



DELphinus

MOuvements

GES**tion**

Mai 2025

Rapport sur la dynamique des zones de co-occurrence des dauphins et de leurs principales proies et leurs déterminants dans le golfe de Gascogne



GOUVERNEMENT





Durée du projet : 3 ans

Date de lancement : 01/03/2022

Date de fin : 30/06/2025

Coordinateurs de projet : Clara Ulrich, Pierre Petitgas, Jérôme Spitz, Marion PILLET.

Site web : <https://delmoges.recherche.univ-lr.fr>

Livrable

WP concerné : WP2

Responsables du WP : Doray Mathieu (DECOD Ifremer Nantes), Authier Matthieu (Observatoire PELAGIS)

Livrable L.232

Date de production : 27 mai 2025, version 1

Titre : Rapport sur la dynamique des zones de co-occurrence des dauphins et de leurs principales proies et leurs déterminants dans le Golfe de Gascogne.

Auteurs : Mathieu Doray (DECOD Ifremer Nantes), Matthieu Authier (Observatoire PELAGIS)

Résumé

Ce livrable décrit les résultats d'une étude sur la dynamique des zones de co-occurrence des dauphins communs et de leurs principales proies dans le Golfe de Gascogne (GdG) au printemps. L'étude se base sur les données collectées lors de la campagne écosystémique PELGAS de 2004 à 2023. Elle vise d'abord à caractériser la distribution spatiale moyenne et les principaux patrons de variations spatiales et temporelles des dauphins communs et de leurs principales proies épipélagiques (anchois, sardine, sprat et petit chinchard) au printemps. Les distributions moyennes et les patrons de variation temporelle des dauphins et de leurs proies sont ensuite comparés, afin d'identifier d'éventuelles zones de co-occurrence et leur évolution dans le temps. Les composantes de la communauté des proies les plus susceptibles d'influencer les dauphins sont identifiées dans les zones de co-occurrence. Les déterminants potentiels de la dynamique des zones de co-occurrence des dauphins communs et de leurs proies sont enfin discutées, afin d'apporter des éléments susceptibles d'éclairer l'augmentation récente des captures accidentelles de dauphins.

Les résultats suggèrent une augmentation de la densité de dauphins communs dans le Nord-Ouest du GdG à partir de 2019, en parallèle d'une augmentation de la densité de certaines de leurs proies. Les sardines et chinchards de grande taille observés de jour près de la surface dans cette zone ont été remplacés par des sardines moyennes et des anchois en surface, et des gros anchois près du fond. Les dauphins communs ne semblent pas s'être rapprochés des côtes du GdG au printemps depuis 2004. Cette observation est probablement liée au fait que leurs proies préférentielles sont le plus largement dispersées sur le plateau continental à cette saison. Ces résultats suggèrent une augmentation récente de l'affinité trophique du dauphin commun pour certaines de ses proies épipélagiques dans le Nord-Ouest du GdG au printemps. Ils indiquent également que l'augmentation récente de la préférence trophique du dauphin commun pour l'anchois et la diminution de son affinité pour le chinchard seraient liées aux changements d'abondance, de taille, et de distribution horizontale et verticale de ces proies. Ces changements sont probablement liés à la diminution de la taille et aux changements de distributions spatiales des proies zooplanctoniques des petits poissons pélagiques observées dans le GdG depuis deux décennies, vraisemblablement en réponse au dérèglement climatique.

Dissémination

Type de livrable : Rapport

Public : Oui

Lieux de stockage : Archimer

Consortium scientifique



La Rochelle Université
23 avenue Albert Einstein
BP 33060
17031 La Rochelle

<https://www.univ-larochelle.fr/>



Centre national de la recherche scientifique (CNRS)
3, rue Michel-Ange
75794 Paris cedex 16

<https://www.cnrs.fr/fr>



Institut Français pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer)
1625 route de Sainte-Anne - CS 10070
29280 Plouzané

wwwz.ifremer.fr/



Université
de Bretagne
Occidentale

Université de Bretagne Occidentale (UBO)
3 rue des Archives
CS93837
29238 Brest cedex 3

<https://nouveau.univ-brest.fr/>



COMITÉ NATIONAL
DES PÊCHES MARITIMES
ET DES ÉLEVAGES MARINS

Comité National des Pêches Maritimes et des Elevages
Marins (CNP MEM)
134 avenue de Malakoff
75116 Paris

<https://www.comite-peches.fr/>

Table des matières

1	Contexte	5
1.1	Contexte environnemental et scientifique	5
1.2	Rôle du livrable.....	5
2	Matériel et méthodes	6
2.1	Acquisition des données	6
2.2	Analyse des données.....	7
2.2.1	Cartes matricielles standards	7
2.2.2	Caractérisation des patrons spatio-temporels des séries de cartes	8
2.2.3	Modélisation des zones de co-occurrence entre dauphins communs et petits poissons pélagiques	9
3	Résultats.....	11
3.1	Cartes moyennes.....	11
3.2	Décompositions linéaires des anomalies (EOFs).....	12
3.2.1	Cartes et amplitudes des EOFs	12
3.2.2	Modélisation des séries de cartes d'EOFs de dauphins en fonction de celles de leurs proies.....	16
4	Discussion et conclusions.....	20
5	Bibliographie	23
6	Annexes	25
6.1	Cartes de densités de dauphins communs au printemps.....	25
6.2	Résultats de la modélisation de la co-occurrence dauphin commun et proies au printemps.....	26
6.2.1	Modélisation des cartes moyennes.....	26
6.2.2	Modélisation des cartes d'anomalies des densités de dauphins	27

1 Contexte

1.1 CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL ET SCIENTIFIQUE

Le WP2 DELMOGES “Cascades dans l'écosystème” vise à relier la distribution des dauphins communs (*Delphinus delphis*) à la dynamique de leur environnement, afin de caractériser leur probabilité d'occurrence dans le golfe de Gascogne (GdG), en lien avec les conditions physiques et trophiques. Les variations des habitats potentiels des dauphins sont caractérisées, ainsi que les conditions environnementales (e.g. distribution des proies) susceptibles d'augmenter le risque de captures accidentelles (voir également le WP3).

Les petits poissons pélagiques (PPP ; anchois *Engraulis encrasicolus*, sardine *Sardina pilchardus*, sprat *Sprattus sprattus* et chinchard *Trachurus trachurus*) sont des proies grégaires à haute valeur énergétique constituant la majorité du régime alimentaire des dauphins communs (Livrable 142 du projet Delmoges). L'objectif de cette étude est de caractériser la dynamique des zones de co-occurrence des dauphins et de leurs principales proies dans le Golfe de Gascogne au printemps. L'étude se base sur le seul jeu de données disposant d'une profondeur temporelle suffisante pour étudier la dynamique de la co-occurrence dauphin-proies dans le GdG : les observations collectées lors de la campagne écosystémique PELGAS de 2004 à 2023 (Doray et al. 2018, Authier et al. 2025).

1.2 ROLE DU LIVRABLE

Le livrable vise d'abord à caractériser la distribution spatiale moyenne et les principaux patrons de variations spatiales et temporelles des dauphins communs et de leurs principales proies épipélagiques (anchois, sardine, sprat et petit chinchard) au printemps sur le plateau du GdG. Les distributions moyennes et les patrons de variation temporelle des dauphins et de leurs proies sont ensuite comparés, afin d'identifier d'éventuelles zones de co-occurrence et leur évolution dans le temps. Les composantes de la communauté des proies les plus susceptibles d'influencer la distribution des dauphins communs sont identifiées dans les zones de co-occurrence. Les déterminants potentiels de la dynamique des zones de co-occurrence des dauphins communs et de leurs proies sont enfin discutées, afin d'apporter des éléments susceptibles d'éclairer les causes sous-jacentes à l'augmentation récente des captures accidentelles de dauphins dans le GdG.

2 Matériel et méthodes

2.1 ACQUISITION DES DONNEES

Les campagnes écosystémiques PELGAS ont été conduites au printemps dans le GdG depuis 2000 (Doray et al., 2018, 2000). Elles fournissent les données scientifiques nécessaires à la gestion de la pêche des PPP (biomasse et paramètres biologiques), dans le cadre de la Politique Commune des Pêches européenne. Le second objectif des campagnes PELGAS est de surveiller l'écosystème pélagique du GdG au printemps. Cette surveillance vise à fournir les éléments scientifiques nécessaires à la gestion écosystémique des ressources pélagiques du GdG, en fournissant à la fois des indicateurs de l'état de l'écosystème pélagique Gascogne et des connaissances nouvelles sur son fonctionnement, afin de mieux prédire sa dynamique dans le contexte du changement global.

Le plan d'échantillonnage de la campagne est présenté dans la Figure 1.

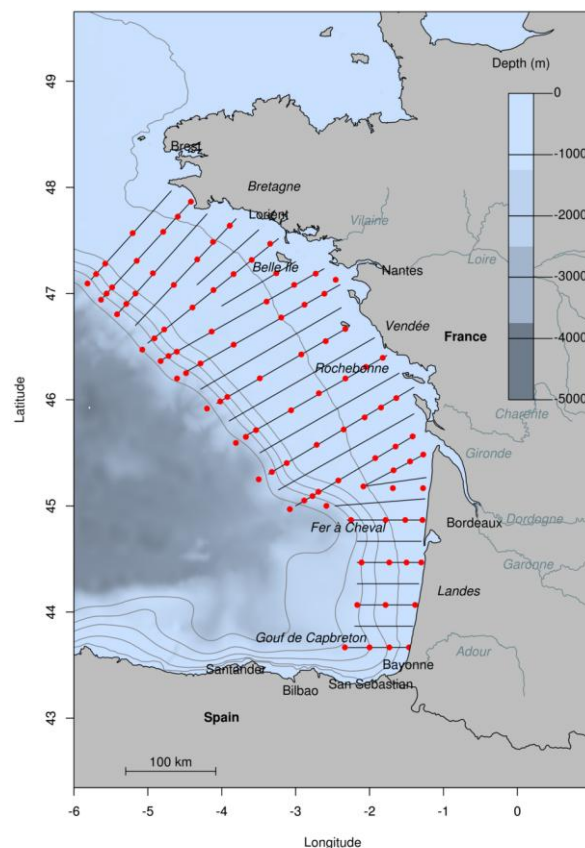


Figure 1. Plan d'échantillonnage de la campagne PELGAS. Lignes noires : radiales acoustique/CUFES/observation méga-faune de jour ; points rouges : stations hydrobiologique.

La campagne a lieu sur le N/O Thalassa et a couvert de manière systématique et représentative le plateau continental du GdG en une trentaine de jours depuis 2000, généralement au mois de mai. Les radiales perpendiculaires aux isobathes sont parcourues de jour à une vitesse de 10 nœuds. Des paramètres hydrobiologiques sont collectés en station de nuit sur une radiale sur deux (Figure 1).

Les observations réalisées de jour et nuit sont présentées dans la figure 2.

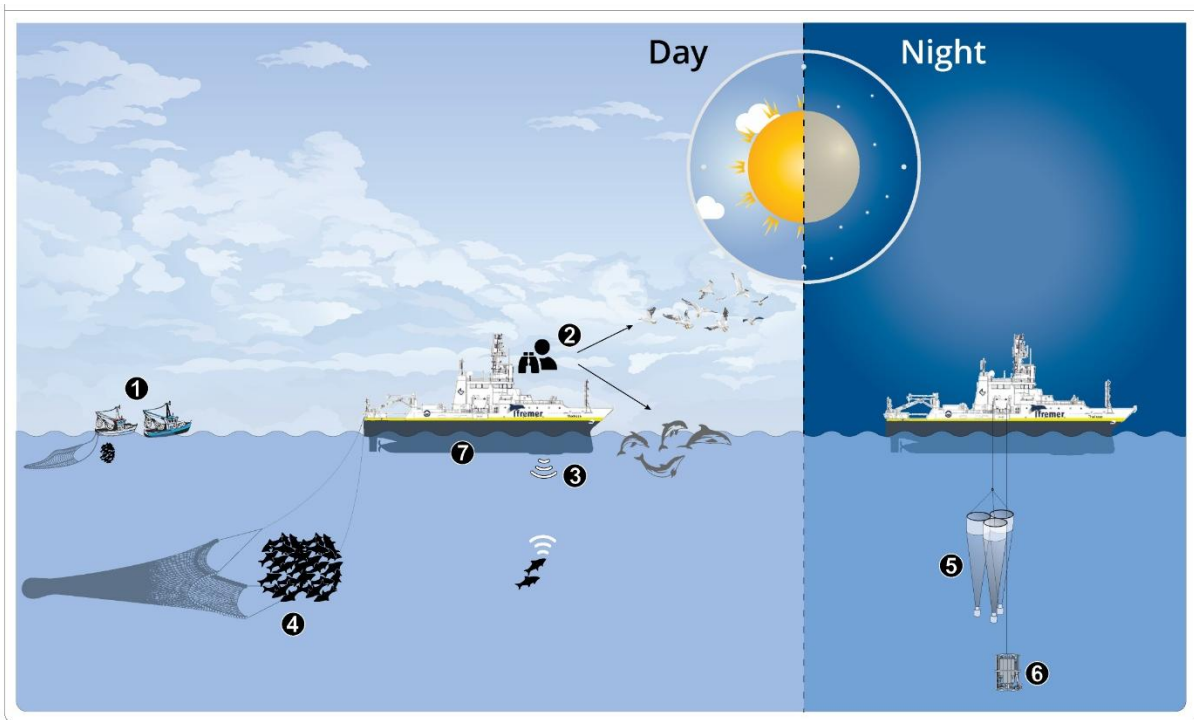


Figure 2. Collecte de données écosystémiques pendant la campagne PELGAS. A gauche, de jour, le long des radiales : observations acoustiques (3) et identification des échos de poissons par chalutages pélagiques (1 : pêcheurs commerciaux, 4 : N/O Thalassa), dénombrement de la mégafaune (2), pompage d'eau en surface (CUFES :7) ; à droite de nuit, en station : bathysonde pour paramètres physico-chimiques et production primaire (6), filet à zooplancton (5).

Les PPP ont été détectés, quantifiés et cartographiés avec un échosondeur scientifique Simrad EK80 (38 kHz), et identifiés au moyen de chalutages pélagiques (Figure 2), selon une méthodologie standardisée dans l'Atlantique européen (Doray et al., 2021) depuis 2000.

Les dauphins communs et les autres organismes de la mégafaune sont dénombrés visuellement de jour au voisinage du navire par des observateurs spécialisés depuis 2004 (Figure 2 ; Authier et al. 2018). Les observations des dauphins communs et de leurs proies sont ainsi simultanées. La densité des dauphins communs autour du navire est ensuite estimée en appliquant la méthode standard de « distance sampling » le long de radiales linéaires (Buckland et al., 2015).

2.2 ANALYSE DES DONNEES

2.2.1 Cartes matricielles standards

Les densités annuelles des PPP ont été interpolées entre les points d'observation sur une grille standard de 0.25° de côté (environ 30 km), afin de réaliser des cartes matricielles standards permettant leur comparaison directe. Les cartes de proies ont été interpolées en utilisant la méthode de moyennage par bloc (Petitgas et al., 2009). Des cartes matricielles ont été produites pour les densités de proies (en tonne par mille nautique carré) désagrégées par espèce, classes de taille de 5 cm, et en fonction de la strate de profondeur dans laquelle elles

ont été détectées (SURF : bancs proches de la surface, entre 0 et 30 m de profondeur, CLAS : bancs en dessous de 30 m de profondeur, i.e. généralement proches du fond). Les cartes d'anchois, sardine, sprat et chinchard de moins de 25 cm de longueur et observés pendant au moins 15 ans, ont été utilisées pour représenter la communauté de proies préférentielles. Ces espèces et classes de taille représentent 70 à 80% du régime alimentaire des dauphins communs sur le plateau continental du golfe de Gascogne (Meynier et al., 2008). Des cartes matricielles annuelles de la densité de ces proies ont été réalisées en agrégeant ou désagrégeant par espèce, classe de tailles et de profondeur.

La densité de dauphins communs (en nombre d'individus par kilomètres carrés) a été estimée indépendamment pour chaque année à l'aide de modèles additifs généralisés en tenant compte des conditions d'observations (Authier et al. 2025). Le modèle utilisé n'inclut aucune covariable environnementale et utilise une fonction bi-dimensionnelle lisse (« smooth ») tenant compte de barrières physiques (e.g. le trait de côtes ; Wood et al. 2008).

2.2.2 Caractérisation des patrons spatio-temporels des séries de cartes

Les patrons spatio-temporels des séries de cartes de dauphins communs d'une part, et de la biomasse totale de leurs proies d'autre part, ont été caractérisées au moyen de Fonctions Empiriques Orthogonales (EOFs : Petitgas et al., 2014; Preisendorfer, 1988), sur la période pour laquelle les données de dauphins et de proies étaient disponibles (2004-2023).

Les EOFs représentent les modes de variabilité spatiale des anomalies (ou résidus) autour de la carte moyenne d'une série de cartes matricielles, et leur évolution au cours du temps. Cette méthode est basée sur des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les cellules des cartes matricielles. Elle fournit une décomposition linéaire hiérarchique d'une série de cartes d'une variable $Z(t, s)$, de la forme (Petitgas et al., 2014) :

$$Z(t, s) = \bar{Z}(\cdot, s) + \sum_{m=1}^q U_m(t) EOF_m^T(s),$$

Où :

- $Z(t, s)$ est la variable d'intérêt, observé dans la cellule s de la carte au temps t ,
- $\bar{Z}(\cdot, s)$ est la carte moyenne dans chaque cellule s ,
- $EOF_m(s)$ sont les vecteurs propres ou EOFs (principaux patrons spatiaux), dont la somme est 1,
- $U_m(t)$ les amplitudes des EOFs (ou composantes principales), standardisées par la racine carrée de la valeur propre associée à l'EOF. Elles caractérisent la variabilité des EOFs au cours du temps.

La variance « locale » expliquée par une EOF d'ordre m dans une cellule s , $\eta_m(s)$, est également calculée comme la proportion de variance expliquée au cours du temps par $U_m(t)$ et $EOF_m(s)$ (Petitgas et al., 2014) :

$$\eta_m(s) = \frac{\text{Var}[Y_m](s)}{\sum_{1:m} \text{Var}[Y_m](s)}$$

Où : $Y_m = U_m(t) EOF_m^T(s)$

Les cartes de variance locale permettent de sélectionner les zones où les cartes d'EOFs expliquent de façon consistante au cours du temps les patrons spatiaux des cartes d'anomalies : $Z(t, s) = Z(t, s) - \bar{Z}(\cdot, s)$.

Les EOFs expliquant au moins 25% de la variabilité totale des cartes de densités de dauphins communs, avec des variances locales au moins égales à 50%, ont été sélectionnées pour représenter les principaux patrons spatio-temporels des séries de cartes de dauphins.

Les EOFs expliquant au moins 5% de la variabilité totale des cartes de densités de proies, avec des variances locales au moins égales à 50%, ont été sélectionnées pour représenter les principaux patrons spatio-temporels des séries de cartes de proies.

2.2.3 Modélisation des zones de co-occurrence entre dauphins communs et petits poissons pélagiques

Les cartes de densité moyenne et d'EOF de dauphins ont été modélisées en fonction des cartes de densité moyenne et d'EOF de proies, afin de caractériser la co-occurrence entre dauphins et proies.

Des modèles linéaires (LM), linéaires généralisés (GLM) et additifs généralisés (GAM) ont été testés avec différentes familles et fonctions de lien pour les modèles généralisés. La normalité des résidus a été étudiée afin d'évaluer l'ajustement des modèles. La performance des modèles a été évaluée en utilisant le pourcentage de déviance expliquée et le critère d'information d'Akaike (AIC).

Cartes moyennes

La carte moyenne de la densité de dauphins a été modélisée en fonction de la carte moyenne de densité de proies toutes espèces confondues, afin d'estimer la co-occurrence moyenne entre les dauphins communs et leurs proies au cours de la série. L'inclusion de la bathymétrie comme covariable en plus des densités moyennes de proies dans le modèle a été testée afin de comparer l'influence de covariables géomorphologique (profondeur du fond) et biologique (densité moyenne de proies).

Décompositions linéaires des anomalies (EOFs)

Les cartes et amplitudes des n premières EOFs expliquant une part substantielle de la variance globale et locale des séries de cartes d'anomalies de densités de dauphins ont été sélectionnées afin de caractériser la variabilité autour de la carte moyenne. Les EOFs sélectionnées représentaient plus de 5% (proies) ou 25% (dauphins) de la variance à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude, et plus de 50% de la variance à l'échelle d'une cellule de $0,25^\circ \times 0,25^\circ$.

Cartes d'EOFs

Chaque carte d'EOF de dauphin $E_{d-i}(s)$ sélectionnée a d'abord été modélisée en fonction des cartes d'EOFs $E_{p-j}(s)$ sélectionnées pour leurs proies, afin de tester si les principaux modes de variabilité spatiale des proies pouvaient expliquer les principaux modes de variabilité spatiale des dauphins.

Séries de cartes d'EOFs

Afin d'étudier la co-occurrence des dauphins et de leurs proies dans l'espace et le temps, des séries de cartes annuelles d'EOFs de densités de dauphins $EOF_{d-i}(s, t)$ ont été produites telles que :

$$EOF_{d-i}(s, t) = U_{d-i}(t)EOF_{d-i}^T(s)$$

Où :

- $EOF_{d-i}(s, t)$ est la série de cartes de la $i^{\text{ème}}$ EOF des densités de dauphins,
- $EOF_{d-i}(s)$ est le vecteur propre de la $i^{\text{ème}}$ EOF des densités de dauphins,
- $U_{d-i}(t)$ sont les amplitudes de la $i^{\text{ème}}$ EOF des densités de dauphins.

De même, des séries de cartes annuelles d'EOFs de densités de proies $EOF_{p-j}(s, t)$ toutes espèces, tailles et classes de profondeur agrégées ont été produites, telles que pour chacune EOF j sélectionnée :

$$EOF_{p-j}(s, t) = U_{p-j}(t)EOF_{p-j}^T(s)$$

Où :

- $EOF_{p-j}(s, t)$ est la série de cartes de la $j^{\text{ème}}$ EOF des densités de proies,
- $EOF_{p-j}(s)$ est le vecteur propre de la $j^{\text{ème}}$ EOF des densités de proies,
- $U_{p-j}(t)$ sont les amplitudes de la $j^{\text{ème}}$ EOF des densités de proies.

Chaque série de cartes d'EOFs de dauphins sélectionnée $EOF_{d-i}(s, t)$ a été modélisée en fonction des séries de cartes d'EOFs de proies $EOF_{p-j}(s, t)$, afin de déterminer si la variabilité autour de la carte moyenne des proies pouvait expliquer la variabilité autour de la carte des dauphins, et définir d'éventuelles zones de co-occurrence.

Enfin, les séries de cartes d'EOFs de dauphins sélectionnées ont été modélisées en fonction des séries de cartes d'EOFs $EOF_{p-sp-l-z-k}(s, t)$ d'ordre k des types de proies, désagrégées par espèce (sp), classe de taille (l) et strate de profondeur (z). Le pouvoir explicatif de chaque type de proie (combinaison espèce-taille-profondeur) a été testé seul, et après l'inclusion de tous les autres types de proies, afin de préciser si les dauphins co-occurrent préférentiellement avec certains types de proies.

3 Résultats

3.1 CARTES MOYENNES

Les valeurs extrêmes de densités de dauphins (supérieures à 0.12 en échelle logarithmique, fixées à 0.12), ont été filtrées afin de se concentrer sur l'explication des patrons continus de la carte moyenne des densités de dauphins.

Les cartes moyennes de densités de dauphins communs filtrées et de proies sont présentées dans la figure 3.

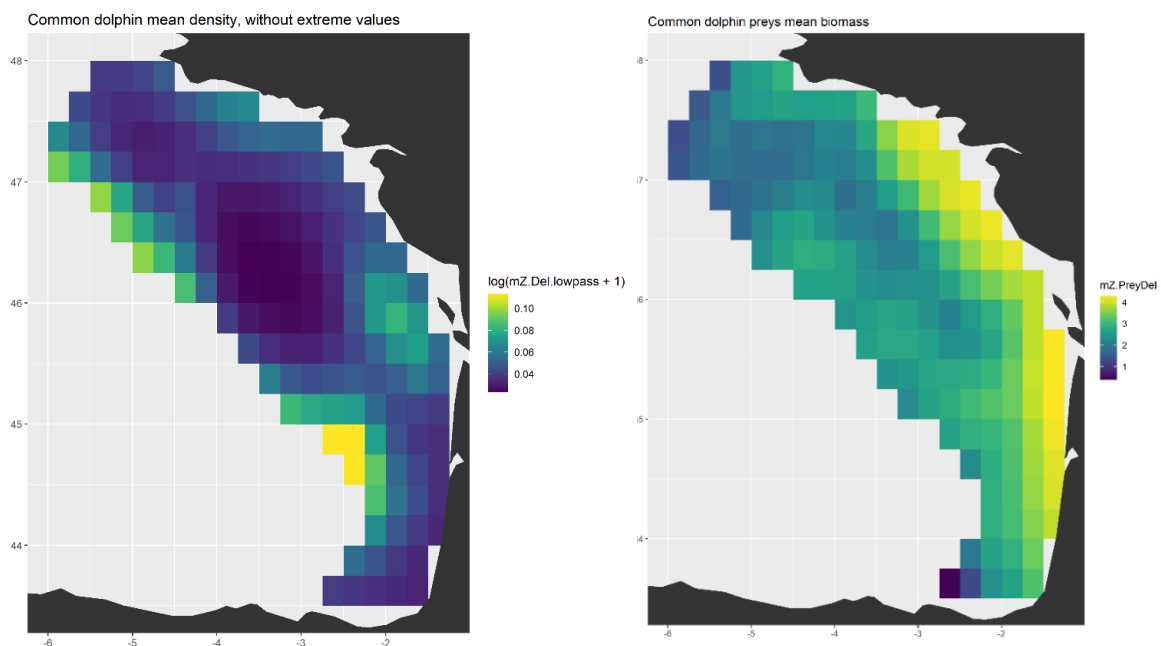


Figure 3. Cartes moyennes des densités de dauphins communs (gauche, valeurs extrêmes filtrées) et de leurs proies (droites), en échelle logarithmique. Données campagne PELGAS, 2004-2023.

En moyenne sur la période d'étude (2004-2023), les dauphins communs étaient principalement distribués au printemps le long du talus continental, notamment dans la zone du Fer à Cheval (~44.7°N), et secondairement le long de la côte, au Nord-Ouest de l'embouchure de la Gironde, et en Bretagne Sud. Leurs proies étaient à l'inverse principalement distribuées le long de la côte, et secondairement le long du talus (Figure 3).

La distribution moyenne des dauphins était expliquée principalement par la bathymétrie (37% de la variabilité totale) dans le meilleur modèle obtenu avec un bon ajustement aux données (cf Annexe 6.2.1). La distribution moyenne des proies expliquait une part plus faible (11% de la variabilité totale), mais significative. La co-occurrence entre les dauphins communs et leurs proies était donc, en moyenne, faible au printemps dans le golfe de Gascogne de 2004 à 2023.

3.2 DECOMPOSITIONS LINEAIRES DES ANOMALIES (EOFS)

Les cartes et amplitudes des n premières EOFs expliquant une part significative de la variance globale et locale des séries de cartes d'anomalies de densités de dauphins et de leurs proies ont été sélectionnées afin de caractériser la variabilité autour de leurs cartes moyennes.

3.2.1 Cartes et amplitudes des EOFs

3.2.1.1 Dauphins communs

Le premier mode ($EOF_{d-1}(s)$) expliquait 44% de la variabilité globale des anomalies de densités de dauphins communs. L' $EOF_{d-1}(s)$ expliquait une part significative de la variabilité locale des anomalies le long du talus continental au Nord-Ouest du GdG (Figure 4). Ces anomalies étaient négatives ou nulles avant 2018 et globalement positives ensuite (Figure 4).

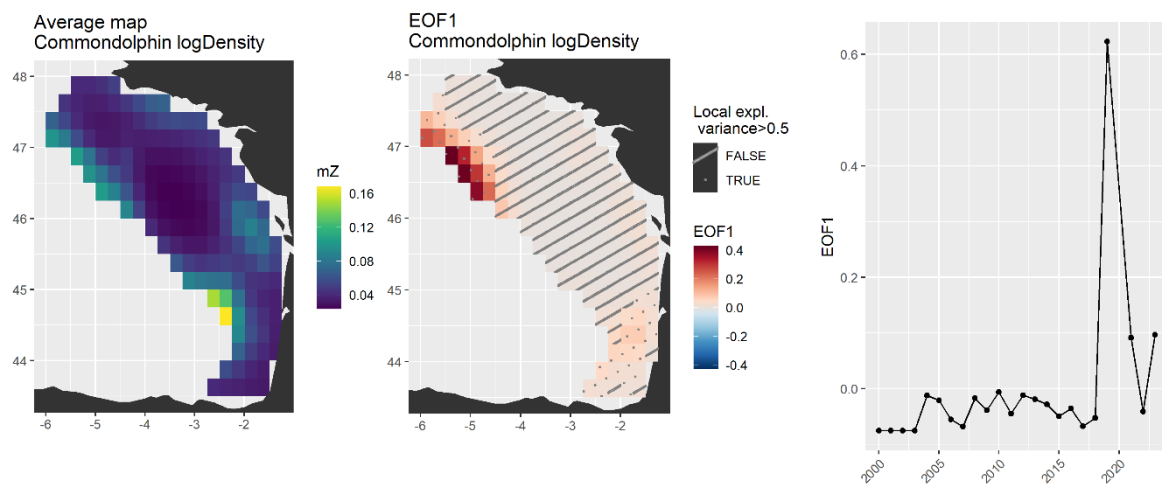


Figure 4. Gauche : carte moyenne des densités de dauphins communs (valeurs extrêmes filtrées). Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF1 (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Le deuxième mode ($EOF_{d-2}(s)$) expliquait 26% de la variabilité globale des anomalies de densités de dauphins communs. L' $EOF_{d-2}(s)$ expliquait une part substantielle (>50%) de la variabilité locale des anomalies le long du talus continental au Centre Sud du GdG (zone du « Fer à Cheval », 45°N) à l'embouchure de la Gironde, et le long des côtes au Nord (Figure 5). Ces anomalies ont oscillé entre des valeurs négatives ou nulles (avant 2009, entre 2009 et 2011, en 2023) et positives (entre 2009 et 2011 et en 2021 et 2022) (Figure 5).

Les cartes des $EOF_d(s)$ d'ordre plus élevé n'expliquaient pas une part substantielle (>50%) de la variabilité locale des anomalies de densités de dauphins communs et n'ont pas été retenues.

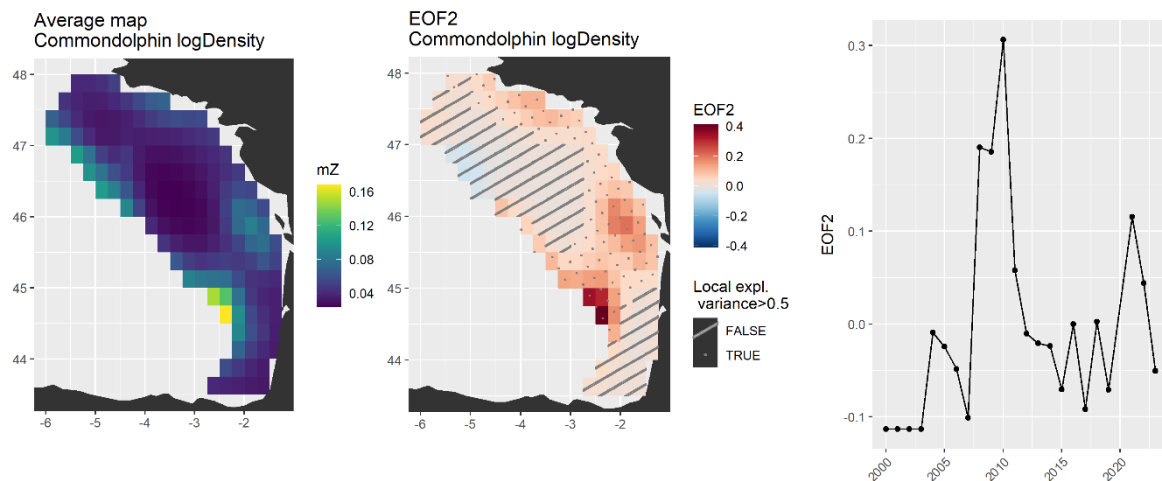


Figure 5. Gauche : carte moyenne des densités de dauphins communs (valeurs extrêmes filtrées). Centre : carte du deuxième mode de variabilité (EOF2) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

3.2.1.2 Proies des dauphins communs

Le premier mode ($EOF_{p-1}(s)$) expliquait 28% de la variabilité globale des anomalies de densités des proies des dauphins communs. L' $EOF_{p-1}(s)$ expliquait une part significative de la variabilité locale des anomalies le long du talus continental au Nord-Ouest du GdG (Figure 6). Ces anomalies étaient globalement positives entre 2000 et 2004, ont oscillé entre valeurs négatives et positives entre 2005 et 2023 (Figure 6).

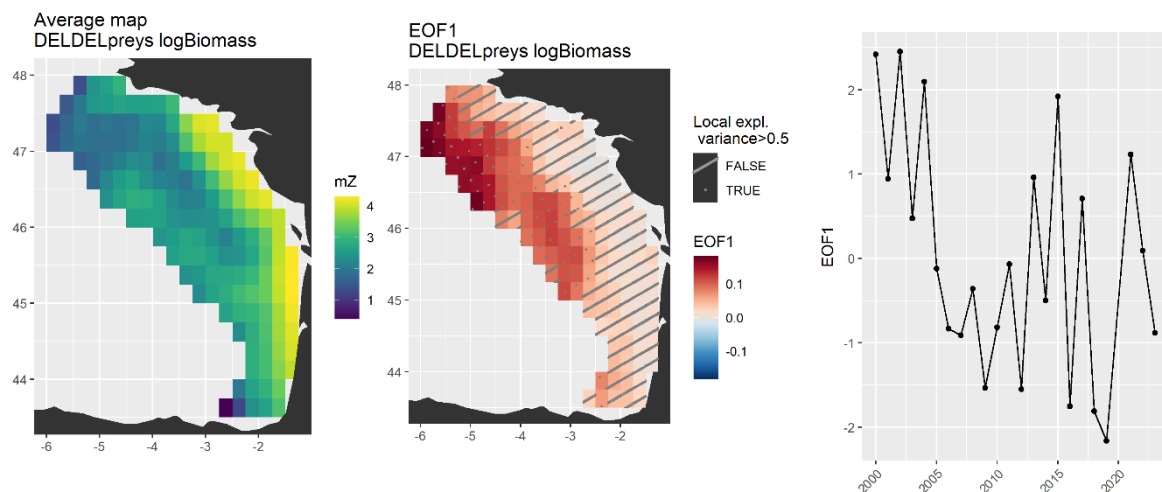


Figure 6. Gauche : carte moyenne des densités des proies préférentielles des dauphins communs. Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Le deuxième mode ($EOF_{p-2}(s)$) expliquait 15% de la variabilité globale des anomalies de densités des proies des dauphins communs mais n'expliquait pas une part significative de leur variabilité locale (Figure 7).

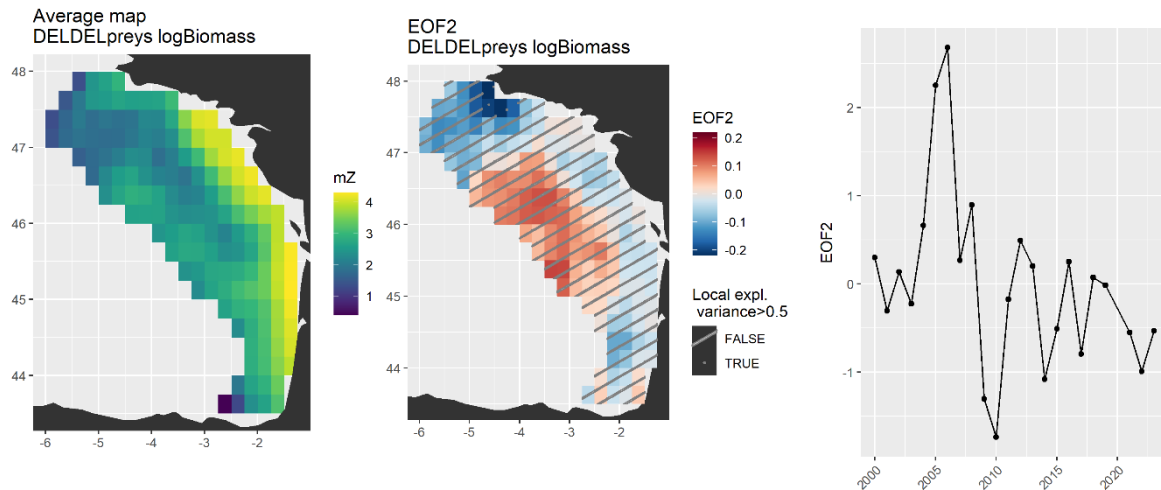


Figure 7. Gauche : carte moyenne des densités des proies préférentielles des dauphins communs. Centre : carte du deuxième mode de variabilité (EOF2) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Le troisième mode ($EOF_{p-3}(s)$) expliquait 11% de la variabilité globale des anomalies de densités des proies des dauphins communs. L' $EOF_{p-3}(s)$ expliquait une part significative de la variabilité locale des anomalies dans la zone du Fer à Cheval (Figure 8). Ces anomalies ont oscillé mais étaient globalement négatives ou nulles sauf entre 2004 et 2008 (Figure 8).

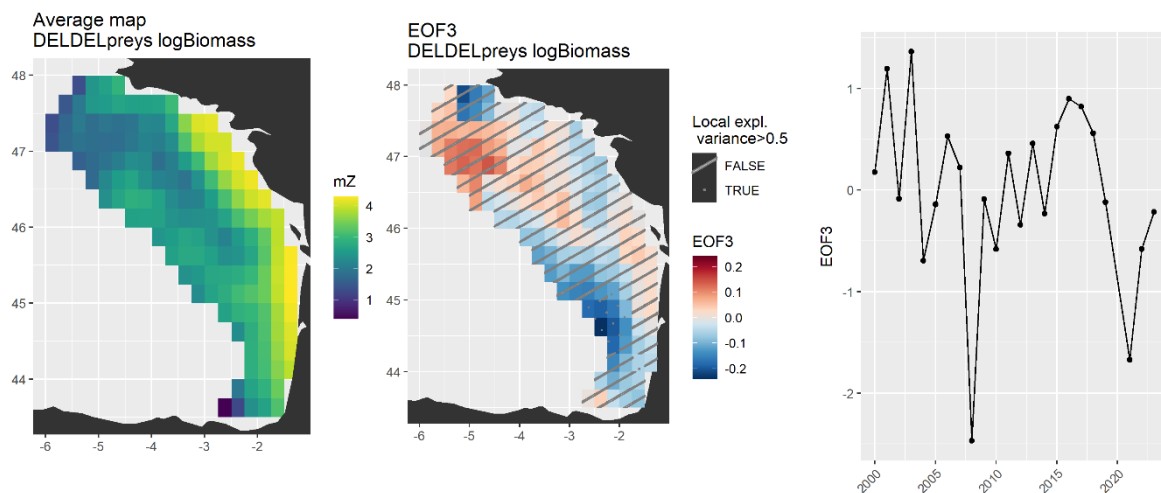


Figure 8. Gauche : carte moyenne des densités des proies préférentielles des dauphins communs. Centre : carte du troisième mode de variabilité (EOF3) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Le quatrième mode ($EOF_{p-4}(s)$) expliquait 9% de la variabilité globale des anomalies de densités des proies des dauphins communs. L' $EOF_{p-4}(s)$ expliquait une part significative de la variabilité locale des anomalies dans la zone de l'embouchure de la Gironde (Figure 9). Ces anomalies ont fortement oscillé entre valeurs positives et négatives entre 2000 et 2008 puis ont été globalement positives depuis 2009 (Figure 9).

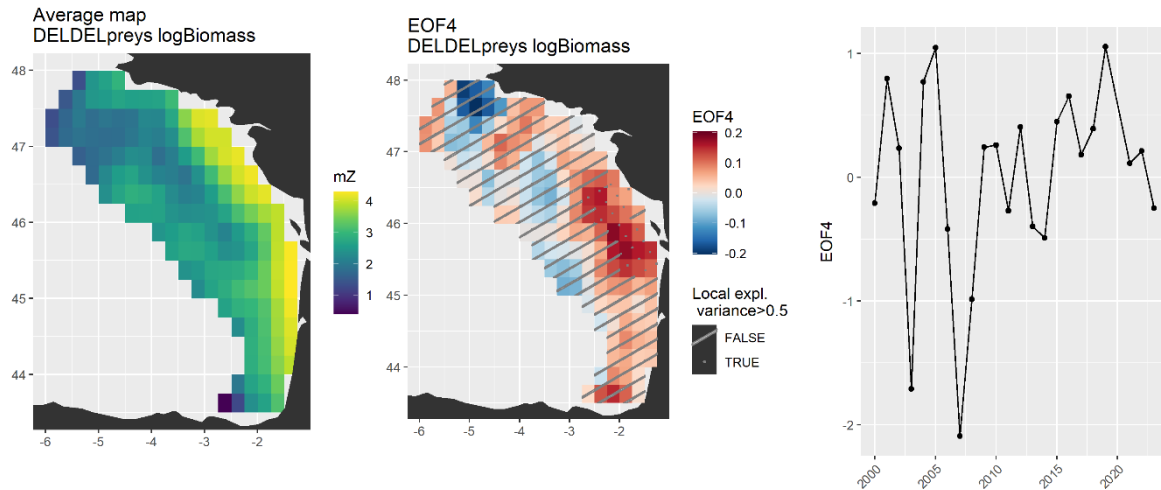


Figure 9. Gauche : carte moyenne des densités des proies préférentielles des dauphins communs. Centre : carte du quatrième mode de variabilité (EOF_4) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l' EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l' EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

3.2.1.3 Modélisation des cartes d'anomalies de dauphins communs en fonction de celles de leurs proies

Le meilleur modèle permettant de représenter la carte du premier mode des anomalies de densité des dauphins communs ($EOF_{d-1}(s)$) en fonction des cartes des 4 premiers modes des anomalies de leurs proies ($EOF_{p-x}(s)$, $x \in [1,4]$) était un modèle GAM (famille gaussienne, fonction identité) incluant toutes les EOFs des proies des dauphins comme des termes non linéaires. Les valeurs d' $EOF_{d-1}(s)$ dauphin étaient pondérées par la variance locale expliquée dans le modèle. Le modèle GAM expliquait 76% de la variabilité de la carte $EOF_{d-1}(s)$. La covariable significative la plus explicative était l' $EOF_{p-1}(s)$ des proies. L' $EOF_{p-4}(s)$ des proies expliquait également l' $EOF_{d-1}(s)$ dauphin de façon significative (cf. détails en Annexe 6.2.2.1).

Le patron d'anomalies positives des densités de dauphins observées dans le Nord-Ouest du Golfe ($EOF_{d-1}(s)$) est donc bien modélisé par la présence de leurs proies dans la même zone ($EOF_{p-x}(s)$, $x \in [1,4]$).

Le meilleur modèle permettant de représenter la carte du deuxième mode des anomalies de densité des dauphins communs ($EOF_{d-2}(s)$) en fonction des cartes des 4 premiers modes des anomalies de leurs proies ($EOF_{p-x}(s)$, $x \in [1,4]$) était un modèle GAM (famille gaussienne, fonction identité) incluant toutes les EOFs des proies des dauphins comme des termes non

linéaires. Les valeurs d' $EOF_{d-2}(s)$ dauphin étaient pondérées par la variance locale expliquée dans le modèle. Le modèle GAM expliquait 74% de la variabilité de la carte d' $EOF_{d-2}(s)$. Les covariables significatives les plus explicatives étaient les $EOF_{p-3}(s)$ et $EOF_{p-4}(s)$ des proies (cf. détails en Annexe 6.2.2.2).

Le patron d'anomalies positives des densités de dauphins observées dans la zone du Fer à Cheval, de la Gironde et le long des côtes au Nord du GdG ($EOF_{d-2}(s)$) est donc bien modélisé par la présence de leurs proies dans les mêmes zones.

3.2.2 Modélisation des séries de cartes d'EOFs de dauphins en fonction de celles de leurs proies

Seules les séries de cartes du premier mode des anomalies de densité des dauphins communs ont été modélisées, car il caractérisait la majorité de la variabilité de la distribution des dauphins.

3.2.2.1 Proies agrégées

Le meilleur modèle permettant de représenter les séries de cartes du premier mode des anomalies de densité des dauphins communs ($EOF_{d-1}(s, t)$) en fonction des cartes des 4 premiers modes des anomalies de leurs proies ($EOF_{p-x}(s, t)$, $x \in [1, 4]$) était un modèle GAM (famille Gamma, fonction log) incluant toutes les EOFs des proies des dauphins comme des termes non linéaires. La fonction de lissage utilisée pour les termes non linéaires était la Thin plate regression splines « ts » du package R mgcv, qui implémente une pénalité supplémentaire permettant d'annuler un terme (Wood, 2006). Ce choix a été fait afin de ne garder que les covariables les plus significatives dans le modèle. L' $EOF_{d-1}(s, t)$ dauphin était pondérée dans ce modèle par la variance locale expliquée.

Le modèle expliquait 76% de la variabilité de la série de cartes d' $EOF_{d-1}(s, t)$ des dauphins. La covariable significative la plus explicative était l' $EOF_{p-1}(s, t)$ des proies. Les autres EOFs des proies expliquaient également l' $EOF_{d-1}(s, t)$ dauphin de façon significative (cf. détails en Annexe 6.2.2.3).

3.2.2.2 Proies désagrégées par espèce, taille et profondeur

Les EOFs d'ordre 1 des types de proies désagrégées par espèce, taille et profondeur ($EOF_{p-sp-l-z-1}(s, t)$) ont été incluses comme des termes non linéaires dans des modèles GAM, afin d'expliquer la variabilité des séries de cartes d' $EOF_{d-1}(s, t)$ de dauphins. La fonction de lissage Thin plate regression splines « ts » du package R mgcv était utilisée afin d'estimer les termes non linéaires des modèles GAM (famille Gamma, fonction log). Ce choix a permis de sélectionner les types de proies les plus significatives dans le modèle. L' $EOF_{d-1}(s, t)$ dauphin était pondérée dans ce modèle par la variance locale expliquée.

La figure 10 présente la variabilité des séries de cartes d' $EOF_{d-1}(s, t)$ de dauphins expliquée par les $EOF_{p-sp-l-z-1}(s, t)$ des types de proie, individuellement, et après inclusion des EOFs de tous les autres types de proies. Les EOFs des types de proies expliquant le plus la variabilité des séries de cartes d' $EOF_{d-1}(s, t)$ de dauphins étaient les $EOF_{p-sp-l-z-1}(s, t)$ des :

- anchois proches de la surface de 10 à 15 cm de long ;
- sardines proches de la surface de 15 à 20 cm de long ;
- sardines proches de la surface de 20 à 25 cm de long ;
- chinchards proches du fond de 20 à 25 cm de long ;
- anchois proches de la surface de 15 à 20 cm de long.

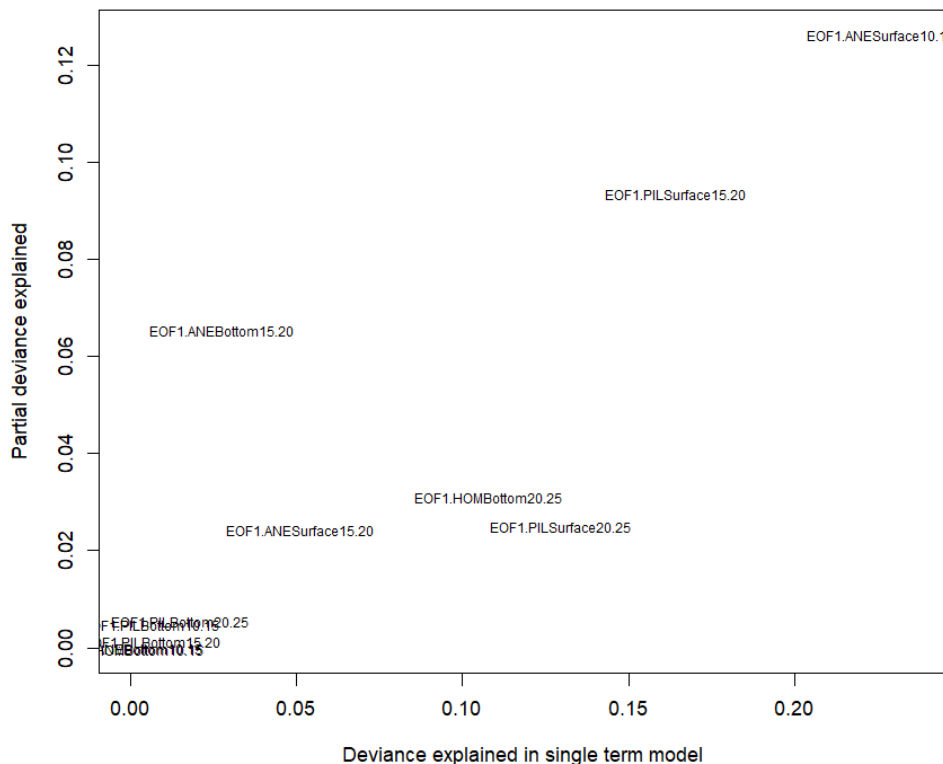


Figure 10. Pourcentage de déviance expliquée (%) par chaque type de proie. Abscisses : déviance expliquée dans un modèle avec le type de proie seul, ordonnées : déviance expliquée après inclusion des autres types de proie dans le modèle.

L'inclusion de ces 5 types de proies comme termes non linéaires dans un modèle GAM (famille Gamma, fonction log) permettait d'expliquer 45 % de la variabilité des séries de cartes du premier mode des anomalies de densité des dauphins communs ($EOF_{d-1}(s, t)$) (cf. détails en Annexe 6.2.2.4).

Les anchois proches de la surface de 10 à 15 cm de long étaient distribués en moyenne dans le Sud du GdG. Des anomalies de densité de plus en plus positives ont été observées le long du talus continental pour ce type de proies de 2015 à 2022, principalement au Sud du 45°N, et secondairement au Nord du 45°N (Figure 10).

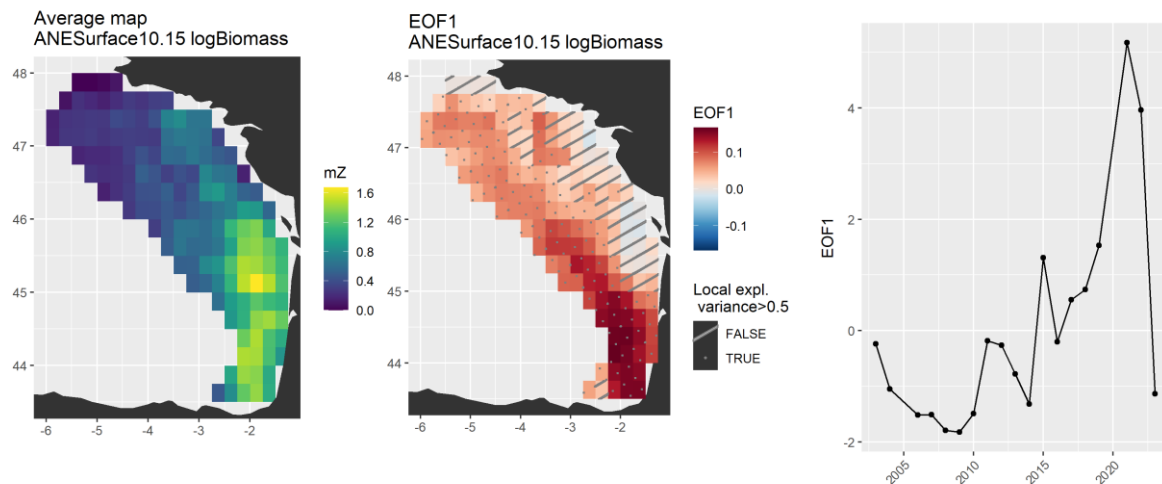


Figure 10. Gauche : carte moyenne des densités d'anchois proches de la surface de 10 à 15 cm de long. Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Les anchois proches de la surface de 15 à 20 cm de long étaient distribués en moyenne dans le Sud du GdG. Des anomalies de densité de plus en plus positives ont été observées à l'extrême Nord-Ouest du GdG pour ce type de proies en 2004 et 2005, puis à partir de 2015 (Figure 11).

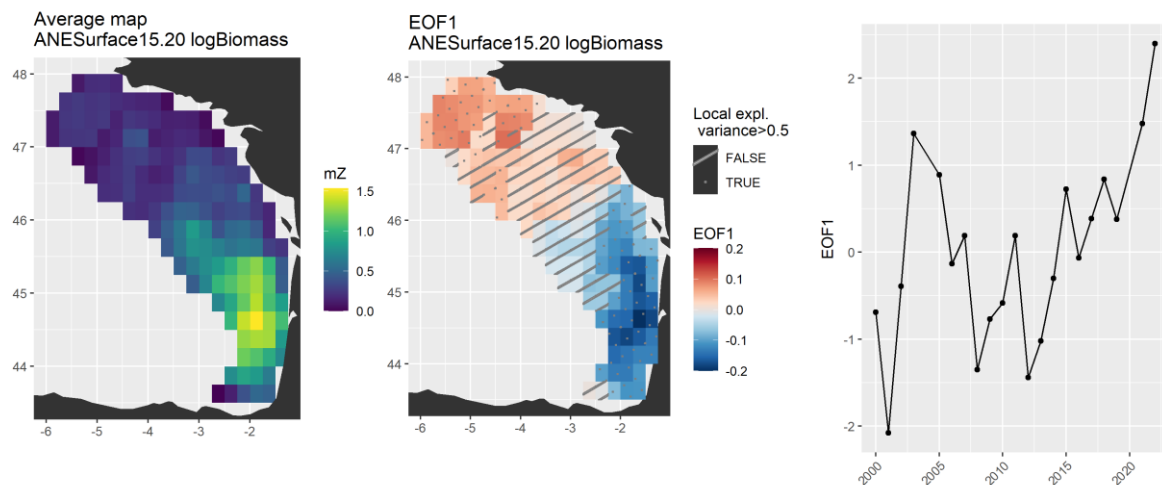


Figure 11. Gauche : carte moyenne des densités d'anchois proches de la surface de 15 à 20 cm de long. Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Les chinchards proches du fond de 20 à 25 cm de long étaient distribués en moyenne le long du talus du GdG (45-47°N). Des anomalies de densité positives jusqu'en 2009, puis globalement négatives ont été observées dans la même zone pour ce type de proie (Figure 12).

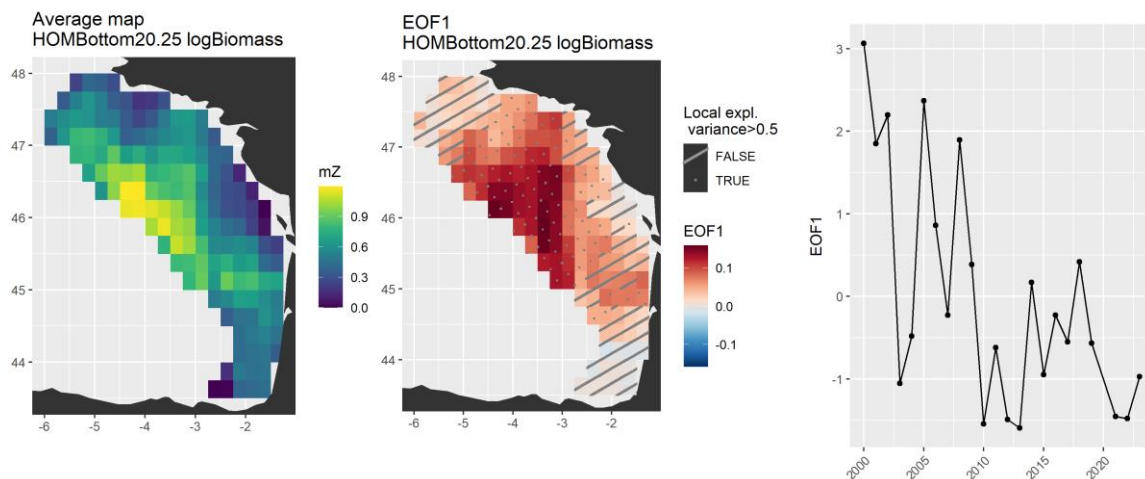


Figure 12. Gauche : carte moyenne des densités de chinchards proches du fond de 20 à 25 cm de long. Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Les sardines proches de la surface de 15 à 20 cm de long étaient distribuées en moyenne dans le Sud du GdG (<45.5°N) et le long des côtes vendéennes. Des anomalies de densité négatives jusqu'en 2014, puis globalement positives ont été observées dans le Nord-Ouest du GdG pour ce type de proie (Figure 13).

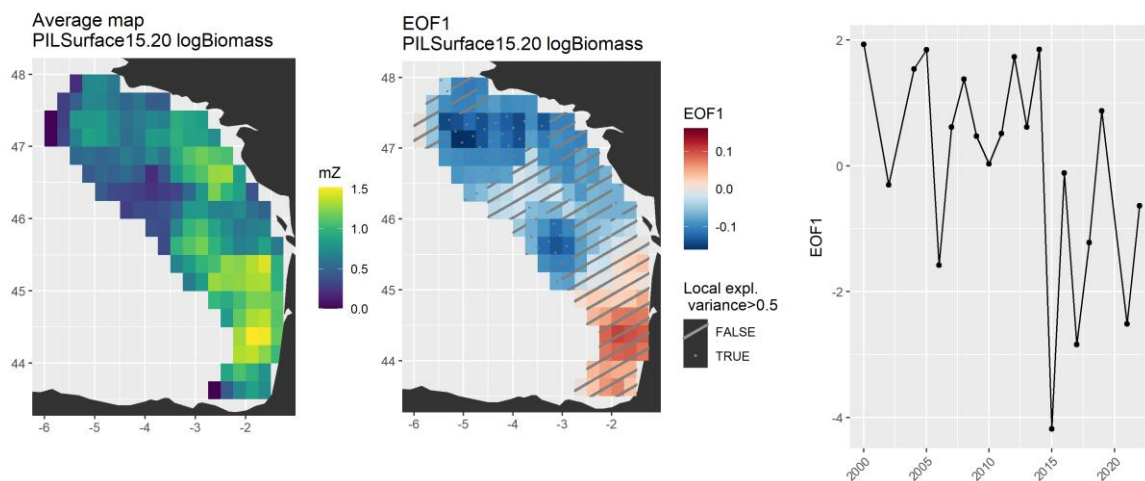


Figure 13. Gauche : carte moyenne des densités de sardines proches de la surface de 15 à 20 cm de long. Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Les sardines proches de la surface de 20 à 25 cm de long étaient distribuées en moyenne dans la même zone que les chinchards proches du fond de 20 à 25 cm : le long du talus du GdG,

entre 45 et 47°N. Des anomalies de densité positives jusqu'en 2014, puis globalement négatives ont été observées cette même zone pour ce type de proie (Figure 14).

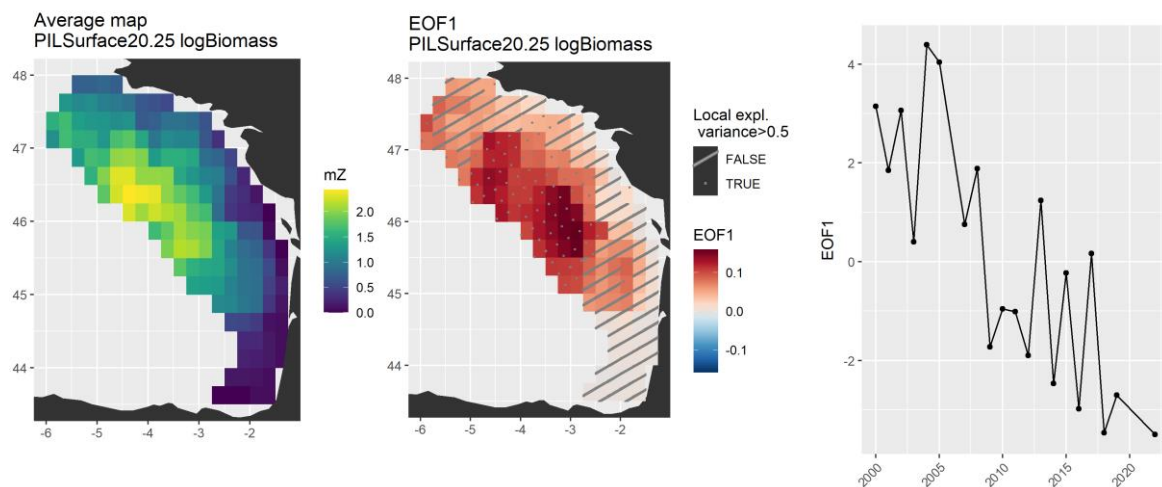


Figure 14. Gauche : carte moyenne des densités de sardines proches de la surface de 20 à 25 cm de long. Centre : carte du premier mode de variabilité (EOF1) des anomalies autour de la carte moyenne et variance locale expliquée. Pointillés/hachures : cellules où l'EOF explique plus/moins de 50% de la variance locale des anomalies. Droite : série temporelle des amplitudes de l'EOF (droite). Données campagne PELGAS, 2004-2023.

Les types de proies observées le plus souvent dans les mêmes zones que les dauphins communs ont donc suivi des trajectoires contrastées au printemps dans le GdG. Les densités de chinchards de 20 à 25 cm ont fortement diminué dans leur zone de distribution préférentielle le long du talus du GdG, entre 45 et 47°N après 2009. Les densités de grandes sardines de 20 à 25 cm présentes en surface dans la même zone ont suivi la même tendance après 2014. Les chinchards et sardines de grande taille ont été remplacés dans ces zones depuis 2014-15 par des anchois de taille moyenne (10-15 cm), des grands anchois (15-20 cm) et des sardines de taille moyenne (15-20 cm), distribués près de la surface. L'aire de distribution de de ces types de proies est en expansion depuis leurs habitats historiques du Sud du GdG.

4 Discussion et conclusions

Au printemps, dans le GdG, la co-occurrence entre les dauphins et leurs principales proies épipelagiques était, en moyenne, faible entre 2004 et 2023. Cependant, les principaux patrons de variabilité spatiale des proies autour de cette situation moyenne expliquent bien les principaux patrons de variabilité des dauphins communs. Les anomalies des densités des proies sont les covariables qui expliquent le mieux les cartes d'anomalie (c'est-à-dire les écarts à la moyenne) des densités de dauphins communs. L'inclusion de la bathymétrie n'améliore pas les modèles.

Une augmentation synchrone de la densité de dauphins communs et de certaines de leurs proies préférentielles a été observée au printemps pendant la campagne PELGAS dans le Nord-Ouest du GdG après 2015. Les grosses sardines en surface et chinchards de taille moyenne près du fond ont disparu de cette zone, remplacés par des sardines de taille moyenne, et des anchois de taille moyenne à grande, distribués près de la surface de jour.

Ces dynamiques locales reflètent pour partie les tendances de l'abondance globale de ces espèces au printemps dans le GdG. Une diminution de l'abondance du chinchard et une augmentation de celle des anchois a ainsi été observée depuis le milieu des années 2000 lors de la campagne PELGAS (ICES, 2024). Ces changements sont probablement liés à la diminution de la taille et aux changements de distributions spatiales des proies zooplanctoniques des PPP observées dans le GdG depuis deux décennies, vraisemblablement en réponse au dérèglement climatique (Grandrémy, 2023).

Les variations synchrones de densité dans les mêmes zones indiquent que la co-occurrence entre les dauphins communs et leurs proies a augmenté dans le Nord-Ouest du GdG au printemps depuis 2019. Le renforcement de cette co-occurrence pourrait indiquer que l'affinité trophique du dauphin commun pour certaines de leurs proies épipélagiques a augmenté depuis 2019 dans le Nord-Ouest du GdG au printemps.

La profondeur diurne et la taille des proies semblent influencer sur la co-occurrence entre les dauphins et leurs proies. Les types de proies expliquant le mieux les anomalies positives de densité de dauphins dans le Nord-Ouest du GdG sont : i) distribuées près de la surface (0-30m) de jour, à l'exception du chinchard, et ii) d'une taille généralement supérieure à 15 cm.

Ces résultats confirment que la co-occurrence entre les dauphins et les types de proies identifiées dans cette étude pourrait être d'origine trophique. Les proies situées proche de la surface de jour seraient en effet plus accessibles aux dauphins, augmentant l'efficacité de la recherche alimentaire de ces derniers. La nuit, les bancs de proies se dispersent en surface. Toutes les zones seraient alors a priori équivalentes d'un point de vue accessibilité des proies pour le dauphin commun en recherche alimentaire.

De plus, des proies de grande taille doivent être a priori plus profitables au niveau trophique pour le dauphin, car elles sont plus riches en énergie (Favreau et al., 2025). Si ces proies plus grandes n'induisent pas un coût énergétique de capture proportionnellement plus élevé que leur apport énergétique, le dauphin commun aurait un intérêt trophique à privilégier les zones avec des proies de grande taille.

Cette hypothèse d'une augmentation récente de l'affinité trophique des dauphins communs pour certaines de leurs proies épipélagiques (anchois et sardine de taille moyenne à grande, proches de la surface) a été confirmée par l'analyse des contenus stomacaux de dauphins échoués réalisée dans le cadre de la tâche 1.4 du projet DELMOGES. Cette analyse a montré des changements de prévalence des proies préférentielles dans les estomacs des dauphins communs, les anchois remplaçant les chinchards comme type de proie le plus abondant dans les estomacs.

Contrairement à ce qui a été observé lors de survols aériens en été et en hiver (Authier et al., 2024), les distributions estimées de dauphins communs n'ont pas montré de rapprochement des côtes au printemps dans le GdG : les animaux restent distribués en moyenne aux abords du talus continental à cette saison. Le printemps est cependant la saison à laquelle leurs proies sont le plus loin des côtes et les plus dispersées (Hebert--Burggraeve, 2023). Ceci pourrait expliquer l'absence de rapprochement des côtes des dauphins, s'ils suivent la distribution de leurs proies.

En conclusion, nos résultats montrent une co-occurrence plus fréquente des dauphins communs et de certaines de leurs proies épipélagiques (anchois et sardine de taille moyenne à grande, proches de la surface) depuis 2019 dans le Nord-Ouest du GdG. Cette augmentation de la co-occurrence traduirait une augmentation de l'affinité trophique des dauphins communs pour certaines de leurs proies épipélagiques depuis 2019 dans le Nord-Ouest du GdG au printemps.

Les dauphins communs se nourrissent préférentiellement de poissons mésopélagiques au large du plateau continental du GdG, et de poissons épipélagiques sur le plateau (Pusineri et al., 2007). Les changements de distribution, de taille et d'abondance des proies épipélagiques sont probablement liés aux variations de distribution et de taille de leurs proies zooplanctoniques induites par le dérèglement climatique. Aucun suivi de l'écosystème mésopélagique n'étant réalisé, il n'est pas possible de déterminer si le changement d'affinité trophique du dauphin commun vers ses proies épipélagiques est du à une diminution de l'abondance et/ou de la condition des poissons mésopélagiques, et/ou à une augmentation de l'attractivité de ses proies épipélagiques.

5 Bibliographie

- Authier, M.; Dorémus, G.; Doray, M.; Duhamel, E.; Petitgas, P.; Massé, J.; Ridoux, V.; Spitz, J. (2018) Change in Relative Abundance of Marine Megafauna in the Bay of Biscay 2004-2014: an Exploratory Analysis. *Progress in Oceanography*, Vol. 166, p. 159-167
- Authier, M., Genu, M., Laran, S., Spitz, J., 2024. Variations d'habitats potentiels des dauphins (dauphin commun et dauphin bleu et blanc) : une analyse exploratoire. Livrable L212 Proj. DELMOGES.
- Authier M., Ballutaud M., Brevet M., Chero G., Doray M., Dubroca L., Genu M. (2025). Cartes des zones de co-occurrence des dauphins et de leurs principales proies dans le golfe de Gascogne. Livrable L231 Proj. DELMOGES.
- Buckland, S.T., Rexstad, E.A., Marques, T.A., Oedekoven, C.S., 2015. Distance Sampling: Methods and Applications, *Methods in Statistical Ecology*. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-19219-2>
- Doray, M., Duhamel, E., Huret, M., Petitgas, P., Massé, J., 2000. PELGAS [WWW Document]. URL <http://dx.doi.org/10.18142/18>
- Doray, M., Petitgas, P., Romagnan, J.B., Huret, M., Duhamel, E., Dupuy, C., Spitz, J., Authier, M., Sanchez, F., Berger, L., Doremus, G., Bourriau, P., Grellier, P., Masse, J., 2018. The PELGAS survey: Ship-based integrated monitoring of the Bay of Biscay pelagic ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 166, 15–29. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.09.015>
- Doray, M., Van Der Kooij, J., Boyra, G. (Eds.), 2021. ICES Survey Protocols - Manual for acoustic surveys coordinated under the ICES Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Small Pelagic Fish (WGACEGG). <https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.7462>
- Favreau, A., Doray, M., Spitz, J., Le Mestre, S., Huret, M., 2025. Condition states in anchovy () and sardine () revealed by energy and proximate composition relationships. *J. Fish Biol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/jfb.15948>
- Grandrémy, N., 2023. Dynamiques spatio-temporelles du zooplancton, en lien avec l'habitat et les petits poissons pélagiques, dans le Golfe de Gascogne (Biologie et écologie marine). Nantes Université.
- Hebert--Burggraeve, A., 2023. Une approche d'intégration de données avec des modèles hiérarchiques pour caractériser les variations spatio-temporelles de la distribution des petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne, A data-integration approach with hierarchical models to reveal spatiotemporal variations of small pelagic fish distribution in the Bay of Biscay. Mém. Fin D'études Ing. En « Sci. Halieut. Aquacoles » Ressour. Ecosystèmes Aquat. L'Institut Agro Rennes-Angers.
- ICES, 2024. Working Group on Acoustic and Egg Surveys for small pelagic fish in Northeast Atlantic (WGACEGG; outputs from 2023 meeting). *ICES Sci. Rep.* 6:21, 227. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.25296220>
- Meynier, L., Pusineri, C., Spitz, J., Santos, M.B., Pierce, G.J., Ridoux, V., 2008. Intraspecific dietary variation in the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the Bay of Biscay: importance of fat fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354, 277–287. <https://doi.org/10.3354/meps07246>
- Petitgas, P., Doray, M., Huret, M., Massé, J., Woillez, M., 2014. Modelling the variability in fish spatial distributions over time with empirical orthogonal functions: anchovy in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 2379–2389. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu111>

- Petitgas, P., Goarant, A., Massé, J., Bourriau, P., 2009. Combining acoustic and CUFES data for the quality control of fish-stock survey estimates. *ICES J Mar Sci* 66, 1384–1390.
- Preisendorfer, R., 1988. Principal component analysis in meteorology and oceanography. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- Wood, S.N., 2006. Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton (USA).
- Wood, S.N.; Bravington, M.V.; Hedley, S.L. (2008) Soap Film Smoothing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology*, 70, 931–955. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2008.00665.x>

6 Annexes

6.1 CARTES DE DENSITES DE DAUPHINS COMMUNS AU PRINTEMPS

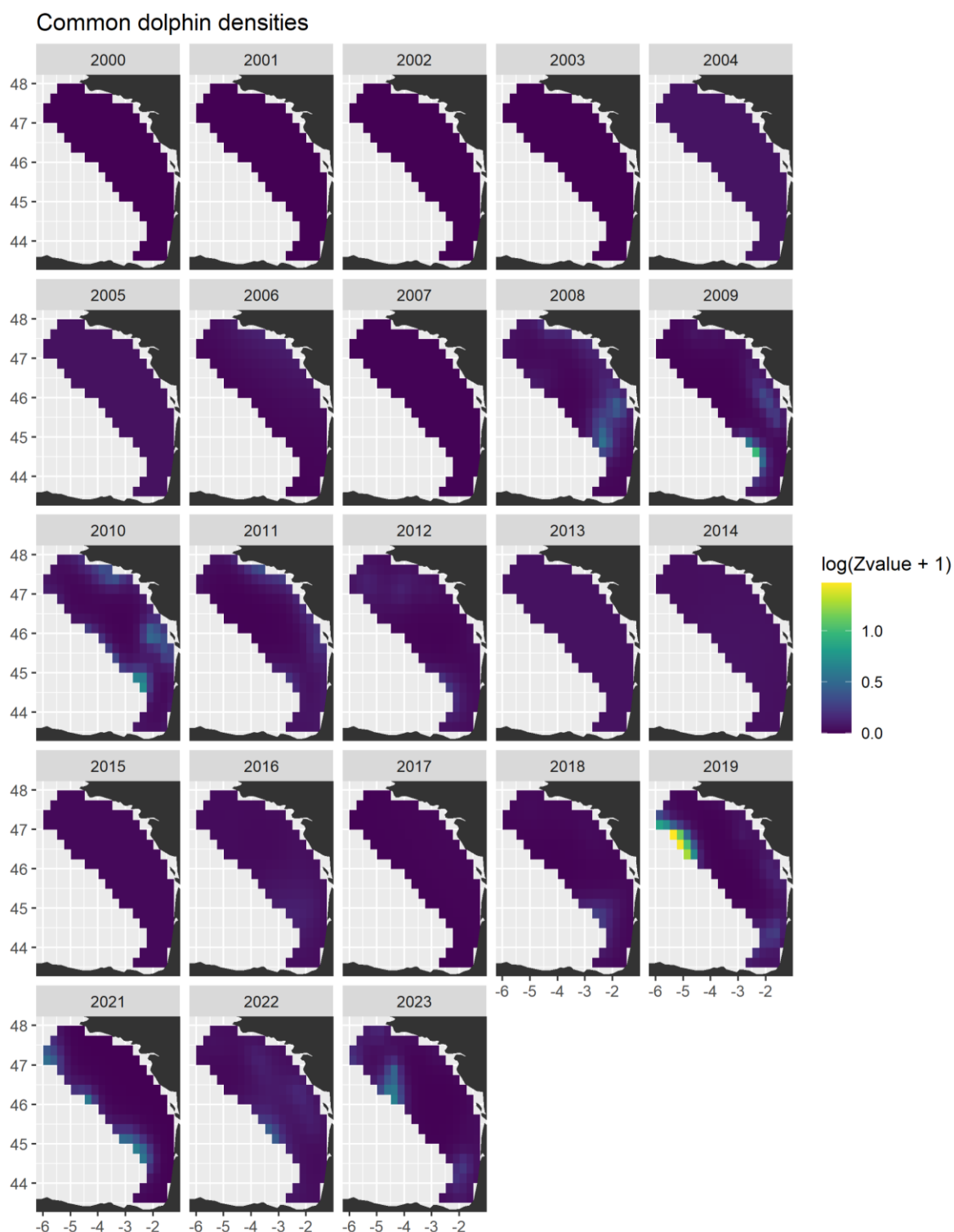


Figure . Cartes annuelles des densités de dauphins communs. Données campagne PELGAS, 2004-2013.

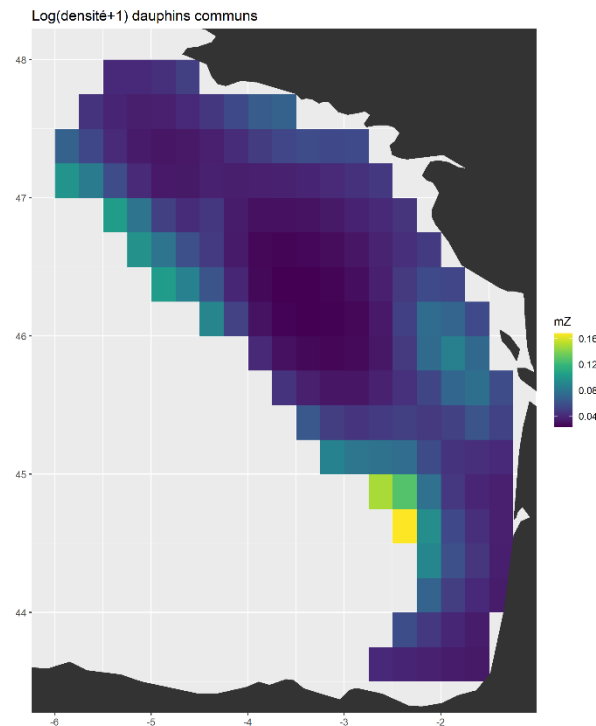


Figure . Cartes moyennes des densités de dauphins communs. Données campagne PELGAS, 2004-2013.

6.2 RESULTATS DE LA MODELISATION DE LA CO-OCCURRENCE DAUPHIN COMMUN ET PROIES AU PRINTEMPS

6.2.1 Modélisation des cartes moyennes

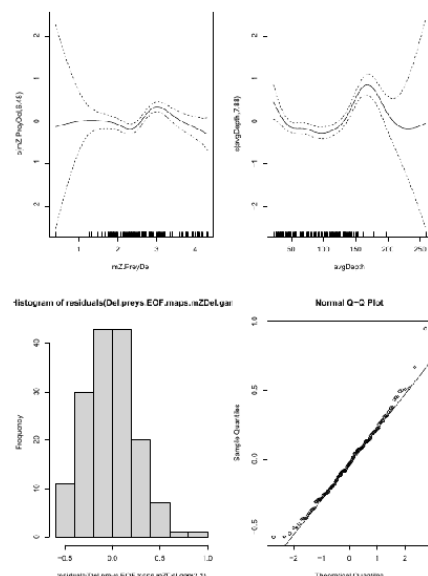
```
Family: Gamma
Link function: log

Formula:
mZ.Del.lowpass ~ s(mZ.PreyDel) + s(avgDepth)

Parametric coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -3.05322    0.02284  -133.7   <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:
              edf Ref.df    F  p-value
s(mZ.PreyDel) 6.475  7.463  6.302 2.69e-06 ***
s(avgDepth)   7.884  8.600 12.685 < 2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.486   Deviance explained = 55.3%
GCV = 0.08511   Scale est. = 0.081394   n = 156
```



6.2.2 Modélisation des cartes d'anomalies des densités de dauphins

6.2.2.1 Carte EOF1 dauphin en fonction des cartes d'EOF des proies agrégées

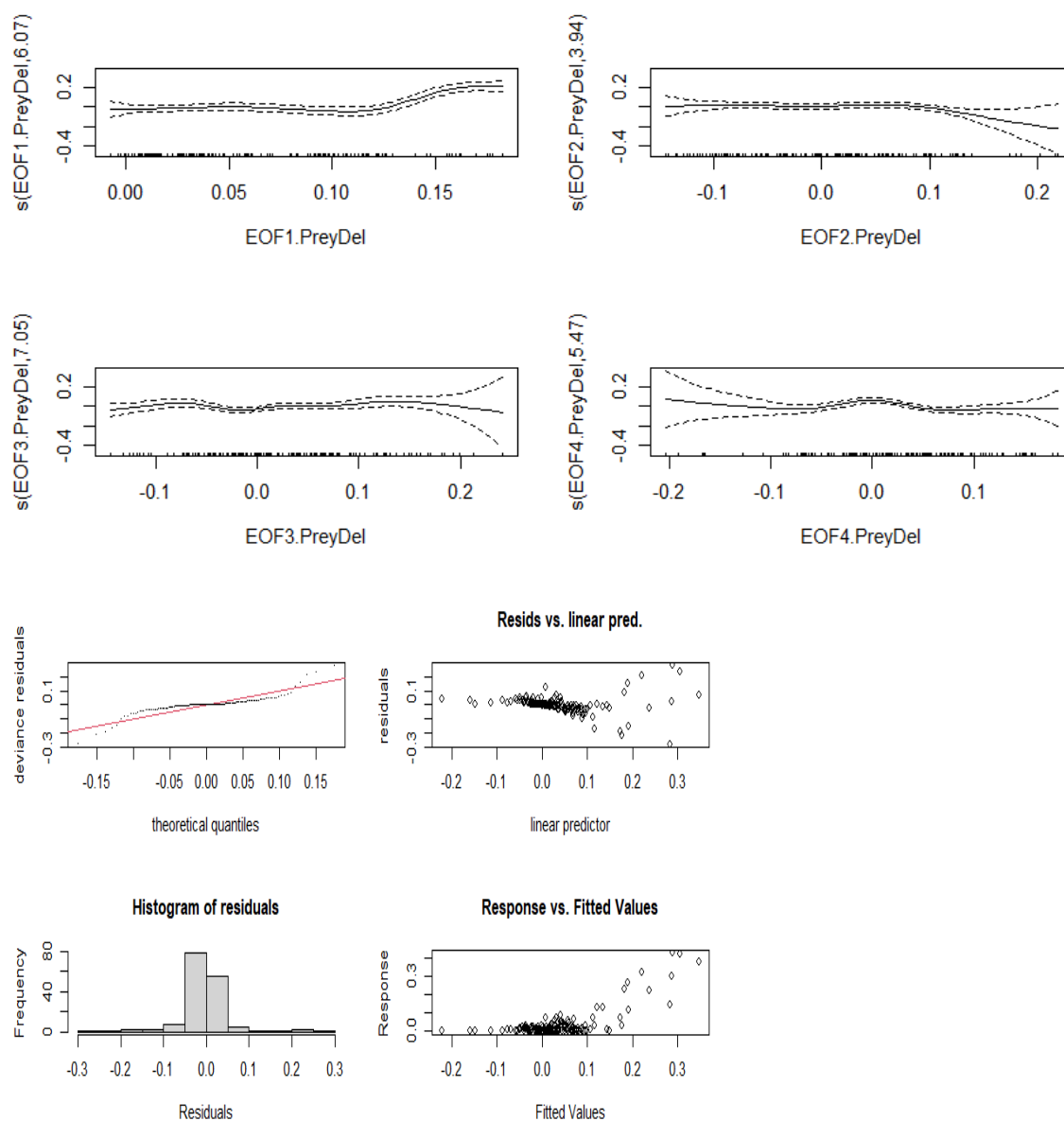
```
Family: gaussian
Link function: identity

Formula:
EOF1.De1 ~ s(EOF1.PreyDe1) + s(EOF2.PreyDe1) + s(EOF3.PreyDe1) +
s(EOF4.PreyDe1)

Parametric coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.036060   0.008962   4.024 9.58e-05 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:
              edf Ref.df    F  p-value
s(EOF1.PreyDe1) 6.074   7.194 17.472 < 2e-16 ***
s(EOF2.PreyDe1) 3.939   4.913  1.884 0.103456
s(EOF3.PreyDe1) 7.052   7.988  2.013 0.050926 .
s(EOF4.PreyDe1) 5.473   6.497  4.632 0.000208 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.713   Deviance explained = 76.3%
GCV = 0.0049174   Scale est. = 0.0041755   n = 156
```



6.2.2.2 Carte EOF2 dauphin en fonction des cartes d'EOF des proies agrégées

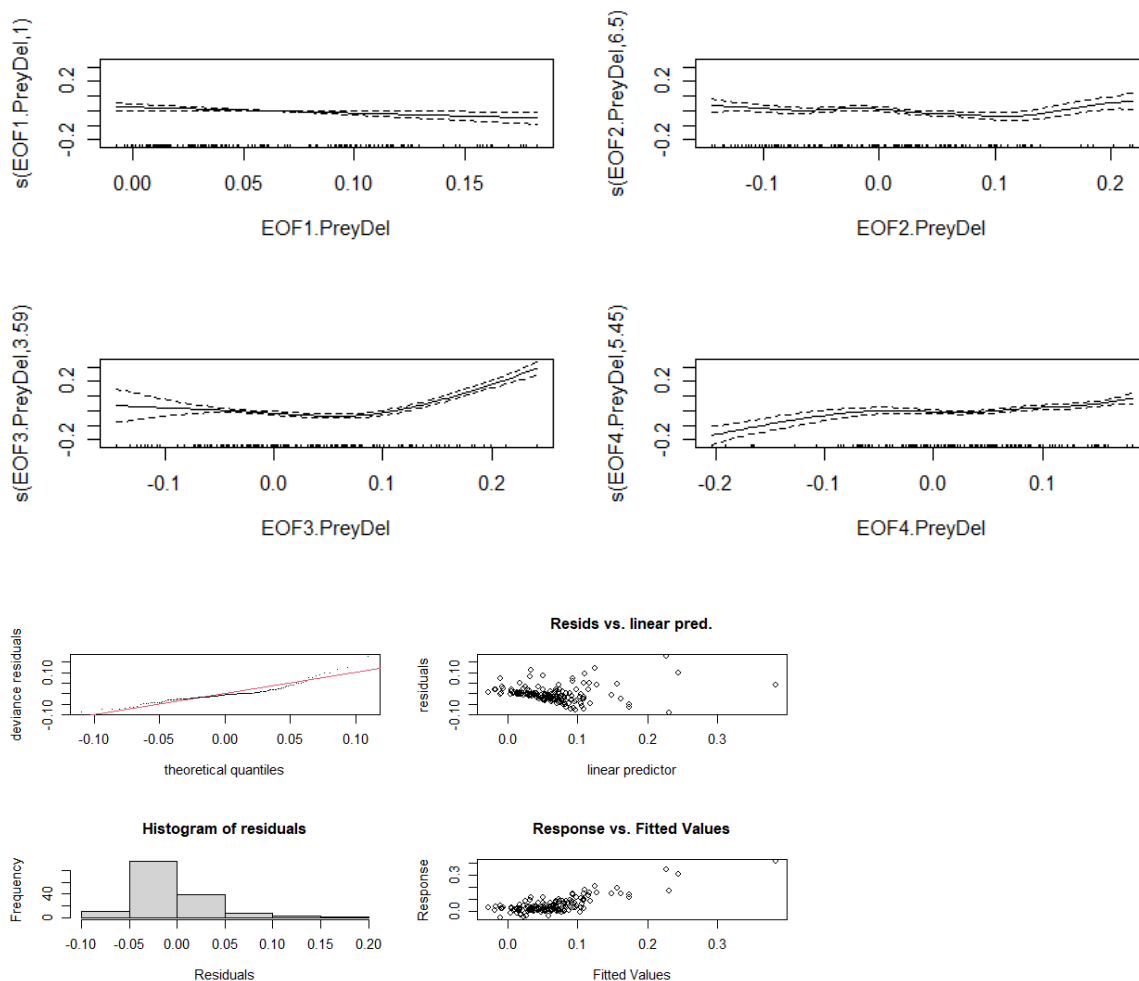
```
Family: gaussian
Link function: identity

Formula:
EOF2.Del ~ s(EOF1.PreyDel) + s(EOF2.PreyDel) + s(EOF3.PreyDel) +
s(EOF4.PreyDel)

Parametric coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  0.064591   0.005297   12.2    <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:
              edf Ref.df      F p-value
s(EOF1.PreyDel) 1.000  1.000   5.372 0.02194 *
s(EOF2.PreyDel) 6.503  7.646   3.238 0.00225 **
s(EOF3.PreyDel) 3.586  4.483  54.659 < 2e-16 ***
s(EOF4.PreyDel) 5.447  6.600   8.430 < 2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.707   Deviance explained = 74%
GCV = 0.001825   Scale est. = 0.0016199   n = 156
```



6.2.2.3 Séries de Cartes d'EOF1 dauphin en fonction des séries de cartes d'EOF des proies agrégées

```

Family: Gamma
Link function: log

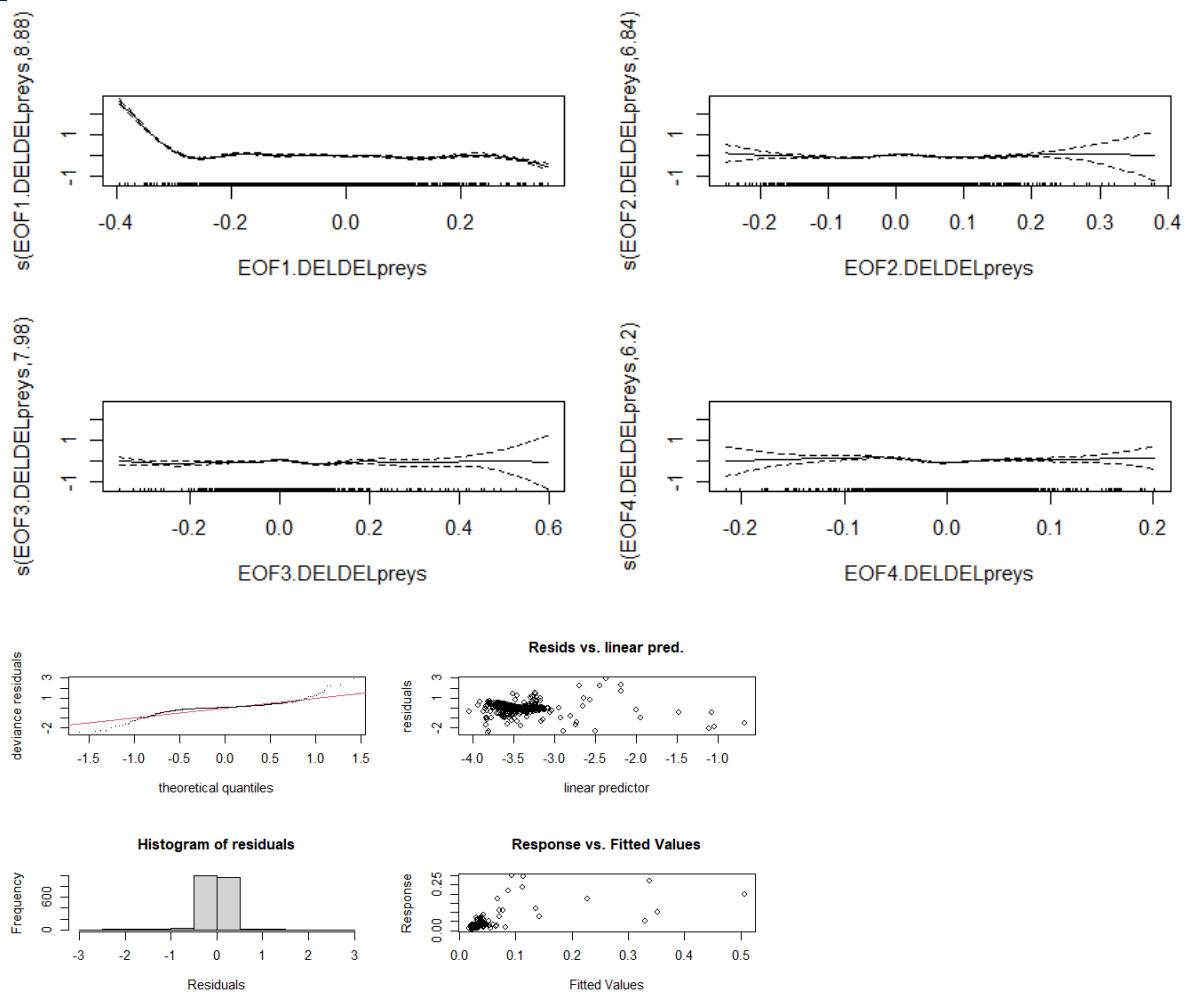
Formula:
posEOF1.DELDEL ~ s(EOF1.DELDELpreys, bs = "ts") + s(EOF2.DELDELpreys,
  bs = "ts") + s(EOF3.DELDELpreys, bs = "ts") + s(EOF4.DELDELpreys,
  bs = "ts")

Parametric coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -3.408369   0.007356  -463.4   <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:
              edf Ref.df      F p-value
s(EOF1.DELDELpreys) 8.883     9 182.411 <2e-16 ***
s(EOF2.DELDELpreys) 6.840     9   8.193 <2e-16 ***
s(EOF3.DELDELpreys) 7.976     9  11.031 <2e-16 ***
s(EOF4.DELDELpreys) 6.202     9  10.570 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.0931  Deviance explained = 66.2%
GCV = 0.075549  Scale est. = 0.074377  n = 2028

```



6.2.2.4 Séries de Cartes d'EOF1 dauphin en fonction des séries de cartes d'EOF des types de proies les plus influentes

```

Family: Gamma
Link function: log

Formula:
posEOF1.DELDEL ~ s(EOF1.PILSurface20.25, bs = "tp") +
s(EOF1.HOMBottom20.25,
  bs = "tp") + s(EOF1.PILSurface15.20, bs = "tp") +
s(EOF1.ANESurface10.15)

Parametric coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -3.426665   0.009674  -354.2   <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:
              edf Ref.df    F p-value
s(EOF1.PILSurface20.25) 8.543  8.942  9.57 <2e-16 ***
s(EOF1.HOMBottom20.25) 8.335  8.881 16.46 <2e-16 ***
s(EOF1.PILSurface15.20) 8.882  8.995 30.15 <2e-16 ***
s(EOF1.ANESurface10.15) 8.822  8.990 36.45 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.272   Deviance explained = 43.7%
GCV = 0.12502   Scale est. = 0.15007   n = 2028
    
```

