dans un système intertidal. Dans les articles publiés jusqu'à maintenant, il s'agissait de la forme intertidale, exondée à chaque cycle de marée ou presque, également appelée parfois *Z. angustifolia* (Fox 1996;Percival & Evans 1997;Moore et al. 2004). Clausen (2000) a montré que cette forme submergée en permanence entrait dans le régime alimentaire des bernaches en stationnement de printemps au Danemark, et était préférée, au moins en début de période, aux

plantes des marais salants et champs cultivés. Dans notre système, les bernaches ont très probablement accès aux parties hautes de l'herbier de *Z. marina* aux heures proches de la basse mer (Clausen a considéré pour ses modèles qu'elles pouvaient accéder aux feuilles jusqu'à 40 cm sous la surface de l'eau), plus particulièrement lors des grands coefficients de marée. Suite aux observations faites sur le terrain, il serait également possible que les bernaches consomment une quantité potentiellement non négligeable, dans leur alimentation journalière, de feuilles de *Z. marina* arrachées de l'herbier et flottant à la surface. En effet, lors des jours de suivi, nous avons presque systématiquement observé des bernaches nageant et 'picorant' des feuilles à la surface de l'eau, spécialement sur les sites proches des herbiers de *Z. marina*, à marée montante lorsque les herbier de *Z. noltii* étaient recouverts et qu'elles n'y avaient plus accès. Nous pensons que ces feuilles récoltées à la surface étaient plutôt de la *Z. marina* dans la mesure où cela se situait assez loin de la côte, et que les feuilles flottantes que nous avons observées dans ces endroits lors de nos sorties en bateau pour les prélèvements étaient des feuilles de *Z. marina*. Cependant, tout cela ne reste qu'anecdotique et il faudrait bien évidemment obtenir des mesures exactes et précises. Même si les herbiers intertidaux (de *Z. noltii* et *Z. marina*) restent très certainement la ressource alimentaire largement majoritaire pour les bernaches dans ce type de système, un rôle non négligeable des herbiers de *Z. marina* subtidaux pourrait conduire à une interprétation différente de certains résultats en terme de compréhension des mécanismes et à des décisions différentes en termes de gestion/conservation.

##

En bref, entre les deux périodes couvrant en tout trente ans et une forte augmentation des activités humaines, la pression de pâturage par les bernaches n'a pas diminué, les surfaces de ressources n'ont pas diminué, mais les distributions spatiales ont toutes changé. La principale activité susceptible

d'avoir eu une influence, directe ou indirecte, sur les bernaches est la pêche à pied à la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, dont l'essor a commencé autour de 1990. En effet elle se pratique sur les vasières, sur ou à proximité des herbiers de zostères. Plusieurs herbiers de *Z. noltii* ont d'ailleurs été interdits d'accès à pied, totalement ou en partie, afin de les protéger. Les zones où les bernaches ont le plus augmenté correspondent à ces zones où les herbiers ont été protégés en tout ou partie. Cependant, ces zones protégées étaient à proximité des zones les plus pêchées, et donc avec une forte présence humaine. Par conséquent nous en avons conclu que le potentiel dérangement par les activités humaines n'avait probablement pas influencé la distribution des bernaches, ou du moins n'avait pas eu un rôle plus important que les ressources. En effet, il est fort probable que les zones d'herbiers protégés aient vu leur densité de biomasse augmenter et soient devenues ainsi plus attractives pour les bernaches. Les résultats de cette analyse laissent supposer que l'influence prépondérante des activités humaines aurait été plutôt indirecte, i.e. sur les ressources. En effet, les zones où *Z. marina* a le plus diminué correspondent aux zones de pêche à pied, et les zones où la fragmentation de *Z. noltii* a le plus augmenté correspondent aux zones d'ostréiculture. Tout cela ne permet pas de conclure que les activités humaines n'ont pas eu d'effet direct sur les bernaches, i.e. ne les ont pas dérangées. En revanche cela confirme la nécessité de prendre en compte les ressources alimentaires lors de l'étude de potentiels dérangements sur des oiseaux en hivernage. Cette étude était une approche corrélative, elle ne nous permet donc pas de conclure fermement sur les mécanismes impliqués dans ces changements entre 1970 et 2000. Cependant, elle nous permet de dresser un tableau, descriptif certes, mais historique à assez long terme de l'abondance et la distribution des bernaches et de leurs principales ressources alimentaires, en envisageant le rôle qu'a pu avoir l'essor des activités humaines sur ces 30 années.

Ainsi, le scénario que l'on pourrait envisager serait une fluctuation de la fréquentation du golfe par les bernaches qui aurait suivi la fluctuation de

l'abondance des ressources, sans réelle tendance à l'augmentation où à la diminution sur la totalité des 30 ans. La mise en protection de zones de *Z. noltii* en deuxième période nous a d'ailleurs permis une approche quasi-expérimentale : pas d'altération des ressources et une proximité des activités humaines. Par conséquent, entre les deux périodes, les changements de distribution des bernaches seraient principalement liés aux changements de distribution des ressources, ces derniers pouvant être la conséquence de la croissance des activités humaines se tenant sur l'estran, i.e. pêche à pied et conchyliculture.

Resserrons un peu les 'mailles'…

A une échelle de temps plus courte et dans le cadre de la thèse, nous nous sommes en premier lieu focalisés sur la relation entre les bernaches et leur principale ressource alimentaire dans le golfe, *Z. noltii*. « Les bernaches sont-elles la principale cause de déplétion de cette ressource au cours de l'hiver ? » « Est-ce la distribution inter herbiers de la ressource qui conditionne celle des bernaches ? » Nos résultats montrent que lors de leur arrivée, les bernaches ne se distribuent pas en fonction de leur ressource. C'est également ce résultat qu'ont trouvé Percival et Evans (1997) à Lindisfarne dans le nord-est de l'Angleterre : les bernaches ne se distribuaient pas dans les zones de plus forte biomasse en septembre et octobre. Une raison simple peut être que la quantité de ressources n'étant pas limitante, d'autres facteurs conditionnent très probablement leur distribution. En observant la carte des herbiers suivis dans notre étude, il apparaît que les herbiers fréquentés à l'arrivée des bernaches sont dans des sites plutôt 'ouverts' sur la pleine mer (3ben et 4col sont les plus fréquentés en octobre ; cf Fig. 2). Malgré une assez grande fidélité aux quartiers d'hivernage (Reed et al. 1998;Phillips et al. 2003), et par conséquent une forte probabilité que les bernaches connaissent déjà le lieu, il semblerait assez logique de penser que, n'étant pas limitées par la quantité de ressources disponibles, elles fréquentent en

premier des herbiers où elles se sentent plus 'rassurées', dans la mesure où la pleine mer représente très probablement une zone refuge (Mayhew & Houston 1989). Cet aspect 'éviter les risques' serait d'ailleurs confirmé par le fait qu'un autre site, ouvert sur la pleine mer mais fréquenté par des pêcheurs à pied (5bai) n'arrive qu'en sixième position sur huit en octobre ! D'ailleurs les résultats à Lindisfarne (Percival & Evans 1997;Percival, Sutherland, & Evans 1996) vont dans le même sens : lors des deux premiers mois, les bernaches tendent à sélectionner des zones plus éloignées de la côte.

Dans le Morbihan, entre l'arrivée des bernaches et la mi-novembre, la biomasse de feuilles de *Z. noltii* chute considérablement, mais d'après nos simulations les consommateurs n'en sont que partiellement responsables, la sénescence naturelle de *Z. noltii* et les intempéries les devançant. Les ressources deviennent donc limitantes pour les bernaches à partir de cette période, mais cela ne serait en principe pas lié à la pression de pâturage qu'elles ont exercée auparavant, et donc pas lié à l'intensité du pic migratoire qui se situe en novembre. A partir de cette période également, il existe une relation positive significative entre l'abondance des ressources et celles des bernaches, et entre novembre et janvier, les bernaches auraient un impact bien plus fort sur leurs ressources. Cependant nous aurions dû disposer de mesures plus fines de diminution de biomasse non liée aux consommateurs entre novembre et janvier pour confirmer cette hypothèse. En effet, dans nos simulations nous avons utilisé les mesures de survie de *Z. noltii* obtenues par Percival et al. (1996) pour construire leur modèle de déplétion 'spatialisé'. Eux n'ont pas trouvé de variations au cours de l'hiver, mais il semblerait que dans le Morbihan, cette diminution de *Z. noltii* non liée aux consommateurs varie entre octobre-novembre et décembre-janvier. En effet, dans nos simulations, la somme de ce paramètre et tous les consommateurs ne suffit pas à expliquer la chute de biomasse entre septembre et novembre, tandis qu'entre novembre et janvier, il existe un certain nombre de cas pour lesquels uniquement le paramètre de déplétion non liée au

consommateurs donne une biomasse de janvier inférieure à celle observée. Si nous détaillons la relation entre distributions des bernaches et de *Z. noltii*, elle n'est pas avec la même partie de la plante en novembre et en janvier : en novembre elle est avec les feuilles et en janvier avec les rhizomes. Ces résultats appuient notre hypothèse selon laquelle les bernaches s'alimentent d'abord sur les feuilles, puis sur les rhizomes. Hormis dans les travaux de Mathers et al. (1998), cette distinction entre les deux parties de la plante n'avait pas été réellement traitée. Le plus souvent, la biomasse totale (épigée + endogée) a été utilisée pour les bernaches car elles étaient connues pour consommer aussi les rhizomes (Fox 1996;Percival, Sutherland, & Evans 1996). Il serait d'ailleurs intéressant d'intégrer cet aspect dans le modèle de Percival et al. (1996), qui ainsi expliquerait peut-être une proportion de variance un peu plus élevée pour les bernaches.

Que cela soit avec les feuilles ou avec les rhizomes, nous nous attendions à ce que les meilleurs sites soient sous-exploités et les moins bons surexploités par rapport à une distribution libre idéale. La raison pour laquelle nous nous attendions à cela est que les bernaches, malgré leur grégarisme, présentent un haut niveau d'interférence inter individus (Poisbleau 2005). En novembre, la proportion consommée diminue significativement avec l'augmentation de la biomasse initiale, donc les 'bons' herbiers sont sous-exploités et les 'mauvais' sont surexploités. On ne retrouve pas cette relation en janvier. Une façon d'estimer le niveau d'interférence peut être de s'intéresser à la proportion d'individus impliqués dans des comportements agonistiques (pAGO). Si on analyse rapidement la relation entre pAGO et le mois (modèle mixte avec pAGO arcsine transformée en variable dépendante, le mois en variable explicative, et l'année nestée dans le site en facteurs aléatoires) il apparaît que le mois a un effet très significatif sur pAGO ($n = 2080$, $F = 19.8$, $P < 0.001$). Un test post-hoc (Tukey HSD sur une analyse de variance comprenant mois, année et site comme variables explicatives) nous indique que le mois où pAGO est maximale et

significativement supérieure à tous les autres mois sauf décembre, est novembre. Ce qui semble tout à fait logique dans la mesure où le mois de novembre correspond au pic de bernaches. Dans la deuxième partie de l'hiver, i.e. janvier, février et mars, pAGO est relativement constante et inférieure à pAGO des premiers mois. Si l'on revient à notre question concernant le niveau d'interférence en novembre et en janvier, les analyses ci-dessus tendent à confirmer l'hypothèse selon laquelle l'écart à la distribution libre idéale en novembre et l'absence de sous-exploitation des meilleurs herbiers en janvier pourraient être associés au niveau d'interférence entre les individus. Concernant les mécanismes sous-jacents liés à cette interférence, ces résultats nous indiquent qu'à la fois le nombre de bernaches et l'avancement dans l'hiver, i.e. la stabilisation de la hiérarchie de dominance, sont susceptibles d'être impliqués. L'hypothèse de changement de niveau d'interférence liée au changement de comportement alimentaire (i.e. extraction des rhizomes vs récolte des feuilles), même si elle n'est pas exclue, semble ainsi moins probable. Une autre hypothèse qui vient à l'esprit est liée à la déplétion des ressources : le fait que les ressources soient en moins grande quantité impliquerait que les bernaches n'auraient plus de 'temps à perdre' dans ce type de comportement, l'essentiel étant d'ingérer de la nourriture (Nous pouvons formuler ce type d'hypothèse dans ce cas précis où nous avons constaté une diminution du niveau d'interférence. Il est bien évident que sans cette mesure, nous pourrions aussi nous attendre à une augmentation du niveau d'interférence avec la déplétion des ressources). Si cette diminution du niveau d'interférence était liée au fait que les bernaches devaient consacrer plus de temps à s'alimenter, nous nous attendrions à une augmentation de la proportion d'individus en alimentation avec l'avancement dans l'hiver. Mais l'analyse (même type que pour pAGO) nous indique qu'il y a plutôt moins d'individus en alimentation en deuxième partie d'hiver. Cela dit, nous pourrions aussi imaginer que cette diminution de proportion d'individus en alimentation serait liée au fait que le peu de ressources qui restent seraient monopolisées par les individus

dominants ou expérimentés, les autres étant présents mais ne parvenant pas à accéder aux ressources. La baisse parallèle de pAGO serait liée au fait que la hiérarchie étant bien établie, moins d'interactions seraient observées. Cela nous entraîne à nous demander ce que font les bernaches en fin d'hiver. Il semblerait que par rapport au début de l'hiver, elles se déplacent plus et sont plus investies dans des comportements de confort (cf Digression 3).

« **Digression 3 » : Mais que font les bernaches pendant l'hiver ?**########
##

Le fait d'observer moins d'individus en alimentation et moins d'individus impliqués dans des comportements agonistiques en fin d'hiver nous amène à nous poser ce type de question : mais que font alors les bernaches en fin d'hiver ?

Voici quelques graphiques simples représentant les proportions des différents types de comportements en fonction du mois de la période d'hivernage.

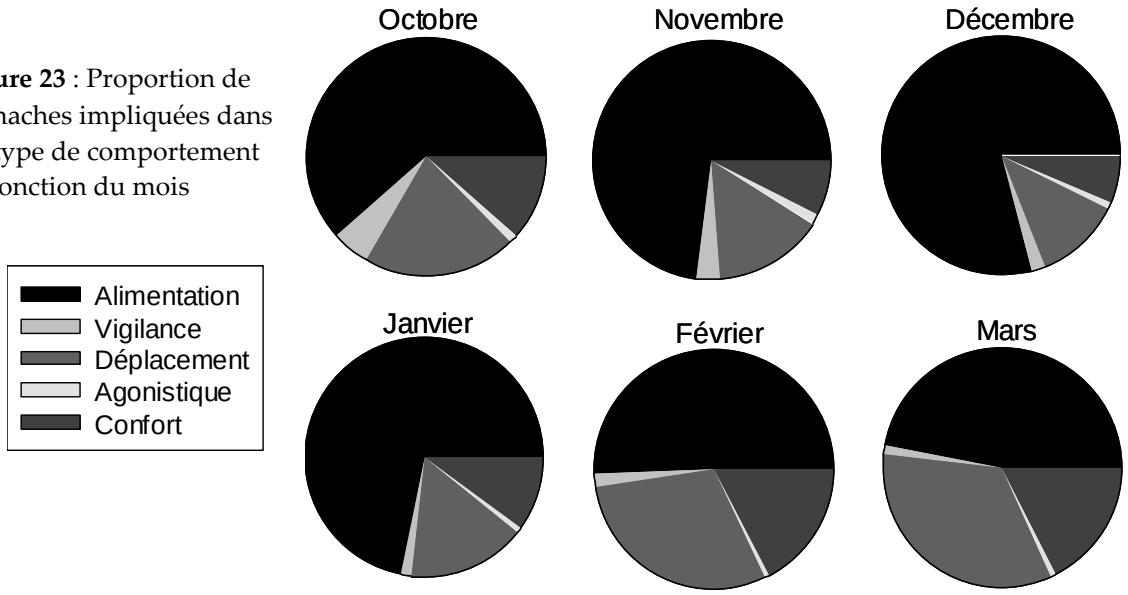


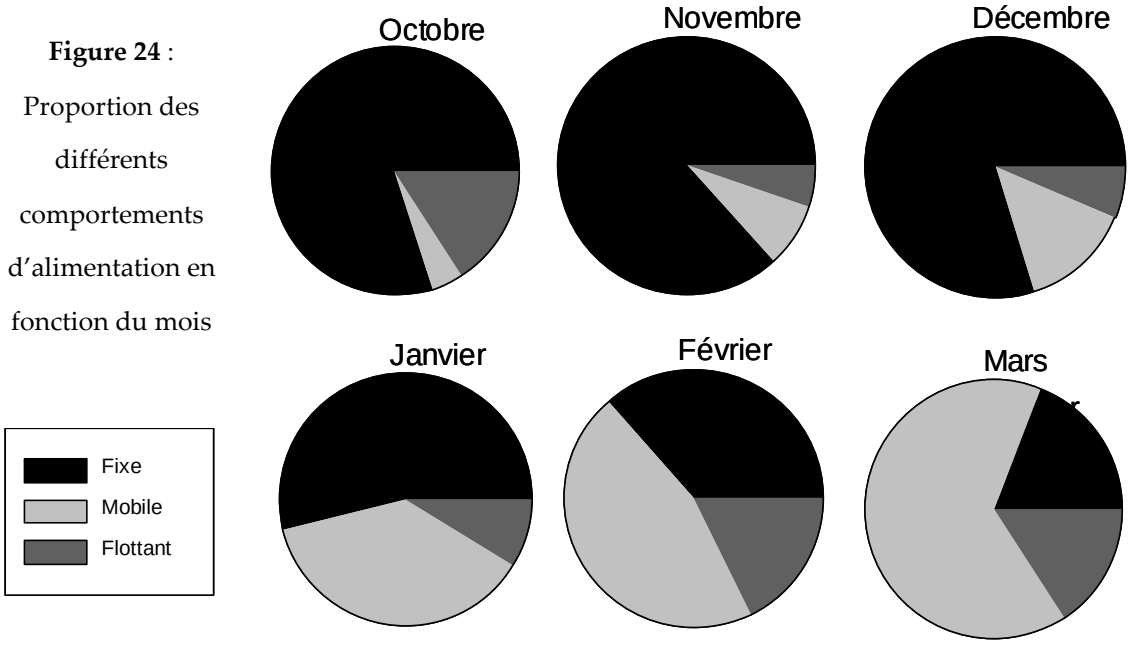
Figure 23 : Proportion de bernaches impliquées dans un type de comportement en fonction du mois

Ces graphiques montrent que les mois où les bernaches s'alimentent le plus sont novembre, décembre et janvier. En fin de période d'hivernage elles ont plutôt tendance à se déplacer et à avoir des activités de confort. Le mois où la

proportion de bernaches en vigilance est la plus élevée est octobre, i.e. au début de la période d'hivernage, ce qui est en accord avec une hypothèse que nous avions formulée précédemment selon laquelle elles choisiraient des sites plus 'rassurants' au moment de leur arrivée.

Nous pouvons également nous intéresser au détail du mode d'alimentation, i.e. se déplacent-elles en mangeant, picorent-elles des feuilles flottant à la surface de l'eau ? Nous nous attendons à ce que la proportion de bernaches s'alimentant en se déplaçant augmente avec l'avancement dans l'hiver, i.e. avec la déplétion des ressources.

Figure 24 : Proportion des différents comportements d'alimentation en fonction du mois



Comme nous l'attendions, la proportion de bernaches s'alimentant en se déplaçant ('mobile') augmente avec l'avancement dans l'hiver et donc avec la déplétion des ressources.

##

Dans cette analyse nous avons considéré que les bernaches avaient une préférence pour *Z. noltii*, ce qui pourrait ne pas être totalement exact si l'on se réfère à l'analyse historique, dans laquelle nous avons abordé la potentielle

importance de *Z. marina*. Cependant le but était de maximiser l'estimation de la pression de pâturage sur *Z. noltii* pour mesurer l'impact des bernaches. Il apparaît que cet impact ne semble pas majeur, au moins pendant la première partie de l'hiver lorsque les pertes en biomasse de *Z. noltii* sont les plus importantes. D'autre part, dès que *Z. noltii* n'est plus en 'surabondance', sa distribution semble conditionner largement celle des bernaches.

Resserrons encore un peu les 'mailles'…

Après nous être intéressés à la relation bernaches-ressources à l'échelle mensuelle inter-herbiers, nous avons resserré l'analyse sur la distribution intra-herbier à l'échelle du cycle tidal. Comme nous le pressentions, les analyses montrent que les bernaches semblent être inféodées à la proximité de l'eau. La cause de cette dépendance serait liée principalement à l'acquisition des ressources : la proximité de l'eau permettrait d'accroître l'efficacité alimentaire, d'une part en décollant les feuilles de *Z. noltii* de la surface et facilitant ainsi leur récolte, et d'autre part en aidant à limiter l'ingestion de particules non digestibles. Plutôt que 'proximité de l'eau', il serait tentant d'écrire 'proximité de la lame d'eau', c'est-à-dire exclure les chenaux de cette discussion. Nous ne pouvons le faire sans risquer de commettre une erreur car il existe une corrélation négative significative entre la distance à la lame d'eau et la distance aux chenaux. En d'autres termes, les bernaches tendent à se rapprocher des chenaux quand elles s'éloignent de la lame d'eau. Cependant la pente de la relation est très faible et cette distance aux chenaux n'a d'effet significatif qu'une seule fois (et seulement en interaction avec un autre facteur) dans les analyses concernant la distance à la lame d'eau. En conséquence, l'intuition que nous avons est que les bernaches seraient inféodées à la lame d'eau et non pas à l'eau 'tout court'. Pour quelle(s) raison(s) serait-ce la lame d'eau ? C'est cette eau qui est en contact direct avec *Z. noltii*, l'eau des chenaux ne recouvre que de la vase. Ce serait donc grâce à cette lame d'eau que les feuilles pourraient être décollées du substrat, que les

bernaches n'auraient pas besoin des faire des 'voyages' jusqu'à l'eau pour se nettoyer le bec (Guillemain, Corbin, & Fritz 1999), et enfin que le substrat serait potentiellement plus meuble pour fouiller et se nourrir de rhizomes. Pourtant, dans une étude récente, Moore et Black (2006) ont montré que les bernaches en stationnement de printemps s'alimentaient de préférence à proximité des chenaux. Cependant, la zostère (ici *Z. marina*) était présente au niveau des chenaux, avec des biomasses et teneurs en nutriments plus élevées à ces endroits. Par conséquent cette étude n'invalide pas notre hypothèse selon laquelle les bernaches seraient liées à une bordure d'eau en contact direct avec la ressource alimentaire. Tous ces résultats et hypothèses n'excluent en aucun cas le fait que l'eau est très probablement considérée comme une zone refuge. En effet, même si dans notre étude, les bernaches ne se rapprochent pas de la lame d'eau (ni des chenaux) quand le risque perçu augmente, la proportion de bernaches en vigilance augmente avec l'éloignement de la lame d'eau. Là encore la proximité d'un chenal ne semble pas avoir d'effet. Ainsi cela pourrait être la 'pleine mer' et non juste l'eau, même profonde, qui serait perçue par les bernaches comme une zone de sécurité. Quant au facteur qui va 'obliger' les bernaches à s'éloigner de la lame d'eau, il semblerait que ce soit essentiellement la quantité de bernaches et donc leur densité sur la lame d'eau, afin de minimiser l'interférence entre les individus. Cette hypothèse est en accord avec l'hypothèse du chapitre II selon laquelle l'écart à la distribution libre idéale entre les herbiers serait lié à l'interférence. L'éloignement de la lame d'eau augmente également avec la quantité de *Z. noltii*, ce qui est l'opposé de la prédiction que nous avions faite. Cependant, plus la biomasse de *Z. noltii* est élevée et plus les bernaches sont nombreuses, d'où un niveau d'interférence plus élevé et ainsi une nécessité d'éloignement de la lame d'eau. Nous pourrions d'ailleurs penser qu'il est moins coûteux de s'éloigner de la lame d'eau quand les ressources sont abondantes. En effet, si la proximité de la lame d'eau est liée à l'acquisition des ressources comme nous l'avons supposé précédemment, l'abondance des feuilles de *Z. noltii*

pourrait impliquer que leur récolte serait plus facile et le risque d'ingestion de particules non digestibles serait plus faible, dans la mesure où ces feuilles se disposent en couches superposées quand la mer se retire.

Dans les trois premiers chapitres du manuscrit, nous avons ainsi essayé de comprendre au mieux les relations entre la distribution des bernaches et celle de leur principale ressource, au moins en termes d'accessibilité et très probablement de quantités consommées : *Z. noltii*. Cette dernière conditionne assez largement, et par conséquent contraint très certainement, la distribution des bernaches, à la fois dans le temps et dans l'espace, et à différentes échelles. Ainsi, tenter d'estimer l'influence des activités humaines sur la distribution des bernaches en hivernage sans s'être intéressé en premier lieu à l'importance des ressources pourrait très facilement conduire à des conclusions erronées. En parallèle à l'étude de la relation avec les ressources, nous avons, dans ces premiers chapitres commencé, à aborder l'influence des activités humaines. Il semblerait qu'historiquement, les activités humaines auraient eu essentiellement une influence sur les ressources plutôt que directement sur les bernaches. En terme de dérangement, elles ne laissent pas les bernaches indifférentes dans la mesure où nous avons déjà constaté que les activités humaines peuvent être liées à un accroissement du taux de vigilance.

Changeons de 'cible'…

Avec un autre panel de données que celles utilisées dans les premiers chapitres, nous avons étudié la réponse comportementale directe des groupes de bernaches aux activités humaines. Cette analyse avait pour but d'identifier des catégories d'activités dérangeant potentiellement les bernaches, de les hiérarchiser et d'estimer un coût énergétique moyen, pour ensuite déterminer quelle pourrait être l'influence des différentes catégories d'activités humaines sur la distribution des bernaches.

Le coût énergétique potentiel lié aux activités humaines dépend beaucoup de la taille du groupe de bernaches, hormis face à un véhicule silencieux. Pour un très grand groupe (autour de 2,000), les bernaches semblent réagir de façon plus coûteuse aux êtres vivants qu'aux véhicules, qu'ils soient terrestres ou marins. Il s'agirait de réponses comportementales entraînant de plus grandes dépenses énergétiques plutôt que d'une probabilité de réaction plus élevée. En revanche, pour un groupe de taille moyenne, ce seraient plutôt les véhicules qui entraîneraient des coûts plus élevés. En réalité, la caractéristique entraînant de plus forts coûts serait la position : que cela soit un être vivant ou un véhicule bruyant, un événement se produisant sur l'estran semble bien plus coûteux, et cela par l'intermédiaire d'une probabilité de réaction beaucoup plus élevée. Tout cela dépend également bien évidemment de la distance entre les bernaches et les activités humaines. Mais revenons à la caractéristique 'position'. Le même événement, à une même distance, a une probabilité jusqu'à plus de trois fois plus élevée et peut entraîner un coût jusqu'à cinq fois plus élevé (selon la taille du groupe de bernaches) s'il se trouve sur l'estran que s'il ne l'est pas ! Il s'agit d'une question à creuser encore plus et qui pourrait avoir d'importantes conséquences pour les décisions de gestion/conservation. De plus, un autre aspect que nous n'avons pu aborder dans les analyses par manque de données est la position sur l'estran même. En effet, il semblerait que les activités intervenant entre les bernaches et la lame d'eau soient responsables d'un coût plus élevé que celles se situant sur l'estran mais ne 'bloquant' pas l'accès à la pleine mer pour bernaches. Les quelques analyses faites avec le peu de données disponibles pour cela allaient dans ce sens. Cet aspect rejoint les questions posées dans le chapitre III, concernant le rôle de la lame d'eau pour les bernaches. Cela appuierait cette notion de zone refuge pour la pleine mer.

Maintenant que nous avons classifié et quantifié les réponses des bernaches aux activités humaines, il sera intéressant de répondre à certaines questions en tenant compte à la fois des ressources alimentaires (ici *Z. noltii*) et de ce coût

énergétique potentiel lié aux activités humaines. Par exemple, nous pourrions nous intéresser à l'occupation de l'espace par un groupe de bernaches. La diminution de la biomasse de *Z. noltii* devrait pousser les bernaches à occuper plus d'espace, tandis que l'augmentation du coût énergétique potentiel tendrait à les faire se rassembler pour minimiser les risques. Comment se combineraient ces deux aspects ? D'après les résultats que nous avons obtenus pour le moment, la ressource semble 'prioritaire' sur le risque perçu lié aux activités humaines. Ainsi, nous pourrions nous attendre à ce que, dans une situation où les ressources sont surabondantes, l'augmentation du coût énergétique potentiel tende à rassembler les bernaches. En revanche, avec la diminution des ressources, cet effet devrait s'atténuer.

A quoi ces résultats peuvent-ils servir… ?

Une autre partie de la thèse avait un aspect très appliqué dans la mesure où il s'agissait de valider l'utilisation de la bernache comme indicateur de l'état des herbiers de *Z. noltii*.

Nous avons ainsi mis en évidence que la somme de bernaches comptées sur un herbier de *Z. noltii* une fois par mois d'octobre à mars présentait une relation positive significative avec la surface de l'herbier considéré. De plus, nous avons montré que pour le golfe du Morbihan, le nombre journalier moyen de bernaches en novembre présentait une relation positive significative avec la biomasse de feuilles de *Z. noltii* en septembre.

Pour plus de détails, une partie de la 'Synthèse' du rapport final rédigé pour les financeurs est présentée en Annexe 1.

Conclusions et perspectives

Dans cette thèse, nous avions pour objectif principal d'intégrer le lien consommateur-ressource dans l'étude de l'influence des activités humaines sur l'hivernage de la bernache cravant dans un milieu fortement anthropisé. Nous avons caractérisé le lien entre l'abondance et la distribution des bernaches et de *Z. noltii* de façon assez exhaustive. En effet, nous avons considéré une gamme relativement large d'échelles temporelles : de l'historique sur trente ans au cycle tidal, et spatiales : de l'ensemble du golfe du Morbihan à l'intra-herbier. Il s'avère que ce lien est assez fort à toutes les échelles tout particulièrement quand *Z. noltii* n'est pas surabondante pour les bernaches présentes. Cela nous a d'ailleurs permis de valider l'utilisation de la bernache comme indicateur simple de l'évolution des surfaces de *Z. noltii* et des biomasses de feuilles vertes en septembre. Ce lien fort entre ressources et bernaches ne signifie pas pour autant que les activités humaines n'ont aucune influence sur la distribution des bernaches. Les aspects que nous avons abordés jusqu'à maintenant (vigilance, PEC) nous permettent de supposer que la distribution des bernaches en hivernage résulterait de la superposition de deux paysages présentant chacun un important degré d'hétérogénéité : celui des ressources et celui des risques perçus, i.e. ici la distribution des différentes valeurs de PEC associées aux activités humaines. Dans un cadre un peu plus théorique, nous pouvons associer le second au 'paysage de la peur' constitué par la distribution de prédateurs naturels (Hernández & Laundré 2005;Jacob & Brown 2000;Laundré, Hernández, & Altendorf 2001;Thomson et al. 2006). Il serait d'ailleurs particulièrement intéressant d'intégrer ces aspects dans les modèles de déplétion (Gill, William, & Ken 2001;Percival, Sutherland, & Evans 1998;Percival, Sutherland, & Evans 1996;Sutherland & Allport 1994).

Le type de travail que nous avons réalisé peut également apporter des informations pour l'évaluation de la capacité d'accueil d'un site (le sens exact de

ce terme est cependant actuellement encore très controversé). Une des façons de mesurer la capacité d'accueil d'un site est d'utiliser le nombre de 'jours-oiseaux' que peut supporter ce site au cours d'un hiver. Il s'agit d'une mesure plutôt statique qui, pour une même valeur, peut correspondre soit à beaucoup d'oiseaux restant peu de temps, soit à peu d'oiseaux restant assez longtemps. Il s'agirait alors dans le premier cas d'un site que l'on pourrait qualifier de site de pré-hivernage, mais la distinction ne peut se faire en utilisant le nombre jours-oiseaux sur l'ensemble de l'hiver. Dans notre travail, nous avons abordé cette mesure sous un aspect un peu plus dynamique en nous intéressant aux variations fines, i.e. intra-hivernales, des ces jours-oiseaux (cf chapitre 2). D'après nos résultats, le golfe du Morbihan serait un bon site de pré-hivernage dans la mesure où le nombre d'oiseaux y passant entre septembre et novembre est la plupart du temps très élevé. En revanche le nombre d'oiseaux restant jusqu'en mars étant plutôt faible pourrait signifier que le golfe serait un site d'hivernage de 'mauvaise' qualité. A l'opposé, la Baie du Mont-Saint-Michel, accueillant peu d'oiseaux mais sur l'ensemble de l'hiver (Valéry 2006) constituerait un site d'hivernage de bonne qualité. Mais en réalité, la qualité de l'hivernage sur un site serait plutôt mieux représentée par l'état des individus en fin d'hivernage que par le nombre d'individus y ayant passé l'hiver.

Ainsi, pour améliorer notre approche et aller plus loin dans la compréhension des mécanismes, il faudrait maintenant une approche 'individu centrée', tenant compte de la distribution des individus en fonction de leur condition. Cette approche permettrait également d'interpréter les comportements en termes de compromis. Malgré le fait que nous n'ayons pas travaillé au niveau de l'individu, les résultats que nous avons obtenus nous permettent de formuler certaines hypothèses dans le domaine de l'écologie comportementale. Par exemple, nous nous attendrions à observer les individus les plus dominants s'alimenter plus près de la lame d'eau. Il serait également intéressant de définir si

les individus fréquentant les zones à plus fort PEC seraient ceux en moins bonne condition, qui n'auraient pas d'autre possibilité. Et bien évidemment ce type d'hypothèses et de mesures est applicable à bien d'autres espèces que des oiseaux d'eau en hivernage…

En conclusion, notre travail a permis de mieux comprendre les relations de distribution entre consommateurs et ressources à différentes échelles spatiales et temporelles, et plus particulièrement il a tenu compte de l'importance de ces relations dans l'étude de l'influence des activités humaines sur la distribution du consommateur. De plus, nos résultats suggèrent que le comportement et la distribution des bernaches sont de bons indicateurs de l'état des herbiers de *Z. noltii* à l'échelle locale mais également à l'échelle régionale.

ANNEXE: Les bernaches comme indicateur simple de l'évolution des herbiers de *Z. noltii*

Une autre partie de la thèse avait un aspect très appliqué dans la mesure où il s'agissait de valider l'utilisation de la bernache comme indicateur de l'état des herbiers de *Z. noltii*. Voici, pour illustrer cet aspect, une partie de la 'Synthèse' du rapport final rédigé pour les financeurs.

Dans cette partie, nous mettrons en relation les résultats des trois volets : zostères, bernaches et activités humaines, et déterminerons dans quelle mesure les bernaches peuvent nous donner des informations concernant la surface et la densité de biomasses de feuilles vertes et de rhizomes. Nous discuterons ensuite des limites de cet indicateur, de ses conditions et modalités d'application dans le cadre d'un suivi à long terme. Enfin, nous fournirons une évaluation technique et financière de la mise en œuvre de cette méthode.

Mise en relation des trois volets : zostères, bernaches et activités humaines

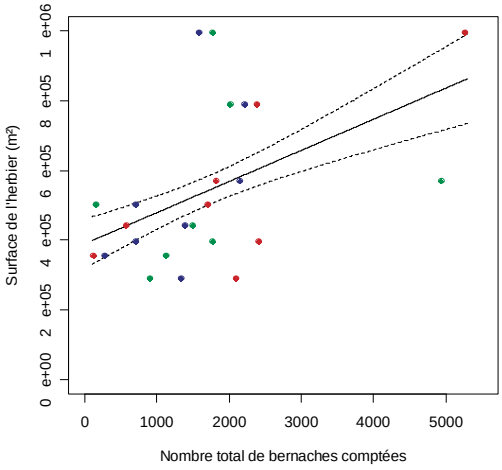
Nous cherchons à caractériser les herbiers de zostères à l'aide de l'utilisation de données concernant les bernaches. Par conséquent, pour les analyses nous avons considéré les variables concernant les zostères comme des variables expliquées, le 'y', et les données concernant les bernaches comme des variables explicatives, le 'x'.

Surface des herbiers

Il existe une relation positive significative entre la surface des herbiers de zostère naine et la somme des bernaches comptées une fois par mois d'octobre à mars, 2h avant la basse mer (régression linéaire : $F = 7.02$, $P = 0.015$, $R^2 = 0.21$, Fig. A1). L'équation reliant la surface au nombre de bernaches est :

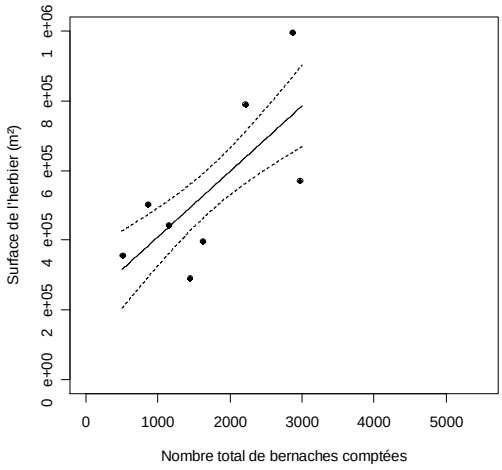
Surface de l'herbier (m^2) = 89.26 x nombre de bernaches + 389866.85

Figure A1 : Valeurs prédites (+/- se) de la surface d'un herbier en fonction de la somme hivernale de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars.



Pour cette analyse nous avons utilisé les données de comptage des trois hivers successifs (de 2003 à 2006). Cependant, les populations de bernaches présentant un cycle de trois ans lié au cycle des populations de lemmings en Sibérie, le nombre de bernaches passant l'hiver en France est très variable d'une année à l'autre sur trois ans. Nous nous sommes donc intéressés à la moyenne sur trois ans du nombre de bernaches comptées afin de diminuer l'effet de ces écarts. Nous obtenons toujours une relation positive significative ($F = 6.22$, $P = 0.047$, $R^2 = 0.42$; Figs. A2 et A3).

Figure A2 : Valeurs prédites (+/- se) de la surface d'un herbier en fonction de la moyenne sur trois ans de la somme de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars.



L'équation n'est pas la même, mais une augmentation de la surface d'herbier correspond toujours à une augmentation de nombre de bernaches comptées.

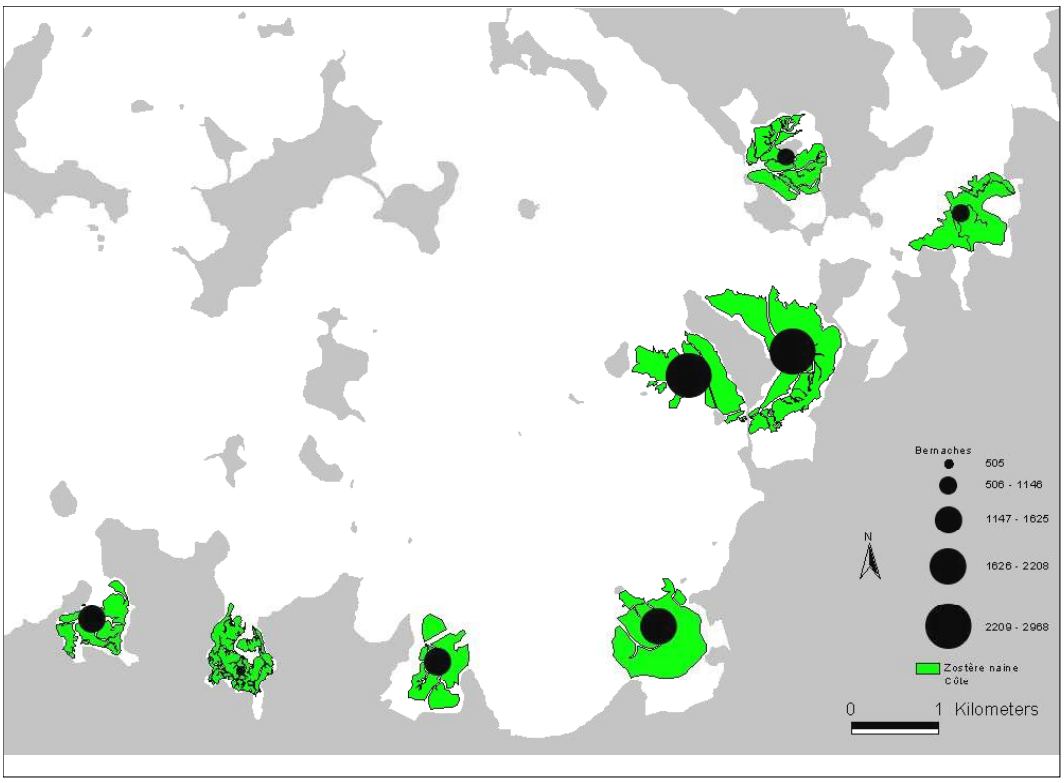


Figure A3 : Distribution de la somme moyenne de bernaches comptées sur trois hivers.

Pour confirmer cette relation, nous avons utilisé des données de Bretagne Nord. La cartographie SIG du REBENT d'herbiers de zostère naine datant de 1997 et réalisée par C. Hily nous a permis d'obtenir les surfaces de cette espèce pour six sites de comptage de bernaches Fig. A4).

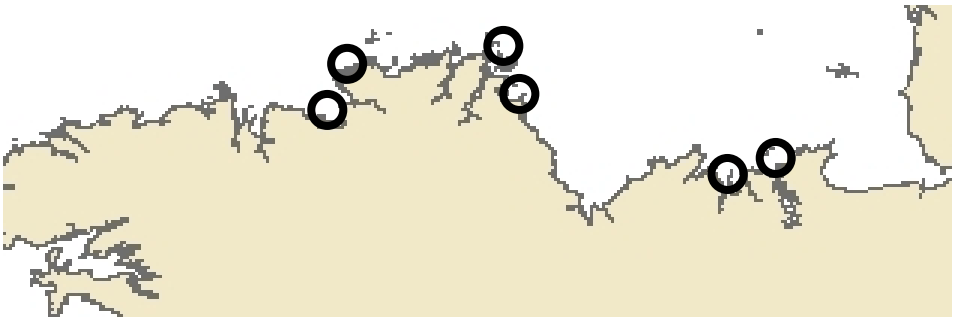
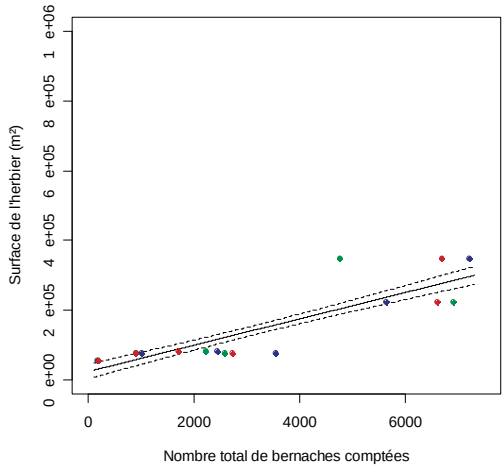


Figure A4 : Carte des sites de Bretagne Nord utilisés pour vérifier l'existence d'une relation entre surface de zostère naine et somme hivernale de bernaches comptées.

Nous avons ensuite utilisé les données des comptages 'Wetlands' (données publiques) pour les bernaches, pour les trois hivers encadrant cette cartographie : 1996-1997, 1997-1998, 1998-1999. Là aussi nous trouvons une relation positive entre la surface de zostères et le nombre de bernaches comptées d'octobre à mars, à la fois avec les données brutes (régression linéaire : $F = 50$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.74$; Fig. A5) et la moyenne du nombre de bernaches sur trois hivers ($F = 15.45$, $P = 0.017$, $R^2 = 0.74$).

Figure A5 : Valeurs prédites (+/- se), pour sept sites de Bretagne Nord, de la surface de zostères en fonction de la somme hivernale de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars.



Les équations des relations diffèrent de celles du golfe du Morbihan, donc nous ne pouvons pas affirmer qu'il est possible d'obtenir une valeur approchée de la surface d'un herbier de zostère naine à partir du nombre de bernaches le fréquentant en hiver. En effet, pour une même gamme de nombre de bernaches, nous avons deux gammes de surfaces de zostères. Cependant, les deux zones géographiques étant relativement éloignées, il serait peut-être possible d'obtenir une équation par zone de quelques dizaines de kilomètres le long du littoral.

En terme d'indicateur, cette relation positive peut être utilisée pour le suivi à long terme d'un herbier : toute augmentation ou diminution significative de sa fréquentation par les bernaches doit correspondre à une augmentation ou diminution significative de sa surface.

Biomasses de zostères

Une autre caractéristique d'un herbier de zostères est sa densité de biomasse des parties épigée et endogée des plantes.

En septembre les biomasses de zostère naine sont parmi les plus élevées de l'année, et les consommateurs sont absents ou très peu nombreux. Nous avons donc relié les données concernant les bernaches aux caractéristiques des herbiers en septembre.

La biomasse totale de zostères ne présente une relation significative avec aucune des données concernant les bernaches. Mais si l'on dissocie les parties épigée et endogée, on trouve une relation positive significative entre la biomasse de feuilles vertes (en g/m²) et :

- la somme hivernale des bernaches observées par mois lors des suivis d'une part (régression linéaire : $F = 10.73$, $P = 0.005$, $R^2 = 0.39$)
- Le nombre journalier moyen de bernaches observées en novembre ($F = 9.64$, $P = 0.007$, $R^2 = 0.37$; Figs. A6 et A7).

Les deux régressions donnent des résultats proches. Cependant, il est beaucoup plus avantageux, en terme d'investissement temporel et financier, d'utiliser les données de novembre plutôt que celles de tout l'hiver. L'équation de la relation est :

Biomasse de feuilles vertes en septembre (g/m²) = 0.031 x nombre journalier moyen de bernaches observées en novembre + 21.55.

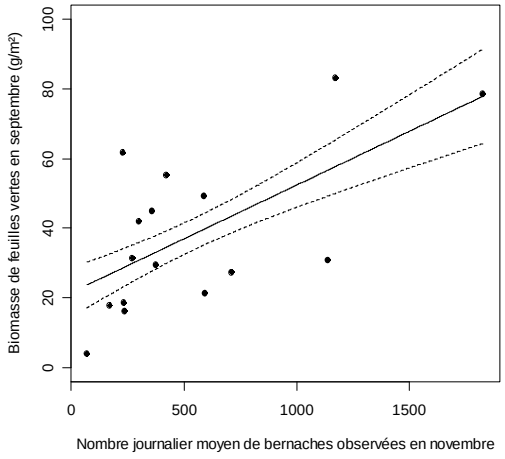


Figure A6 : Valeurs prédites (+/- se) de la biomasse de feuilles vertes en septembre en fonction du nombre de bernaches observées en novembre de la même année.

Dans le cadre d'un suivi à long terme d'un herbier de zostère naine, l'évolution du nombre journalier moyen de bernaches observées en novembre est un indicateur de l'évolution de la biomasse de feuilles vertes d'un herbier en septembre. Dans le Golfe du Morbihan, le mois de novembre correspond au pic de fréquentation par les bernaches. Ces résultats sont cohérents avec le fait que lorsque les bernaches sont plus nombreuses elles tendent à être limitées par la quantité de nourriture, et sont contraintes de se répartir en fonction de la quantité de nourriture disponible. Ainsi, pour suivre l'évolution de la biomasse de feuilles d'un herbier dont le pic de fréquentation par les bernaches n'est pas en novembre, il sera plus pertinent de choisir le mois du pic de fréquentation plutôt que le mois de novembre.

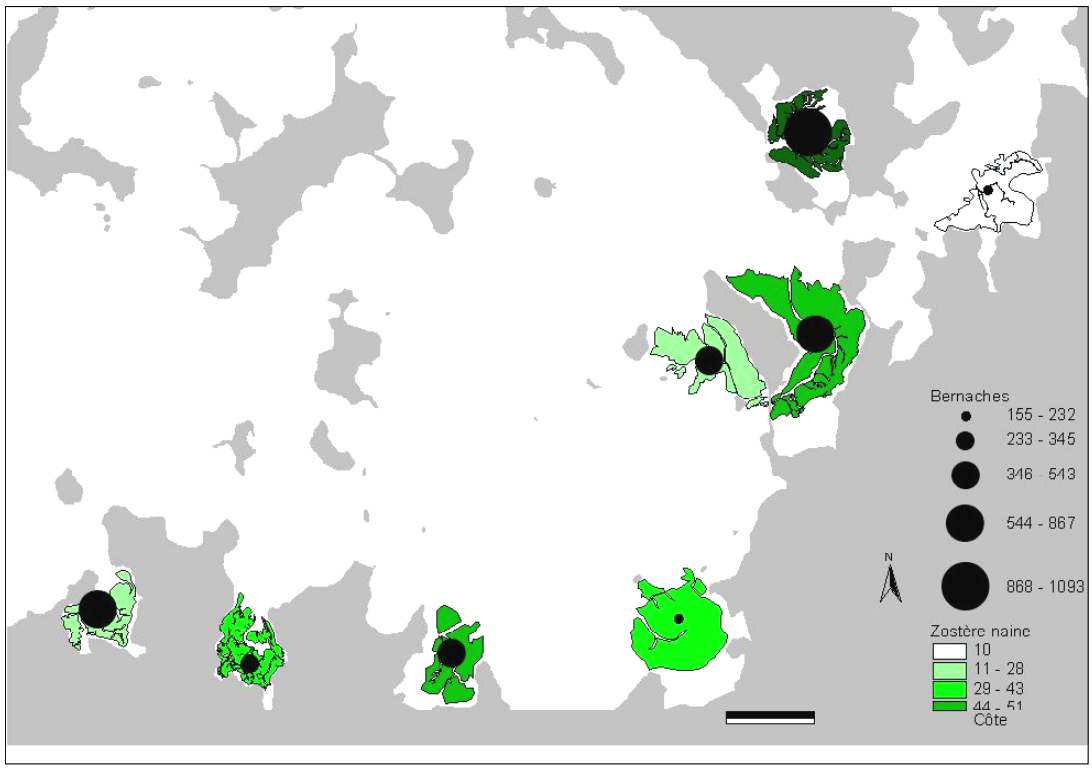


Figure A7 : Moyenne du nombre journalier de bernaches observées en novembre et moyenne de la biomasse de feuilles vertes (g/m²) en septembre.

Concernant la biomasse de rhizomes en septembre, aucune des données relatives aux bernaches ne présente de relation directe significative. En revanche,

il existe une corrélation positive significative entre la biomasse de rhizomes en novembre et le nombre journalier moyen de bernaches observées le mois de janvier suivant (r_s = 0.5, P = 0.013 ; Fig. A8). Dans la mesure où il existe une forte corrélation entre les biomasses de rhizomes en septembre et en novembre (r = 0.83, P <- 0.001, Fig. A9), nous pouvons en déduire qu'un plus grand nombre de bernaches observées en janvier correspond certainement à une biomasse de rhizomes en septembre plus élevée. Le fait qu'il s'agisse du mois de janvier est en concordance avec des résultats qui montrent que les bernaches consomment des rhizomes à cette période de l'hiver, quand il n'y a plus suffisamment de feuilles pour subvenir à leur besoins énergétiques (Desmonts et al., en préparation).

Dans le cadre d'un suivi à long terme d'un herbier de zostère naine, il est fort probable qu'une diminution ou une augmentation de la fréquentation par les bernaches en janvier reflète une diminution ou une augmentation de la biomasse de rhizome en septembre.

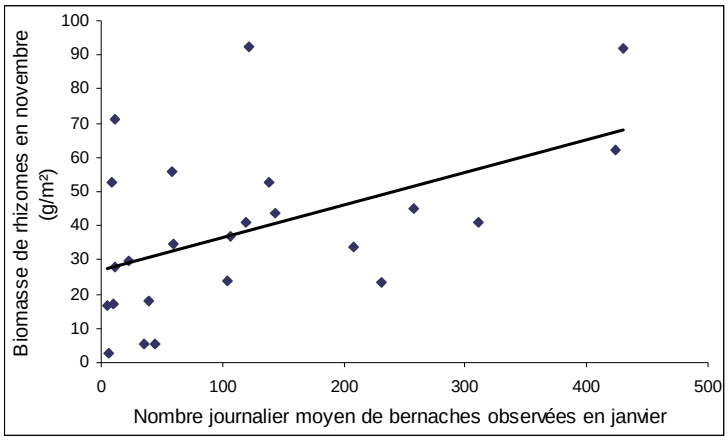


Figure A8 : Biomasse de rhizomes en novembre en fonction du nombre journalier moyen de bernaches observées le mois de janvier suivant.

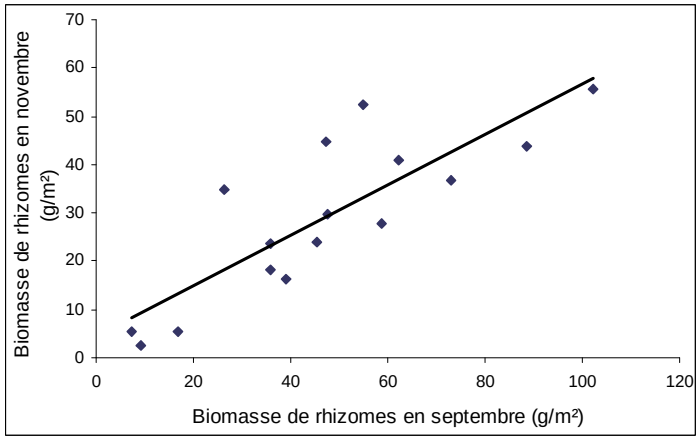


Figure A9 : Biomasse de rhizomes en novembre en fonction de la biomasse de rhizomes en septembre.

Aspects dynamiques et relations avec les activités humaines

Nous avons montré que pour l'ensemble des herbiers suivis, le nombre journalier de bernaches observées en novembre était représentatif de la biomasse de feuilles vertes en septembre. Cette relation existe malgré le fait que le mois de novembre soit un des mois où les activités humaines sont les plus importantes. Afin de déterminer de faon assez simple si cette relation pouvait être différente en fonction de l'abondance des activités humaines, nous avons regroupé les sites de suivi en deux groupes : un groupe avec en moyenne peu d'activités humaines et un groupe avec beaucoup d'activités humaines. Il s'est avéré que ces deux groupes correspondaient aux sites sud et aux sites est. Nous avons utilisé les données de l'ensemble des trois hivers : biomasses de feuilles vertes et nombres de bernaches observées lors des suivis. Nous avons réalisé les analyses sur les valeurs moyennes des trois ans afin de minimiser l'effet des variations inter-annuelles de bernaches. Les biomasses maximales des herbiers sud étant inférieures aux biomasses maximales des herbiers est, nous n'avons conservé de l'est que les données correspondant à la gamme de valeurs de biomasse des herbiers sud. Le résultat de la régression linéaire donne une relation significative avec le nombre de bernaches ($F = 7.7$, $P = 0.009$) et avec l'interaction entre le nombre de bernaches et la zone ($F = 4.33$, $P = 0.045$) : la pente de la relation entre biomasse de feuilles vertes et nombre de bernaches est plus élevée dans la zone sud que dans la zone est (Fig. A10). Cela signifie que pour un même nombre de bernaches observées, la biomasse de feuilles vertes est plus élevée dans le sud que dans l'est. Si les bernaches avaient évité les zones de forte activité humaine, nous nous serions attendus à l'inverse, c'est-à-dire à trouver une plus faible surface pour un même nombre de bernaches dans le sud que dans l'est, dans la mesure où elles se seraient regroupées dans la zone plus calme.

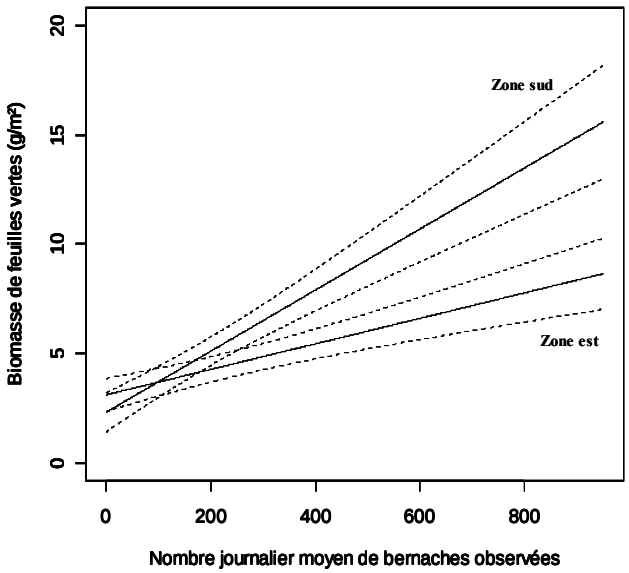


Figure A10 : Biomasse de feuilles vertes en fonction du nombre de bernaches observées dans la zone Sud et dans la zone Est.

Dans cette partie nous avons mis en relation les trois volets zostères, bernaches et activités humaines, et déterminé quel pouvait être le rôle des bernaches comme indicateur de l'état des herbiers de zostères.

Deux formes d'indications se dégagent :

- Une indication sur la surface de zostères grâce à la somme hivernale des bernaches comptées une fois par mois d'octobre à mars
- Une indication sur la biomasse de feuilles vertes (et dans une moindre mesure de rhizomes) en septembre grâce à la moyenne sur une journée du nombre de bernaches en novembre (en janvier pour les rhizomes).

Application et limites de l'indicateur

L'objectif de ce projet était de déterminer si la bernache cravant pouvait être un bon indicateur de l'état des herbiers de zostère naine, dans le cadre d'un suivi à long terme.

Dans la mesure où la zostère est la principale et presque unique ressource de la bernache cravant lors de son hivernage sur les côtes françaises, il était légitime de s'attendre à ce que l'abondance et la distribution des bernaches soient représentatives de l'abondance et la distribution des zostères. Nous avons mis en place deux formes d'indicateur. Ces deux formes nécessitent deux types de données concernant les bernaches à recueillir, mais dont l'acquisition reste relativement simple.

Même si nous pensons qu'il est possible d'utiliser la présence de bernaches en alimentation sur l'estran pour détecter la présence de zostères, ce que nous présentons ici comme indicateur ne concerne que le suivi à long terme de l'évolution d'herbiers connus.

Il est donc nécessaire de connaître à priori :

- les limites et la surface de l'herbier considéré,
- la biomasse de feuilles vertes et rhizomes,

afin de définir un 'point 0' de début de suivi.

Pour chacune des deux formes d'indicateur, il est préférable que la surface de zostère par observateur n'excède pas 100ha et que la personne ait une visibilité sur l'ensemble de la surface à sans avoir à se déplacer

<u>Evolution de la surface d'un herbier</u>

** Mise en place*

Dans la mesure où la plupart des herbiers de zostère naine de la côte atlantique sont déjà cartographiés ou en cours de cartographie, en particulier dans le cadre du REBENT pour la Bretagne, cette forme d'indicateur ne nécessite pas de mise en place particulière. Les comptages de bernaches sur le littoral atlantique existent depuis 1976 et doivent en principe continuer pour une durée illimitée. Pour créer le 'point 0' pour les bernaches, il suffit de calculer la

moyenne de la somme de bernaches comptées d'octobre à mars pour l'hiver correspondant à l'année de la cartographie et les deux hivers l'encadrant.

**Application*

Si les comptages 'Wetlands' existent et se pérennisent pour l'herbier, la mise en application est d'une simplicité extrême : il suffit de calculer la moyenne sur trois ans de la somme de bernaches comptées sur l'herbier d'octobre à mars. L'évolution de cette moyenne reflétera l'évolution de la surface de l'herbier. Si les comptages 'Wetlands' s'arrêtent, ou ne correspondent pas exactement, en terme de géographie, à l'herbier d'intérêt, alors il sera nécessaire qu'une personne aille compter les bernaches présentes sur cet herbier entre 2h30 et 2h avant la basse mer, une fois par mois d'octobre à mars. Il est fort probable qu'un ornithologue local accepte de le faire. Pour cela il est possible de contacter les associations comme la Ligue pour la Protection des Oiseaux, la Société d'Etude et de Protection de la Nature en Bretagne ou encore de trouver un accord avec les Réserves Naturelles locales.

**Limites*

La principale limite de cet indicateur réside dans le fait que nous ne disposions pas de plusieurs cartographies avec minimum trois ans d'écart pour le même herbier. En conséquence il serait intéressant, et préférable, de comparer les informations que donne cet indice avec l'évolution des limites d'herbier obtenues par la méthodologie REBENT quand elle sera mise en place pour les herbiers de zostère naine.

Une autre limite est liée aux activités humaines. L'utilisation de cet indicateur nécessite de connaître la fréquentation moyenne par les activités humaines sur et aux abords de l'herbier. En effet, nous avons montré que les activités

humaines peuvent perturber les bernaches au point de les faire partir, même si elles ne semblent pas à long terme éviter les zones de forte présence humaine. Par conséquent, si le jour du comptage, la fréquentation par les humains est anormalement élevée, le nombre de bernaches pourrait être inférieur à ce qu'il serait en 'temps normal'. Il serait ainsi préférable de revenir compter les bernaches un autre jour.

**Avantages*

L'avantage de cet indicateur, s'il donne bien les mêmes informations que celles de la méthodologie REBENT, est qu'il permettrait de l'alléger et appliquer cette méthode standard avec une périodicité plus grande, comme par exemple tous les 9 ans ou moins plutôt que tous les 3 ans. Cela permettrait un allégement sur les plans financier et technique.

<u>Evolution de la biomasse de feuilles vertes en septembre</u>

**Mise en place*

Les données concernant la biomasse de feuilles vertes en septembre ne sont pour le moment pas répandues. Par conséquent une campagne d'échantillonnage en septembre sera nécessaire à la mise en place de l'indicateur.

**Application*

Pour utiliser cet indicateur, il sera nécessaire qu'une personne passe une journée ou deux, selon l'herbier, à compter les bernaches toutes les 30mn pendant 6 à 7 heures autour de la basse mer. Le mois d'observation le plus adapté est le mois du pic des bernaches, tant qu'il n'est pas trop éloigné du mois de septembre, à cause d'une part de la sénescence naturelle des zostères et d'autre part de la

déplétion des feuilles par les consommateurs ; il serait en conséquence préférable de ne pas réaliser ces observations après le mois de décembre.

Le nombre de jours (1 ou 2) d'observation est à adapter à chaque herbier. En effet, un herbier pour lequel il n'y a pas de variations, ou presque, d'activité humaine, sur l'herbier ou à ses alentours, au cours de la semaine ou du mois, ne nécessite qu'un jour de suivi. En revanche, la fréquentation variera beaucoup entre la semaine et le week-end si les activités humaines sont essentiellement professionnelles ou de loisir.

Les horaires d'observation sont également à adapter à chaque herbier. En effet, il n'est pas utile de commencer à compter les bernaches avant qu'elles puissent commencer à se nourrir, c'est-à-dire quand la hauteur d'eau au-dessus de l'herbier est encore trop élevée. Dans notre cas, nous avons pris en compte les données à partir de 3h30 avant la basse mer. Dans le cas du Golfe du Morbihan, les bernaches quittaient presque systématiquement les herbiers environ 1h avant la basse mer et y revenaient 1h après la basse mer. Par conséquent il était inutile, voire inexact, de continuer à récolter des données moins d'1h autour de la basse mer.

**Limites*

Comme nous l'avons écrit précédemment les populations de bernaches présentent un cycle de trois au cours duquel les variations inter-annuelles peuvent être très importantes. En conséquence, une forte variation de fréquentation d'un herbier par les bernaches d'une année à l'autre pourrait ne pas correspondre à une telle variation de biomasse de zostères. Dans la mesure où nous recherchons un indicateur de l'évolution d'un herbier à long terme, il serait préférable de considérer la valeur moyenne sur trois ans de sa fréquentation journalière par les bernaches.

**Avantages*

De même que pour l'indicateur 'surface', s'il est bien en accord avec la méthode standard (à tester sur les premières années), cet indicateur 'biomasse' permettrait d'augmenter la périodicité de la méthode standard et donc d'alléger le coût financier et technique.

Evolution de la biomasse de rhizomes en septembre

Il serait possible d'avoir une idée de l'évolution de la biomasse des rhizomes en septembre en appliquant le même protocole que ci-dessus mais en janvier. Cependant, nous considérons qu'il ne s'agit pas d'un indicateur assez fiable pour être appliqué tel quel sans études supplémentaires.

Conclusion

En conclusion, nous pensons que les deux formes d'indicateurs décrites ci-dessus doivent permettre de suivre à long terme l'évolution des surfaces d'herbiers de zostère naine, ainsi que l'évolution des biomasses de feuilles vertes en septembre tant que les populations de bernaches sont assez stables au niveau mondial, et que la fréquentation par les activités humaines de ces herbiers et des herbiers proches présente une certaine stabilité. En effet, si pour un herbier proche de l'herbier d'intérêt les activités humaines augmentent drastiquement, il est possible d'observer une augmentation de fréquentation de l'herbier d'intérêt par les bernaches sans que cela corresponde à une augmentation de sa biomasse de feuilles vertes. Il s'agirait dans ces conditions d'un report des bernaches sur ce site. Il est donc nécessaire de rester prudent, mais une analyse de données de comptage de bernaches sur trente ans sur l'ensemble du golfe du Morbihan a montré que les bernaches continuaient à se distribuer en fonction des surfaces de

zostère naine malgré une forte augmentation des activités humaines dans certaines zones.

Les bernaches constituent donc un indicateur fiable de l'évolution de la surface et de la biomasse de feuilles vertes d'un herbier de zostères.

Reference List

Alberti,M., Marzluff, J. M., Shulenberger, E., Bradley, G., Ryan, C., & Umbrunnen, C. (2003) Integrating humans into ecology: opportunities and challenges for studying urban ecosystems. *Bioscience* **53,** pp. 1169-1179

Alexandre,A., Santos, R., & Serrão, E. (2005) Effects of clam harvesting on sexual reproduction of the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series* **298,** pp. 115-122

Atkinson,P.W., Clark, N. A., Dodd, S. G., & Moss, D. (2005) Changes in fisheries practices and Oystercatcher survival, recruitment and body mass in a marginal Cocjle fishery. *Ardea* **93,** pp. 199-212

Atkinson,P.W., Clark, N. A., Bell, M. C., Dare, P. J., Clark, J. A., & Ireland, P. L. (2003) Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biological Conservation* **114,** pp. 127-141

Auby,I. (1991) *Contribution à l'étude des herbiers de Zostera noltii dans le bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée.* PhD

Auby,I. & Labourg, P. J. (1996) Seasonal dynamics of Zostera noltii Hornem. In the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research* **35,** pp. 269-277

Bachelet,G., Boucher, J., Daguzan, J., Glémarec, M., Guillou, J., Le Pennec, M., Mazurié, J., & Claude, S. (1993) La prolifération de la palourde japonaise et le déterminisme du recrutement. *Equinoxe* **46,** pp. 4-11

Bakker,E., Reiffers, R., Olff, H., & Gleichman, J. (2005) Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia* **146,** pp. 157-167

Balmford,A. & Bond, W. (2005) Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters* **8,** pp. 1218-1234

Banks,J. & Paterson, A. (2002) Sex roles of the South Island pied oystercatcher, *Haematopus ostralegus finschi*. *Notornis* **49,** pp. 39-44

Beale,C.M. & Monaghan, P. (2004a) Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? *Animal Behaviour* **68,** pp. 1065-1069

Beale,C.M. & Monaghan, P. (2004b) Human disturbance: people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology* **41,** pp. 335-343

Beauchamp,G. (2001) Should vigilance always decrease with group size? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51,** pp. 47-52

Begon,M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (2003) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 3rd edn. Blackwell,

Béchet,A., Giroux, J. F., & Gauthier, G. (2004) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology* **41,** pp. 689-700

Bélanger,L. & Bédard, J. (1990) Energetic cost of man-induced disturbance to staging snow geese. *Journal of Wildlife Management* **54,** pp. 36-41

Blumstein,D.T., Daniel, J. C., & Evans, C. S. (2001) Yellow-Footed Rock-Wallaby Group Size Effects Reflect A Trade-Off. *Ethology* **107,** pp. 655-664

Blumstein,D.T., Fernandez-Juricic, E., Zollner, P. A., & Garity, S. C. (2005) Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* **42,** pp. 943-953

Bond,W.J. (2005) Large parts of the world are brown or black: a different view on the 'Green World' hypothesis. *Journal of Vegetation Science* **16,** pp. 261-266

Borowiec,E. (1975) Food of the coot (*Fulica atra* L.) in different phenological periods. *Polskie Archiwum Hydro-biologii* **22,** pp. 157-166

Bos,D., van de Koppel, J., & Weissing, F. J. (2004) Dark-bellied Brent geese aggregate to cope with increased levels of primary production. *Oikos* **107,** pp. 485-496

Botsford,L.W., Castilla, J. C., & Peterson, C. H. (1997) The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* **277,** pp. 509-515

Burnham,K.P. & Anderson, D. R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer-Verlag, New-York

Burton,N.H.K., Armitage, M. J. S., MUSGROVE, A. J., & Rehfisch, M. M. (2002) Impacts of Man-Made Landscape Features on Numbers of Estuarine Waterbirds at Low Tide. *Environmental Management* **30,** pp. 857-864

Burton,N.H.K., Rehfisch, M. M., Clark, N. A., & Dodd, S. G. (2006) Impacts of sudden winter habitat loss on the body condition and survival of redshank Tringa totanus. *Journal of Applied Ecology* **43,** pp. 464-473

Cabaço,S., Alexandre, A., & Santos, R. (2005) Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series* **298,** pp. 123-129

Carney,K.M. & Sydeman, W. J. (1999) A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. *Waterbirds* **22,** pp. 68-79

Castilla,J.C. (1999) Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. *Trends in Ecology & Evolution* **14,** pp. 280-283

Cézilly,F. & Benhamou, S. (1996) Les stratégies optimales d'approvisionnement (Optimal foraging strategies a review). *Revue d'écologie* **51,** pp. 43-86

Chapin,F.S., III, Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., & Tilman, D. (1997) Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science* **277,** pp. 500-504

Charman, K. The seasonal pattern of food utilisation by *Branta bernicla* on the coast of southeast England. Smart, M. 64-75. 1979. Slimbridge, IWRB. Proceedings of the 1st technical meeting on Western Palearctic Migratory Bird Management,Paris, 1977. Smart, M. 1977.
Ref Type: Conference Proceeding

Charnov,E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology* **9,** pp. 129-136

Clausen,P. (2000) Modelling water level influence on habitat choice and food availability for *Zostera* feeding brent geese in non-tidal areas. *Wildlife Biology* **6,** pp. 75-87

Clausen,P., Madsen, J., Percival, S. M., O'Connor, D., & Anderson, G. Q. A. (1998) Population development and changes in winter site use by the Svalbard light-bellied brent goose, Branta bernicla hrota 1980-1994. *Biological Conservation* **84,** pp. 157-165

Cohen,J.E. (2003) Human Population: The Next Half Century. *Science* **302,** pp. 1172-1175

Colwell,M.A. & Landrum, S. L. (1993) Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *The Condor* **95,** pp. 94-103

Comité national de la conchyliculture. La conchyliculture française. 1-20. 2006.
Ref Type: Report

Curtis,P.S., Balduman, L. M., Drake, B. G., & Whigham, D. F. (1990) Elevated atmospheric CO2 effects on belowground processes in C3 and C4 estuarine marsh communities. *Ecology* **5,** pp. 2001-2006

Danchin,E., Giraldeau, L.-A., & Cézilly, F. (2005) *Ecologie comportementale : cours & questions de réflexion*, 1 edn. Dunod, Baume-les-Dames

Dandelot,S., Verlaque, R. +., Dutartre, A., & Cazaubon, A. (2005) Ecological, Dynamic and Taxonomic Problems Due to Ludwigia (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia* **551,** pp. 131-136

Detaint,M. & Coïc, C. (2006) La Grenouille taureau *Rana catesbeiana* dans le sud-ouest de la France. Premiers résultats du programme de lutte. *Bulletin de la Société herpétologique de France* **117,** pp. 41-56

Dolman,P. & Sutherland, W. J. (1995) The response of bird populations to habitat loss. *Ibis* **137,** pp. 38-46

Durant,D., Fritz, H., Blais, S., & Duncan, P. (2003) The functional response in three species of herbivorous Anatidae: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology* **72,** pp. 220-231

Duriez,O., Fritz, H., Binet, F., Tremblay, Y., & Ferrand, Y. (2005) Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: starvation versus predation risk trade-off? *Animal Behaviour* **69,** pp. 39-49

Ebbinge,B.S., Berrevoets, C., Clausen, P., Ganter, B., Guenther, K., Koffijberg, K., Mahéo, R., Rowcliffe, J. M., St Joseph, A. K. M., Südbeck, P., & Syroechkovski Jr, E. E. (1999) Dark-bellied Brent Goose *Branta bernicla bernicla*. *Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution* (eds Madsen,J., Cracknell,G., & Fox,A.D.), pp. 284-297. Wetlands International National Environmental Research Institute, Rønde, Wageningen

Elgar,M.A. (1989) Predator vigilance and group size in birds and mammals: a critical review of the empirical evidence. *Biological reviews* **64,** pp. 13-33

Emlen,J.M. (1966) The role of time and energy in food preference. *American Naturalist* **100,** pp. 611-617

Emlen,J.M. (1968) Optimal choice in animals. *American Naturalist* **102,** pp. 385-389

Evans,D.M. & Day, K. R. (2001) Does shooting disturbance affect diving ducks wintering on large shallow lakes? A case study on Lough Neagh, Northern Ireland. *Biological Conservation* **98,** pp. 315-323

Evans,D.M. & Day, K. R. (2002) Hunting disturbance on a large shallow lake: the effectiveness of waterfowl refuges. *Ibis* **144,** pp. 2-8

Evans,T.J. & Harris, S. W. (1994) Status and habitat use by American avocets wintering at Humboldt Bay, California. *The Condor* **96,** pp. 178-189

Fernandez-Juricic,E., Vaca, R., & Schroeder, N. (2004) Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies. *Biological Conservation* **117,** pp. 407-416

Fernandez-Juricic,E., Venier, M. P., Renison, D., & Blumstein, D. T. (2005) Sensitivity of wildlife to spatial patterns of recreationist behavior: A critical assessment of minimum approaching distances and buffer areas for grassland birds. *Biological Conservation* **125,** pp. 225-235

Fox,A.D. (1996) *Zostera* exploitation by Brent Geese and Wigeon on the Exe Estuary, southern England. *Bird Study* **43,** pp. 257-268

Fox,A.D., Bell D.V., & Mudge, G. P. (1993) A preliminary study of the effects of disturbance on feeding Wigeon grazing on Eel-grass Zostera. *Wader Study Group Bulletin* **68 (Special issue),** pp. 67-71

Fox,A.D. & Madsen, J. (1997) Behavioural and distributionnal effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe : implications for refuge design. *Journal of Applied Ecology* **34,** pp. 1-13

Frame,P.F., Cluff, H. D., & Hik, D. S. (2007) Response of Wolves to Experimental Disturbance at Homesites. *Journal of Wildlife Management* **71,** pp. 316-320

Fretwell,S.D. & Lucas, H. L. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* **19,** pp. 16-36

Frid,A. & Dill, L. M. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* **6,**

Fritz, H. Suivi des oies cendrées *Anser anser* et des bernaches cravants *Branta bernicla* sur les mizottes de la Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon. 1-69. 2004. Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. 2004.
Ref Type: Report

Ganter,B. (2000) Seagrass (*Zostera* spp.) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgoland Marine Research* **54,** pp. 63-70

Gauthier,G., Bédard, J., & Bédard, Y. (1984) Comparison of daily energy expenditure of greater snow geese between two habitats. *Canadian Journal of Zoology* **62,** pp. 1304-1307

George,S.L. & Crooks, K. R. (2006) Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. *Biological Conservation* **133,** pp. 107-117

Gibeau,M.L., Clevenger, A. P., Herrero, S., & Wierzchowski, J. (2002) Grizzly bear response to human development and activities in the Bow River Watershed, Alberta, Canada. *Biological Conservation* **103,** pp. 227-236

Gill,J.A., Norris, K., & Sutherland, W. J. (2001a) The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits *Limosa limosa*. *Journal of Applied Ecology* **38,** pp. 846-856

Gill,J.A., Norris, K., & Sutherland, W. J. (2001b) Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation* **97,** pp. 265-268

Gill,J.A., Sutherland, W. J., & Watkinson, A. R. (1996) A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology* **33,** pp. 786-792

Gill,J.A., William, J. S., & Ken, N. (2001) Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268,** pp. 369-376

Gilliam,J.F. & Fraser, D. F. (1987) Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology* **68,** pp. 1856-1862

Gillier,J.-M. & Mahéo, R. (1998) La Bernache cravant à ventre sombre *Branta b. bernicla* en France. Exemple de la saison 1995-1996. *Ornithos* **5,** pp. 54-60

Goss-Custard,J.D., Caldow, R. W. G., Clarke, R. T., Le V.dit Durell, S. E. A., & Sutherland, W. J. (1995a) Deriving Population Parameters from Individual Variations in Foraging Behaviour. I. Empirical Game Theory Distribution Model of Oystercatchers Haematopus ostralegus Feeding on Mussels Mytilus edulis. *Journal of Applied Ecology* **64,** pp. 265-276

Goss-Custard,J.D., Caldow, R. W. G., Clarke, R. T., & West, A. D. (1995b) Deriving Population parameters from Individual Variations in Foraging Behaviour. II. Model Tests and Population Parameters. *Journal of Applied Ecology* **64,** pp. 277-289

Goss-Custard,J.D., Clarke, R. T., Briggs, K. B., Ens, B. J., Exo, K.-M., Smit, C., Beintema, A. J., Caldow, R. W. G., Catt, D. C., Clark, N. A., Le V.dit Durell, S. E. A., Harris, M. P., Hulscher, J. B., Meininger, P. L., & Picozzi, N. (1995c) Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. 1. Estimating model parameters . *Journal of Applied Ecology* **32,** pp. 320-336

Goss-Custard,J.D., Clarke, R. T., Le V.dit Durell, S. E. A., Caldow, R. W. G., & Ens, B. J. (1995d) Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. 2. Model predictions. *Journal of Applied Ecology* **32,** pp. 337-351

Goss-Custard,J.D., Stillman, R. A., West, A. D., Caldow, R. W. G., & McGrorty, S. (2002) Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation* **105,** pp. 27-41

Goss-Custard,J.D., Triplet, P., Sueur, F., & West, A. D. (2006) Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. *Biological Conservation* **127,** pp. 88-97

Gray,R.D. & Kennedy, M. (1994) Misconceptions or Misreadings? Missing the Real Issues about the IFD. *Oikos* **71,** pp. 167-170

Green,M. & Alerstam, T. (2000) Flight speeds and climb rates of Brent Geese: mass-dependent differences between spring and autumn migration. *Journal of Avian Biology* **31,** pp. 215-225

Guillemain,M., Corbin, J., & Fritz, H. (1999) Interruptions of terrestrial feeding as a way to decrease the non-digestible fraction of the bolus: field observations and laboratory experiments in Mallard. *Wildfowl* **50,** pp. 123-132

Guillemain,M., Duncan, P., & Fritz, H. (2001) Switching to a feeding method that obstructs vision increases head-up vigilance in dabbling ducks. *Journal of Avian Biology* **32,** pp. 345-350

Guillemette,M. & Himmelman, J. H. (1996) Distribution of wintering common eiders over mussel beds: Does the ideal free distribution apply? *Oikos* **76,** pp. 435-442

Hamilton,W.D. (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* **31,** pp. 295-311

Harper,D.C.G. (1982) Competitive foraging in mallards: 'ideal free' ducks. *Animal Behaviour* **30,** pp. 575-584

Hassel,M.P. & May, R. M. (1974) Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology* **43,** pp. 567-594

Hernández,L. & Laundré, J. W. (2005) Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology* **11,** pp. 215-220

Hily,C., Raffin, C., Brun, A., & den Hartog, C. (2002) Spatio-temporal variability of wasting disease symptoms in eelgrass meadows of Brittany (France). *Aquatic Botany* **72,** pp. 37-53

Houston,A.I. & McNamara, J. M. (1988) The ideal free distribution when competitive abilities differ: An approach based on statistical mechanics. *Animal Behaviour* **36,** pp. 166-174

Idso,S.B. (1999) The long-term response of trees to atmospheric $CO_{2\ \text{enrichment}}$. *Global Change Biology* **5,** pp. 793-495

Inger,R., Ruxton, G. D., Newton, J., Colhoun, K., Mackie, K., Robinson, J. A., & Bearhop, S. (2006) Using daily ration models and stable isotope analysis to predict biomass depletion by herbivores. *Journal of Applied Ecology* **43,** pp. 1022-1030

Jackson,A.L., Humphries, S., Ruxton, G. D., & Humphries, S. (2004) Resolving the departures of observed results from the Ideal Free Distribution with simple random movements. *Journal of Animal Ecology* **73,** pp. 612-622

Jacob,J. & Brown, J. S. (2000) Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* **91,** pp. 131-138

Jacobs,R.P.W.M., Den Hartog, C., Braster, B. F., & Carriere, F. C. (1981) Grazing of the seagrass Zostera noltii by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). *Aquatic Botany* **10,** pp. 241-259

Jacobson,S.K. & Duff, M. D. (1998) Training Idiot Savants: The Lack of Human Dimensions in Conservation Biology. *Conservation Biology* **12,** pp. 263-267

Jenkins,M. (2003) Prospects for Biodiversity. *Science* **302,** pp. 1175-1177

Keller,V.E. (1991) The effect of disturbance from roads on the distribution of feeding sites of geese (*Anser brachyrhynchus, A. anser*), wintering in north-east Scotland. *Ardea* **79,** pp. 229-232

Kennedy,M. & Gray, R. D. (1993) Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos* **68,** pp. 158-166

Klaassen,M., Bauer, S., Madsen, J., & Tombre, I. (2006) Modelling behavioural and fitness consequences of disturbance for geese along their spring flyway. *Journal of Applied Ecology* **43,** pp. 92-100

Krebs,J.R. (1978) Optimal foraging: decision rules for predators. *Behavioural ecology* (eds Krebs,J.R. & Davies,N.B.), pp. 4-70. Blacwell Scientific Publication, Oxford

Krebs,J.R. & McCleery, R. H. (1984) Optimization in behavioural ecology. *Behavioural ecology An evolutionnary approach* (eds Krebs,J.R. & Davies,N.B.), pp. 91-121. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edindurgh Boston Melbourne

Lafferty,K.D., Goodman, D., & Sandoval, C. P. (2006) Restoration of Breeding by Snowy Plovers Following Protection from Disturbance. *Biodiversity and Conservation* **15,** pp. 2217-2230

Lafferty,K.D. (2001) Disturbance to wintering western snowy plovers. *Biological Conservation* **101,** pp. 315-325

Lampert,W., McCauley, E., & Manly, B. J. F. (2003) Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270,** pp. 765-773

Lane,S.J. & Hassall, M. (1996) Nocturnal feeding by dark-bellied Brent geese *Branta bernicla bernicla*. *Ibis* **138,** pp. 291-297

Laundré,J.W., Hernández, L., & Altendorf, K. B. (2001) Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* **79,** pp. 1401-1409

Laursen,K., Kahlert, J., & Frikke, J. (2005) Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* **11,** pp. 13-19

Lima,S.L. & Dill, L. M. (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68,** pp. 619-640

Lima,S.L., Valonet, T. J., & Caraco, T. (1985) Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour* **33,** pp. 155-165

Lind,J. (2004) What determines probability of surviving predator attacks in bird migration?: the relative importance of vigilance and fuel load. *Journal of Theoretical Biology* **231,** pp. 223-227

Loreau,M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* **294,** pp. 804-808

MacArthur,R.H. & Pianka, E. R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* **100,** pp. 603-609

Madsen,J. (1988) Autumn feeding ecology of herbivorous wildfowl in the Danish Wadden Sea, and impact of food supplies and shooting on movements. *Danish review of game biology* **13,** pp. 3-32

Madsen,J. (1995) Impacts of disturbance on migratory waterfowl. *Ibis* **137,** pp. S67-S74

Madsen,J. (1998a) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. I. Baseline assessment of the disturbance effects of recreational activities. *Journal of Applied Ecology* **35,** pp. 386-397

Madsen,J. (1998b) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. *Journal of Applied Ecology* **35,** pp. 398-417

Madsen,J. & Fox, A. D. (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds -- a review . *Wildlife Biology* **1,** pp. 193-207

Mahéo,R. (1976) The Brent geese of France, with special reference to the Golfe du Morbihan. *Wildfowl* **27,** pp. 55-62

Mahéo,R. & Denis, P. (1987) Les bernaches hivernant dans le Golfe du Morbihan (sud Bretagne) et leur impact sur les herbiers de zostères: premiers résultats. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **suppl 4,** pp. 35-45

Malakoff,D. (1997) Extinction on the High Seas. *Science* **277,** pp. 486-488

Mathers,R.G. & Montgomery, W. I. (1996) Quality of food consumed by overwintering pale-bellied brent geese *Branta bernicla hrota* and wigeon *Anas penelope*. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* **97,** pp. 81-89

Mathers,R.G., Montgomery, W. I., & Portig, A. A. (1998) Exploitation of intertidal Zostera species by Brent geese (Branta bernicla hrota): Why dig for your dinner? *Proceedings of the Royal Irish Academy - Section B Biology and Environment* **98,** pp. 147-152

Mayhew,P. & Houston, D. (1989) Feeding site selection by Wigeon *Anas penelope* in relation to water. *Ibis* **131,** pp. 1-8

McKinney,R.A. & McWilliams, S. R. (2005) A New Model To Estimate Daily Energy Expenditure For Wintering Waterfowl. *Wilson bulletin* **117,** pp. 44-55

McNamara,J.M. & Houston, A. I. (1986) The common currency for behavioral decisions. *American Naturalist* **127,** pp. 358-378

Meyer,W.B. & Turner, B. L. I. (1992) Human population growth and global land-use/cover change. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23,** pp. 39-61

Milinski,M. (1984) Competitive resource sharing: An experimental test of a learning rule for ESSs. *Animal Behaviour* **32,** pp. 233-242

Milinski,M. (1994) Ideal Free Theory Predicts More Than Only Input Matching: A Critique of Kennedy and Gray's Review. *Oikos* **71,** pp. 163-166

Milinski,M. & Heller, R. (1978) Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (Gasterosteus aculeatus L.). *Nature* **275,** pp. 642-644

Mooney,H.A. & Cleland, E. E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98,** pp. 5446-5451

Moore,J.E. & Black, J. M. (2006) Slave to the tides: spatiotemporal foraging dynamics of spring staging black brant. *The Condor* **108,** pp. 661-677

Moore,J.E., Colwell, M. A., Mathis, R. L., & Black, J. M. (2004) Staging of Pacific flyway brant in relation to eelgrass abundance and site isolation, with special consideration of Humboldt Bay, California. *Biological Conservation* **115,** pp. 475-486

Mori,Y., Sodhi, N. S., Kawanishi, S., & Yamagishi, S. (2001) The effect of human disturbance and flock composition on the flight distances of waterfowl species. *Journal of Ethology* **19,** pp. 115-119

Moyle,P.B. (1973) Effects of introduced bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia* **1,** pp. 18-22

Newton,I. (1980) The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* **68,** pp. 11-30

Nicholls,R.J., Hoozemans, F. M. J., & Marchand, M. (1999) Increasing flood risk and wetland losses due to global sea-level rise: regional and global analyses. *Global Environmental Change* **9,** pp. S69-S81

Niklaus,P.A., Wohlfender, M., Siegwolf, R., & K+Ârner, C. (2001) Effects of six years atmospheric CO2 enrichment on plant, soil, and soil microbial C of a calcareous grassland. *Plant and Soil* **233,** pp. 189-202

Noble,I.R. & Dirzo, R. (1997) Forests as Human-Dominated Ecosystems. *Science* **277,** pp. 522-525

Nolet,B.A., Gyimesi, A., & Klaassen, R. H. G. (2006) Prediction of bird-day carrying capacity on a staging site: a test of depletion models. *Journal of Animal Ecology* **75,** pp. 1285-1292

Norris,K., Bannister, & Walker (1998) Changes in the number of oystercatchers Haematopus ostralegus wintering in the Burry Inlet in relation to the biomass of cockles Cerastoderma edule and its commercial exploitation. *Journal of Applied Ecology* **35,** pp. 75-85

Nystrom,M., Folke, C., & Moberg, F. (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution* **15,** pp. 413-417

Owens,N.W. (1977) Responses of wintering Brent geese to human disturbance. *Wildfowl* **28,** pp. 5-14

Paerl,H.W. & Whitall, D. R. (1999) Anthropogenically-derived atmospheric nitrogen deposition, marine eutrophication and harmful algal bloom expansion: Is there a link? *Ambio* **28,** pp. 307-311

Parker,G.A. & Sutherland, W. J. (1986) Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour* **34,** pp. 1222-1242

Pauli,J.N. & Buskirk, S. W. (2007) Risk-disturbance overrides density dependence in a hunted colonial rodent, the black-tailed prairie dog Cynomys ludovicianus. *Journal of Applied Ecology* **44,** pp. 1219-1230

Pech,R.P. & Hood, G. M. (1998) Foxes, rabbits, alternative prey and rabbit calicivirus disease: consequences of a new biological control agent for an outbreaking species in Australia. *Journal of Applied Ecology* **35,** pp. 434-453

Percival,S.M. & Evans, P. R. (1997) Brent Geese Branta bernicla and Zostera; factors affecting the exploitation of a seasonally declining food resource. *Ibis* **139,** pp. 121-128

Percival,S.M., Sutherland, W. J., & Evans, P. R. (1996) A spatial depletion model of the responses of grazing wildfowl to the availability of intertidal vegetation. *Journal of Applied Ecology* **33,** pp. 979-992

Percival,S.M., Sutherland, W. J., & Evans, P. R. (1998) Intertidal habitat loss and wildfowl numbers: applications of a spatial depletion model. *Journal of Applied Ecology* **35,** pp. 57-63

Pettifor,R.A., Caldow, R. W. G., Rowcliffe, J. M., Goss-Custard, J. D., Black, J. M., Hodder, K. H., Houston, A. I., Lang, A., & Webb, J. (2000) Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose populations. *Journal of Applied Ecology* **37,** pp. 103-135

Phillips,R.A., Cope, D. R., Rees, E. C., & O'Connell, M. J. (2003) Site fidelity and range size of wintering Barnacle Geese *Branta leucopsis*: Barnacle Geese restrict their movements to relatively few key sites and exhibit considerable variation in ranging behaviour. *Bird Study* **50,** pp. 161-169

Phillips,R.C. & McRoy, C. P. (1980) *Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective*. Garland STPM, New york

Pierce,G.J. & Ollason, J. G. (1987) Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* **49,** pp. 111-117

Platt,T., Fuentes-Yaco, C., & Frank, K. T. (2003) Marine ecology: Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature* **423,** pp. 398-399

Platteeuw,M. & Henkens, R. J. H. G. (1997) Possible impacts of disturbance to waterbirds: individuals, carrying capacity and populations. *Wildfowl* **48,** pp. 225-236

Poisbleau,M. (2005) *Which use of the hormones in the study of social dominance relationships and the understanding of wintering strategies? Cases of Brent Geese and dabbling ducks.* PhD Univ Montpellier II

Poisbleau,M., Fritz, H., Lambrechts, M. M., Trouve, C., & Ebbinge, B. S. (2006) Changes in body mass and hormone levels between wintering and spring staging areas in dark-bellied brent geese Branta bernicla bernicla. *Journal of Avian Biology* **37,** pp. 143-148

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. [2.1.0]. 2003. R Foundation for Statistical Computing.
Ref Type: Computer Program

Ramsay,K., Kaiser, M. J., & Hughes, R. N. (1998) Responses of benthic scavengers to fishing disturbance by towed gears in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224,** pp. 73-89

Reed,E.T., Cooch, E. G., Goudie, R. I., & Cooke, F. (1998) Site fidelity of black brant wintering and spring staging in the Strait of Georgia, British Columbia. *Condor* **100,** pp. 426-437

Rees,E.C., Bruce, J. H., & White, G. (2005) Factors affecting the behavioural responses of whooper swans (Cygnus c. cygnus) to various human activities. *Biological Conservation* **121,** pp. 369-382

Reich,P.B., Knops, J., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M., Lee, T., Wedin, D., Naeem, S., Bahauddin, D., Hendrey, G., Jose, S., Wrage, K., Goth, J., & Bengston, W. (2001) Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO2 and nitrogen deposition. *Nature* **410,** pp. 809-810

Riddington,R., Hassall, M., Lane, S. J., Turner, P. A., & Walters, R. (1996) The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent Geese *Branta b. bernicla*. *Bird Study* **43,** pp. 269-279

Roberts,G. (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* **51,** pp. 1077-1086

Rodriguez-Prieto,I. & Fernandez-Juricic, E. (2005) Effects of direct human disturbance on the endemic Iberian frog Rana iberica at individual and population levels. *Biological Conservation* **123,** pp. 1-9

Rowcliffe,J.M., Sutherland, W. J., & Watkinson, A. R. (1999) The functional and aggregative responses of a herbivore: underlying mechanisms and the spatial implications for plant depletion. *Journal of Animal Ecology* **68,** pp. 853-868

Schekkerman,H., Meininger, P. L., & Meire, P. M. (1994) Changes in the waterbird populations of the Oosterschelde (SW Netherlands) as a result of large-scale coastal engineering works. *Hydrobiologia* **282/283,** pp. 509-524

Schoener,T.W. (1971) Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2,** pp. 369-404

Short,F.T., Ibelings, B. W., & Den Hartog, C. (1988) Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. *Aquatic Botany* **30,** pp. 295-304

Stahl,J., Bos, D., & Loonen, M. J. J. E. (2002) Foraging along a salinity gradient - the effect of tidal inundation on site choice by dark-bellied Brent geese *Branta bernicla* and barnacle geese *Branta leucopsis*. *Ardea* **90,** pp. 201-212

Stein,R.A. & Magnuson, J. H. (1976) Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology* **57,** pp. 751-761

Stephens,D.W. & Krebs, J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton

Stillman,R.A., Goss-Custard, J. D., West, A. D., Durell, S. E. A. L., McGrorty, S., Caldow, R. W. G., Norris, K. J., Johnstone, I. G., Ens, B. J., Van Der Meer, J., & Triplet, P. (2001) Predicting shorebird mortality and population size under different regimes of shellfishery management. *Journal of Applied Ecology* **38,** pp. 857-868

Stillman,R.A., Poole, A. E., Goss-Custard, J. D., Caldow, R. W. G., Yates, M. G., & Triplet, P. (2002) Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. *Journal of Animal Ecology* **71,** pp. 532-541

Suhonen,J. (1993) Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* **74,** pp. 1197-1203

Sutherland,W.J. (1996) *From Individual Behaviour to Population Ecology*.

Sutherland,W.J. & Parker, G. A. (1985) Distribution of unequal competitors. *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour* pp. 255-274.

Sutherland,W.J. (1983) Aggregation and the `Ideal Free' Distribution. *Journal of Animal Ecology* **52,** pp. 821-828

Sutherland,W.J. & Allport, G. A. (1994) A spatial depletion model of the interaction between bean geese and wigeon with the consequences for habitat management. *Journal of Animal Ecology* **63,** pp. 51-59

Thomson,L., Forsman, T., Sarda-Palomera, F., & Monkkonen, M. (2006) Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography* **29,** pp. 507-514

Tilman,D. & Lehman, C. (2001) Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98,** pp. 5433-5440

Tregenza,T. (1994) Common misconceptions in applying the ideal free distribution. *Animal Behaviour* **47,** pp. 485-487

Tubbs,C.R. & Tubbs, J. M. (1983) The distribution of Zostera and its exploitation by wildfowl in the solent, Southern England. *Aquatic Botany* **15,** pp. 223-239

Tyler,J.A. & Gilliam, J. F. (1995) Ideal Free Distributions of Stream Fish: A Model and Test with Minnows, Rhinicthys Atratulus. *Ecology* **76,** pp. 580-592

Urfi,A.J., Goss-Custard, J. D., & Le V.dit Durell, S. E. A. (1996) The Ability of Oystercatchers Haematopus ostralegus to Compensate for Lost Feeding Time: Field Studies on Individually Marked Birds. *Journal of Applied Ecology* **33,** pp. 873-883

Valéry,L. (2006) *Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive - Le cas d'une espèce indigène dnas un milieu en voie d'eutrophisation.* Thèse de doctorat Museum National d'Hitoire Naturelle

Van Der Meer,J. (1997) The ideal free distribution when predators differ in competitive abilities. *Oikos* **80,** pp. 301-310

van Gils,J.A., Edelaar, P., Escudero, G., & Piersma, T. (2004) Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology. *Oikos* **104,** pp. 197-204

Venables,W.N. & Ripley, B. D. (2002) *Modern applied statistics with S,* fourth edn. Springer Verlag, New York

Vitousek,P.M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* **277,** pp. 494-499

West,A.D. & Caldow, R. W. G. (2006) The development and use of individuals-based models to predict the effects of habitat loss and disturbance on waders and waterfowl. *Ibis* **148,** pp. 158-168

West,A.D., Goss-Custard, J. D., dit Durell, S. E. A. L., & Stillman, R. A. (2005) Maintaining estuary quality for shorebirds: towards simple guidelines. *Biological Conservation* **123,** pp. 211-224

West,A.D., Goss-Custard, J. D., Stillman, R. A., Caldow, R. W. G., Le, V. d. D., & McGrorty, S. (2002) Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biological Conservation* **106,** pp. 319-328

Western,D. (2001) Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98,** pp. 5458-5465

Williams,C.K. & Moore, R. J. (1989) Phenotypic adaptation and natural selection in the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus, in Australia. *Journal of Animal Ecology* **58,** pp. 495-507

Williams,M. (1990) *Wetlands: a threatened landscape*. Blackwell, Oxford

Ydenberg,R. & Hurd, p. (1998) Simple models of feeding with time and energy constraints. *Behavioral Ecology* **9,** pp. 49-53

Les activités humaines peuvent entraîner des modifications de comportement et de distribution spatiale chez les animaux susceptibles d'avoir un impact non négligeable au niveau de leur population. Pour des espèces migratrices, elles peuvent rendre un site d'hivernage inutilisable en raison d'un dérangement trop important, obligeant les individus à utiliser d'autres sites. Dans ces sites de report, le niveau d'interférence risque d'être plus élevé ce qui peut entraîner une diminution de l'efficacité alimentaire de tout ou partie des individus. Cependant, l'influence des activités humaines ne peut être évaluée correctement sans tenir compte, dans ce cas précis, des ressources alimentaires de l'espèce étudiée. Le travail de cette thèse a été d'intégrer le lien consommateur-ressource dans l'étude de l'influence des activités humaines. Le sujet a porté plus précisément sur l'hivernage de la bernache cravant Branta bernicla dans le golfe du Morbihan (Bretagne Sud), où elle s'alimente essentiellement de phanérogames marines : des zostères, dont la zostère naine Zostera noltii. Nous avons caractérisé la relation bernaches-Z. noltii, en termes de distribution essentiellement, à trois échelles spatiales et temporelles imbriquées. De l'évolution en trente ans de la distribution sur l'ensemble du golfe à la position par rapport à la lame d'eau lors d'un cycle tidal, nous avons montré que les ressources alimentaires conditionnaient largement la distribution des bernaches, ainsi que leur comportement à l'échelle du groupe. Nous avons également montré que les activités humaines sont susceptibles de modifier cette relation. En effet, selon leur type, leur position et la taille du groupe de bernaches, le coût énergétique potentiel qu'elles entraînent pourrait conduire certains individus à éviter certains herbiers, ce coût étant trop élevé pour être compensé par un temps d'alimentation plus long. Ce travail a donc contribué à une catégorisation plus générale et robuste des activités humaines en terme de coût potentiel sur les oiseaux hivernant. Si ce travail a permis de mieux comprendre le rôle majeur des ressources dans la distribution des bernaches en hivernage, ainsi que la façon dont les activités humaines peuvent influer sur cette relation, il s'est aussi inscrit dans une démarche de définition d'indicateur d'état des herbiers de zostères. Et nos résultats suggèrent que le comportement et la distribution des bernaches sont de bons indicateurs de l'état de ces herbiers à l'échelle locale mais également régionale.

Human activities can modify animal behaviour and distribution which ultimately can have a significant effect at the population level. For migratory species, a site may become unsuitable for wintering due to high levels of disturbance. As a consequence, individuals will winter on other sites, increasing the level of interference and potentially decreasing feeding efficiency. However, to well estimate the influence of human activities on wintering species, food resources have to be taken into account. The aim of this work was to account for the link between consumer and food resource when studying the influence of human activities on wintering Brent geese Branta bernicla. The study area was in South Brittany (France), where Brent geese feed mainly on eelgrass species such as Zostera noltii. We characterised the relationship between the distribution of Brent geese and Z. noltii at three spatial and temporal scales. We found that food resources determined Brent geese distribution, from the broad scale of the gulf during thirty years to the position in relation to tide edge during a tidal cycle. We also demonstrated that human activities can modify this relationship. Indeed, the potential energy cost they lead to (depending on their type, their position and geese flock size) could make Brent geese avoiding some Z. noltii beds. Through this approach of energetic costs of human disturbances, this work also contributed to a more general and robust classification of the possible costs of human activities on wintering birds. This work helps to better understand the importance of food resources for wintering Brent geese distribution, as well as the way human activities may modify this relationship. This study also shows that the behaviour and distribution of wintering Brent geese can serve as a reliable, although coarse, indicator of the state of Zostera beds at the site scale as well as the regional scale.