



**EVALUATION DE L'ÉTAT ÉCOLOGIQUE DES MILIEUX CÔTIERS
ET DES EFFETS ANTHROPIQUES ASSOCIÉS : MISE EN PLACE
D'UNE MÉTHODE BASÉE SUR LES RELATIONS BERNACHES –
ZOSTERES DANS LE GOLFE DU MORBIHAN**

**ECOLOGICAL STATE ASSESSMENT OF COASTAL SYSTEMS AND
ASSOCIATED ANTHROPOGENIC EFFECTS: IMPLEMENTING A
METHOD BASED ON THE BRENT GEESE – ZOSTERA SPP
RELATIONSHIP IN THE GOLFE DU MORBIHAN**

Programme LITEAU 2
Rapport de fin de contrat

CNRS UPR 1934
CEBC
79360 Beauvoir-sur-Niort
Hervé Fritz
0472432641
fritz@biomserv.univ-lyon1.fr

Date : 22/10/2007

N° de contrat : CV03000192

Date du contrat : 05/01/2004 dérogation jusqu'au 05/07/2007

SYNTHESE

(destinée aux utilisateurs et gestionnaires publics)

EVALUATION DE L'ETAT ECOLOGIQUE DES MILIEUX COTIERS ET DES EFFETS ANTHROPIQUES ASSOCIES : MISE EN PLACE D'UNE METHODE BASEE SUR LES RELATIONS BERNACHES – ZOSTERES DANS LE GOLFE DU MORBIHAN

Programme LITEAU 2

Responsable: Hervé Fritz (CNRS CEBC)*

Autres scientifiques impliqués:

Diane Desmonts (CNRS CEBC)

Christian Hily (Université de Brest)

Autres scientifiques associés:

Isabelle Auby (Ifremer)

Roger Mahéo (ODEM)**

Réseaux associés: REBENT et PNEC

Gestionnaires impliqués: SEPNEB, Agence de L'eau

*Nouvelle adresse: CNRS UMR 5558 - Université Lyon 1

** retraité de l'Université Bretagne Sud

CONTEXTE GENERAL

Dans le contexte des besoins pour la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE), ce projet concerne l'évaluation de l'état écologique des eaux de surface et l'analyse des pressions anthropiques s'exerçant sur les milieux concernés. Les chapitres de la Directive particulièrement concernés sont:

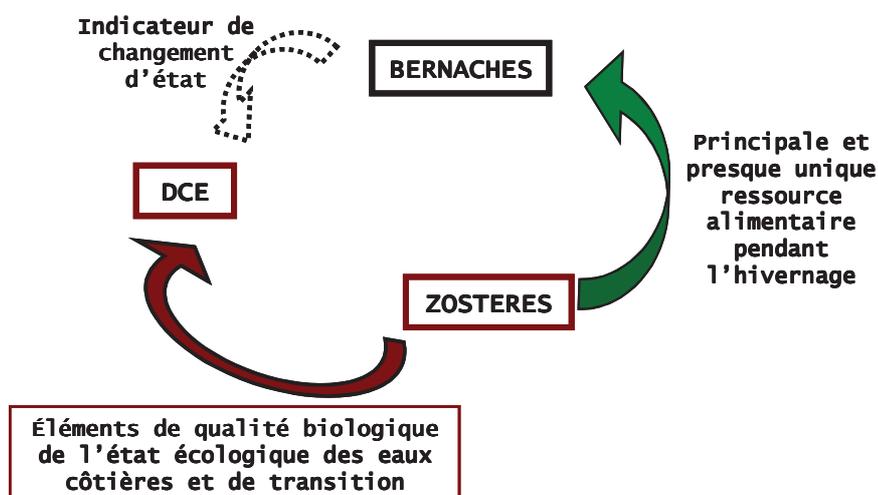
Ecosystèmes aquatiques, eaux côtières, eaux de transition: Les zostères sont des plantes à fleurs marines qui se développent en herbiers sur des vasières intertidales ou subtidales. Ces angiospermes sont les éléments clés des écosystèmes littoraux auxquels ils appartiennent : ils servent d'habitat et de lieu de ponte à de très nombreuses espèces animales. En plus de cela, ils constituent la principale et presque unique ressource pour une espèce protégée d'anatidé herbivore lors de son hivernage : la Bernache cravant. Les eaux baignant les secteurs d'études du projet entrent dans deux catégories : les eaux côtières et les eaux de transition.

Etude des incidences de l'activité humaine sur l'environnement (Article 5): L'analyse de l'influence des activités humaines sur les herbiers de zostères et des éléments associés est l'objet même de ce projet. La question posée est la suivante : les activités humaines ont-elles, ou risquent-elles d'avoir si elles augmentent, une influence néfaste pour l'état écologique des eaux de surface concernées ? De plus, l'élaboration d'un Schéma de Mise en Valeur de la Mer a débuté dans le Golfe du Morbihan en mai 2000.

Zones protégées (Article 6 et Annexe IV): Le Golfe du Morbihan 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.

Etat des eaux de surfaces (Annexe V): Les mesures prévues pour cette étude, dont des mesures de densité et de biomasse de zostères et des analyses de l'évolution de la fréquentation des secteurs par les bernaches permettront une évaluation pertinente de l'état écologique des eaux concernées et seront mises en relation avec les activités humaines influant potentiellement sur cet état.

Le schéma suivant résume les relations entre DCE, zostères et bernaches



La construction d'indicateurs de suivi de la qualité des estrans rentre également dans une vaste campagne européenne pour la gestion durable des ressources naturelles et de la biodiversité. A ce titre, ce projet alimente la réflexion associée à trois autres directives européennes (directive 79/409/CEE sur les oiseaux sauvages; directive 85/337/CEE relative à l'évaluation des incidences sur l'environnement ; directive 92/43/CEE « habitats »).

Le présent projet de recherche s'intéresse plus particulièrement à des angiospermes constituant des éléments de qualité biologique : la zostère naine (*Zostera noltii*) et la zostère marine (*Zostera marina*), qui représentent des habitats essentiels pour certaines communautés de macrofaune benthique, et sont également la principale et presque unique ressource pour une espèce d'anatidé hivernant dans le Golfe du Morbihan, la Bernache cravant à ventre sombre (*Branta bernicla bernicla*). Zostères et bernaches sont des éléments intégrateurs de l'état de l'écosystème, les premières par l'interface qu'elles constituent entre les éléments physico-chimiques de l'environnement, la stabilité des sédiments et la diversité macrofaunique, les secondes étant à l'interface entre la production primaire des herbiers et la distribution spatiale des activités humaines. Par conséquent, l'objectif principal de ce projet est de faire le lien entre l'évolution des zostères et la qualité de l'environnement littoral, à travers des mesures sur les zostères et sur les bernaches. Parallèlement à ces mesures, les activités humaines susceptibles d'influer sur le milieu seront identifiées et quantifiées. Ce projet a également pour but de tester la possibilité d'utiliser le comportement et la distribution spatiale des bernaches comme indicateur (simple et peu onéreux) de l'état des herbiers de zostères.

AXES DE L'APPEL A PROPOSITION DE RECHERCHE LITEAU II

Ce projet est concerné par deux axes de l'appel à proposition de recherche :

- L'axe 2 – Directive Cadre Européenne sur l'eau n°2000/60 CE

Il entre dans le sous-thème 2.1 avec la qualification et l'évolution de l'état écologique, ainsi que dans le 2.2.1 par la recherche d'indicateurs et les nouveaux outils de suivi continu.

- L'axe 3 – Gestion intégrée des zones côtières

Il concerne la description de l'environnement et l'analyse des problèmes environnementaux.

OBJECTIFS GENERAUX DU PROJET

- Tester l'hypothèse selon laquelle la distribution spatiale, l'abondance et le comportement des bernaches cravants reflètent l'état des herbiers de zostères (biomasse, production, fragmentation)
- Evaluer les effets additionnels potentiels des activités humaines
- Fournir des outils de gestion comme des cartographies diverses (zostères, bernaches, activités humaines), et des modèles (statistiques et numériques).
- Réaliser une série de simulations sur la base de scénarios de gestion dont les résultats seront consignés dans un livret technique pouvant constituer un support d'aide à la décision pour les gestionnaires

QUELQUES ELEMENTS DE METHODOLOGIE (ET EVENTUELLES DIFFICULTES RENCONTREES)

Suivi des herbiers

Nous avons décidé de suivre huit herbiers dans le Golfe du Morbihan 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.

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. 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.

Suivi des bernaches et des activités humaines

Etant très liés, les deux protocoles (bernaches et activités humaine) 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. Pour 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.

Les oiseaux et les activités humaines ont été positionnés, chaque site étant divisé en une grille virtuelle constituée de mailles de 150m 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.

Adaptations du projet concernant les objectifs poursuivis et les résultats attendus

Comme souvent dans le déroulement de programmes de suivi et de recherche sur le terrain, et a fortiori dans un contexte avec une multiplicité d'acteurs, nous avons été amenés à ajuster certains de nos protocoles, ainsi que de ré-évaluer nos ambitions initiales, en tenant compte des nouvelles contraintes mais également des besoins de nos partenaires en terme de validation terrain. Nous avons maintenu un fort lien de communication avec un grand nombre d'acteurs (pas réellement de comité de pilotage mais bons contacts et échanges avec les locaux : SEPNB, Réserve Naturelle, ODEM, Université Bretagne Sud, Natura 2000 par

Marie-Jo Menozzi, Association Pêcheurs, presse locale), sans toutefois aboutir à un comité de pilotage institutionnalisé.

Le retard de mise en place du réseau REBENT et le besoin d'une plus grande finesse de suivi des herbiers (extrêmement hétérogènes) afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux de REBENT nous ont amené à étendre notre suivi dans le temps et dans l'espace:

- 8 sites suivis (au départ 4 étaient pressentis pour avoir un ou deux sites hors Golfe)
- concernant les prélèvements de zostères : fréquence plus élevée, tous les mois ou tous les deux mois (prévu au départ par herbier 30 en début et 30 en fin de saison) ; donc mesure probablement plus exacte de la biomasse que par recouvrement.

Afin d'avoir une analyse plus fine des conséquences des activités humaines, mais également du lien entre les bernaches et leurs ressources, nous avons mis en place un positionnement des groupes de bernaches sur des cases repères de 150x150 m, un effort allant bien au-delà du simple positionnement par herbier, mais qui constitue une réponse au besoin des acteurs de savoir quel est le rôle relatif du dérangement des oiseaux sur l'herbier et la modification physique de la ressource par les activités humaines.

Du fait de l'ajout de prise de données dans le protocole, nous avons été contraints de restreindre certaines phases de notre projet initial, notamment la prise de données à l'extérieur du Golfe du Morbihan pour valider le modèle d'indicateur. Cependant, l'extension du nombre d'herbiers dans le Golfe nous a permis une meilleure définition de l'indicateur, ce qui s'avère probablement plus satisfaisant dans le cadre de ce projet car l'idée d'un d'indicateur repose sur une définition robuste du dit indicateur en terme de ce qu'il mesure. Sa généralité d'utilisation est bien entendue une autre des qualités attendues, mais qui devra être testée après la fin de ce programme.

Dans le cadre du projet, nous avons développé une approche de modélisation statistique pour permettre d'une part l'analyse des données et d'autre part l'obtention d'équation prédictive. Malheureusement, cette approche ne peut être qu'une étape vers la construction d'un modèle mécaniste qui sera plus transposable à d'autres sites et d'autres contextes. Cette construction nécessite une plate-forme de simulation qui n'a pas pu être élaborée dans le temps du projet, en grande partie parce que la plate-forme de base de cette modélisation, attendue à l'issue du projet européen *Coast Bird Diversity*, n'a pas été achevée sous sa forme générique réutilisable par de nouveaux chercheurs et gestionnaires.

RESULTATS OBTENUS

Dans cette partie, nous mettrons en avant les résultats de la mise en cohérence de nos analyses concernant les zostères, bernaches et activités humaines, et déterminerons dans quelle mesure les bernaches peuvent nous donner des informations concernant la surface et la densité de biomasse de feuilles vertes et de rhizomes. Le détail des protocoles et des résultats par objectifs intermédiaires est disponible dans la partie rapport scientifique, où l'ensemble est repris. 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.

Etant donné l'objectif appliqué central du projet qui est de construire un indicateur de l'état des herbiers, nous présentons nos résultats en considérant 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 pour une année donnée: $Surface\ de\ l'herbier\ (m^2) = 89.26 \times nombre\ de\ bernaches + 389866.85$**). 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 (Summers 1986; Spaans et al. 1998), 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 et de proposer un indice plus robuste. Nous obtenons toujours une relation positive significative (**$Surface\ de\ l'herbier\ (m^2) = 187.81 \times nombre\ de\ bernaches + 222043.68$** ; figure 1).

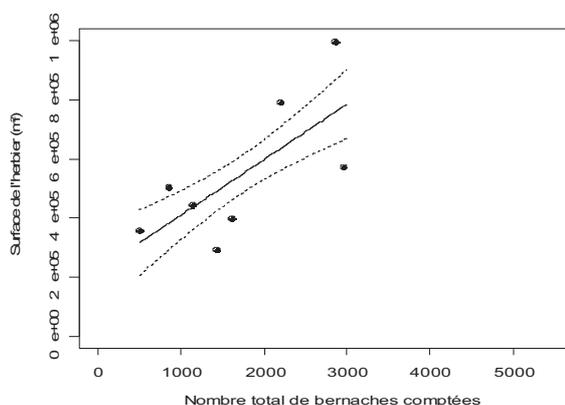


Figure 1 : Valeurs prédites (+/- se) de la surface d'un herbier en fonction de la moyenne sur trois ans de la somme de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars.

Pour confirmer cette relation à une échelle régionale, 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. 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 : **$Surface\ de\ l'herbier\ (m^2) = 37.751 \times nombre\ de\ bernaches + 23934.382$** ; (figure 2) et la moyenne du nombre de bernaches sur trois hivers (**$Surface\ de\ l'herbier\ (m^2) = 39.58 \times nombre\ de\ bernaches + 18193.06$**).

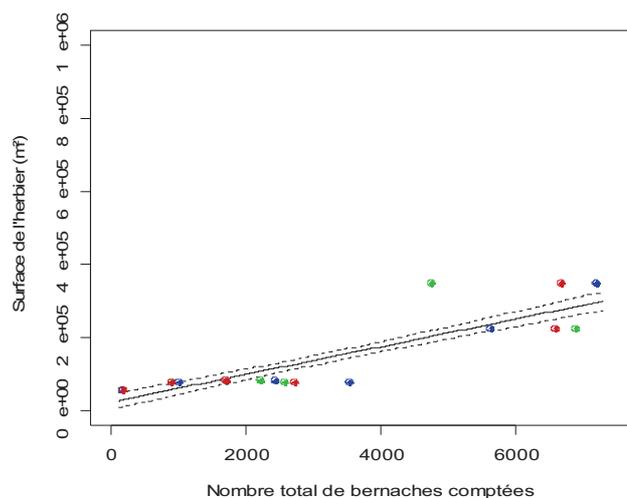


Figure 2 : Valeurs prédites (+/- se), pour sept sites de Bretagne Nord, de la surface de zostères en fonction de la somme hivernale de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars (vert = hiver 96-97, bleu = hiver 97-98, rouge = hiver 98-99).

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. Une autre explication possible à la différence d'équation entre les herbiers de Bretagne Nord et du Golfe du Morbihan est l'imprécision de l'estimation des surfaces en Bretagne Nord. L'inventaire exhaustif des herbiers de *Zostera noltii*, en cours par le CEVA dans le cadre du REBENT Bretagne, devrait permettre dans les mois qui viennent de recalculer cette équation.

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. Par contre, 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;
- le nombre journalier moyen de bernaches observées en novembre d'autre part (figure 3).

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/m^2) = $0.031 \times$ nombre journalier moyen de bernaches observées en novembre + 21.55.**

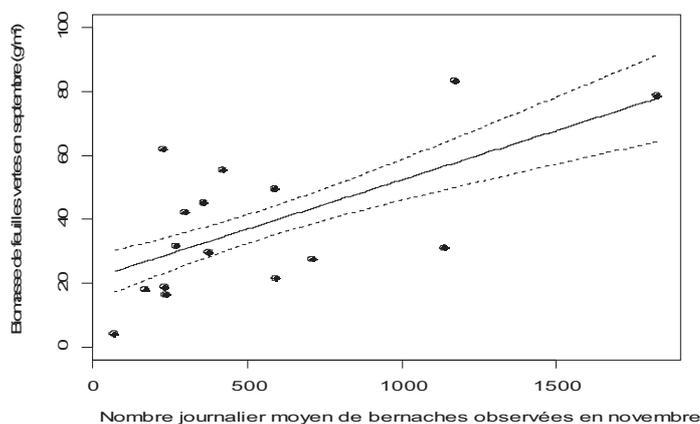


Figure 3 : Valeurs prédites (+/- se) de la biomasse de feuilles vertes en septembre en fonction du nombre de bernaches observées en novembre de la même année.

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.

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 ($r_s = 0.5$, $P = 0.013$; figure 4). Dans la mesure où il existe une forte corrélation entre les biomasses de rhizomes en septembre et en novembre, 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 leurs besoins énergétiques.

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 rhizomes en septembre.

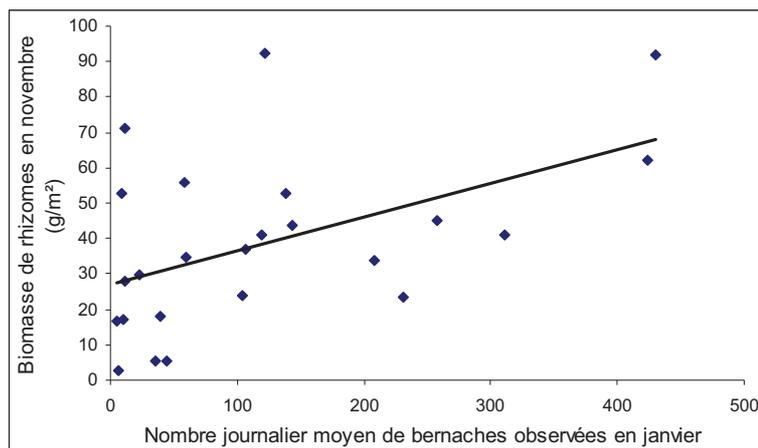


Figure 4 : Biomasse de rhizomes en novembre en fonction du nombre journalier moyen de bernaches observées le mois de janvier suivant.

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 façon 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 (figure 5). 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 fortes activités humaines, 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.

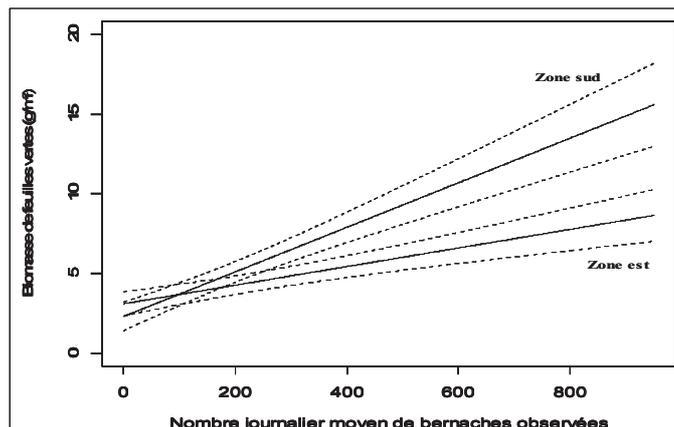


Figure 5 : Biomasse de feuilles vertes en fonction du nombre de bernaches observées dans la zone sud et dans la zone est.

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).

IMPLICATIONS PRATIQUES, RECOMMANDATIONS, REALISATIONS PRATIQUES, VALORISATION

Implications pratiques

Evolution de la surface d'un herbier

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 allègement sur les plans financier et technique. La question reste ouverte sur l'utilisation de ces indices en remplacement ou en complément des protocoles DCE mis en place en 2007 (validés par Auby et Hily en septembre 2007) pour le suivi des herbiers de *Z. noltii*. Le nombre de sites suivis selon ce protocole *Z. noltii* étant très limité, l'application de l'indice « Bernache » pourrait augmenter l'étendue du diagnostic à d'autres secteurs.

Evolution de la biomasse de feuilles vertes en septembre

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 ans 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.

Recommandations et limites éventuelles

Limites générales de l'approche: 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, afin de définir un 'point 0' de début de suivi. : (1) les limites et la surface de l'herbier considéré; et (2) la biomasse de feuilles vertes et rhizomes,

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

Estimation technique et financière de la mise en oeuvre: Pour le suivi de la surface des herbiers, la méthode est très peu coûteuse si les comptages de bernaches à l'échelle nationale perdurent, ce qui doit en principe être le cas. Il suffit chaque année de quelques heures de travail d'un technicien pour récupérer les données, et calculer les moyennes sur trois ans.

Pour le suivi des biomasses, 52 zones à suivre ont été identifiées. Si deux jours de suivi par zone sont nécessaires, cela correspond à 104 'hommes-jours' par an, soit à environ 728h. Dans la mesure où un technicien peut réaliser ce suivi, le coût annuel est d'environ 10 000 € HT par an. Il faut à cela ajouter les coûts de transport, et un investissement de départ pour acquérir des longues-vues (dont le nombre est à déterminer en fonction du nombre de personnes employées – coût d'une longue-vue environ 1100€ HT).

Réalisations pratiques et valorisation

L'objectif de ce projet était d'évaluer la possibilité de mettre en place un indicateur basé sur les suivis de bernaches. Si à l'issue de trois années de projet cela semble possible, les réalisations pratiques n'ont pas encore été mises en place, notamment l'appropriation par nos partenaires gestionnaires (notamment SEPNEB et Agence de l'Eau) de ces connaissances et de cette approche d'un indicateur peu onéreux.

Par conséquent, la valorisation a surtout été sous forme d'articles scientifiques, de rapports scientifiques (Thèse, Masters) et techniques (Agence de l'Eau), ainsi que des communications dans des conférences. Cependant, l'implication constante des acteurs de la gestion dans plusieurs de nos réflexions a valorisé la démarche en sensibilisant les utilisateurs de l'estran à la problématique de la gestion durable des herbiers, mais également à la notion de bio-indication.

Partenariats mis en place, projetés, envisagés

Dans le cadre de ce projet, les partenariats étaient clairement identifiés, tant avec les gestionnaires (SEPNEB, Agence de l'Eau, ODEM, Conseil Général) qu'avec les scientifiques (Université de Bretagne Sud, Université de Bretagne Ouest, Ifremer). Un meilleur partenariat avec les syndicats de pêcheurs, de conchyliculteurs et ostréiculteurs serait souhaitable. Le schéma d'aménagement du Golfe du Morbihan fournira le cadre pour la coordination de ces divers partenaires, et nous l'espérons la création d'une vraie plate-forme de discussion et de concertation.

Pour en savoir plus (quelques références)

Le rapport scientifique ci-joint

Liste des opérations de valorisation issues du contrat

(articles de valorisation, participations à des colloques, enseignement et formation, communication, expertises...)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES	
Publications scientifiques parues	
Publications scientifiques à paraître	
Publications scientifiques prévues	6
COLLOQUES	
Participations passées à des colloques	CFO , Nantes, novembre 2004 SERL , Chizé, 16-18 mars 2005 ESA-INTECOL , Montréal, 7-12 août 2005 ISBE , Tours, juillet 2006 Goose Specialist Group, Hongrie, 5-9 novembre 2005 BES , Oxford, 4-7 septembre 2006
Participations futures à des colloques	
THESES	
Thèses passées	
Thèses en cours	1
ARTICLES DE VALORISATION-VULGARISATION	
Articles de valorisation parus	
Articles de valorisation à paraître	
Articles de valorisation prévus	
AUTRES ACTIONS VERS LES MEDIAS	
Actions vers les médias (interviews...) effectuées	Actions vers les médias (interviews...) effectuées Le télégramme 15/01/2005 Ouest-France Vannes le 07/05/2005
Actions vers les médias prévues	Ouest-France
ENSEIGNEMENT - FORMATION	
Enseignements/formations dispensés	Module du DESS de L'Institut d'Ecologie Appliquée à Angers, décembre 2004
Enseignements/formations prévus	
EXPERTISES	
Expertises menées	
Expertises en cours	
Expertises prévues	
METHODOLOGIES (GUIDES...)	
méthodologies produites	
méthodologies en cours d'élaboration	
méthodologies prévues	
AUTRES	
Master 2	2

RESUMES

En français

Dans le contexte des **besoins pour la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE)**, ce projet concerne l'évaluation de l'état écologique des eaux de surface et l'analyse des pressions anthropiques s'exerçant sur les milieux concernés. En particulier, ce projet de recherche centré sur le Golfe du Morbihan s'intéresse plus à des angiospermes constituant des éléments de qualité biologique : la zostère naine (*Zostera noltii*) et la zostère marine (*Zostera marina*), qui représentent des habitats essentiels pour certaines communautés de macrofaune benthique, et sont également la principale et presque unique ressource pour une espèce d'anatidé hivernant dans le Golfe du Morbihan, la Bernache cravant à ventre sombre (*Branta bernicla bernicla*).

Ce projet a permis la mise en place de protocoles de suivi de l'état des herbiers mais également du comportement et de la distribution des bernaches. En effet l'objectif appliqué majeur de ce projet était de tester la possibilité d'utiliser le comportement et la distribution spatiale des bernaches comme indicateur (simple et peu onéreux) de l'état des herbiers de zostères. Parallèlement à ces mesures, les activités humaines susceptibles d'influer sur le milieu et la relation bernache-zostère, ont été identifiées et quantifiées.

A l'issue de ce projet, nous pensons que **deux formes d'indicateurs** peuvent être utilisées 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 : **(1) Une indication sur la surface de zostères grâce à la somme hivernale des bernaches comptées une fois par mois d'octobre à mars ; (2) 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).**

Si 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**, il convient de rester prudent, comme souvent avec les indices de types corrélatifs. 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. Cependant, 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. Cela suggère que l'indicateur doit être relativement robuste, au moins à titre comparatif entre herbiers, donc un outil utile de surveillance pour identifier des changements de statut.

Mots clés: activités humaines; bernaches; bio-indicateurs; Bretagne; écosystème côtier; Golfe du Morbihan; herbiers; ostréiculture; pêche à pied; perturbations humaines; production primaire; qualité de l'estran; relations consommateur-ressource; zostères.

In English

Abstract

In the framework of the European Directive on Water (2000/60/CE) this project deals with the assessment of the ecological state of surface water and anthropogenic pressures associated. This project, mostly based on studies conducted in the Golfe du Morbihan, focuses on angiosperms constituting elements of the environmental quality: *Zostera noltii* and *Zostera marina*, which are key habitats for a diverse benthic macrofauna, and also the almost unique food resource for Brent geese (*Branta barnicla barnicla*) in the Golfe du Morbihan.

This project allowed the implementation of monitoring schemes for the status of *Zostera* beds as well as for the behaviour and distribution of Brent geese. Indeed, the main applied objective was to assess whether the behaviour and distribution of Brent geese could be used as an index (simple and cost-effective) of the status of the *Zostera* beds. In parallel, we identified and quantified the human activities likely to affect the Brent-*Zostera* relationship.

After this project, we believe that two types of indices can be used, as long as the world population of Brent geese remains fairly stable and that human activities do not change drastically: **(1) an index of the area of *Zostera spp.* reflected by the sum of monthly counts of Brent from October to March ; (2) an index of the biomass of green leaves (as well as rhizomes) reflected by the mean daily Brent number in November (in January for rhizomes).**

If **Brent geese can be used as a fairly reliable index of both area and biomass of *Zostera spp.* beds**, one has to remain cautious, as always with correlative indices. Indeed, if human activities increase rapidly on a *Zostera spp.* bed close to the focal one, the number of Brent geese may increase without direct link to changes in the focal bed characteristics as a simple switch between beds. However, the analysis of the 30 years data base on Brent counts showed that geese continued to distribute themselves according to *Zostera spp.* area, despite the drastic changes in human activities, thus suggesting a fairly robust index, at least in a comparative way between beds, as a monitoring tool to detect possible changes of ecological status.

Key words: Brent geese; bio-indicators; Brittany; coastal ecosystems; consumer-resource relationships; eelgrass beds; Golfe du Morbihan; mudflats; human activities; human disturbances; primary production; oyster farming; shellfishing; shoreline quality; *Zostera*.

RAPPORT SCIENTIFIQUE

EVALUATION DE L'ETAT ECOLOGIQUE DES MILIEUX COTIERS ET DES EFFETS ANTHROPIQUES ASSOCIES : MISE EN PLACE D'UNE METHODE BASEE SUR LES RELATIONS BERNACHES – ZOSTERES DANS LE GOLFE DU MORBIHAN

Programme LITEAU 2

Responsable: Hervé Fritz (CNRS CEBC)*

Autres scientifiques impliqués:

Diane Desmonts (CNRS CEBC)

Christian Hily (Université de Brest)

Autres scientifiques associés:

Isabelle Auby (Ifremer)

Roger Mahéo (ODEM)**

Réseaux associés: REBENT et PNEC

Gestionnaires impliqués: SEPNB, Agence de L'eau

*Nouvelle adresse: CNRS UMR 5558 - Université Lyon 1

** retraité de l'Université Bretagne Sud

Remerciements

Ce programme de recherche a été co-financé par le MEDD dans le cadre du programme LITEAU II, par l'Agence de l'eau Loire-Bretagne (merci en particulier à Philippe Fera) et par le conseil Général du Morbihan.

Merci au Centre d'Etude et de Valorisation des Algues (Patrick Dion) de nous avoir fourni les cartographies des herbiers de zostères.

Nous remercions la Réserve Naturelle de Séné pour sa collaboration lors des prélèvements de zostères (Matthieu Fortin et Guillaume Gélinaud) ainsi que pour la coordination des comptages avec les partenaires locaux.

Merci à Roger Mahéo pour le partage de ses connaissances et de sa passion concernant le golfe et les bernaches.

Merci à Patrick Camus (IFREMER La Trinité) pour ses conseils avisés.

Nous tenons à remercier enfin toutes les personnes ayant participé de près ou de loin à la collecte et aux traitements des données : Frédéric Bailleul, Yohan Charbonnier, Christophe Cailleaud, Sébastien Dalloyaux, Patrice Denis, Léopold Denonfoux, Valérie Duménil, Pierre Emo, Matthieu Fortin, Nadine et Noël Guillon, Franck Latraube, Maël Lecorre, Nicolas Mignot, Coraline Moreau, Maud Poisbleau, Pierre-Yves Perroi, Emmanuelle Stoezel, Christian Thiburce, Marion Valeix.

CADRE CONTEXTUEL

Dans le contexte des besoins pour la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE), ce projet concerne l'évaluation de l'état écologique des eaux de surface et l'analyse des pressions anthropiques s'exerçant sur les milieux concernés. Les chapitres de la Directive particulièrement concernés sont:

Ecosystèmes aquatiques, eaux côtières, eaux de transition : Les zostères sont des plantes à fleurs marines qui se développent en herbiers sur des vasières intertidales ou subtidales. Ces angiospermes sont les éléments clés des écosystèmes littoraux auxquels ils appartiennent : ils servent d'habitat et de lieu de ponte à de très nombreuses espèces animales. En plus de cela, ils constituent la principale et presque unique ressource pour une espèce protégée d'anatidé herbivore lors de son hivernage : la Bernache cravant. Les eaux baignant les secteurs d'études du projet entrent dans deux catégories : les eaux côtières et les eaux de transition.

Etude des incidences de l'activité humaine sur l'environnement : L'analyse de l'influence des activités humaines sur les herbiers de zostères et des éléments associés est l'objet même de ce projet. La question posée est la suivante : les activités humaines ont-elles, ou risquent-elles d'avoir si elles augmentent, une influence néfaste pour l'état écologique des eaux de surface concernées ? De plus, l'élaboration d'un Schéma de Mise en Valeur de la Mer a débuté dans le Golfe du Morbihan en mai 2000.

Zones protégées : Le Golfe du Morbihan 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.

Etat des eaux de surfaces : Les mesures prévues pour cette étude, dont des mesures de densité et de biomasse de zostères et des analyses de l'évolution de la fréquentation des secteurs par les bernaches permettront une évaluation pertinente de l'état écologique des eaux concernées et seront mises en relation avec les activités humaines influant potentiellement sur cet état.

La construction d'indicateurs de suivis de la qualité des estrans rentre également dans une vaste campagne européenne pour la gestion durable des ressources naturelles et de la biodiversité. A ce titre, ce projet alimente la réflexion associée à trois autres directives européennes (directive 79/409/CEE sur les oiseaux sauvages; directive 85/337/CEE relative à l'évaluation des incidences sur l'environnement ; directive 92/43/CEE « habitats »).

Le présent projet de recherche s'intéresse plus particulièrement à des angiospermes constituant des éléments de qualité biologique : la zostère naine (*Zostera noltii*) et la zostère marine (*Zostera marina*), qui représentent des habitats essentiels pour certaines communautés de macrofaune benthique, et sont également la principale et presque unique ressource pour une espèce d'anatidé hivernant dans le golfe du Morbihan, la Bernache cravant à ventre sombre (*Branta bernicla bernicla*). Zostères et bernaches sont des éléments intégrateurs de l'état de l'écosystème, les premières par l'interface qu'elles constituent entre les éléments physico-chimiques de l'environnement, la stabilité des sédiments et la diversité macrofaunique, les secondes étant à l'interface entre la production primaire des herbiers et la distribution spatiale des activités humaines. Par conséquent, l'objectif principal de ce projet est de faire le lien entre l'évolution des zostères et la qualité de l'environnement littoral, à travers des mesures sur les zostères et sur les bernaches. Parallèlement à ces mesures, les activités humaines susceptibles d'influer sur le milieu seront identifiées et quantifiées. Ce

projet a également pour but de tester la possibilité d'utiliser le comportement et la distribution spatiale des bernaches comme indicateur (simple et peu onéreux) de l'état des herbiers de zostères.

AXES DE L'APPEL A PROPOSITION DE RECHERCHE LITEAU II

Ce projet est concerné par deux axes de l'appel à proposition de recherche :

- L'axe 2 – Directive Cadre Européenne sur l'eau n°2000/60 CE

Il entre dans le sous-thème 2.1 avec la qualification et l'évolution de l'état écologique, ainsi que dans le 2.2.1 par la recherche d'indicateurs et les nouveaux outils de suivi continu.

- L'axe 3 – Gestion intégrée des zones côtières

Il concerne la description de l'environnement et l'analyse des problèmes environnementaux.

CADRE CONCEPTUEL

Pour l'étude et la compréhension de ces systèmes complexes que constituent les écosystèmes intertidaux et l'influence des activités humaines sur ces derniers, de solides bases théoriques sont nécessaires.

L'exploitation des ressources par les consommateurs peut être mesurée par l'étude de la réponse numérique de ces derniers aux densités de ressources (à une échelle de temps court elle est souvent appelée réponse agrégative (Hassel & May, 1974)). A l'échelle de la population, celle-ci met en relation les variations d'abondance de consommateurs avec les variations d'abondance des ressources. En conséquence, la distribution spatiale des consommateurs varie avec la distribution spatiale des ressources.

Parallèlement, l'abondance et la distribution des consommateurs peuvent être considérées comme étant la somme des décisions prises par les individus constituant une population. Cette approche, issue de l'écologie comportementale, fait plus particulièrement référence au concept d'approvisionnement optimal ("Optimal foraging theory", MacArthur & Pianka, 1966 ; Emlen, 1966, 1968 ; Stephens & Krebs, 1986) selon lequel les décisions prises par les individus tendent à maximiser leur taux net d'acquisition d'énergie.

La combinaison de ces deux échelles aboutit au concept de distribution libre idéale ("Ideal free distribution", Fretwell & Lucas, 1970) : à l'équilibre et pour des compétiteurs égaux, tous les individus ont le même taux d'acquisition d'énergie. Ainsi, en estimant la profitabilité des patches de ressources (un patch, du mot anglais qui signifie parcelle, correspond à un agrégat de ressources), on peut estimer la capacité d'accueil d'un site. Ce concept permet de mettre précisément en relation l'abondance et la distribution des consommateurs avec l'abondance et la distribution des ressources. Cependant, il est important de noter que la plupart du temps, les compétiteurs ne sont pas égaux, et n'ont pas tous le même taux d'acquisition d'énergie à l'équilibre.

En résumé, la capacité d'accueil d'un site augmente avec la densité des ressources, mais pour des densités de ressources identiques, elle est plus faible quand la capacité compétitive augmente (Sutherland, 1996).

Un autre phénomène primordial à prendre en considération est la déplétion des ressources (Guillemain, 2000). En effet, le plus fréquemment les ressources ne se renouvellent pas aussi

vite qu'elles sont consommées, et à mesure que la déplétion augmente, la compétition entre individus pour leur acquisition augmente aussi (compétition par exploitation).

Ces bases théoriques permettent d'étudier et prédire l'abondance et la distribution des bernaches dans le Golfe du Morbihan et ses abords, en fonction de l'abondance et de la distribution de leurs ressources, qui sont ici constituées par deux espèces de phanérogames marines : la zostère naine *Zostera noltii* et la zostère marine *Zostera marina*. En effet, pendant l'hivernage, le rythme d'activité de ces oiseaux grégaires comporte une phase déterminante d'acquisition de ressources alimentaires. Cependant, malgré le caractère grégaire de cette espèce, les individus ne possèdent pas des capacités compétitrices identiques (Teunissen *et al.*, 1985 ; Black *et al.*, 1992). D'autres études ont en effet montré qu'il existe une variabilité individuelle chez les anatidés : des relations sociales avec des phénomènes de dominance (Harper, 1982), et des capacités d'ingestion des ressources alimentaires variables d'un individu à l'autre (Fritz *et al.*, 2001 ; Durant *et al.*, 2003).

Les activités humaines peuvent avoir une influence directe ou indirecte sur l'abondance et la distribution des populations de bernaches. En effet, leur influence peut être qualifiée de directe lorsqu'elles sont une source de dérangement pour les bernaches pendant leur période d'alimentation. Elles diminuent ainsi l'accessibilité des ressources, ce qui à terme peut être assimilé à une destruction des ressources, car même si ces dernières sont présentes, elles ne sont pas utilisables. Elles peuvent également avoir une influence indirecte sur les bernaches en détruisant les ressources et donc en diminuant leur disponibilité.

OBJECTIFS GENERAUX DU PROJET ET RESULTATS ATTENDUS

Objectifs

- Tester l'hypothèse selon laquelle la distribution spatiale, l'abondance et le comportement des bernaches cravants reflètent l'état des herbiers de zostères (biomasse, production, fragmentation)
- Evaluer les effets additionnels potentiels des activités humaines
- Fournir des outils de gestion comme des cartographies diverses (zostères, bernaches, activités humaines), et des modèles (statistiques et numériques).
- Réaliser une série de simulations sur la base de scénarios de gestion dont les résultats seront consignés dans un livret technique pouvant constituer un support d'aide à la décision pour les gestionnaires

Résultats attendus

Deux types de résultats sont attendus pour ce projet : des outils diagnostiques de l'état écologique des eaux de surface baignant les herbiers de zostères et la connaissance du fonctionnement de l'ensemble 'ressources - consommateur' dans le cas de l'association bernaches – zostères.

L'aspect 'appliqué' des résultats comprend :

- Le développement et la validation de l'utilisation de la bernache comme indicateur de l'état de santé des herbiers ;
- Un outil d'interprétation, en terme d'état global de l'écosystème, de comptages de bernaches existants ;
- Un outil et un protocole de mesure de l'impact du développement des activités humaines sur les écosystèmes liés aux herbiers de zostères.

Cette étude permettra de répondre à des **questions d'ordre plus 'fondamental'** comme :

- L'évaluation du rôle de la déplétion dans l'utilisation des herbiers de zostères par les bernaches cravant ;
- Le rôle des bernaches cravants dans la dynamique des herbiers de zostères ;
- L'influence des perturbations anthropiques sur la relation consommateur – ressources dans le cas de l'association bernaches – zostères.

PROTOCOLES DE SUIVIS ET RESULTATS DU PROGRAMME DE RECHERCHE

1. Protocoles

Nous avons décidé de suivre huit herbiers dans le golfe du Morbihan 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.

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 1 ci-dessous.

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.

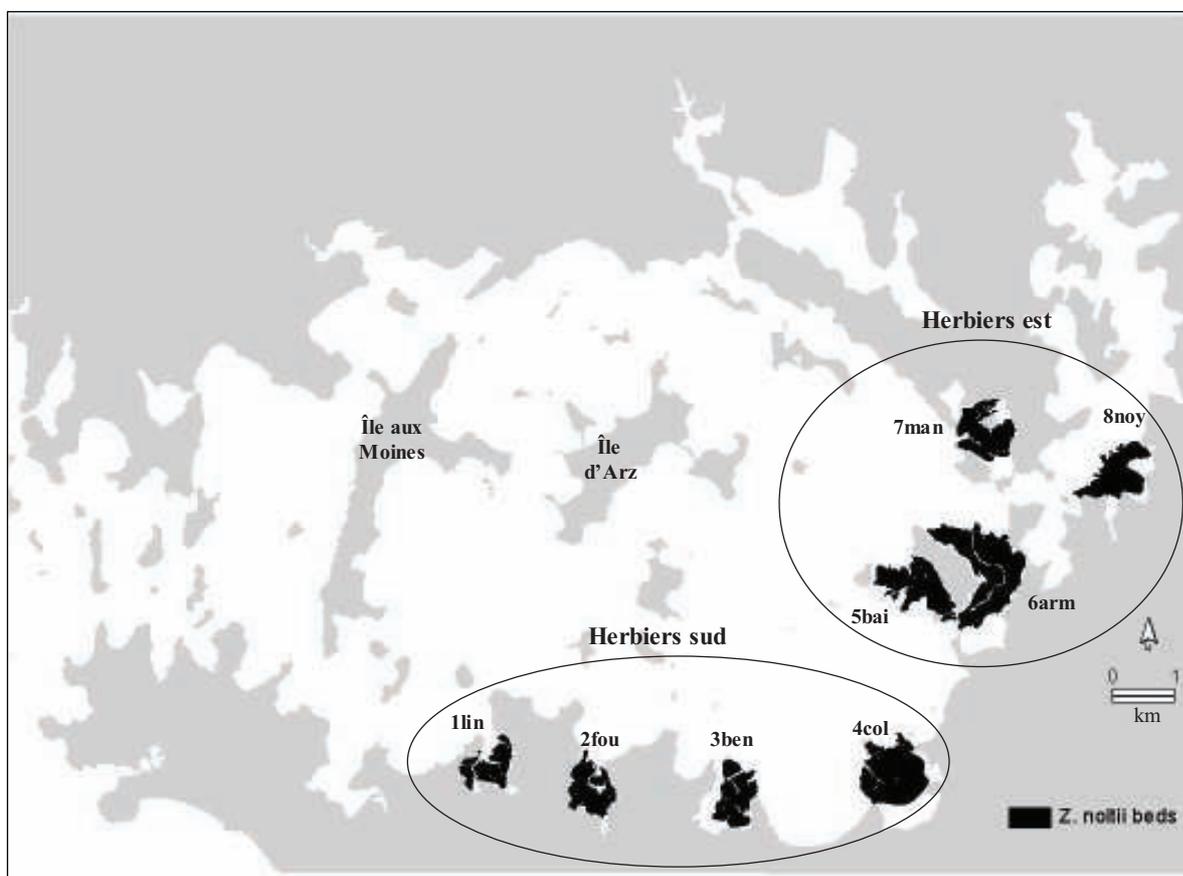


Figure 1 : Golfe du Morbihan et herbiers de zostère naine retenus pour le suivi. (Conception : C.E.V.A., C. Moreau et D. Desmonts)

Suivi des bernaches et des activités humaines

Etant très lié, les deux protocoles (bernaches et activités humaine) sont présentés simultanément.

La bernache cravant est une oie maritime migratrice qui se reproduit en Sibérie sur la péninsule du Taïmyr et hiverne sur les côtes de l'Europe de l'Ouest. Elle arrive en France sur le littoral atlantique in septembre – début octobre, en en repart en général fin mars – début avril. 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 les sites ont été réalisés toutes les 30mn, de 4h avant la marée basse (ci-après dénommée 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, chaque site étant divisé en une grille virtuelle constituée de mailles de 150m 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 2 présente un exemple de carte de site.



Figure 2 : 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 ».

Difficultés rencontrées et adaptation des protocoles

Dans le projet d'origine, le protocole de suivi des zostères devait correspondre à la méthode mise en place pour la zostère marine par le REBENT. Ce dernier prévoyait d'appliquer la même méthode à la zostère naine. Cependant, dans notre situation, diverses réalités de terrain nous ont décidé à adopter une autre méthode. En effet, le sédiment étant extrêmement meuble, il était presque inenvisageable d'accéder à pied sur les herbiers, et surtout impossible d'échantillonner quatre herbiers le même jour. De plus, quatre des huit herbiers étaient interdits d'accès à pied à marée basse. En conséquence nous avons décidé d'accéder aux herbiers en bateau à moteur à marée montante. Cela apportait un autre avantage : le fait de pouvoir se déplacer rapidement au-dessus de l'herbier et donc d'échantillonner sur toute son étendue. De plus, nous ne risquions pas de déranger les oiseaux en train de s'alimenter puisque ces derniers n'avaient pas accès à leur ressource, cette dernière étant recouverte d'au minimum 70 cm d'eau. En revanche, nous ne pouvions pas réaliser de mesures de recouvrement et avons donc dû trier un grand nombre de prélèvements.

Le 'protocole bernaches' a également été adapté. Le nombre de sites suivis étant assez important pour privilégier la diversité, un seul observateur par était présent lors des jours de suivi. Par conséquent, les focales, 'step-rates' et peck-rates' prévus n'ont pas été réalisés, car il était plus important pour les objectifs poursuivis de rester attentifs à l'occurrence des activités humaines et à la réponse comportementale des bernaches.

La mise en place du programme ne nous a pas permis d'échantillonner les herbiers en septembre 2003, mais nous disposons de données pour septembre 2004 et septembre 2005. Les mauvaises conditions météorologiques, assez fréquentes en hiver, ne nous ont contraints à annuler des suivis bernaches et activités humaines. En revanche, trois des herbiers sud ont dû être échantillonnés en février 2004 à la place de janvier 2004 et aucun échantillonnage d'herbiers n'a été possible en décembre 2004. Cependant ; il s'agit d'une perte de données relativement faible, donc en conclusion nous pouvons affirmer que la quasi-totalité des données prévues a été récoltée.

2. Résultats

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. Le tableau ci-dessous 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.

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.

Caractérisation des herbiers

L'analyse granulométrique a montré que pour chacun des herbiers, le sédiment associé était constitué d'au minimum 80% de pélites, ce qui correspond dans la classification à une vase pure.

Surface des herbiers: Les huit herbiers suivis présentent une grande gamme de surfaces, de 28.9ha à 99.5ha. Les valeurs pour chaque herbier sont les suivantes :

- 1lin, 28.9ha
- 2fou, 35.5ha
- 3ben, 39.6ha
- 4col, 78.8ha
- 5bai, 56.9ha
- 6arm, 99.5ha
- 7man, 44.2ha
- 8noy, 50.1ha

Hormis l'herbier 4col, les herbiers Sud tendent à être plus petits que les herbiers Est. Pour caractériser plus finement les herbiers, nous avons utilisé les données des mois où les consommateurs étaient peu nombreux ou absents, c'est-à-dire septembre 2004 et 2005 pour les huit herbiers. Trois aspects sont abordés : la biomasse moyenne par herbier de matière sèche, l'hétérogénéité des herbiers, et enfin les densités de pieds et longueurs de feuilles.

Biomasse moyenne de matière sèche: Si l'on s'intéresse aux biomasses moyennes par site, il apparaît que les biomasses de feuilles diffèrent significativement en fonction des sites et que ces biomasses sont significativement plus élevées en 2005 qu'en 2004 (modèle linéaire généralisé avec une distribution négative binomiale : $F = 6.2$, $P < 0.001$ pour le site et $F = 21.4$, $P < 0.001$ pour l'année). Pour les rhizomes, les biomasses diffèrent également d'un site à l'autre, avec des modifications entre les deux années mais qui diffèrent selon les sites (modèle linéaire généralisé avec une distribution négative binomiale : $F = 8.6$, $P < 0.001$ pour le site, $F = 2.6$, $P = 0.1$ pour l'année, $F = 2.2$, $P = 0.04$ pour l'interaction site*année). Sur la figure 3 sont présentées les biomasses moyennes (+/- erreur standard) de feuilles vertes et rhizomes, pour septembre 2004 et septembre 2005.

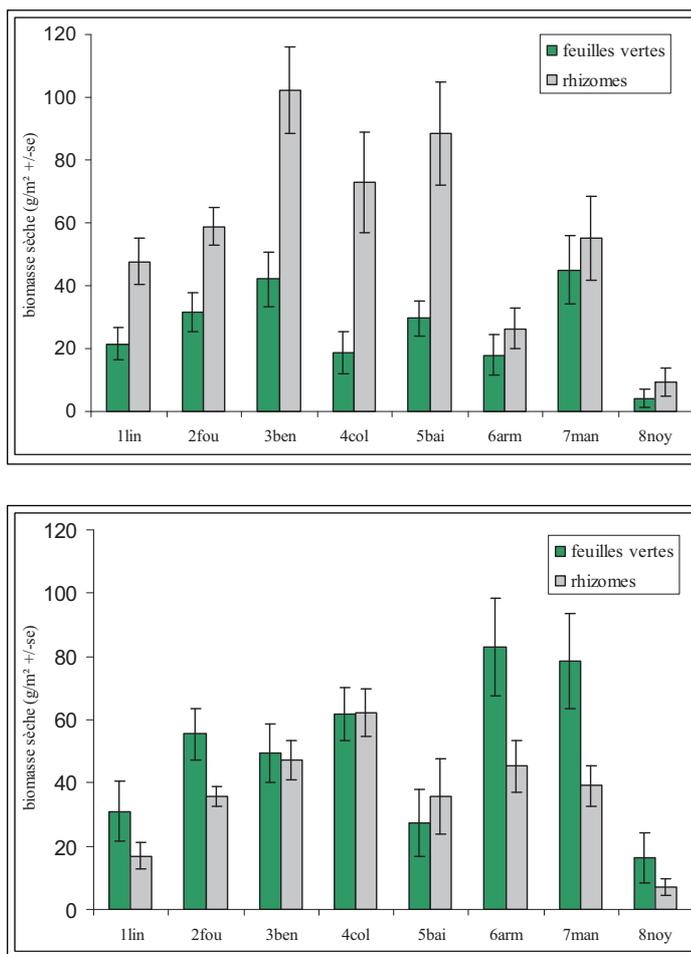


Figure 3 : Biomasses sèches de feuilles vertes et rhizomes pour chacun des huit herbiers. Sont représentées les moyennes par site pour septembre 2004 (haut) et septembre 2005 (bas).

On constate en observant ces figures que les biomasses de rhizomes les plus élevées ne correspondent pas aux biomasses de feuilles les plus élevées. En effet, si l'on s'intéresse au rapport entre biomasses de feuilles vertes et de rhizomes, ces derniers diffèrent significativement entre les sites et sont significativement plus élevés en septembre 2005 qu'en septembre 2004 (modèle linéaire généralisé avec une distribution négative binomiale : $F = 4.2$, $P < 0.001$ pour le site et $F = 70.3$, $P < 0.001$ pour l'année ; figure 4). L'augmentation du ratio feuilles vertes/rhizomes d'une année à l'autre est bien en concordance avec l'augmentation globale des biomasses de feuilles, contrairement aux biomasses de rhizomes dont les variations diffèrent en fonction des sites. Concernant les différences entre sites, trois herbiers présentent un ratio significativement plus faible que les autres. Il s'agit de 3ben, 4col et 5bai. Lors des tris de prélèvements, nous avons observé que ces herbiers présentaient des feuilles plus petites et surtout plus fines que les autres herbiers, avec également de petits rhizomes et racines mais en très grand nombre.

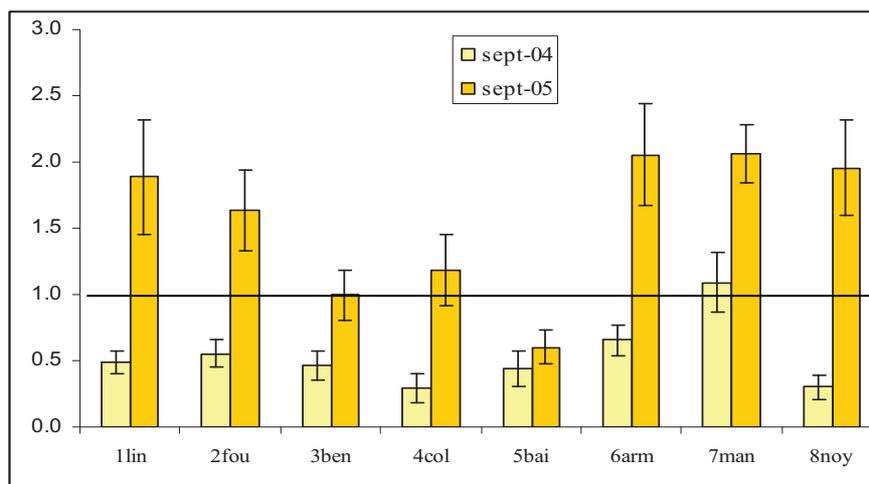


Figure 4 : Ratio moyen (+/- se) par herbier des biomasses feuilles vertes/rhizomes pour septembre 2004 et 2005. La ligne horizontale marque l'égalité des biomasses (ratio = 1).

Hétérogénéité des herbiers: Pour évaluer l'hétérogénéité des herbiers, des coefficients de variation ont été calculés. L'hétérogénéité est estimée à plusieurs échelles. L'hétérogénéité à l'échelle de l'herbier, Hh ('grande échelle') a été évaluée de la façon suivante : $Hh = e_h / m_h$; où m_i = moyenne des 2 prélèvements en un point i de l'herbier, m_h = moyenne des m_i pour l'herbier, et e_h = écart-type des m_i .

L'hétérogénéité à l'échelle locale (point de prélèvement), Hl ('petite échelle'), a été évaluée de la façon suivante : $Hl = e_l / m_l$; où e_l = (différence entre les 2 biomasses en un point i) / 2, m_l = moyenne des e_i , et e_l = écart-type des e_i .

Nous avons comparé l'hétérogénéité des biomasses de feuilles et de rhizomes aux deux échelles. A l'échelle de l'herbier, l'hétérogénéité des biomasses de feuilles vertes est significativement plus élevée que celle des rhizomes (test de Wilcoxon : $V = 27$, $P = 0.04$), tandis qu'à l'échelle locale, il n'existe pas de différence significative ($V = 51.5$, $P = 0.4$).

Si l'on compare l'hétérogénéité aux deux échelles pour chaque partie des zostères, elle est significativement plus élevée à l'échelle locale qu'à l'échelle de l'herbier ($V = 116$, $P = 0.001$ pour les feuilles ; $V = 126.5$, $P = 0.003$ pour les rhizomes). La figure 5 présente les hétérogénéités moyennes aux deux échelles.

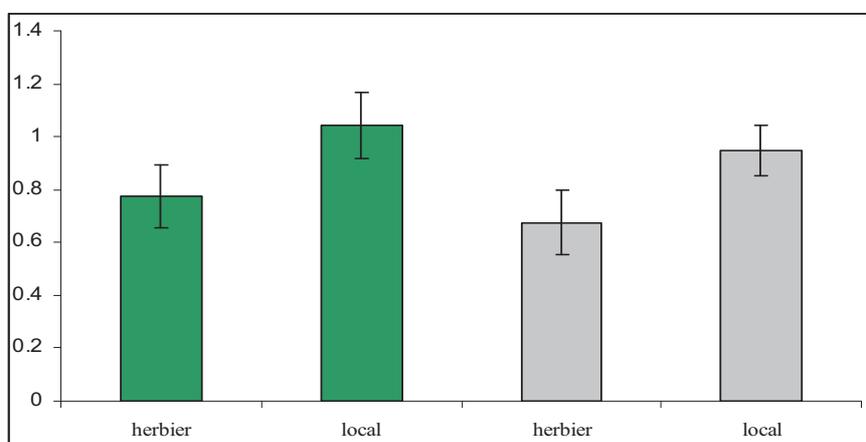


Figure 5 : Hétérogénéité moyenne des biomasses, calculée à grande (herbier) et à petite (local) échelle pour les feuilles vertes (à gauche en vert) et les rhizomes (à droite en gris).

Densité de pieds et longueur de feuilles: Pour aller un peu plus loin dans la caractérisation des herbiers, en septembre 2004 nous avons sélectionné aléatoirement trois prélèvements par herbier, pour lesquels nous avons compté le nombre de pieds et compté le nombre de feuilles et mesuré la longueur de la feuille la plus longue pour un nombre de pieds correspondant à tout ou partie du prélèvement en fonction de la quantité de pieds présents. Nous ne présenterons pas de résultats pour le site 8noy, car les trois prélèvements retenus ne contenaient pas, ou presque, de zostère. Cela n'apparaît pas surprenant dans la mesure où ce site présente de très faibles biomasses de zostère.

Pour ces trois aspects, densité de pieds, nombre de feuilles et longueur des feuilles, les analyses statistiques ne donnent aucune différence significative entre les sites. Cependant, si l'on s'intéresse à la représentation graphique (figures 6, 7 et 8), une tendance semble se dégager pour les herbiers à plus faible ratio 'biomasse de feuilles vertes/biomasse de rhizomes' : les densités de pieds sont plus élevées et les feuilles plutôt moins longues que pour les autres herbiers. Il semblerait également, pour au moins deux de ces trois herbiers, que le nombre de feuilles par pied soit un peu inférieur à celui des autres herbiers.

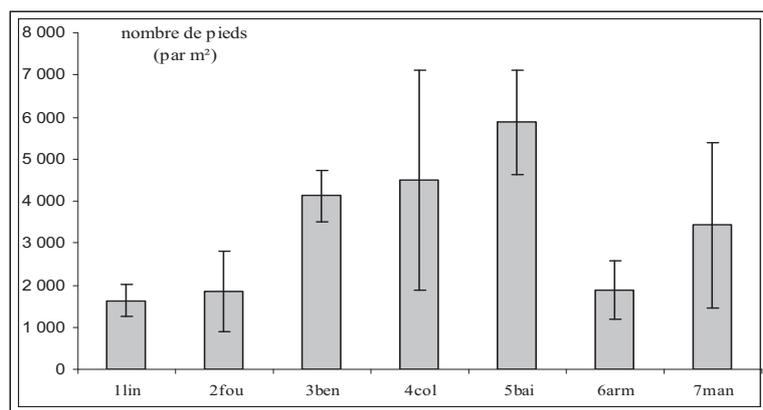


Figure 6 : Densité moyenne de pieds pour chaque herbier en septembre.

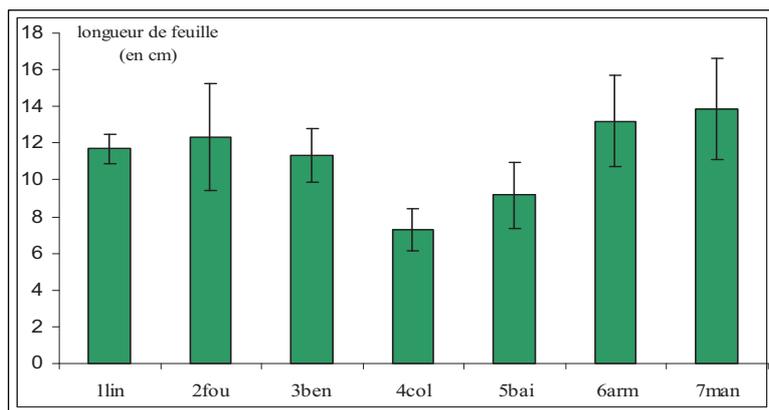


Figure 7 : Longueurs moyennes de la feuille la plus longue par pied.

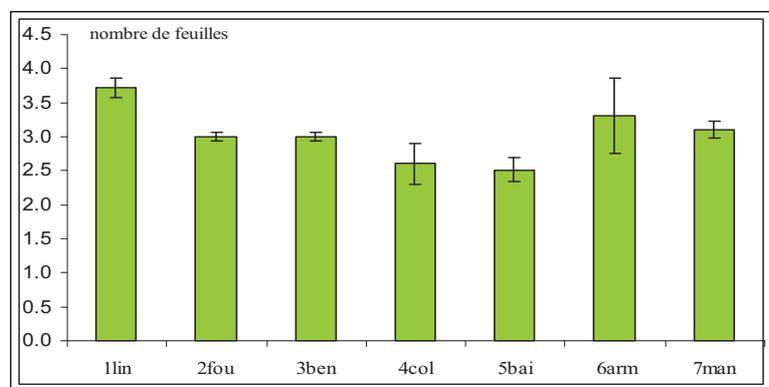


Figure 8 : Nombre moyen de feuilles par pied.

Nous n'avons pas détecté de différences significatives entre herbiers pour ces trois paramètres, mais une autre question que nous pouvons nous poser concerne les liens potentiels entre ces paramètres, ainsi qu'entre ces paramètres et les biomasses de feuilles vertes et de rhizomes. Le nombre de feuilles par pied est très peu variable, nous nous concentrerons donc sur la densité de pieds et la longueur des feuilles. En premier lieu, il est intéressant de savoir qu'il n'existe aucune corrélation significative entre ces deux paramètres ($r_s = 0.04$, $P = 0.86$) : Les feuilles les plus longues ne sont ni sur les herbiers à plus fortes densités de pieds, ni sur les herbiers à plus faibles densités (figure 9).

La biomasse de feuilles vertes augmente avec la densité de pied et avec la longueur des feuilles (modèle linéaire généralisé avec une distribution négative binomiale : $t = 5.3$, $P < 0.001$ pour la densité de pieds et $t = 4.9$, $P < 0.001$ pour la longueur des feuilles). Ces deux variables expliquent plus de 67% de la variance de la biomasse de feuilles vertes. En ce qui concerne la biomasse de rhizomes, cette dernière augmente avec l'augmentation de la densité de pieds (régression linéaire : $t = 3.2$, $P = 0.005$, $R^2 = 0.32$).

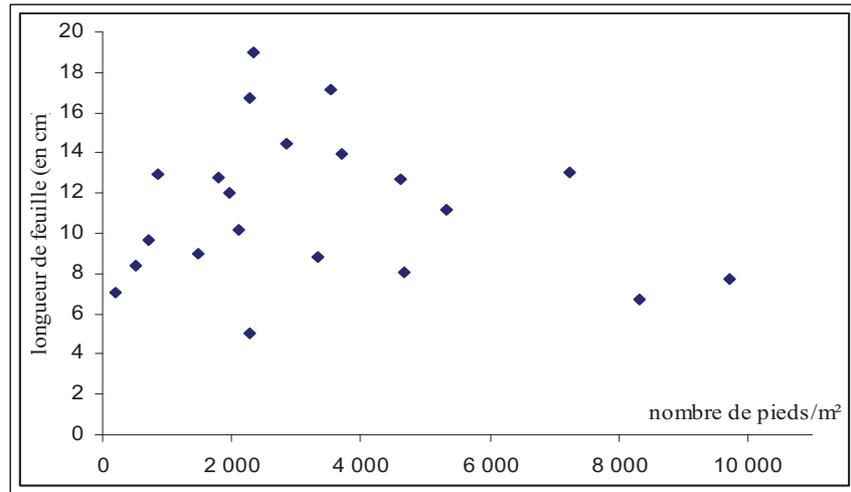


Figure 9 : Longueurs moyennes des feuilles en fonction de la densité de pieds.

Dynamique des herbiers

Nous nous sommes intéressés à deux aspects dynamiques concernant les herbiers. En premier lieu, nous avons observé les variations de biomasse de feuilles vertes et rhizomes pendant la période automne-hiver, dans la mesure où cette période correspond à la présence des bernaches.

La figure 10 présente l'évolution des biomasses pour les herbiers Sud, pour chacune des trois périodes automne-hiver : l'hiver 1 de septembre 2003 à mars 2004, l'hiver 2 de septembre 2004 à mars 2005 et l'hiver 3 de septembre 2005 à mars 2006.

La figure 11 présente l'évolution des biomasses pour les herbiers Est. Les deux premiers hivers sont présentés sur le même graphique car des prélèvements ont été effectués en mai et juillet 2004.

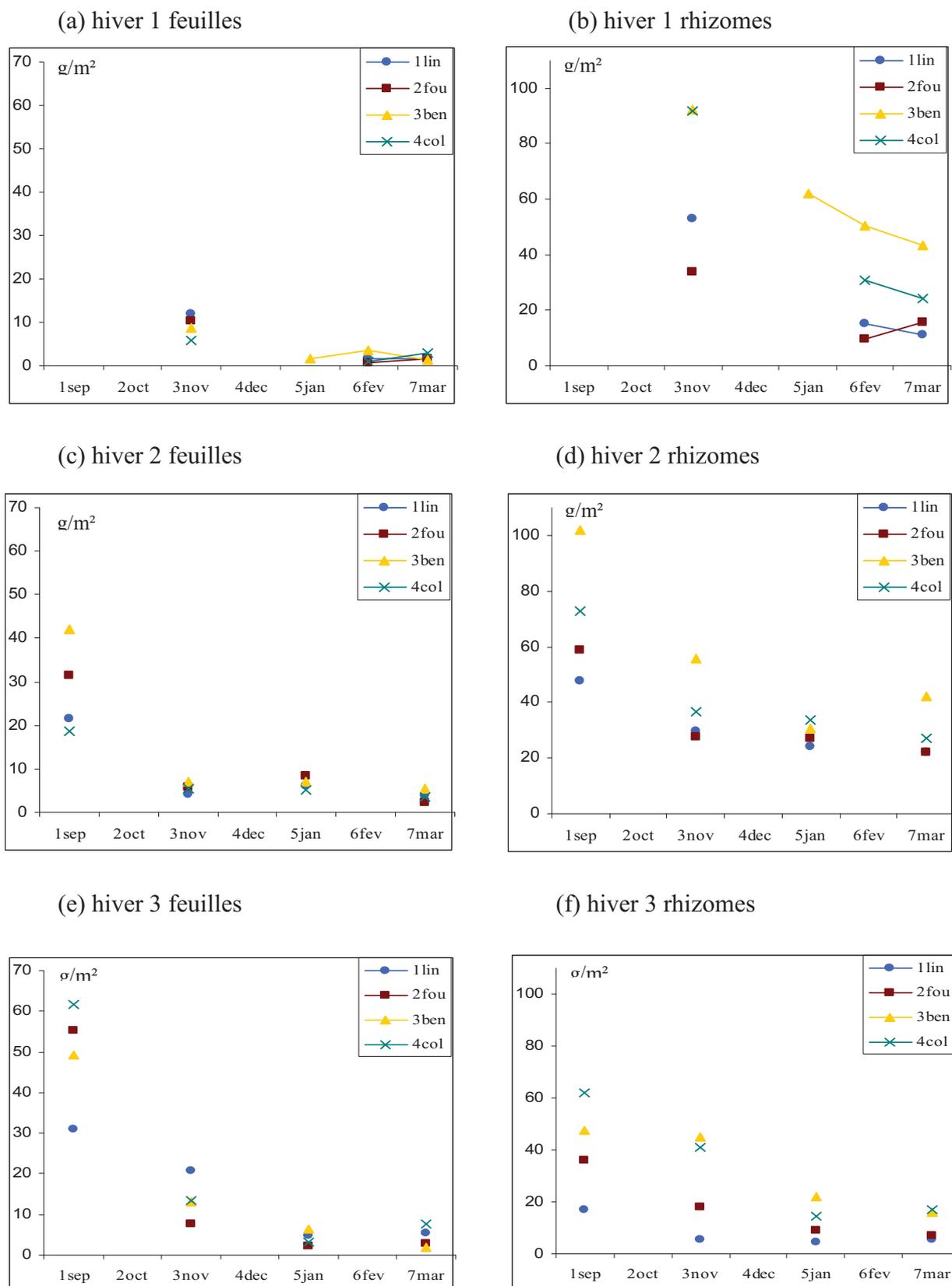


Figure 10 : Evolution des biomasses de feuilles vertes et rhizomes dans les herbiers sud pour chacune des trois périodes de suivi.

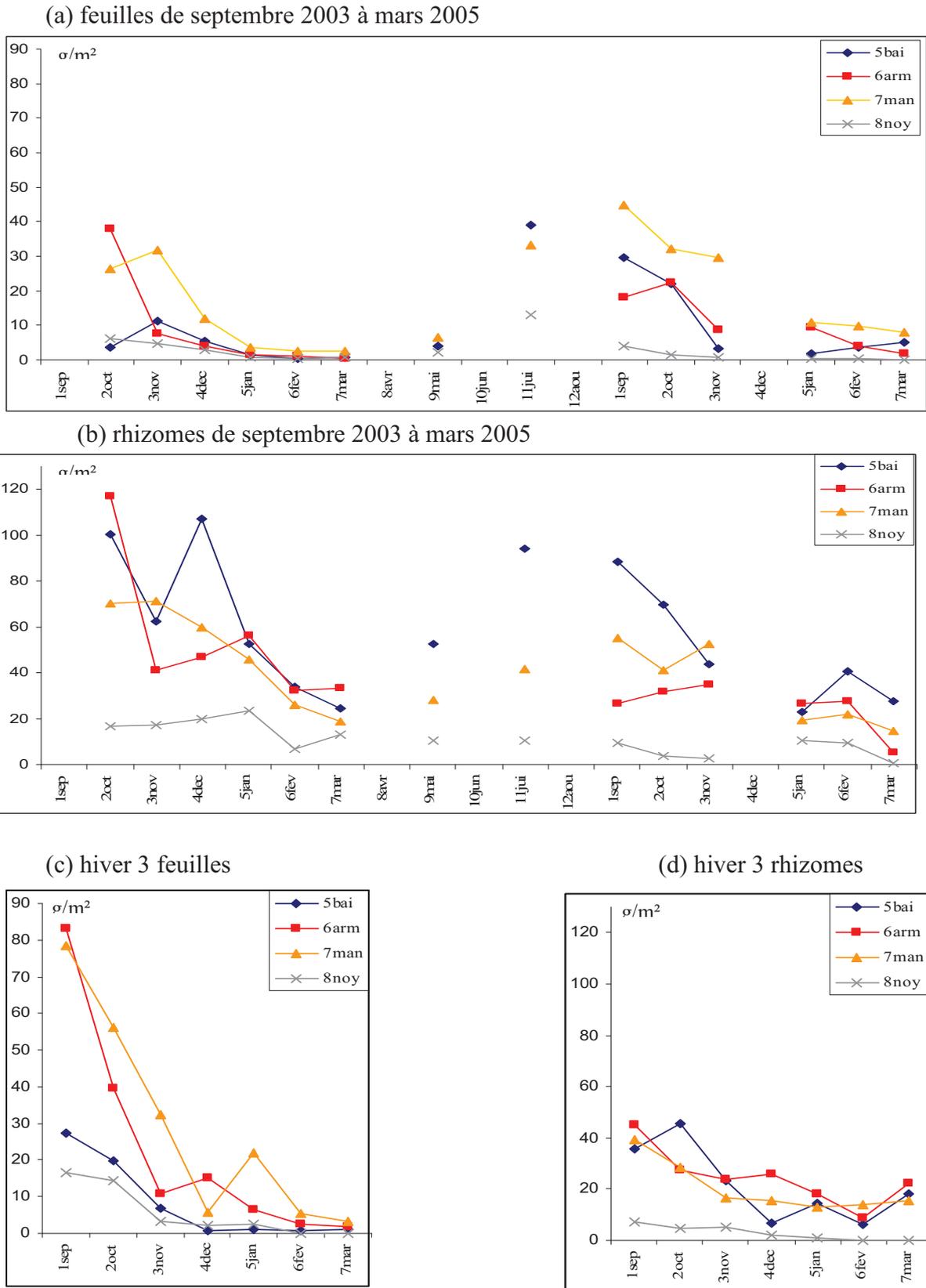


Figure 11: Evolution des biomasses (g/m^2) de feuilles vertes et rhizomes dans les herbiers est pour chacune des trois périodes de suivi.

Malgré une certaine variabilité d'un site à l'autre et d'une année à l'autre, la tendance globale est une diminution des biomasses de septembre à mars, ce qui est couramment observé pour les herbiers de zostère naine. Les points supplémentaires en mai et juillet pour trois herbiers est nous montrent l'existence d'une croissance assez forte pour les feuilles, et plutôt variable pour les rhizomes, entre mai et juillet.

En second lieu nous avons abordé un aspect dynamique 'quotidien', en calculant la surface d'herbier exondé en fonction de l'heure par rapport à la basse mer. Cela a été possible grâce à la cartographie SIG, et le positionnement de la lame d'eau lors des suivis. Ce positionnement a été fait lors des hivers 2 et 3.

Les surfaces exondées en fonction de l'heure par rapport à la basse mer sont présentées dans les figures 12 et 13.

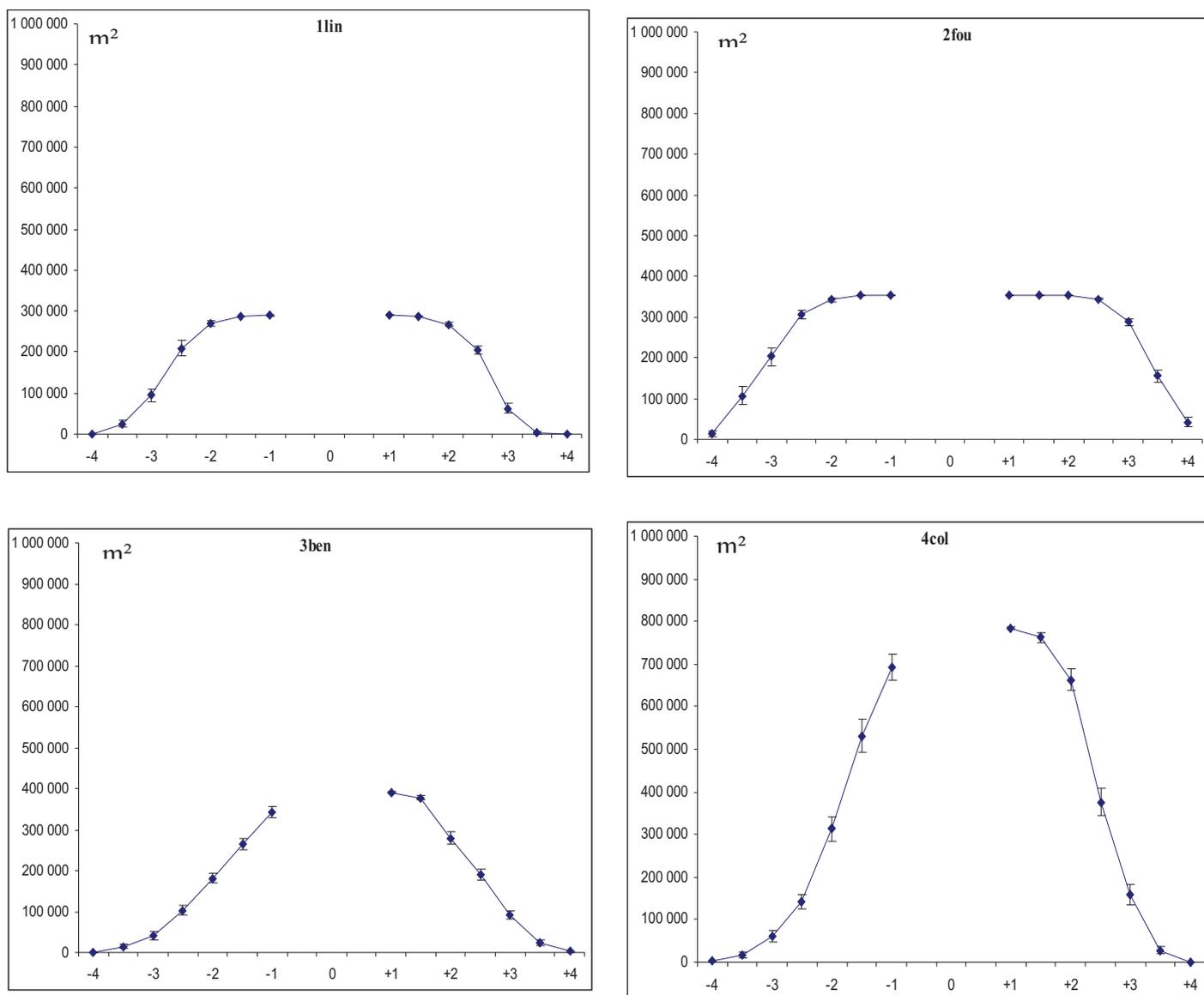


Figure 12: Surfaces moyennes (+/- se) des herbiers Sud exondées en fonction de l'heure par rapport à la basse mer (0 correspond à la basse mer).

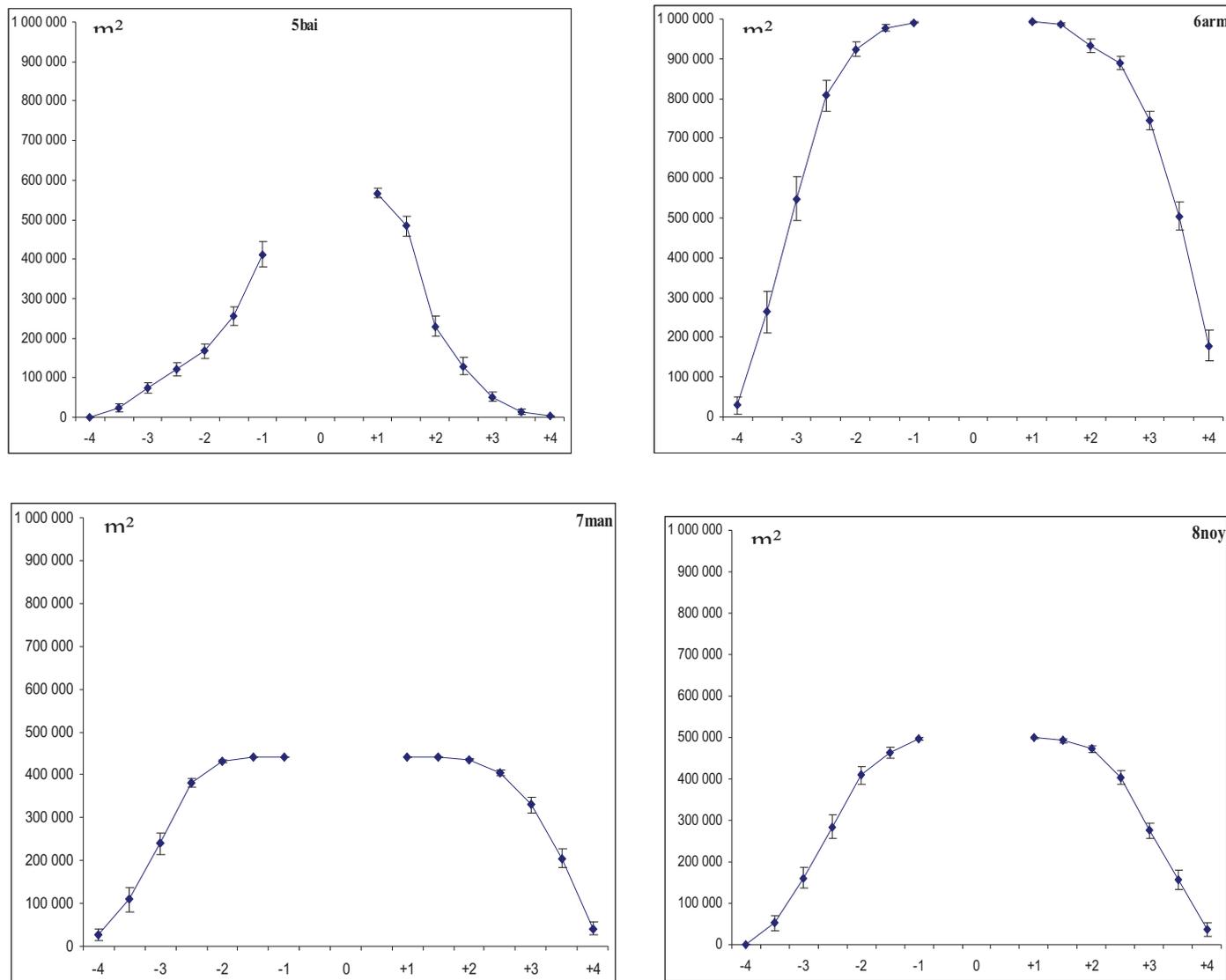


Figure 13: Surfaces moyennes (+/- se) des herbiers Est exondées en fonction de l'heure par rapport à la basse mer (0 correspond à la basse mer).

En conclusion de tous ces résultats, les huit herbiers choisis présentent des différences significatives sur trois points majeurs : leur surface, leur densité de biomasses de feuilles vertes et de rhizomes, et leur rapport entre les biomasses des parties épigées et endogées. Ce sont ces trois points qui seront mis en relation avec les données concernant les bernaches et les activités humaines. Sur les autres aspects, les herbiers ne diffèrent pas drastiquement. Le sédiment, de la vase pure, est le même partout. L'hétérogénéité d'un herbier est plus élevée à petite qu'à grande échelle, mais est comparable d'un herbier à un autre. De même, les dynamiques hivernales et d'exondation journalière se ressemblent d'un herbier à un autre.

Abondance et distribution des bernaches

De la même façon que nous avons caractérisé les herbiers de zostères, nous avons déterminé si l'abondance des bernaches différait entre les sites de suivi, pour ensuite relier cela aux caractéristiques des herbiers. Nous avons utilisé deux types de données pour ensuite pouvoir les comparer : des données de comptage et des données de suivi.

Fréquentation hivernale des sites: Nous nous sommes en premier lieu intéressés à l'abondance des bernaches sur l'ensemble de l'hiver. Pour cela, les suivis et comptages étant réalisés tous les mois de la même façon sur chaque site, nous avons calculé la somme des bernaches sur six mois.

Les résultats de comptages effectués sur l'ensemble du golfe avec les partenaires gestionnaires fournissaient, pour chaque mois, un nombre de bernaches compté à un instant donné, sur tous les sites simultanément. Les données plus fines de suivis nous ont permis de calculer un nombre moyen de bernaches observées par jour et par site. Comme nous suivions chaque site deux jours par mois, nous avons fait la moyenne entre ces deux jours et avons ainsi obtenu une valeur moyenne de fréquentation par mois et par site. La figure 14 (a) et (b) présente ces résultats.

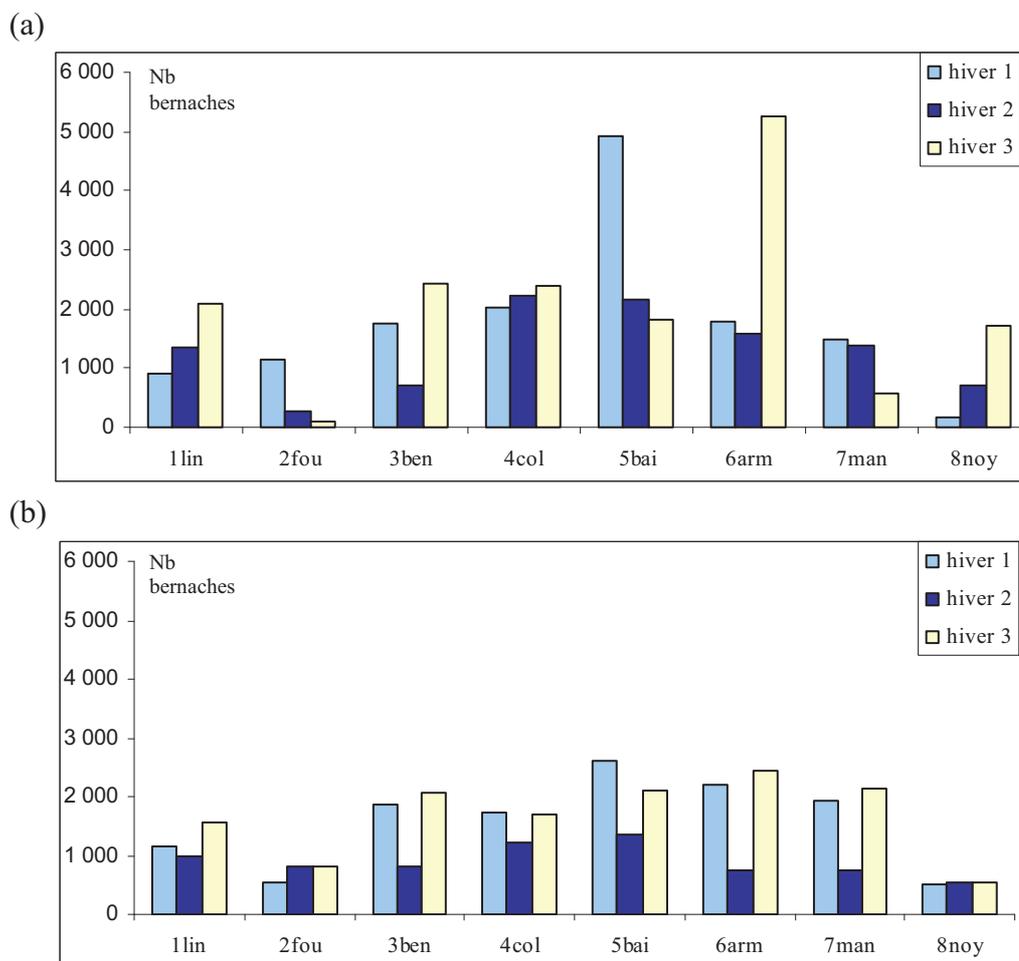


Figure 14 : Sommes hivernales du nombre de bernaches par site pour chacun des trois hivers, obtenues à partir des données de comptage (a) et des données de suivi (b).

Pour les données de comptage, il n'y a pas de différences significatives entre sites ni entre hivers (régression linéaire : $F = 2.1$, $P = 0.12$ pour le site et $F = 1$, $P = 0.4$ pour l'hiver). En revanche, avec les données de suivi, il existe des différences significatives entre sites et entre hivers (modèle linéaire généralisé avec une distribution négative binomiale : $F = 5.7$, $P = 0.003$ pour le site et $F = 6.6$, $P = 0.01$ pour l'hiver).

Si l'on s'intéresse à la cohérence entre ces deux types de données, un test de Wilcoxon montre qu'il n'existe pas de différence significative entre les moyennes deux séries ($V = 93$, $P = 0.1$), et il existe une corrélation positive significative (test de Spearman : $r_s = 0.62$, $P = 0.002$).

Distribution des bernaches en début, milieu et fin d'hiver: Nous avons ensuite étudié la distribution des bernaches entre les différents sites à trois moments de l'hiver, pour ultérieurement déterminer s'il existe un mois pour lequel le lien entre la distribution des bernaches et celle des zostères est plus significatif que pour les autres. De même que dans la partie précédente, nous avons utilisé les données de comptage et celles de suivi.

En novembre (figure 15), les données de comptage ne présentent aucune différence significative entre sites ni entre hivers (modèle linéaire généralisé avec une distribution négative binomiale : $F = 2.2$, $P = 0.1$ pour le site et $F = 0.8$, $P = 0.5$ pour l'hiver). En revanche, les données de suivi présentent des différences significatives à la fois pour le site ($F = 3.8$, $P = 0.015$) et pour l'hiver ($F = 7.2$, $P = 0.007$).

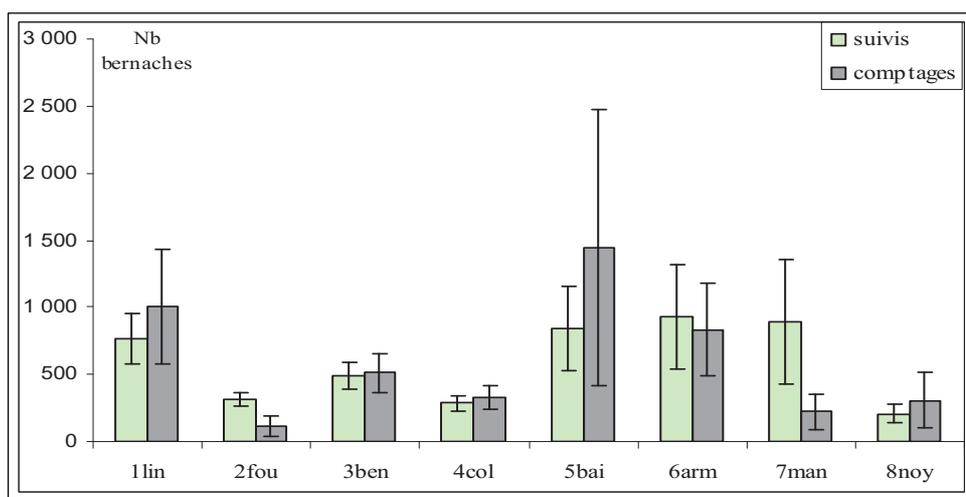


Figure 15: Moyennes (+/-se) sur les trois hivers des nombres de bernaches obtenus en novembre par les suivis et par les comptages.

En janvier (figure 16) les données de comptage ne présentent aucune différence entre sites ni entre hivers, tandis que les données de suivi présentent de nouveau des différences significatives entre sites ($F = 8.5$, $P < 0.001$) et entre hivers ($F = 7.5$, $P = 0.006$).

Enfin en mars (figure 17), les données de comptage présentent des différences significatives entre sites ($F = 12.3$, $P < 0.001$) et entre hivers ($F = 9.7$, $P = 0.002$). De même, les données de suivi présentent de nouveau des différences significatives entre sites ($F = 11.1$, $P < 0.001$) et entre hivers ($F = 3.9$, $P = 0.045$).

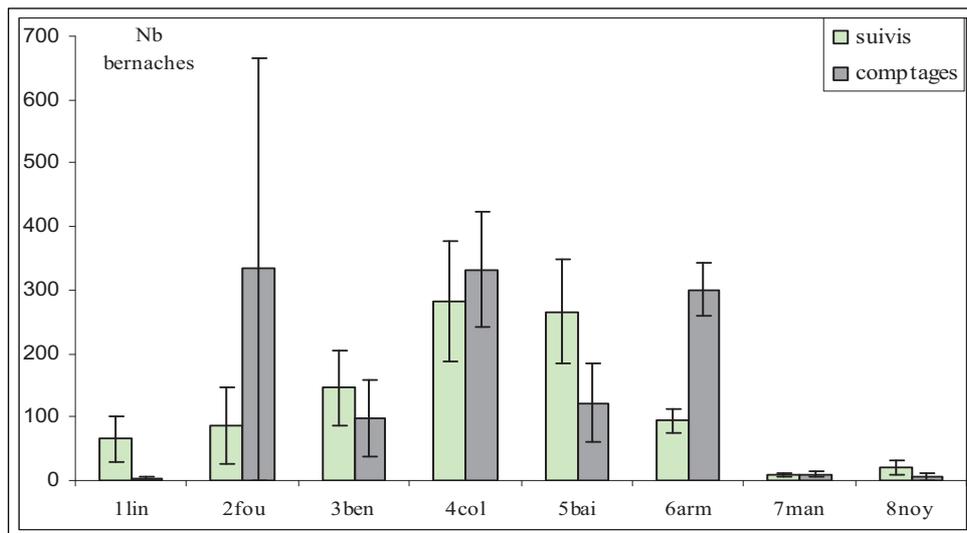


Figure 16 : Moyennes (+/- se) sur les trois hivers des nombres de bernaches obtenus en janvier par les suivis et par les comptages.

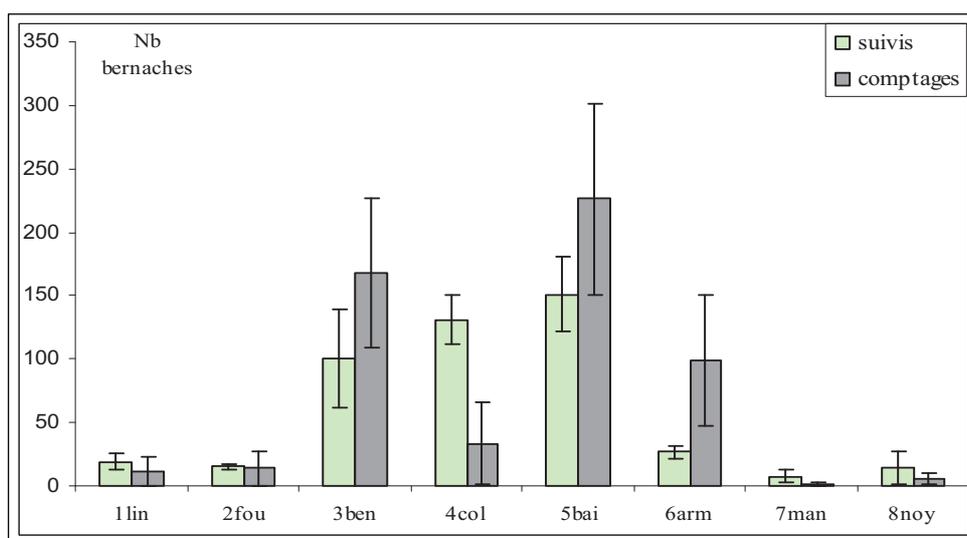


Figure 17 : Moyennes (+/- se) sur les trois hivers des nombres de bernaches obtenus en mars par les suivis et par les comptages.

Dynamique de l'utilisation des sites par les bernaches

Dans cette partie nous avons à nouveau utilisé les données de comptage et celles de suivi. De même que pour les herbiers, nous avons étudié l'aspect dynamique au cours de l'hiver puis au cours de la journée. Cependant, pour la dynamique journalière nous ne disposons bien évidemment que d'un type de données : les données de suivi.

La figure 18 présente l'évolution hivernale de la fréquentation par les bernaches des sites Sud et la figure 19 présente l'évolution des sites Est.

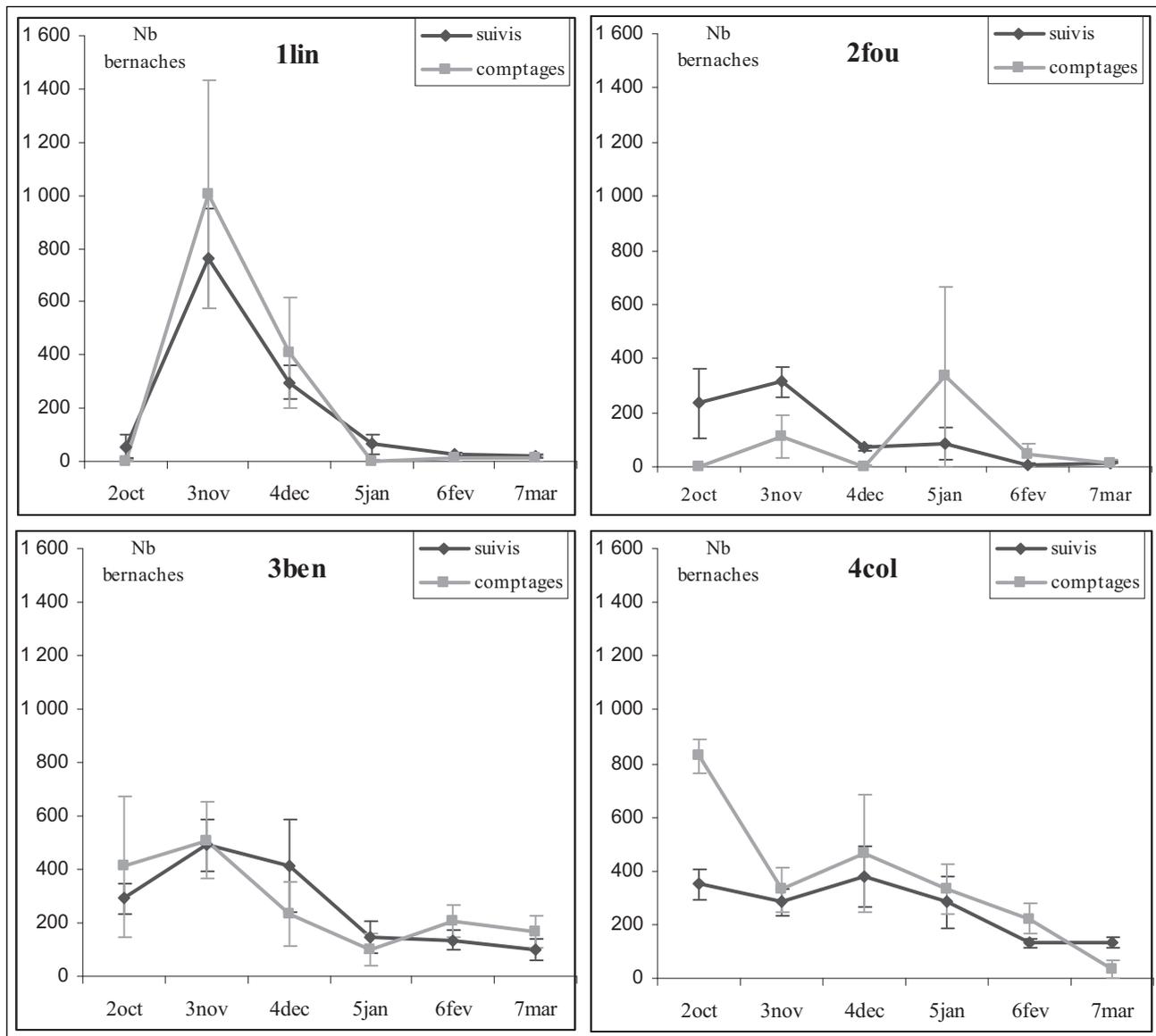


Figure 18 : Moyennes (+/-se) pour les trois hivers du nombre de bernaches par mois sur les sites sud.

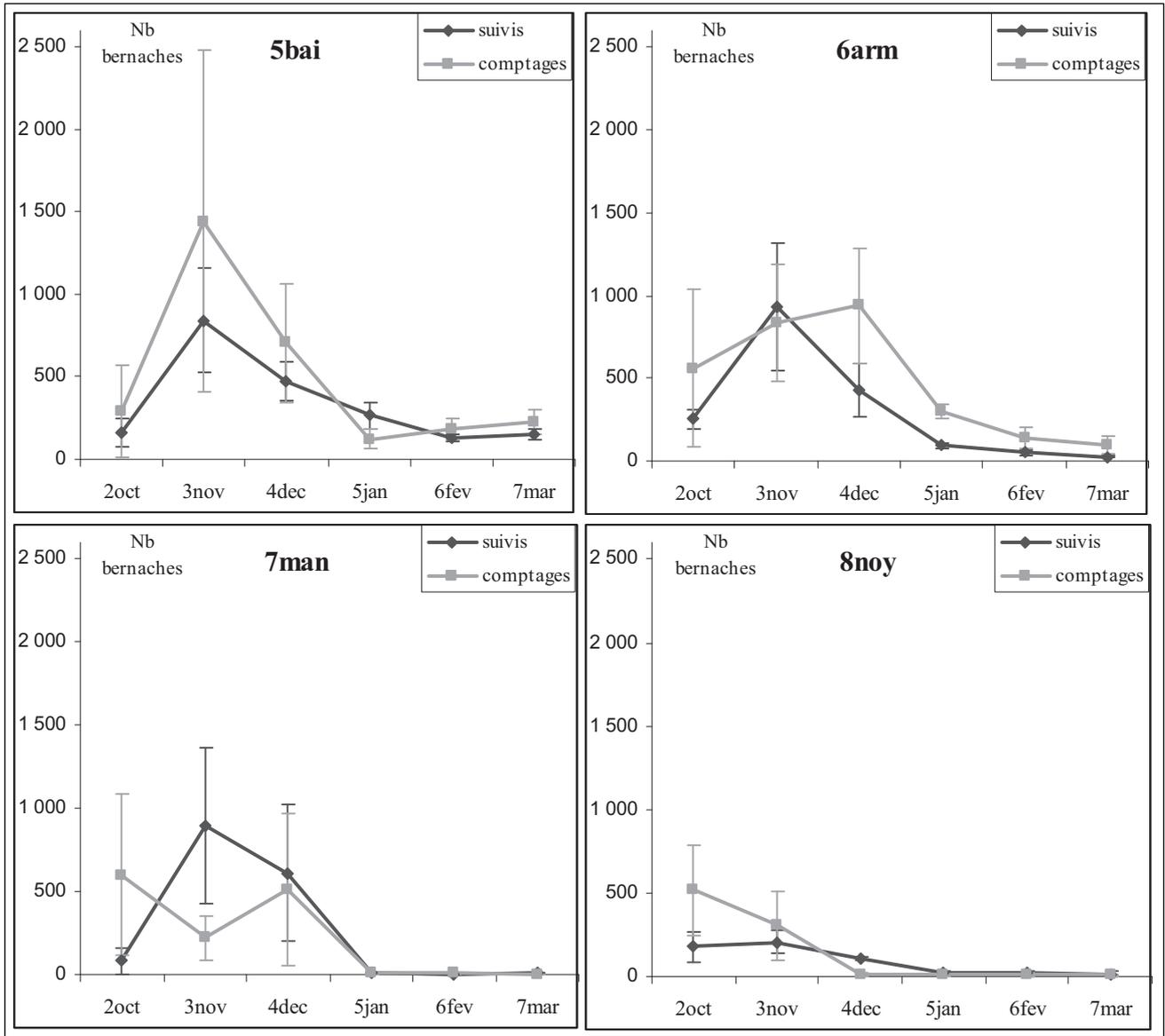


Figure 19 : Moyennes (+/-se) pour les trois hivers du nombre de bernaches par mois sur les sites est.

Les bernaches présentent une variation de leur utilisation des sites au cours de la journée également. Le nombre moyen de bernaches observées selon l'heure par rapport à la basse mer est présenté dans la figure 20.

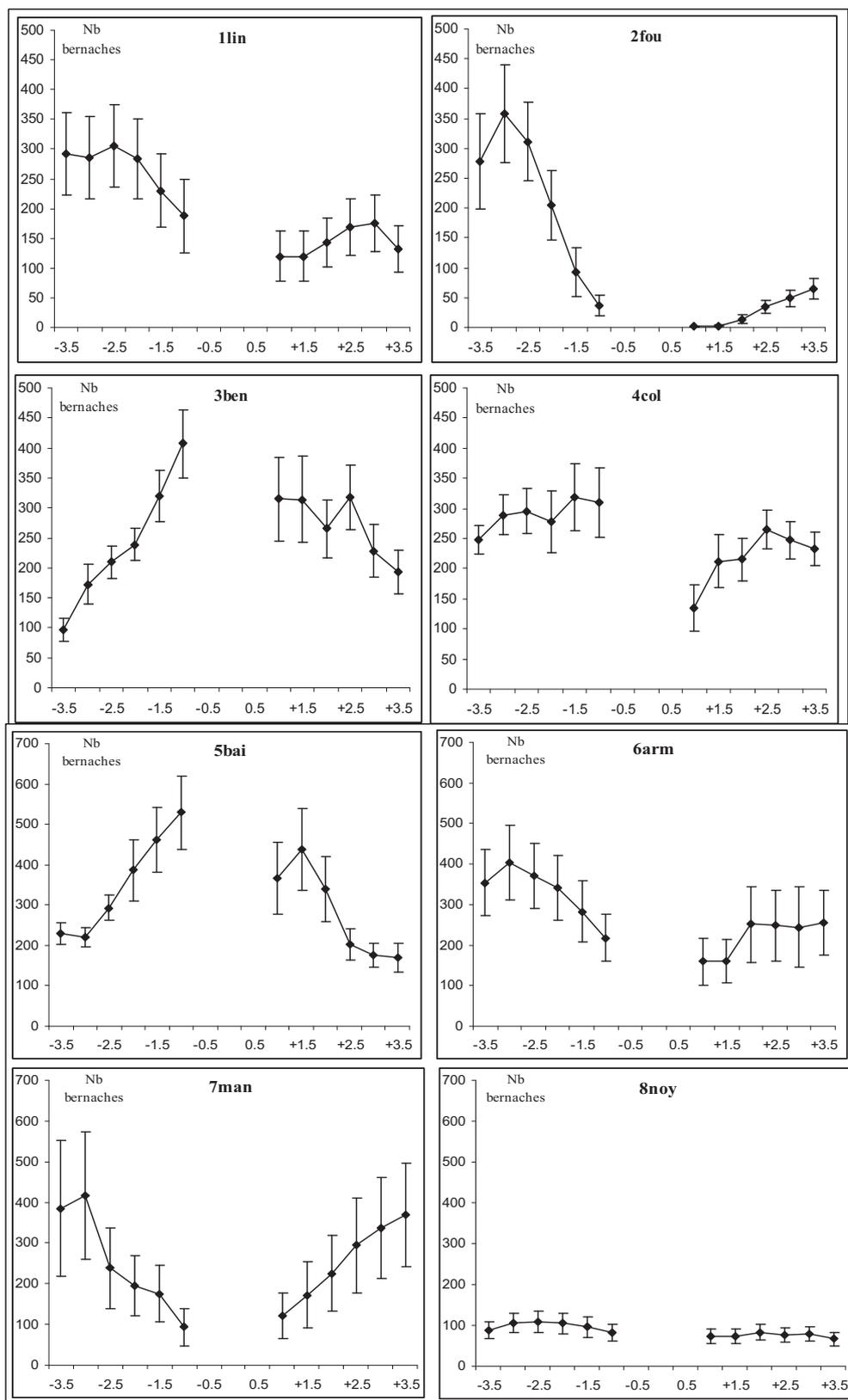


Figure 20 : Nombre moyen de bernaches (+/- se) par site en fonction de l'heure par rapport à la basse mer.

Abondance et distribution des activités humaines

Nous avons procédé de la même manière que pour les bernaches pour étudier les activités humaines : nous nous sommes intéressés à leur abondance par site sur la totalité de l'hiver, puis en début, milieu et fin d'hiver, et enfin aux aspects dynamiques de leur distribution. Nous avons regroupé les activités humaines en six classes pour les analyses : 'humains', 'chiens', 'vélos', 'voitures', 'avions', 'bateaux'.

Fréquentation hivernale des sites: Si l'on s'intéresse à la totalité des activités humaines, il existe une différence significative entre les sites (glm à distribution négative binomiale : $F = 28.68$, $P < 0.001$; figure 21). Le site explique d'ailleurs à lui seul presque 93% de la variance du nombre d'activités humaines pendant la totalité de l'hiver. Il n'y a pas de différence significative d'un hiver à l'autre.

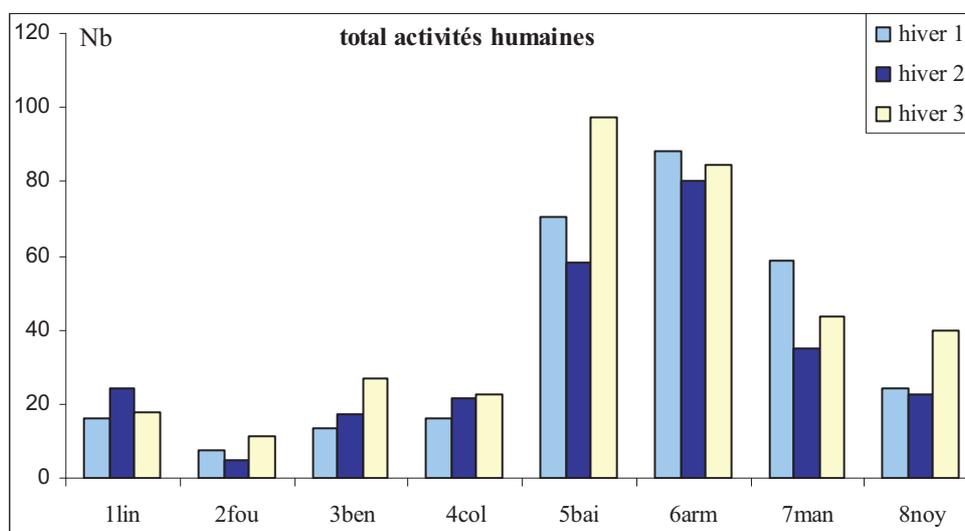


Figure 21 : Nombre total d'activités humaines par site et par hiver.

Si l'on considère la classe d'activité humaine, il existe une différence significative entre sites pour les humains (glm à distribution de Poisson : $F = 15.8$, $P < 0.001$), pour les chiens ($F = 10.5$, $P < 0.001$), pour les vélos ($F = 9.8$, $P < 0.001$), pour les voitures ($F = 7.6$, $P < 0.001$), pour les avions ($F = 3.3$, $P = 0.03$) et pour les bateaux ($F = 16.8$, $P < 0.001$). Il n'existe de différences entre hivers que pour les voitures ($F = 8.4$, $P = 0.004$), les avions ($F = 20.1$, $P < 0.001$) et les bateaux ($F = 8.4$, $P = 0.004$). La figure 22 présente les fréquentations hivernales des sites pour chaque classe d'activité humaine.

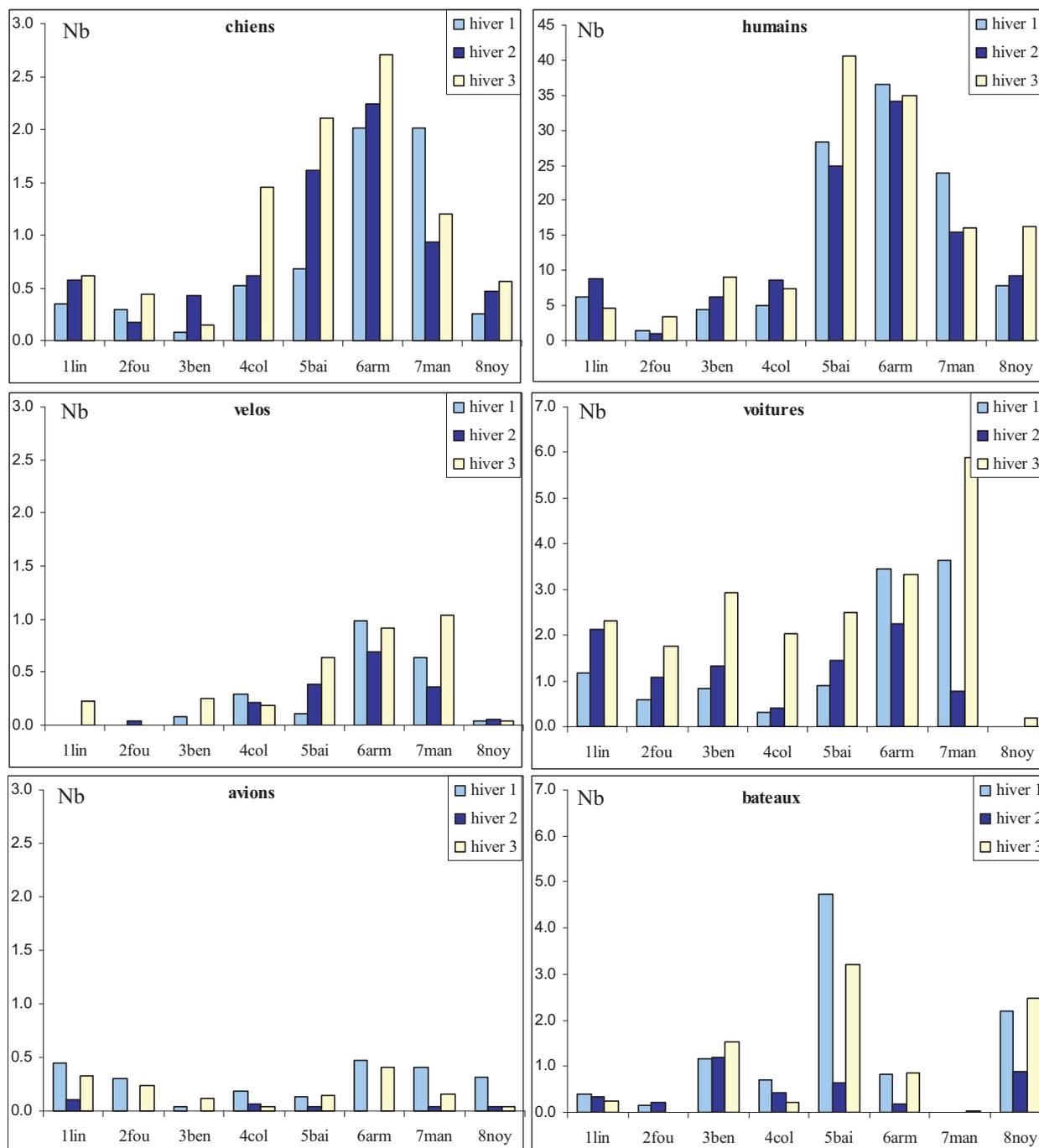


Figure 22 : Nombre d'activités humaines pour chacune des six classes, par site et par hiver.

Dynamique des activités humaines

Nous nous sommes intéressés à l'évolution, au cours de l'hiver, de l'abondance des activités humaines sur chaque site.

Si l'on considère la totalité des activités humaines (figure 23), il existe une différence significative entre sites et entre mois (glm à distribution négative binomiale : $F = 30.1$, $P < 0.001$ et $F = 15.7$, $P < 0.001$).

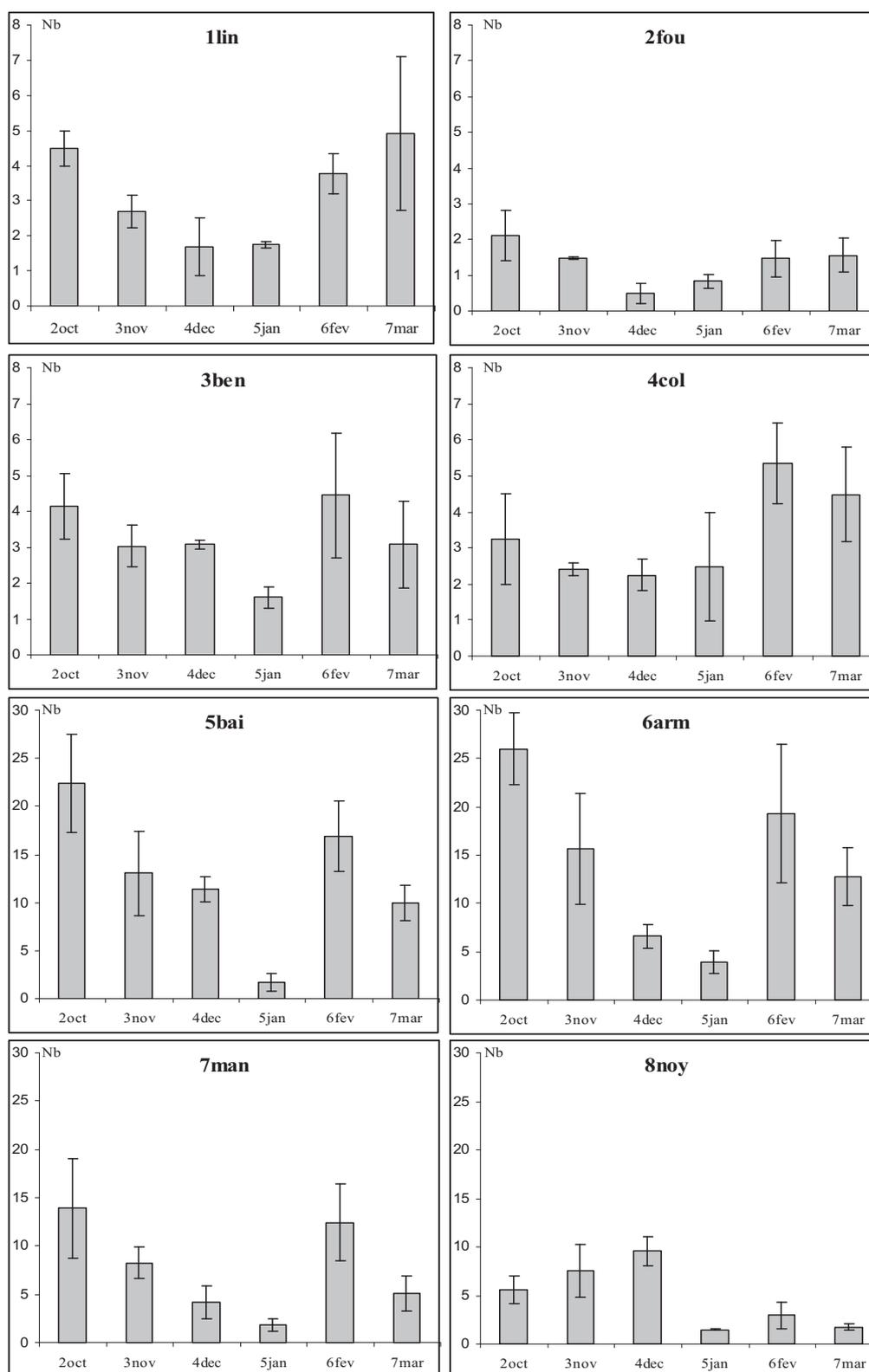


Figure 23 : Variations mensuelles pour chaque site du nombre total d'activités humaines (moyenne +/- se).

Si l'on considère maintenant chaque type d'activité humaine, l'évolution de la fréquentation des sites par les humains diffère significativement entre les sites (glm à distribution de Poisson : $F = 16.8$, $P < 0.001$ pour le site, $F = 1.8$, $P = 0.118$ pour le mois et $F = 1.58$, $P = 0.004$ pour l'interaction entre le site et le mois ; figure 24). La fréquentation diffère significativement entre les sites et entre les mois pour les chiens ($F = 14.6$, $P < 0.001$ pour le site et $F = 5.03$, $P < 0.001$ pour le mois ; figure 25), les vélos ($F = 11.5$, $P < 0.001$ pour le site et $F = 3.9$, $P = 0.003$ pour le mois ; figure 26), les voitures ($F = 8.6$, $P < 0.001$ pour le site et $F = 2.9$, $P = 0.017$ pour le mois ; figure 27) et les bateaux ($F = 17.6$, $P < 0.001$ pour le site et $F = 16.9$, $P < 0.001$ pour le mois ; figure 28). Les avions présentent une différence significative entre mois ($F = 4.1$, $P = 0.002$; figure 29) mais pas entre sites ($F = 1.9$, $P = 0.065$), ce qui semble assez logique dans la mesure où il y a un même avion qui traverse la plupart du temps plusieurs sites.

Pour chacune des activités humaines nous avons réalisé une représentation graphique pour le (ou les) site(s) de plus importante fréquentation.

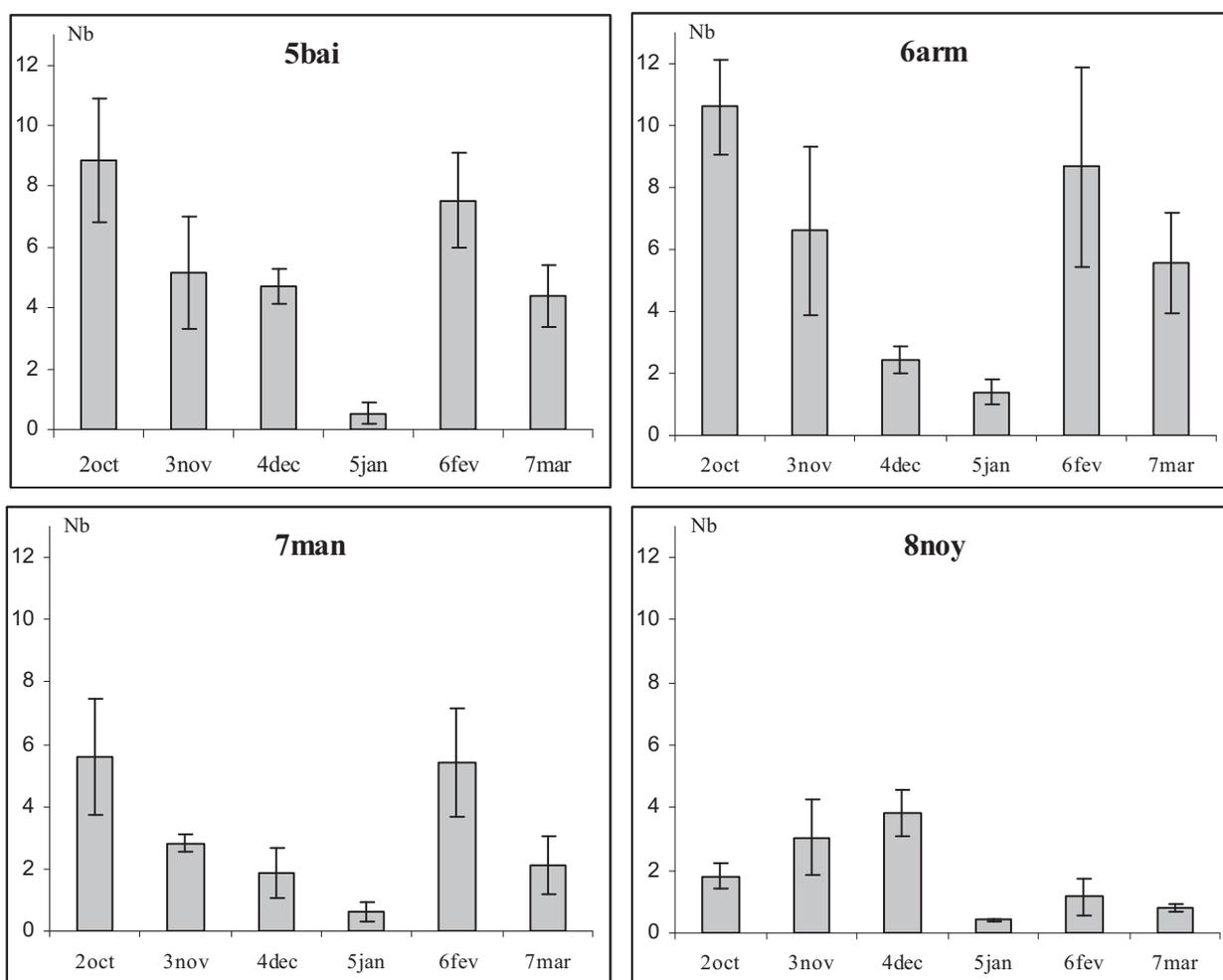


Figure 24 : Evolution dans les sites de l'est de la fréquentation hivernale par les humains (moyenne +/- se).

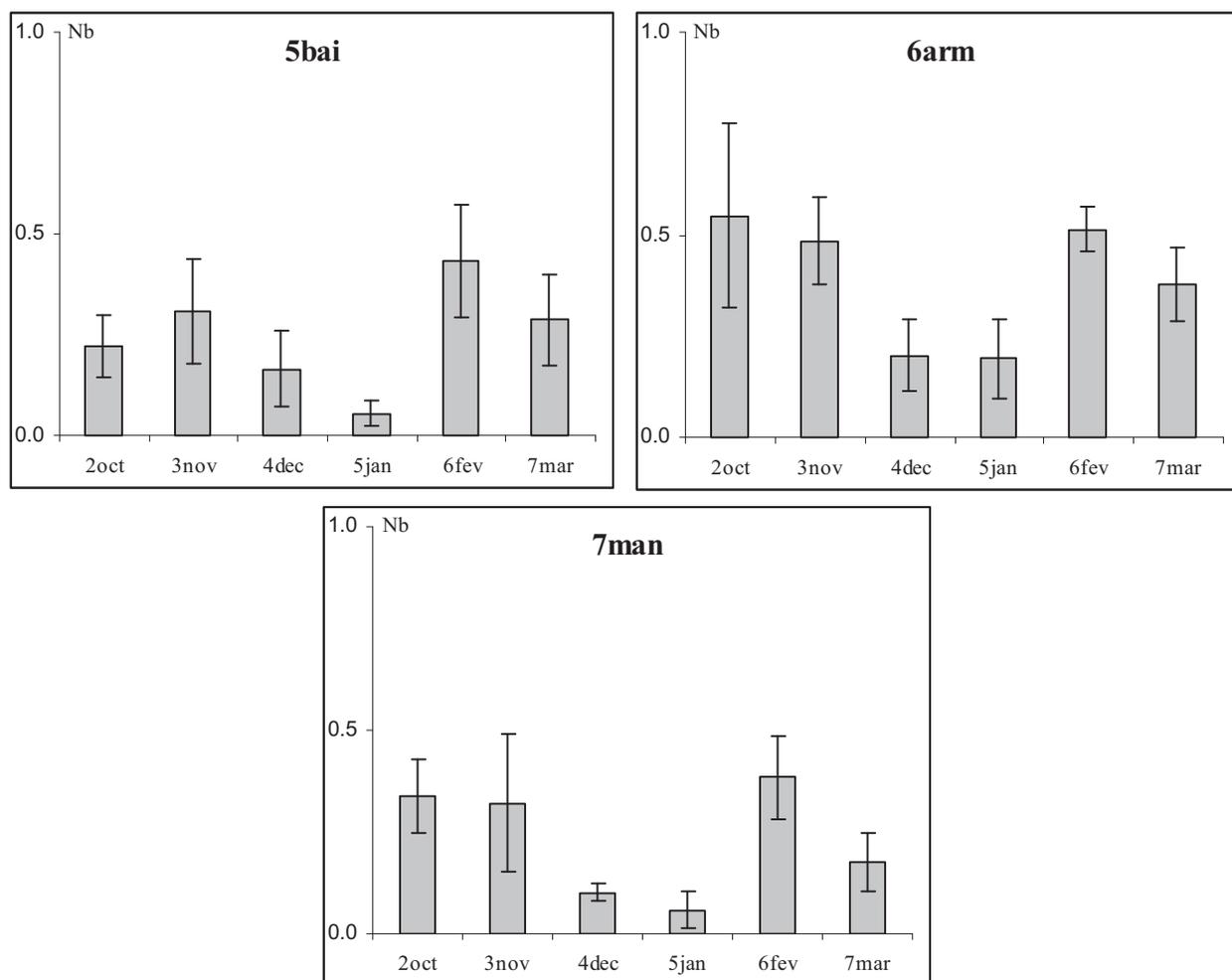


Figure 25 : Evolution dans les sites 5bai, 6arm et 7man de la fréquentation hivernale par les chiens (moyenne +/- se).

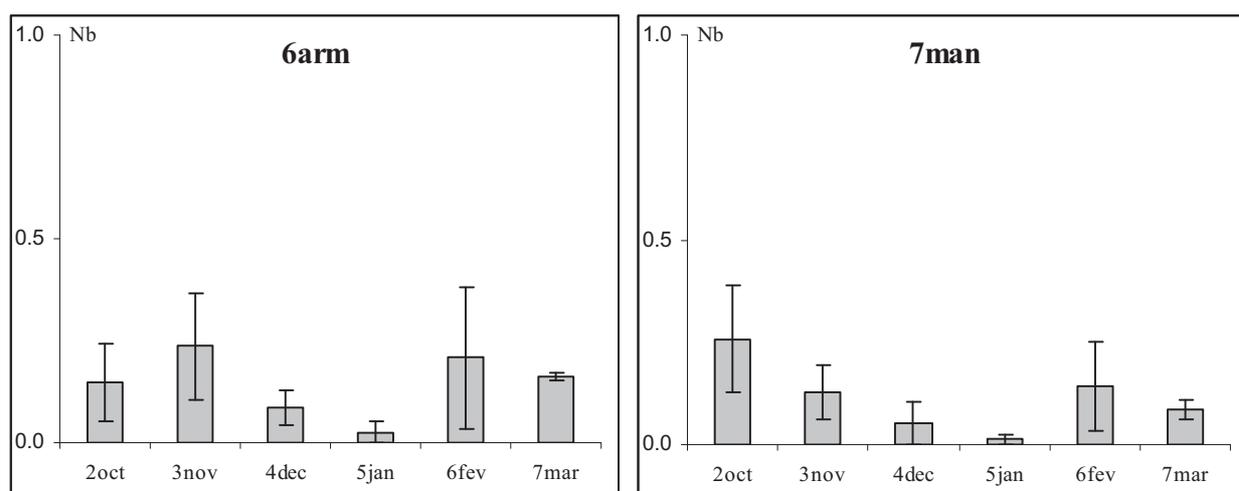


Figure 26 : Evolution dans les sites 6arm et 7man de la fréquentation hivernale par les vélos (moyenne +/- se).

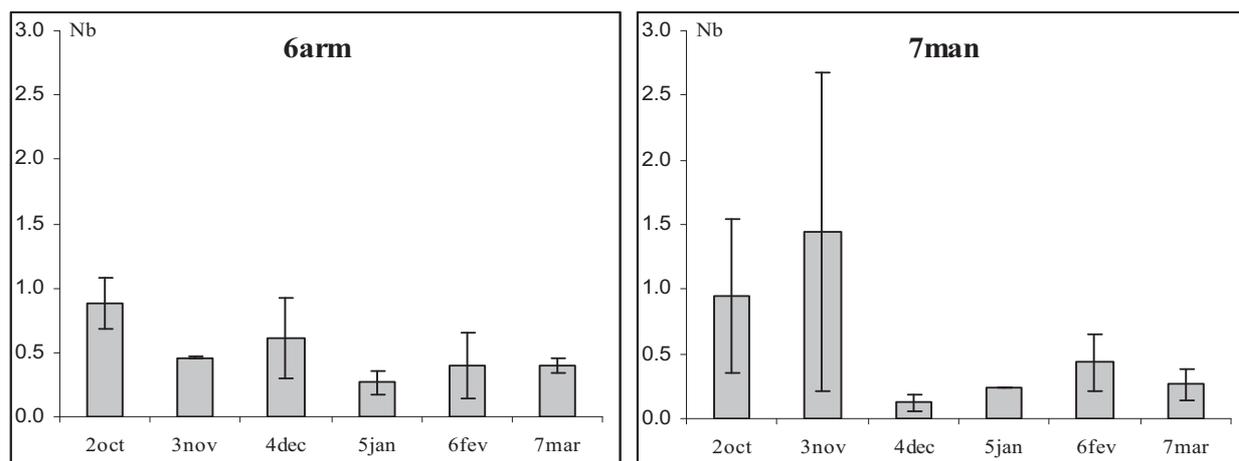


Figure 27 : Evolution dans les sites 6arm et 7man de la fréquentation hivernale par les voitures (moyenne +/- se).

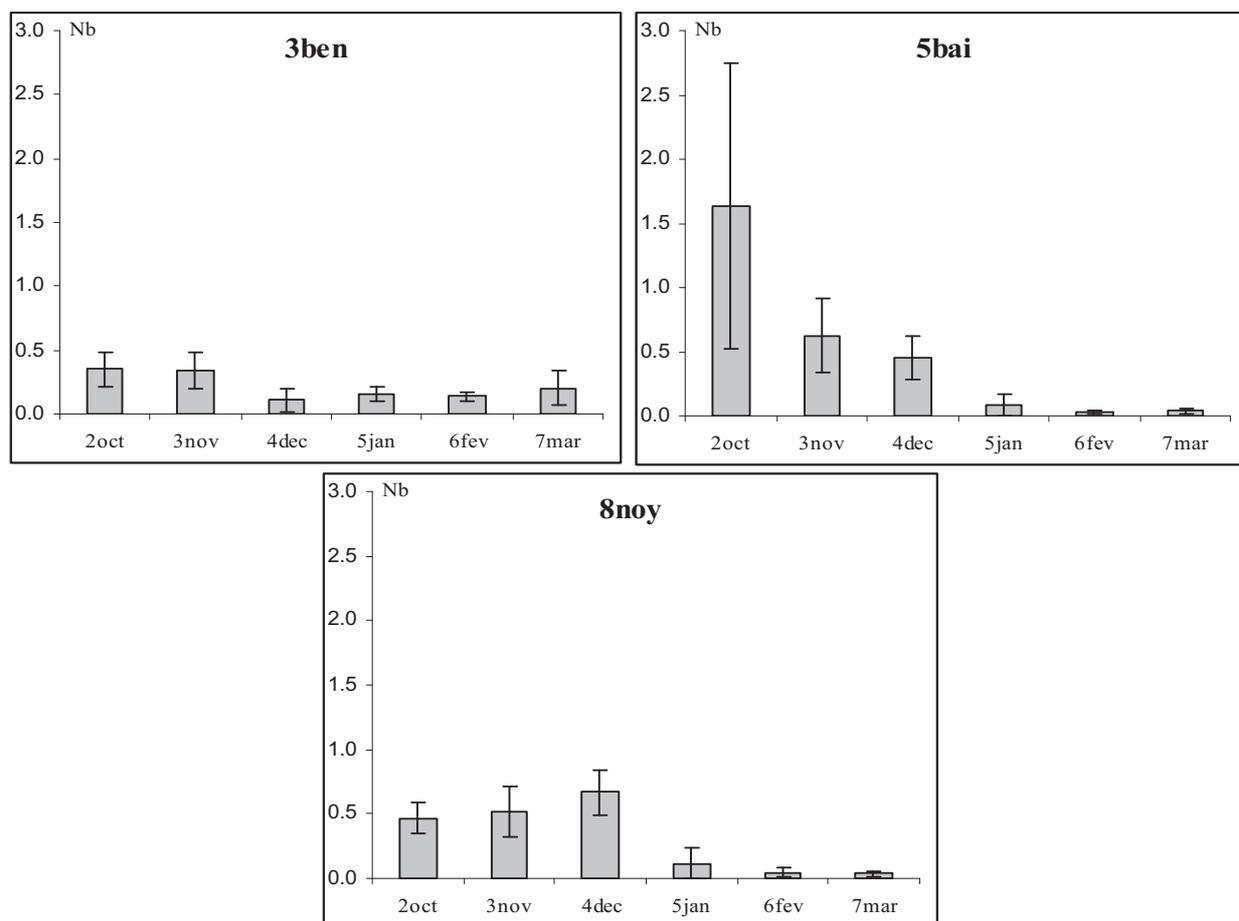


Figure 28 : Evolution dans les sites 3ben, 5bai et 8noy de la fréquentation hivernale par les bateaux (moyenne +/- se).

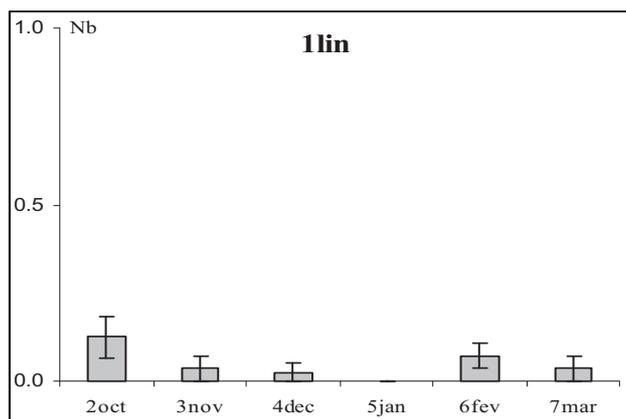


Figure 29 : Evolution dans le site 1lin de la fréquentation hivernale par les avions (moyenne +/- se).

Réponses des bernaches aux activités humaines

Nous avons utilisé les données d'interscans pour déterminer si les bernaches modifiaient leur comportement en présence de certaines activités humaines.

Dans un premier temps nous avons regardé quelle était la probabilité de réaction en fonction du type d'activité humaine (figure 30). Les activités provoquant le plus souvent une réaction sont les avions et les bateaux. A l'opposé, ce sont les voitures qui en provoquent le moins souvent.

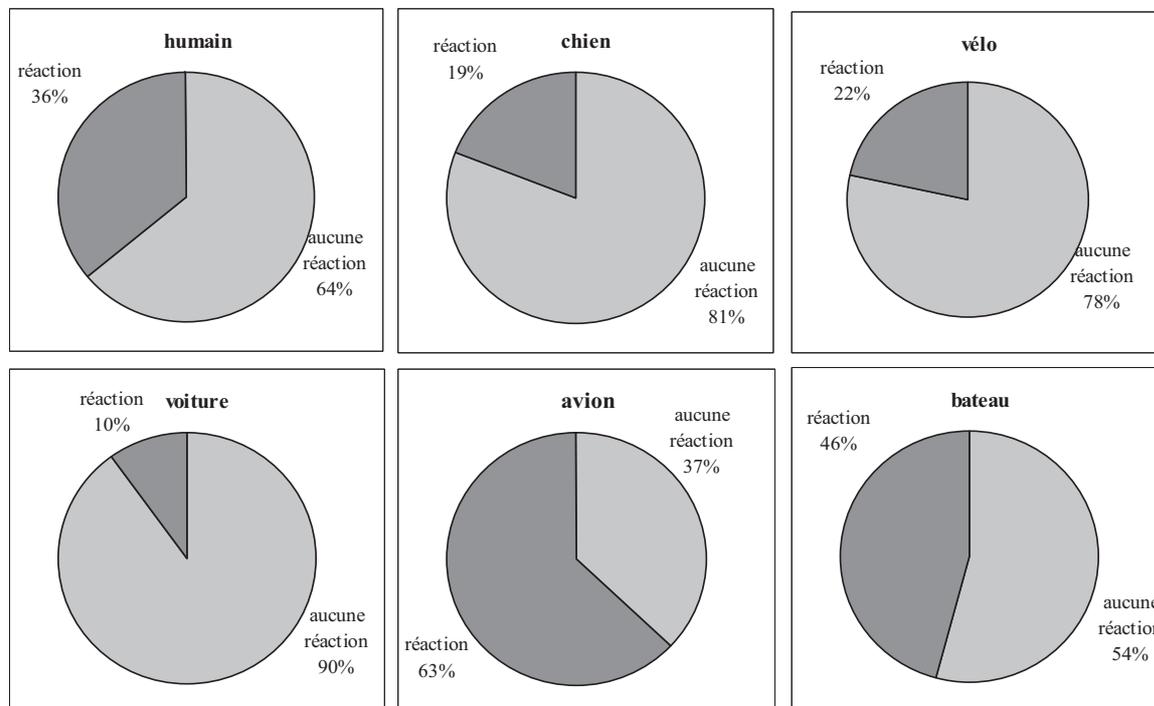


Figure 30 : Pour chaque type d'activité humaine, pourcentage de cas dans lesquels une réaction a été observée.

Dans un deuxième temps nous avons essayé de déterminer des caractéristiques généralisables, comme par exemple la position de l'activité. La figure 31 montre qu'une activité sur l'estran déclenche beaucoup plus souvent une réaction qu'une activité sur la côte. Il est bien évident que la distance entre les bernaches et l'activité humaine joue un rôle très important, mais des analyses ont montré que même en tenant compte de la distance, cette différence reste significative (Desmonts et al., en préparation – cf. Annexe).

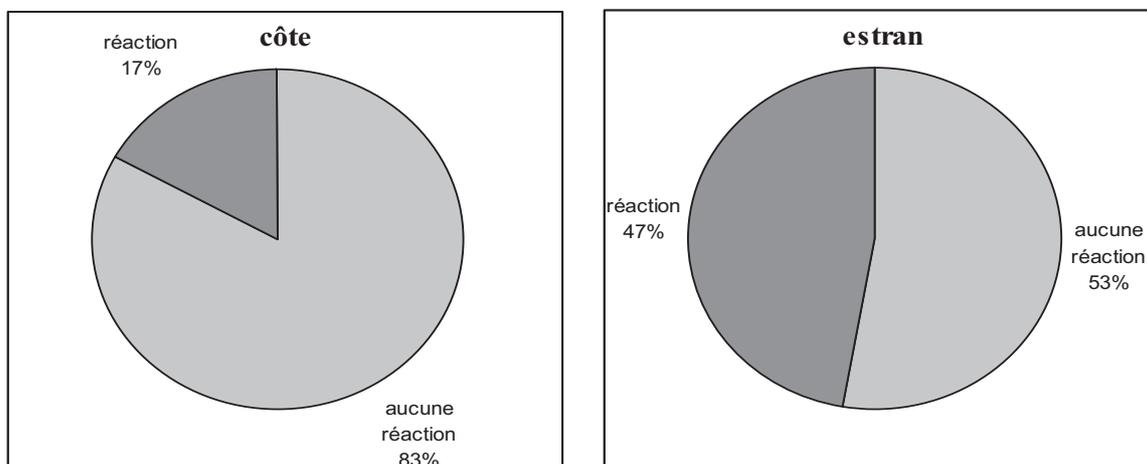


Figure 31 : Pourcentage de cas pour lesquels une réponse des bernaches est observée, selon que l'activité se situe sur la côte ou sur l'estran.

Une autre caractéristique concerne le bruit créé par l'activité humaine. Nous avons défini trois catégories : 'silencieux', 'bruyant aisément identifiable visuellement' et 'bruyant difficilement identifiable visuellement'. La figure 32 montre qu'une activité humaine bruyante mais difficilement identifiable visuellement provoque une réaction dans plus de 60% des cas, tandis que s'il s'agit d'une activité bruyante mais identifiable visuellement, les bernaches réagissent moins souvent que pour une activité silencieuse.

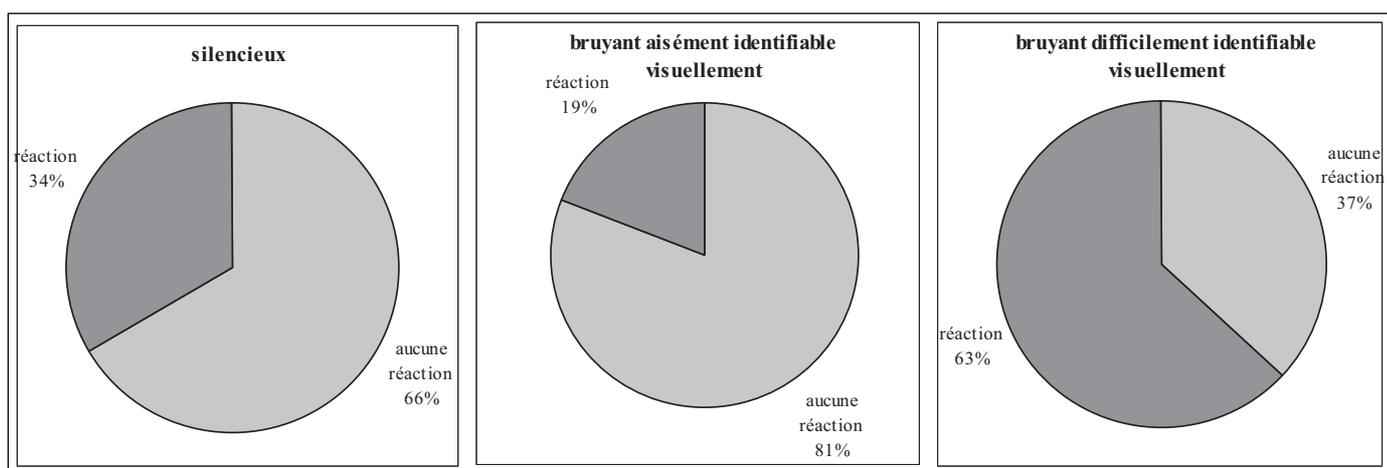


Figure 32 : Pourcentage de cas pour lesquels une réponse des bernaches est observée, selon que l'activité est bruyante ou non.

SYNTHESE DES RESULTATS DE TERRAIN : LES BERNACHES, INDICATEUR DE L'ETAT DES HERBIERS DE ZOSTERES

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.

Avant de nous intéresser aux données du programme de recherche spécifique à l'élaboration d'un indice, nous pouvons comparer les cartes de présence des bernaches et des herbiers de zostères sur le littoral atlantique (figure 33).

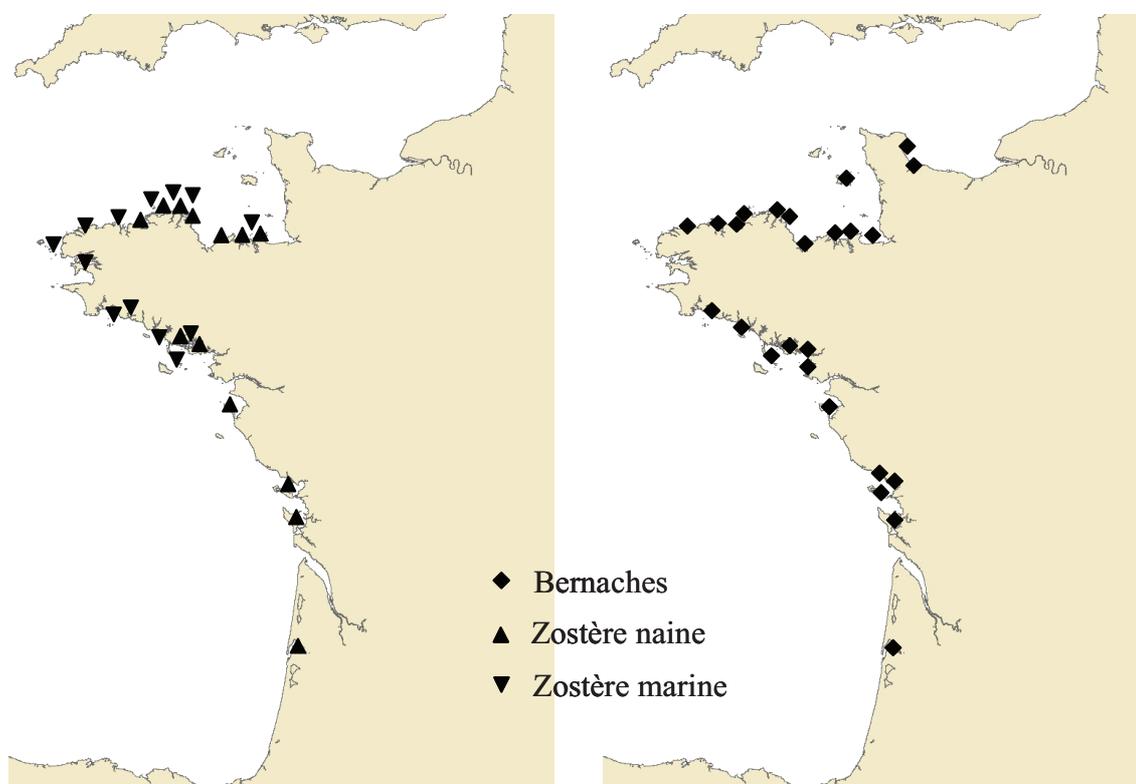


Figure 33 : Cartes de présence d'herbiers de zostères (à gauche) et de bernaches (à droite) sur le littoral atlantique français.

L'observation de ces deux cartes montre que la distribution des bernaches sur le littoral atlantique est très proche de celle des herbiers de zostères, plus particulièrement de la zostère naine.

1. 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 : $F = 7.02$, $P = 0.015$, $R^2 = 0.21$, figure 34). L'équation reliant la surface au nombre de bernaches est : ***Surface de l'herbier (m²) = 89.26 x nombre de bernaches + 389866.85***

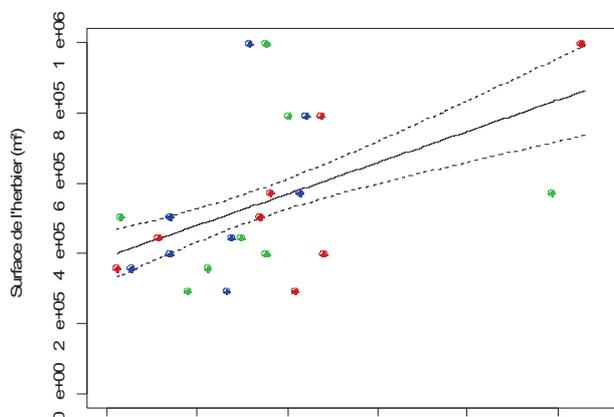


Figure 34 : Valeurs prédites (+/- se) de la surface d'un herbier en fonction de la somme hivernale de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars.(vert = hiver 1, bleu = hiver 2, rouge = hiver 3)

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 (Summers 1986; Spaans et al. 1998), 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, et de construire un indicateur plus robuste.

Nous obtenons toujours une relation positive significative ($F = 6.22$, $P = 0.047$, $R^2 = 0.42$; figures 34 et 36), qui a pour équation: ***Surface de l'herbier (m²) = 187.81 x nombre de bernaches + 222043.68***. 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.

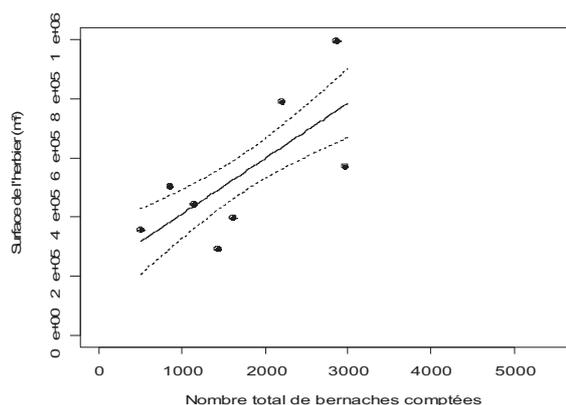


Figure 35 : Valeurs prédites (+/- se) de la surface d'un herbier en fonction de la moyenne sur trois ans de la somme de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars.

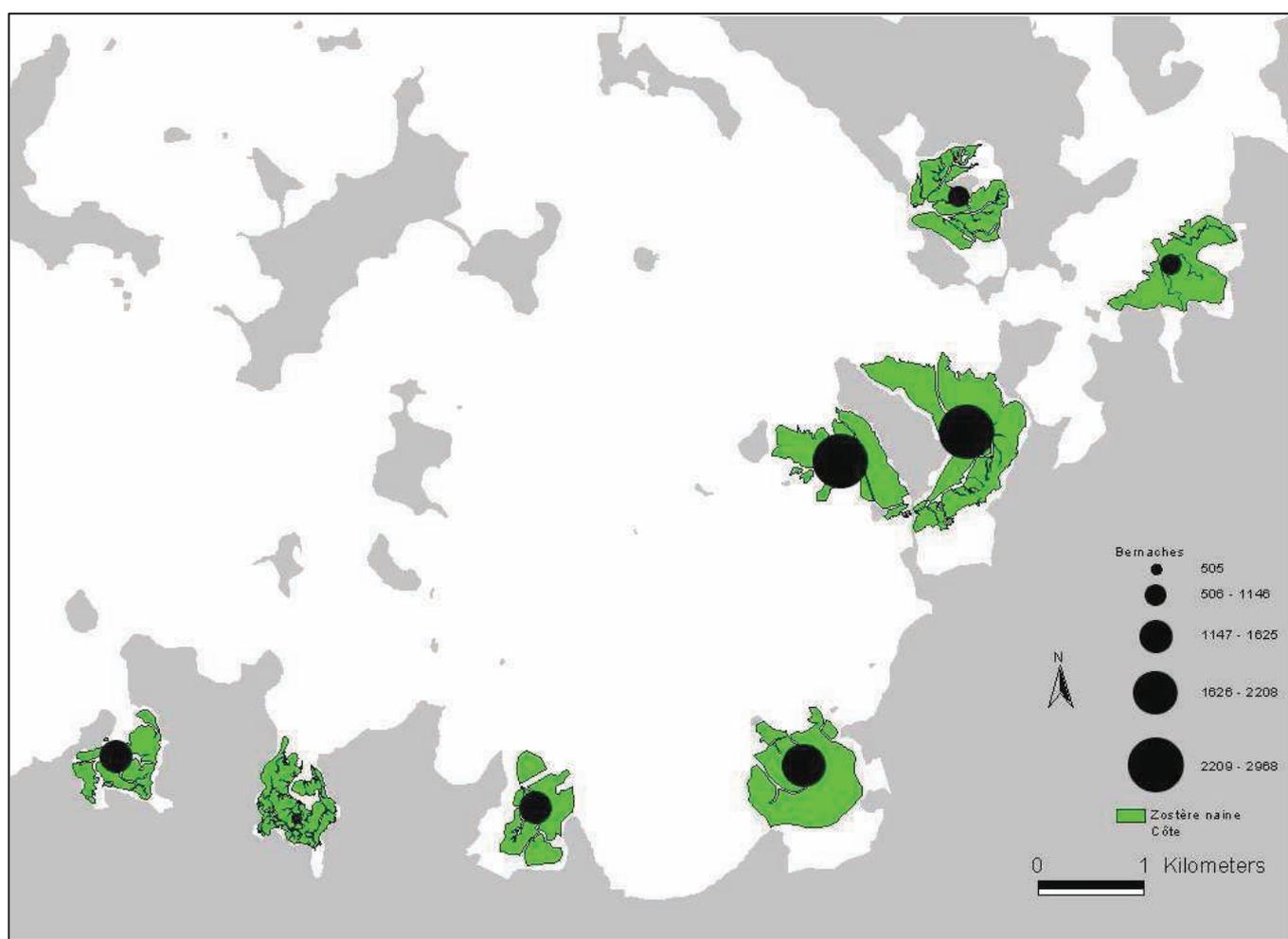


Figure 36 : Distribution de la somme moyenne de bernaches comptées sur trois hivers.

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 (figure 37).

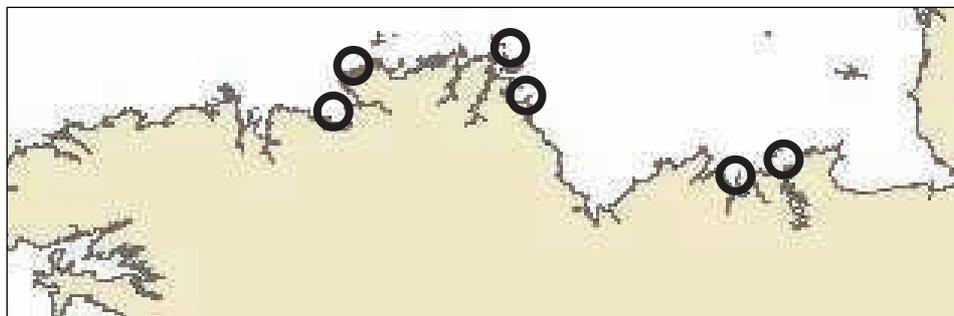


Figure 37 : Carte des sites de Bretagne Nord utilisés pour vérifier l'existence d'une relation entre surface de zostère naine et somme hivernale de bernaches comptées.

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 : $Surface\ de\ l'herbier\ (m^2) = 37.751 \times nombre\ de\ bernaches + 23934.382$; $F = 50$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.74$; (figure 38) et la moyenne du nombre de bernaches sur trois hivers (régression linéaire: $Surface\ de\ l'herbier\ (m^2) = 39.58 \times nombre\ de\ bernaches + 18193.06$; $F = 15.45$, $P = 0.017$, $R^2 = 0.74$).

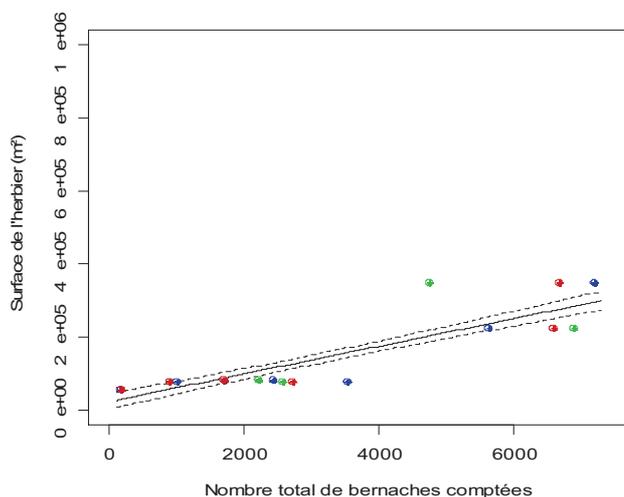


Figure 38 : Valeurs prédites (+/- se), pour sept sites de Bretagne Nord, de la surface de zostères en fonction de la somme hivernale de bernaches comptées chaque mois d'octobre à mars (vert = hiver 96-97, bleu = hiver 97-98, rouge = hiver 98-99).

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. Une autre explication possible à la différence d'équation entre les herbiers de Bretagne Nord et du Golfe du Morbihan est l'imprécision de l'estimation des surfaces en Bretagne Nord déjà signalée page 30. L'inventaire exhaustif des herbiers de *Zostera noltii*, en cours par le CEVA dans le cadre du REBENT Bretagne devrait permettre dans les mois qui viennent de recalculer cette équation.

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. Cependant, 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 ($F = 9.64$, $P = 0.007$, $R^2 = 0.37$; (figures 39 et 40).

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.***

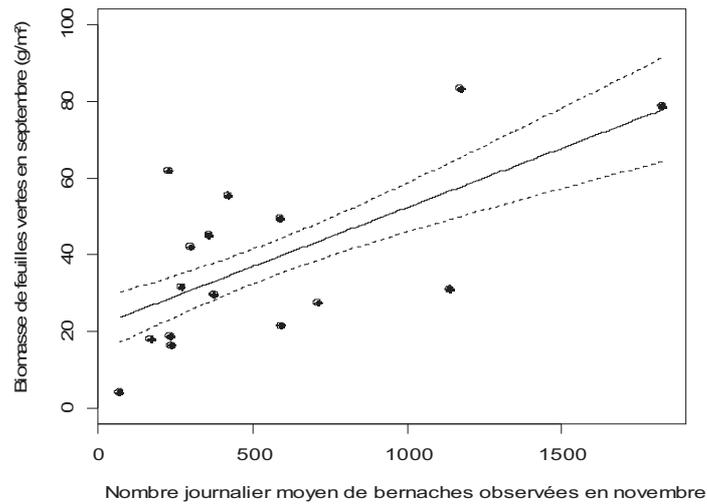


Figure 39 : Valeurs prédites (+/- se) de la biomasse de feuilles vertes en septembre en fonction du nombre de bernaches observées en novembre de la même année.

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.

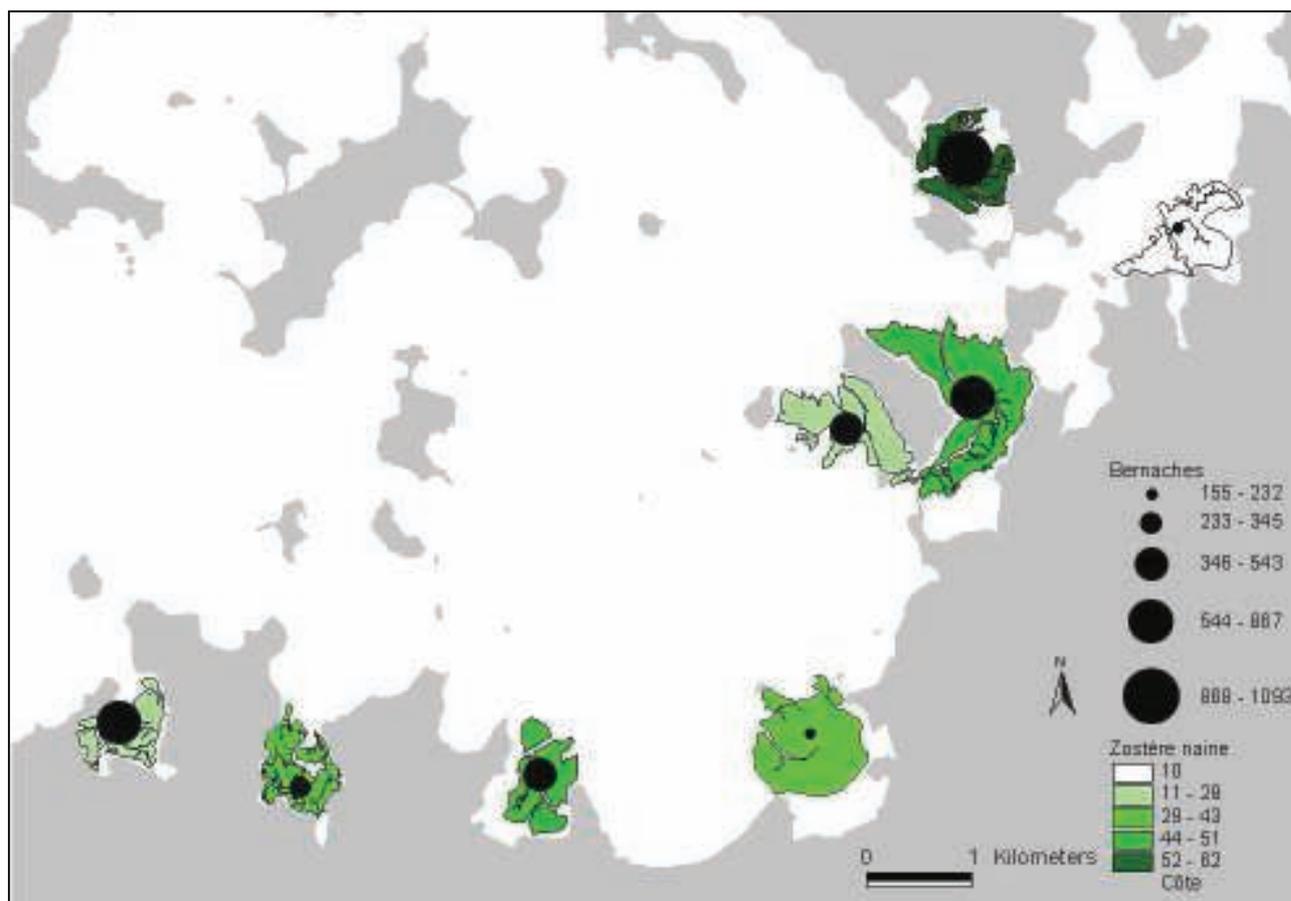


Figure 40: Moyenne du nombre journalier de bernaches observées en novembre et moyenne de la biomasse de feuilles vertes (g/m^2) en septembre.

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 ($r_s = 0.5$, $P = 0.013$; figure 41). Dans la mesure où il existe une forte corrélation entre les biomasses de rhizomes en septembre et en novembre ($r = 0.83$, $P < 0.001$, figure 42), 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 leurs besoins énergétiques (Desmonts et al., en préparation – cf. annexe).

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.

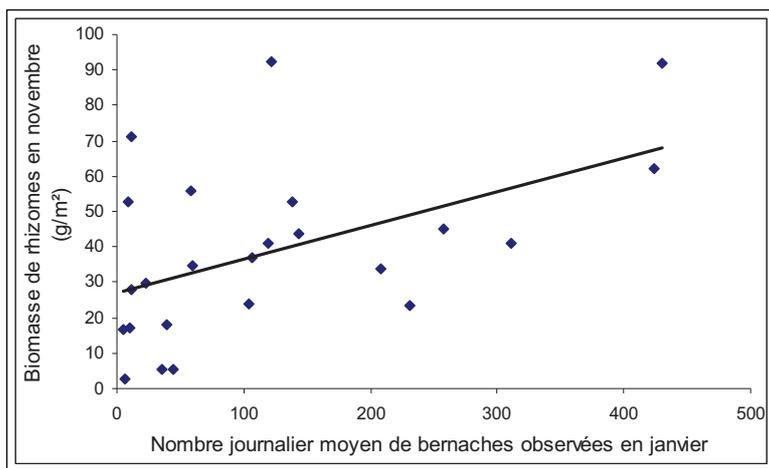


Figure 41 : Biomasse de rhizomes en novembre en fonction du nombre journalier moyen de bernaches observées le mois de janvier suivant.

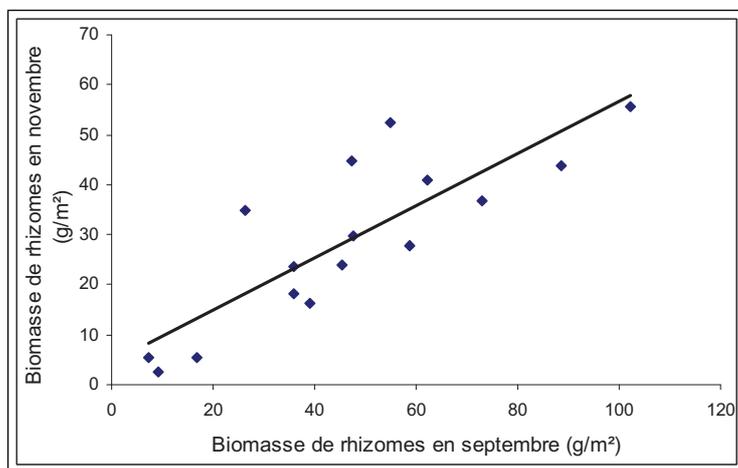


Figure 42 : Biomasse de rhizomes en novembre en fonction de la biomasse de rhizomes en septembre.

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 façon 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 (figure D10). 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 fortes activités humaines, 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.

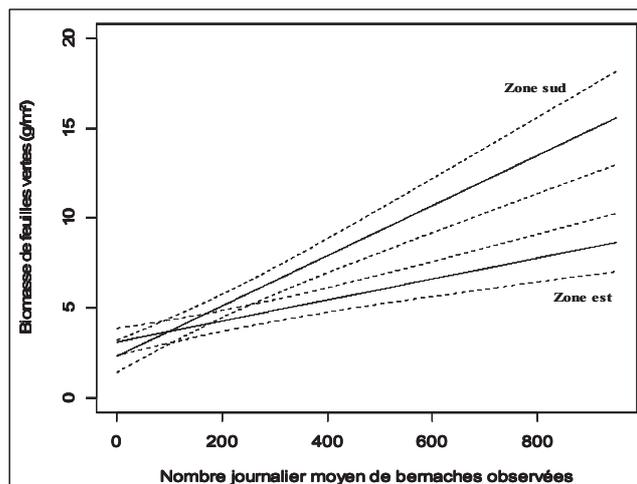


Figure 43 : Biomasse de feuilles vertes en fonction du nombre de bernaches observées dans la zone sud et dans la zone est.

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).

2. Applications 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, afin de définir un 'point 0' de début de suivi. : (1) les limites et la surface de l'herbier considéré, et (2) la biomasse de feuilles vertes et rhizomes,

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.

Evolution de la surface d'un herbier

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 allègement sur les plans financier et technique. La question reste ouverte sur l'utilisation de ces indices en remplacement ou en complément des protocoles DCE mis en place en 2007 (validés par Auby et Hily en septembre 2007) pour le suivi des herbiers de *Z. noltii*. Le nombre de sites suivis selon ce protocole *Z. noltii* étant très limité, l'application de l'indice « Bernache » pourrait augmenter l'étendue du diagnostic à d'autres secteurs.

Evolution de la biomasse de feuilles vertes en septembre

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.

3. Estimation technique et financière de la mise en œuvre de la méthode

Pour le suivi de la surface des herbiers, la méthode est très peu coûteuse si les comptages de bernaches à l'échelle nationale perdurent, ce que doit en principe être le cas. Il suffit chaque année de quelques heures de travail d'un technicien pour récupérer les données, et calculer les moyennes sur trois ans.

Pour le suivi des biomasses, 52 zones à suivre ont été identifiées. Si deux jours de suivi par zone sont nécessaires, cela correspond à 104 'hommes-jours' par an, soit à environ 728h. Dans la mesure où un technicien peut réaliser ce suivi, le coût annuel est d'environ 10 000 € HT par an. Il faut à cela ajouter les coûts de transport, et un investissement de départ pour acquérir des longues-vues (dont le nombre est à déterminer en fonction du nombre de personnes employées – coût d'une longue-vue environ 1100€ HT).

4. Conclusions

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 d'un herbier de zostères, en terme relatif par rapport aux autres herbiers, et donc **un outil de surveillance de changement du statut écologique, plutôt que d'état absolu.**

Références bibliographiques

- Auby, I.** (1991). Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. 162pp Thèse de l'Université de Bordeaux I, France.
- Auby, I. and Labourg, P. J.** (1996). Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. In the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research* **35**, 269-277.
- Bachelet, G., De Montaudouin, X., Auby, I., and Labourg, P. J.** (2000). Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 1495-1506.

- Bernard, N.** (2001). Inventaire cartographique, par télédétection aéroportée, des habitats marins du Golfe du Morbihan. 44pp. Télédétection et Biologie Marine / Institut Universitaire Européen de la Mer / DIREN Bretagne. Rapport de DESS.
- 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**, 75-87.
- Cottet, M., de Montaudouin, X., Blanchet, H., and Lebleu, P.** (2007). *Spartina anglica* eradication experiment and in situ monitoring assess structuring strength of habitat complexity on marine macrofauna at high tidal level. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **71**, 629-640.
- de Casabianca, M. L., Laugier, T., and Collart, D.** (1997a). Impact of shellfish farming eutrophication on benthic macrophyte communities in the Thau lagoon, France. *Aquaculture International* **5**, 301-314.
- de Casabianca, M. L., Laugier, T., and Marinho-Soriano, E.** (1997b). Seasonal changes of nutrients in water and sediment in a Mediterranean lagoon with shellfish farming activity (Thau Lagoon, France). *ICES Journal of Marine Science* **54**, 905-916.
- de Wit, R., Leibreich, J., Vernier, F., Delmas, F., Beuffe, H., Maison, P., Chossat, J. C., Laplace-Treytoure, C., Laplana, R., Clave, V., Torre, M., Auby, I., Trut, G., Maurer, D., and Capdeville, P.** (2005). Relationship between land-use in the agro-forestry system of les Landes, nitrogen loading to and risk of macro-algal blooming in the Bassin d'Arcachon coastal lagoon (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **62**, 453-465.
- Denis, P. and Mahéo, R.** (1983) Golfe du Morbihan: conséquences des concentrations du milieu en substances exogènes sur l'écosystème herbier de zostères. 76pp. Université de Rennes I / Station de Biologie Marine de Bailleron.
- Durant, D., Fritz, H., Blais S., and 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**, 220-231.
- Emlen, J.M.** (1966) The rule of time and energy in food preference. *American Naturalist*, **100**, 611-617.
- Emlen, J.M.** (1968) Optimal choice in animals. *American Naturalist*, **102**, 385-389.
- Fox, A. D., Bell D.V., and 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)**, 67-71.
- Fox, A. D.** (1996). *Zostera* exploitation by Brent Geese and Wigeon on the Exe Estuary, southern England. *Bird Study* **43**, 257-268.
- Fretwell, S.D., and Lucas, H.L.** (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16-36.
- Fritz, H., Durant, D., and Guillemain, M.** (2001) Shape and sources of variations of the functional response of wildfowl: an experiment with mallards, *Anas platyrhynchos*. *Oikos*, **93**, 488-496
- Goubin, C. and Loques, F.** (1991) Germinating *Zostera noltii* Hornemann found in the Etang de Diana, Corsica. *Aquatic Botany* **42**, 75-79.
- Guillemain, M.** (2000) *Le fonctionnement de canards des Marais de l'Ouest : compromis entre compétition et vigilance dans les stratégies d'alimentation individuelles*. Thèse, 257pages
- Harper, D.C.G.** (1982) Competitive foraging in mallards: 'ideal free' ducks. *Animal Behaviour*, **30**, 575-584.
- Hassel, M.P., and May, R.M.** (1974) Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology*, **43**, 567-594.

- Hily, C., Connan, S., and Raffin, C.** (1999) Atlas des herbiers de zostères de Bretagne: inventaire des sites, de la faune et de la flore. 229pp. Rapport de contrat DIREN Bretagne / UBO.
- Hily, C. and Bouteille, M.** (1999). Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes-rendus de l'Académie des sciences Série 3 Sciences de la vie* **322**, 1121-1131.
- Hily, C., Connan, S., Raffin, C., and Le Mercier, A.** (2000). Quantification of the grazing activity on seagrass epiphyton with a new methodological approach : first application in *Zostera marina* meadows. *Proceedings Fourth International Seagrass Biology Workshop, Biologia Marina Mediterranea* **7**, 223-226.
- Hily, C., Raffin, C., Brun, A., and den Hartog, C.** (2002). Spatio-temporal variability of wasting disease symptoms in eelgrass meadows of Brittany (France). *Aquatic Botany* **72**, 37-53.
- Hily, C., van Katwijk, M. M., and Den Hartog, C.** (2004). Seagrass distribution in Western Europe. In 'The world atlas of seagrasses: present status and future conservation'. (Eds. F. Short and E. Green.) pp. 38-47. (California University Press USA:
- Hily, C., Connan, S., Raffin, C., and Wyllie-Echeverria, S.** (2004). In vitro experimental assessment of the grazing pressure of two gastropods on *Zostera marina* L. epiphytic algae. *Aquatic Botany* **78**, 183-195.
- Isaksen, M. F. and Finster, K.** (1996). Sulphate reduction in the root zone of the seagrass *Zostera noltii* on the intertidal flats of a coastal lagoon (Arcachon, France). *Marine Ecology Progress Series* **137**, 187-194.
- Jacobs, R. P. W. M.** (1979). Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquatic Botany* **7**, 151-172.
- Jacobs, R. P. W. M., Den Hartog, C., Braster, B. F., and Carriere, F. C.** (1981). Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). *Aquat.Bot.* **10**, 241-259.
- Jonkers, H. M., van Bergeijk, S. A., and Van Gernerden, H.** (2000). Microbial production and consumption of dimethyl sulfide (DMS) in a sea grass (*Zostera noltii*)-dominated marine intertidal sediment ecosystem (Bassin d'Arcachon, France). *FEMS Microbiology Ecology* **31**, 163-172.
- Laugier, T.** (1998) Ecologie de Deux Phanérogames Marines Sympatriques - *Zostera marina* L. et *Z.Noltii* Hornem.-dans l'Etang de Thau (Hérault, France). 162pp. Thèse.
- Laugier, T., Rigollet, V., and De Casabianca, M. L.** (1999). Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquatic Botany* **63**, 51-69.
- Loques, F., Caye, G., and Meinesz, A.** (1988). Flowering and fruiting of *Zostera noltii* in Golfe Juan (French Mediterranean). *Aquatic Botany* **32**, 341-352.
- Loques, F., Caye, G., and Meinesz, A.** (1990). Germination in the marine phanerogam *Zostera noltii* Hornemann at Golfe Juan, French Mediterranean. *Aquatic Botany* **38**, 249-260.
- MacArthur, R.H., and Pianka, E.R.** (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603-609
- Mahéo, R. and 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**, 35-45.
- Mathers, R. G., Montgomery, W. I., and 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**, 147-152.

- Nacken, M. and Reise, K.** (2000). Effects of herbivorous birds on intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* **54**, 87-94.
- Percival, S. M., Sutherland, W. J., and 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**, 979-992.
- Percival, S. M. and Evans, P. R.** (1997). Brent Geese *Branta bernicla* and *Zostera*; factors affecting the exploitation of a seasonally declining food resource. *Ibis* **139**, 121-128.
- Percival, S. M., Sutherland, W. J., and Evans, P. R.** (1998). Intertidal habitat loss and wildfowl numbers: applications of a spatial depletion model. *Journal of Applied Ecology* **35**, 57-63.
- Plus, M., Deslous-Paoli, J. M., Auby, I., and Dagault, F.** (2001). Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **259**, 63-84.
- Plus, M., Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J. M., and Auby, I.** (2003). Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (*Zostera noltii* Hornem.): Application to the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Ecological Modelling* **161**, 213-238.
- Plus, M., Auby, I., Verlaque, M., and Levavasseur, G.** (2005). Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon. *Aquatic Botany* **81**, 157-173.
- Spaans, B., Blijleven, H., Popov, I.U., Rykhlikova, M.E., and Ebbinge, B.S.** (1998) Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* forego breeding when Arctic Foxes *Alopex lagopus* are present during nest initiation. *Ardea*, **86**, 11-20.
- Stephens, D.W., and Krebs, J.R.** (1986) *Foraging theory*, 247pp. Princeton university Press, Princeton, New Jersey.
- Summers, R.W.** (1986) Breeding production of dark-bellied brent geese *Branta bernicla bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study*, **33**, 105-108.
- Sutherland, W.J.** (1996) *From Individual behaviour to Population Ecology*, 213 pp. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Tubbs, C. R. and Tubbs, J. M.** (1983). The distribution of *Zostera* and its exploitation by wildfowl in the solent, Southern England. *Aquatic Botany* **15**, 223-239.
- Vermaat, J. E., Hootsmans, M. J. M., and Nienhuis, P. H.** (1987). Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* hornem., A perennial intertidal seagrass. *Aquatic Botany* **28**, 287-299.
- Welsh, D. T., Bourgues, S., de Wit, R., and Herbert, R. A.** (1996a). Seasonal variation in rates of heterotrophic nitrogen fixation (acetylene reduction) in *Zostera noltii* meadows and uncolonised sediments of the Bassin d'Arcachon, south-west France. *Hydrobiologia* **329**, 161-174.
- Welsh, D. T., Bourgues, S., de Wit, R., and Herbert, R. A.** (1996b). Seasonal variations in nitrogen-fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*: Nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria. *Marine Biology* **125**, 619-628.
- Welsh, D. T., Bourgues, S., de Wit, R., Auby, I., and Auby, I.** (1997). Effect of plant photosynthesis, carbon sources and ammonium availability on nitrogen fixation rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*. *Aquatic Microbial Ecology* **12**, 285-290.
- Welsh, D. T., Bartoli, M., Nizzoli, D., Castaldelli, G., Riou, S. A., and Viaroli, P.** (2000). Denitrification, nitrogen fixation, community primary productivity and inorganic-N and oxygen fluxes in an intertidal *Zostera noltii* meadow. *Marine Ecology Progress Series* **208**, 65-77.

ANNEXE : TEXTES DES PUBLICATIONS

Publications scientifiques prévues

- 6 manuscrits prévus
- 2 sont soumis (texte en annexe)
- 1 à soumettre (dernière relecture – texte en annexe)
- 1 en cours d'écriture
- 2 à écrire

Running head: *Food protection and geese distribution*

Marine meadows maintain Brent geese despite an increase in human activities: a 30-year monitoring 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; 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 - Influence of human activities on wintering birds can be dramatic if preventing them from getting enough food resources, through disturbance or by altering resources. Most studies have focused on disturbance, but if effects on food resources (for example fragmentation, destruction) are not simultaneously taken into account, conclusions can be misleading. We analysed 30 years (1970-2000) of abundance and distribution of wintering Brent geese (*Branta bernicla*) in a major French wintering site that experienced a considerable increase in human activities on the foreshore. We performed mixed-effects models and showed that the surface areas of two *Zostera* species, *Z. noltii* and *Z. marina* (mostly subtidal), influenced the distribution of the grazing pressure (i.e. number of goose-days). Grazing pressure increased significantly where the most accessible food resource, *Z. noltii*, was protected (no human access), despite these places being the closest to those of maximum human presence. So we concluded that direct disturbance might not have been the major cause of changes in grazing pressure distribution, but rather the effects of human activities on food resources. 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. More specifically, our results advocate for taking into account the subtidal *Z. marina* for Brent geese resources protection design.

Key Words: *Branta bernicla*; disturbance; refuge design; shellfishing activities; spatial distribution; wintering; *Zostera* spp

Increasing human population density has led to increasing pressure on natural habitats and species, and when animals are specialised in a given type of resource, habitat or food, human activities may have dramatic effects (Dolman and Sutherland 1995; Rodriguez-Prieto and Fernandez-Juricic 2005). In birds, most studies have focused on direct disturbance effects of human activities. These direct disturbance effects are also those usually advocated for refuge design. Nevertheless, as pointed out in several recent works, changes in resource abundance and quality have to be investigated before drawing definitive conclusions about direct human-induced disturbance effects on the abundance of birds and changes in their distribution. Therefore, the few existing long term studies of bird populations should help to understand the complex interactions between human activities development and the changes in bird ecology.

The dark-bellied Brent goose (*Branta bernicla bernicla*) traditionally utilises eelgrasses *Zostera marina* and *Zostera noltii* during wintering (Ganter 2000). Throughout Europe, habitats hosting beds of *Zostera spp* are of high conservation value (Water Framework Directive 2000/60/EC, Habitats Directive 92/43/EEC). These habitats are facing severe threats and *Zostera spp* have undergone major crashes. Climate change or changes in water quality or human activities have the potential to modify distribution and abundance of *Zostera spp* thus the primary food resource for Brent geese. For several species of wintering or staging waterbirds the extensive modification of coastal ecosystems by developing human activities has led to critical habitat loss. The mechanical destruction of intertidal areas due to human activities such as shellfish farming or shell harvesting may have a greater effect on eelgrass beds (via habitat destruction/fragmentation) than direct disturbance of Brent geese.

Brent geese wintering in France represent over a third of the world population . The Gulf of Morbihan (NW of France) is one of the four major French wintering sites for the species (Mahéo1976; Gillier and Mahéo1998), though between 1970 and 2000 its population has fluctuated. This time period also corresponds with two major increases in human activities on the shoreline: shellfish farming and clam harvesting. Shellfish farming relied on the native European flat oyster (*Ostrea edulis*), until it was decimated by a parasite (*Marteilia refringens*) in 1972. In the mid-seventies the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) was introduced and in 1980, the manila clam (*Ruditapes philippinarum*) was introduced for shellfish farming. The local conditions were so favourable for this species that a natural deposit appeared and was recorded in 1991 . Since then, professional manila clam harvesting has thrived on the mudflats. The rise of human activities on the foreshore, where Brent geese primarily get their food, generated societal concerns around the potential conflicts between human activities and conservation requirements. As a response to this concern, places of *Z. noltii* protection, i.e. without human activities, have been designated, as a strategy for conserving these fragile systems.

As acquiring food is essential for wintering Brent geese, we expected a close association between spatial distributions of Brent geese and of *Zostera spp*, as documented in the north east of England . In this paper, we tested whether changes in Brent geese spatial distribution were mainly driven by changes in *Zostera spp* abundances and distributions, or caused by the increase in human activities. We thus first expected to explain the winter spatial distribution of goose-days, i.e. grazing pressure, 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 the geese. The two main activities that increased during our 30-year study period, shellfish farming and clam harvesting, could also have modified

Zostera spp abundances and distributions, and thus indirectly the relationship between Brent geese and *Zostera spp*. As the changes in human activities were fairly sudden, we thus decided to define two periods of 15 years between which the Brent geese - *Zostera spp* relationship may have changed: the first with low shellfish farming activity and no clam harvesting, and the second with much higher shellfish farming activity and developed clam harvesting. We expected goose-days to increase with increasing *Zostera spp* areas for a given winter, and that possible human-induced changes in *Zostera spp* beds between periods would lead to changes in the relationship between goose-days and *Zostera spp* bed areas. We also investigated whether the protection of some *Z. noltii* beds during the second period influenced Brent geese distribution through a better preservation of their resources, expecting goose-days to increase more where there was some *Z. noltii* protection than where there was not. If direct human disturbance was the key determinant in the changes in Brent geese distribution, then goose-days changes between periods would only be related to changes in human activities, irrespective of changes in *Zostera spp*.

METHODS

Study site and data collection

The Gulf of Morbihan (South Brittany, France; 47°34'N, 2°45'W; Fig. 1) is an almost fully enclosed sea area of 11,500 ha, connected with the Atlantic ocean by a narrow channel (Mahéo1976). 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*). *Z. noltii* occurs higher on the foreshore and is thus exposed during each

low tide. The majority of feeding time by Brent geese is on the beds of *Z. noltii*, and less on *Z. marina* as it is less accessible. *Zostera spp* beds were mapped at 10 year intervals four times between the years 1970 and 2000, by ground survey. The intertidal annual ecotype of *Z. marina* also occurs in the gulf, but is less abundant than the perennial one. The two ecotypes were mapped together.

Monthly counts of Brent geese were carried out in 29 winters from October to March continuously from the winter of 1970-1971 to 1999-2000.

Maps of shellfishing activities were available (shellfish farming concessions and places with clam harvesting).

Analysis

The study area was divided into 12 census zones, based on Brent geese movements during a tidal cycle (Fig. 1). We expressed usage as 'goose-days' per month by multiplying the number of geese counted once a month by the number of days in the month. As there were missing data, for each census zone we retained only the winters for which there were counts in at least three of the six months (October to March), and used mean monthly goose-days per winter. As inter-annual variation in *Zostera spp* bed extent is minimal, we surveyed the beds in years 1970 to 1973, 1977 to 1983, 1989 to 1992 and 1997 to 2000. We used count data from those years to examine the relationship between *Zostera* availability and Brent goose distribution. Data from 1970 to 1983 constituted the first period and those from 1989 to 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 = 4 by 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 ($n = 4$) and the census zones where there was some *Z. noltii* protection ($n = 3$, corresponding to three out four 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 analysis

We modelled the mean number of monthly goose-days per winter per census zone ($n = 127$ with 58 values for the first period and 69 for the second) using negative binomial mixed-effects models. The census zone was included in the model as a random effect to account for repeated measures, and the areas of each eelgrass species (covariate) and the period (factor) were included as fixed effects. We used the `glmmPQL` function in the MASS package (Venables and 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 a change in the number of goose-days between the two periods we performed a two-sided Mann-Whitney test. We also tested for differences in total areas of each *Zostera* species between the two periods, using a paired sample *t*-test with each *Zostera spp* bed as a sample unit. The null hypothesis was that the mean area difference did not differ significantly from zero.

Changes in the spatial distributions of grazing pressure and *Zostera spp* inside the gulf between periods were tested by calculating the ratios between the two periods of the number of goose-days, of *Z. noltii* areas and of *Z. marina* areas for each census zone. We then performed single variable goodness-of-fit tests on the ratios expressed as percentages. The null hypothesis was that the ratios did not differ significantly from each other.

The relationship between changes in grazing pressure in each census zone and changes in *Zostera spp* areas was tested using Spearman's rank correlation tests (one for each *Zostera* species). We also tested whether changes in *Z. noltii* areas were correlated with changes in *Z. marina* areas.

The effect of *Z. noltii* protection was assessed by testing first if *Z. noltii* area changed more between the census zones where it was partially protected and those where it was not protected at all, and second whether goose-days increased more in the census zones with partial protection than in those without. We performed a one-sided Mann-Whitney test on the differences in numbers of goose-days.

To further assess whether resource protection modified the relationship between goose-days and *Zostera spp* areas, we ran the mixed-effects model without the 3 census zones with *Z. noltii* protection for the second period (n = 109 with 58 values for the first period and 51 for the second). We also tested whether changes in grazing pressure followed changes in *Zostera spp* for the census zone without *Z. noltii* protection, using Spearman's rank correlation test for each *Zostera* species.

We performed Spearman's rank correlation between the proportion of the census zone covered by shellfish farming concessions and the differences in mean area for both *Z. noltii* and *Z. marina*, to test whether changes in *Zostera spp* areas could be related to shellfish

farming. Differences in eelgrass areas were compared between zones without and with clam harvesting ($n = 4$ and $n = 8$ respectively), using a one-sided Mann-Whitney test, to test for an effect of clam harvesting on *Zostera spp.*

RESULTS

RELATIONSHIP BETWEEN BRENT GEESE AND ZOSTERA SPP DISTRIBUTIONS AND CHANGES BETWEEN THE TWO PERIODS

From 1970 to 2000, there was a significant positive relationship between grazing pressure (i.e. number of goose-days) and areas of both *Z. noltii* and *Z. marina* (Table 1). The period also had a significant effect, through the interaction with the area of *Z. noltii*. The relationship between the number of goose-days and *Z. noltii* was stronger during the second period, meaning that for a same increase in area of *Z. noltii*, the grazing pressure increased more in the second period than in the first one.

There was no significant difference in the grazing pressure on the whole study site between the two periods ($W = 12$, $P = 0.088$; mean monthly goose-days per winter: $220,524 \pm SE 33,684$ for the first period and $310,032 \pm SE 30,982$ for the second period). Consistently, we found no significant differences in eelgrass areas over the whole gulf between the two periods: for *Z. noltii* ($t = -1.331$, $df = 11$, $P = 0.210$; 1,237 ha in the first period and 1,054 ha in the second) and for *Z. marina* ($t = -0.993$, $df = 11$, $P = 0.342$; 799 ha in the first period and 559 ha in the second).

The spatial distribution of grazing pressure and food resources differed significantly between the two periods: for goose-days ($\chi^2 = 853.364$, $df = 9$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$; Fig. 1), for *Z. noltii* areas ($\chi^2 = 229.849$, $df = 11$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$) and for *Z. marina* areas ($\chi^2 = 546.476$, $df = 11$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$; Fig. 2).

We found no significant correlation between the differences in numbers of goose-days and the differences in *Zostera spp* areas per census zone (for *Z. noltii*: $r_s = 0.321$, $P = 0.358$; for *Z. marina*: $r_s = -0.350$, $P = 0.322$). Changes in *Z. noltii* areas did not follow changes in *Z. marina* areas ($r_s = 0.465$, $P = 0.127$).

EFFECTS OF Z. NOLTII PROTECTION AND LINKS BETWEEN CHANGES IN ZOSTERA SPP AND HUMAN ACTIVITIES

During the second period we found that numbers of goose-days increased significantly more in the census zones where parts of *Z. noltii* beds were protected ($n = 3$) than in those without protection ($n = 7$; $W = 0$, $P = 0.008$; Fig. 3). However, there was no difference in the changes in *Z. noltii* areas between the census zones with and without protection ($W = 16$, $P = 0.727$).

When excluding the census zones with *Z. noltii* protection from our model, the relationship between the number of goose-days and areas of *Zostera spp* did not differ between the two periods (Table 2). This model also indicated that the relationship was the same with *Z. noltii* and *Z. marina* (no significant difference in slopes). Between the two periods, the changes in numbers of goose-days on the census zones without *Z. noltii* protection were not correlated with the changes in *Z. noltii* areas ($r_s = 0.607$, $P = 0.167$), but were positively correlated with the changes in *Z. marina* areas ($r_s = 0.815$, $P = 0.034$).

There was no correlation between the percentage cover of shellfish farming concessions per census zone and the differences in *Zostera spp* areas between the two periods, neither for *Z. noltii* ($r_s = 0.232$, $P = 0.464$) nor for *Z. marina* ($r_s = 0.184$, $P = 0.558$). The presence of clam harvesting was not significantly related to a more important decrease in eelgrasses areas between the two periods for *Z. noltii* ($W = 22$, $P = 0.184$). However, *Z. marina* areas

decreased more in the census zones with clam harvesting than in those without ($W = 31, P = 0.007$; Fig. 4).

DISCUSSION

RELATIONSHIP BETWEEN BRENT GEESE AND ZOSTERA SPP

As we expected, areas of food resources have a significant effect in determining the spatial distribution of grazing pressure by wintering Brent geese (i.e. number of goose-days). These results are in accordance with results found in California for staging black brant (*Branta bernicla nigricans*) and in England for wintering Brent geese. 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 (with and without the census zones with *Z. noltii* protection) showed that the number of goose-days increased with increasing areas of both *Z. noltii* and *Z. marina*. Moreover, when considering the differences between the two periods on the census zones without *Z. noltii* protection (i.e. without any modification in the relationship between goose-days and *Zostera spp* areas) we found that changes in numbers of goose-days were positively correlated with changes in *Z. marina* areas but not with those in *Z. noltii*. As the intertidal form of *Z. marina* was almost absent from the vegetation surveys in the second period, most of the relationship might be due to the perennial subtidal 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 and 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 . 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 (Clausen2000). 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*.

EFFECT OF Z. NOLTII PROTECTION

When taking into account the census zones with partial *Z. noltii* protection, we found two interesting results. First, the relationship between goose-days and *Z. noltii* areas was stronger after the designation of protected areas in the second period. Second, the number of goose-days increased significantly more in the census zones with *Z. noltii* protection than in those without, despite the formers also being those where *Z. marina* areas decreased the most (two-sided Mann-Whitney test: $W = 27, P = 0.016$). So in this case, resource protection played an important role in determining Brent geese distribution. This can be for two major reasons: reduced disturbance and a more abundant and/or better quality food resource. The three census zones with partial *Z. noltii* protection belonged to the four zones where clam harvesting occurred, leading to a dramatic increase in human presence on the unprotected foreshore parts. Moreover, there was no correlation between changes in goose-days and percentage cover of shellfish farming concessions ($r_s = 0.043, P = 0.905$) and no difference in changes in goose-days without and with clam harvesting (one-sided Mann-Whitney test: $W = 6, P = 0.914$). Therefore, although the disturbance hypothesis could not be strictly ruled out, we can assume that the major cause of the increase in grazing pressure was a change in food

resource. In absence of changes in area, the protection may have allowed an increase in *Z. noltii* biomass, i.e. both shoot density and leaf length (Auby and Labourg1996) and thus increased the attractiveness of the sites to foraging Brent geese. Indeed, trampling by people and clam harvesting can have negative effects on *Zostera spp* beds by decreasing or stopping their increase in biomass . However, more specific data are needed to verify this hypothesis.

Combined, these results highlight the importance of both the potential disturbing aspect of human activities and the potential effects due to exploitation of shorebird food resources as has been shown to affect shorebird populations elsewhere . However, even if not exploiting them directly, the influence human activities can have on Brent goose food resources and consequently on Brent goose populations might be considerable.

LINKS BETWEEN CHANGES IN RESOURCES AND HUMAN ACTIVITIES

We looked for links between human activities and changes in *Zostera spp* areas. On the census zones where clam harvesting occurred, areas of *Z. noltii* did not decrease significantly more than in areas without clam harvesting (possibly thanks to the protection of *Z. noltii* in three out of these four zones), but areas of *Z. marina* did. For *Z. noltii*, even if not obvious at the area level, there could have been an effect of clam harvesting on biomass. This underlines again the importance of taking the biomass into account.

For these 30 years we do not have any data on eelgrasses biomass, but we have information on their fragmentation as we have the number of beds per census zone. Indeed, in medium- or long-term an increase in *Zostera* beds fragmentation can lead to a decrease in biomass and/or area. At a larger scale, the number of beds did not decrease between the two periods whereas areas of both species tended to decrease. So for the two species fragmentation tended to increase. At the census zone scale we found a positive correlation

between the increase in the number of *Z. noltii* beds and the proportion of shellfish farming concessions per census zone ($r_s = 0.711$, $P = 0.012$; Fig. 5). Because differences in areas and in numbers of beds are not significantly correlated ($r_s = 0.374$, $P = 0.227$), we are confident that this increase in bed numbers corresponds to an increase in fragmentation. As shellfish farming concessions co-occur on the intertidal zone with *Z. noltii*, it is likely that the increase in fragmentation is linked to the increase in activity of shellfish farmers on their concessions.

Although correlative, these results suggest that both shellfish farming and clam harvesting have had an effect on Brent geese food resources: the former on *Z. noltii* fragmentation and the latter on *Z. marina* areas.

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. for light-bellied Brent geese (*Branta bernicla hrota*) in a more northern part of Europe between 1980 and 1994, and by Rowcliffe et al. 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), occurring directly at Brent geese foraging places, do not seem to have any direct disturbance-induced influence on their distribution. However, human activities clearly seem to affect the characteristics of the food resources, either by reducing *Zostera spp* density or by increasing bed fragmentation, possibly leading to a medium- or long-term decrease in available biomass. Both theoretical models and empirical evidence indicate that winter habitat loss could have dramatic consequences on bird populations. Therefore, our results raise 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* is 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*. This could lead to design of smaller protection areas than when considering only *Z. noltii*.

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 is 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-Quénech'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. Rivalan, M. Poisbleau and M. Valeix for their comments on an earlier draft 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.

LITERATURE CITED

- Alexandre, A., R. Santos, and E. Serrão. 2005. Effects of clam harvesting on sexual reproduction of the seagrass *Zostera noltii*. Marine Ecology Progress Series 298:115-122.
- Atkinson, P. W., N. A. Clark, S. G. Dodd, and D. Moss. 2005. Changes in fisheries practices and Oystercatcher survival, recruitment and body mass in a marginal Coojle fishery. Ardea 93:199-212.
- Atkinson, P. W., N. A. Clark, M. C. Bell, P. J. Dare, J. A. Clark, and P. L. Ireland. 2003. Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. Biological Conservation 114:127-141.
- Auby, I., and P. J. Labourg. 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. In the Bay of Arcachon (France). Journal of Sea Research 35:269-277.
- Bachelet, G., J. Boucher, J. Daguzan, M. Glémarec, J. Guillou, M. Le Pennec, J. Mazurié, and S. Claude. 1993. La prolifération de la palourde japonaise et le déterminisme du recrutement. Equinoxe 46:4-11.
- Blumstein, D. T., E. Fernandez-Juricic, P. A. Zollner, and S. C. Garity. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. Journal of Applied Ecology 42:943-953.
- Burton, N. H. K., M. M. Rehfisch, N. A. Clark, and S. G. Dodd. 2006. Impacts of sudden winter habitat loss on the body condition and survival of redshank *Tringa totanus*. Journal of Applied Ecology 43:464-473.
- Cabaço, S., A. Alexandre, and R. Santos. 2005. Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. Marine Ecology Progress Series 298:123-129.
- Carney, K. M., and W. J. Sydeman. 1999. A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. Waterbirds 22:68-79.
- Clausen, P. 2000. Modelling water level influence on habitat choice and food availability for *Zostera* feeding brent geese in non-tidal areas. Wildlife Biology 6:75-87.

- Clausen, P., J. Madsen, S. M. Percival, D. O'Connor, and G. Q. A. Anderson. 1998. Population development and changes in winter site use by the Svalbard light-bellied brent goose, *Branta bernicla hrota* 1980-1994. *Biological Conservation* 84:157-165.
- Dolman, P., and W. J. Sutherland. 1995. The reponse of bird populations to habitat loss. *Ibis* 137:38-46.
- Durant, D., H. Fritz, S. Blais, and P. Duncan. 2003. The functional response in three species of herbivorous Anatidae: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology* 72:220-231.
- Ebbinge, B. S., C. Berrevoets, P. Clausen, B. Ganter, K. Guenther, K. Koffijberg, R. Mahéo, J. M. Rowcliffe, A. K. M. St Joseph, P. Südbeck, and E. E. Syroechkovski Jr. 1999. Dark-bellied Brent Goose *Branta bernicla bernicla*. Pages 284-297 in *Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution* (J. Madsen, G. Cracknell, and A. D. Fox, Eds.). Wetlands International National Environmental Research Institute, Rønde, Wageningen.
- Fernandez-Juricic, E., M. P. Venier, D. Renison, and D. T. Blumstein. 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* 125:225-235.
- Fox, A. D., and J. Madsen. 1997. Behavioural and distributional effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe : implications for refuge design. *Journal of Applied Ecology* 34:1-13.
- Ganter, B. 2000. Seagrass (*Zostera* spp.) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgoland Marine Research* 54:63-70.
- Gill, J. A., K. Norris, and W. J. Sutherland. 2001a. The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits *Limosa limosa*. *Journal of Applied Ecology* 38:846-856.
- Gill, J. A., K. Norris, and W. J. Sutherland. 2001b. Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation* 97:265-268.
- Gillier, J.-M., and R. Mahéo. 1998. La Bernache cravant à ventre sombre *Branta b. bernicla* en France. Exemple de la saison 1995-1996. *Ornithos* 5:54-60.

Goss-Custard, J. D., R. T. Clarke, K. B. Briggs, B. J. Ens, K.-M. Exo, C. Smit, A. J. Beintema, R. W. G.

Caldow, D. C. Catt, N. A. Clark, S. E. A. Le V.dit Durell, M. P. Harris, J. B. Hulscher, P. L. Meininger, and N. Picozzi. 1995a. Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. 1.

Estimating model parameters . *Journal of Applied Ecology* 32:320-336.

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

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

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

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

Madsen, J., and A. D. Fox. 1995. Impacts of hunting disturbance on waterbirds -- a review . *Wildlife Biology* 1:193-207.

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

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

Norris, K., Bannister, and 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* 35:75-85.

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

- Percival, S. M., W. J. Sutherland, and P. R. Evans. 1996. A spatial depletion model of the responses of grazing wildfowl to the availability of intertidal vegetation. *Journal of Applied Ecology* 33:979-992.
- Percival, S. M., W. J. Sutherland, and P. R. Evans. 1998. Intertidal habitat loss and wildfowl numbers: applications of a spatial depletion model. *Journal of Applied Ecology* 35:57-63.
- Phillips, R. C., and C. P. McRoy. 1980. *Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective*. Garland STPM, New York.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. (2.1.0). 2003. R Foundation for Statistical Computing. (GENERIC)
Ref Type: Computer Program
- Rodriguez-Prieto, I., and E. Fernandez-Juricic. 2005. Effects of direct human disturbance on the endemic Iberian frog *Rana iberica* at individual and population levels. *Biological Conservation* 123:1-9.
- Rowcliffe, J. M., W. J. Sutherland, and A. R. Watkinson. 1999. The functional and aggregative responses of a herbivore: underlying mechanisms and the spatial implications for plant depletion. *Journal of Animal Ecology* 68:853-868.
- Schekkerman, H., P. L. Meininger, and P. M. Meire. 1994. Changes in the waterbird populations of the Oosterschelde (SW Netherlands) as a result of large-scale coastal engineering works. *Hydrobiologia* 282/283:509-524.
- Short, F. T., B. W. Ibelings, and C. Den Hartog. 1988. Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. *Aquatic Botany* 30:295-304.
- Stillman, R. A., J. D. Goss-Custard, A. D. West, S. E. A. L. Durell, S. McGrorty, R. W. G. Caldow, K. J. Norris, I. G. Johnstone, B. J. Ens, J. Van Der Meer, and P. Triplet. 2001. Predicting shorebird mortality and population size under different regimes of shellfishery management. *Journal of Applied Ecology* 38:857-868.
- Tubbs, C. R., and J. M. Tubbs. 1983. The distribution of *Zostera* and its exploitation by wildfowl in the solent, Southern England. *Aquatic Botany* 15:223-239.

Evaluation de l'état écologique des milieux côtiers et des effets anthropiques associés : mise en place d'une méthode basée sur les relations bernaches – zostères dans le Golfe du Morbihan

Venables, W. N., and B. D. Ripley. 2002. Modern applied statistics with S, fourth ed. Springer Verlag, New York.

CAPTIONS

TABLE 1: Results of a mixed-effects model on goose-days with census zone as a random variable and the area of *Zostera noltii* (zn), *Zostera marina* (zm) and period as fixed effects

TABLE 2: Results of a mixed-effects model on goose-days with census zone as a random variable and the area of *Zostera noltii* (zn) and *Zostera marina* (zm) as fixed effects; census zones with zn protection have been excluded from the analysis

FIG. 1: The Gulf of Morbihan with the 12 census zones and distribution maps of the mean monthly goose-days per winter for: (a) the first period and (b) the second period. Each pattern corresponds to a census zone and black circles increase with the number of goose-days.

FIG. 2: Differences between the two periods in mean area of each eelgrass species per census zone.

FIG. 3: Differences in mean number of goose-days per census zone between the two periods without and with *Z. noltii* protection (mean \pm SE). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

FIG. 4: Differences in eelgrass area per zone between the two periods without and with clam harvesting (mean area \pm SE). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

FIG. 5: Differences in *Z. noltii* number of beds per census zone between the two periods in relation to the percentage cover by shellfish farming concessions.

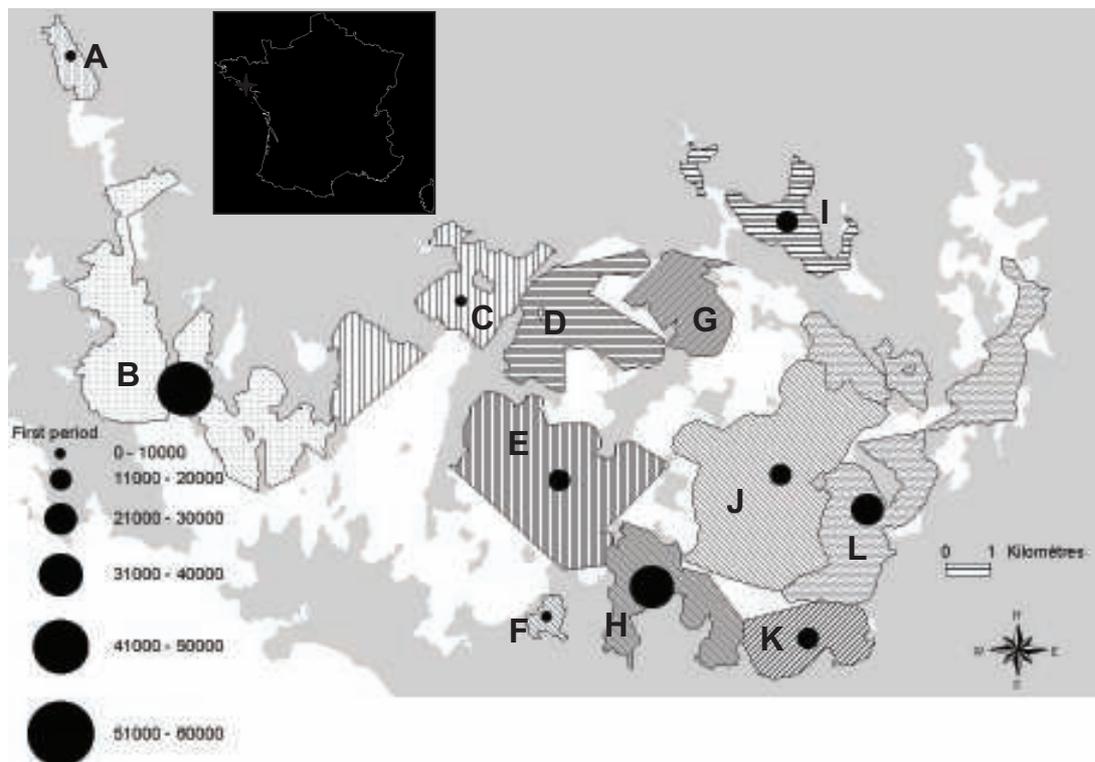
TABLE 1

	Value	SE	df	t-value	p-value
Intercept	8.364	0.424	111	19.7	0.000
zn	0.004	0.002	111	2.4	0.016
zm	0.003	0.001	111	2.7	0.007
period	0.024	0.233	111	0.1	0.917
zn*period	0.003	0.002	111	2.0	0.043

TABLE 2

	Value	SE	df	t-value	p-value
Intercept	8.330	0.392	95	21.3	0.000
zn	0.004	0.002	95	2.6	0.016
zm	0.005	0.001	95	3.5	0.001

FIG. 1



(a)

(b)

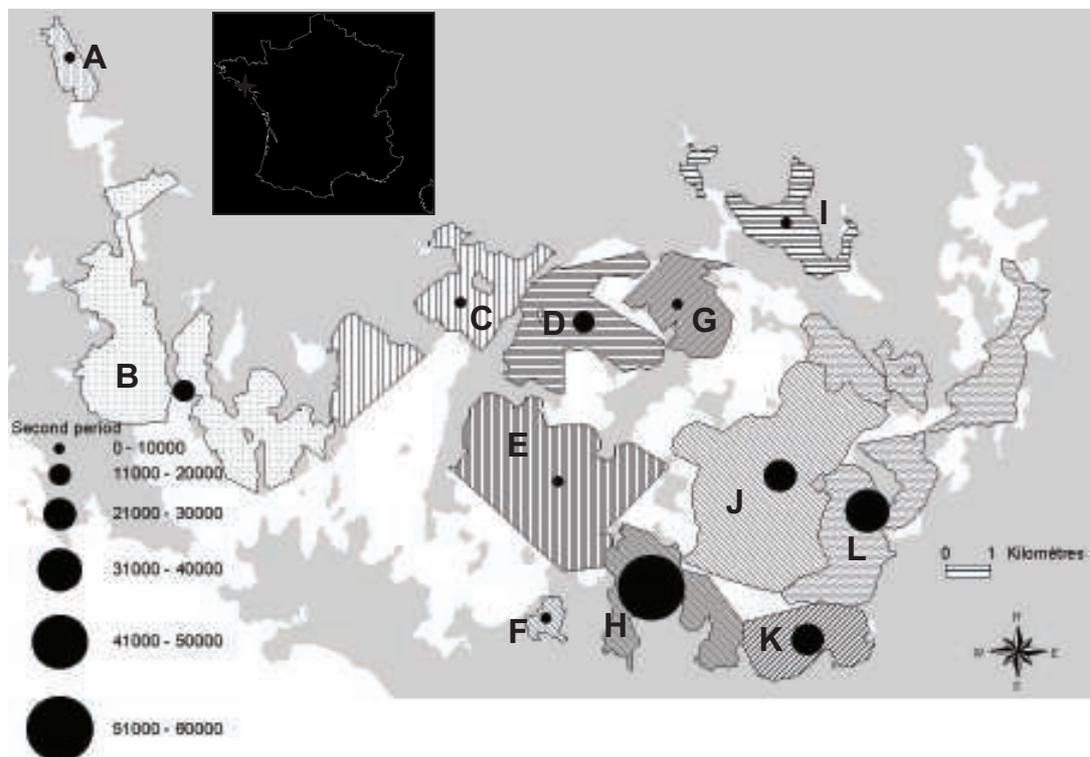


FIG. 2

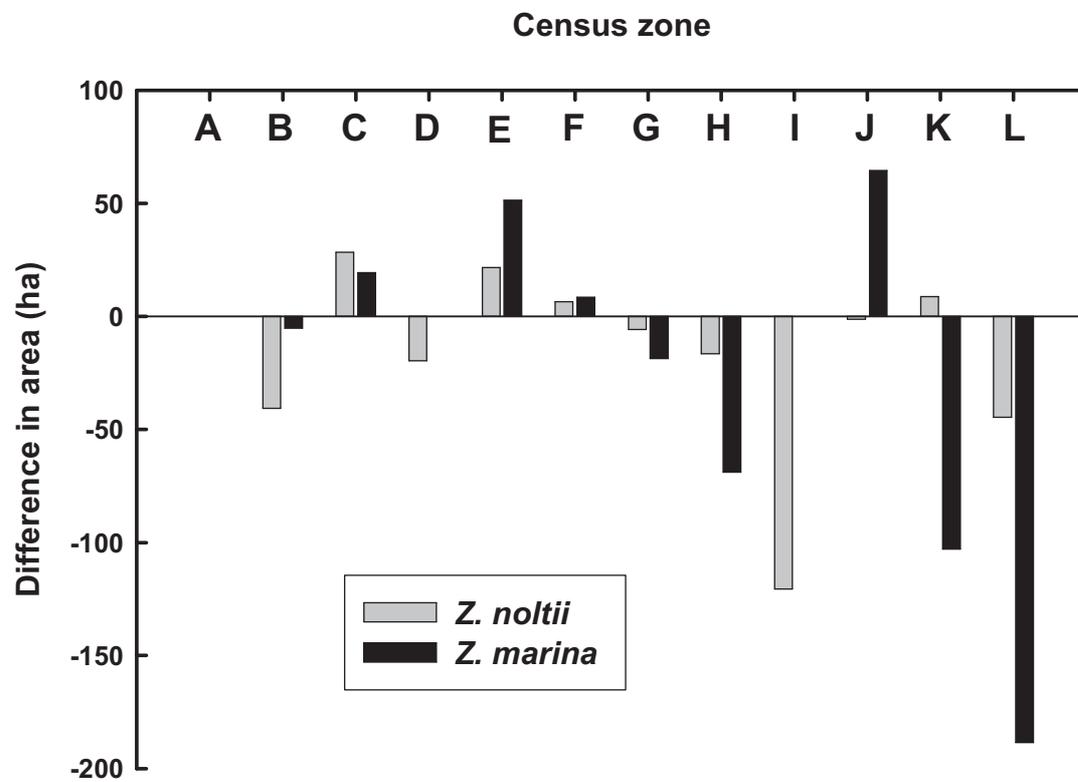


FIG. 3

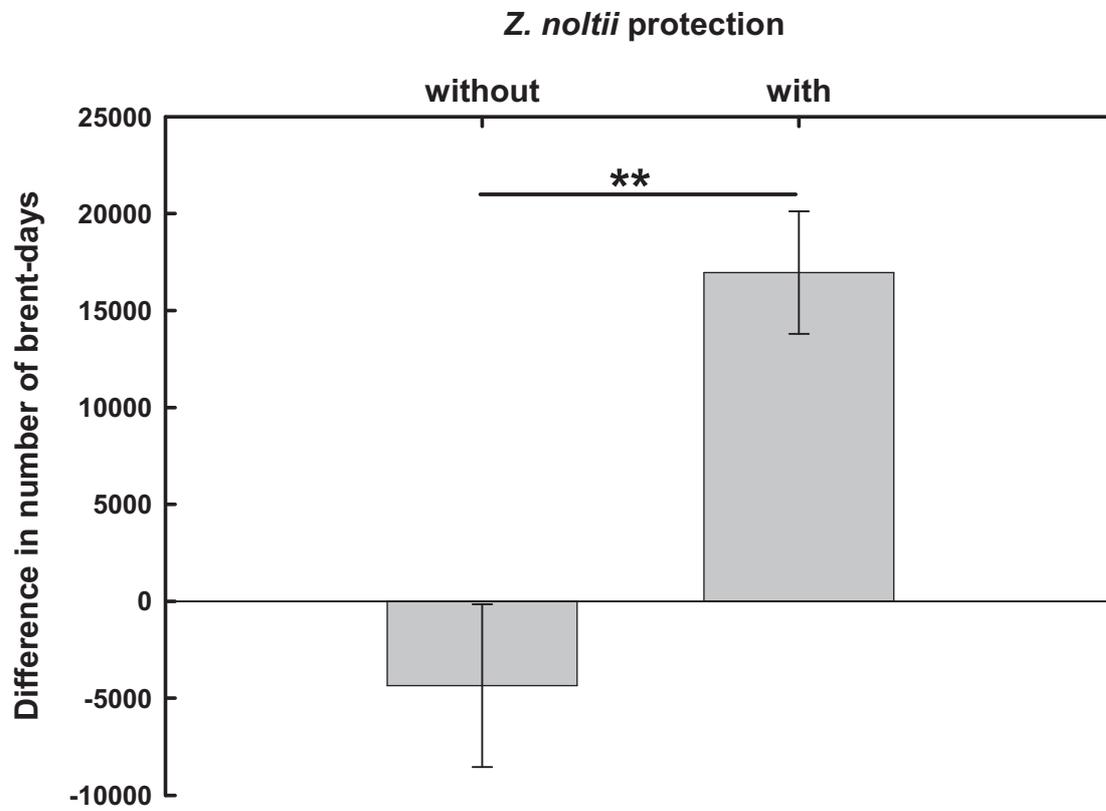


FIG. 4

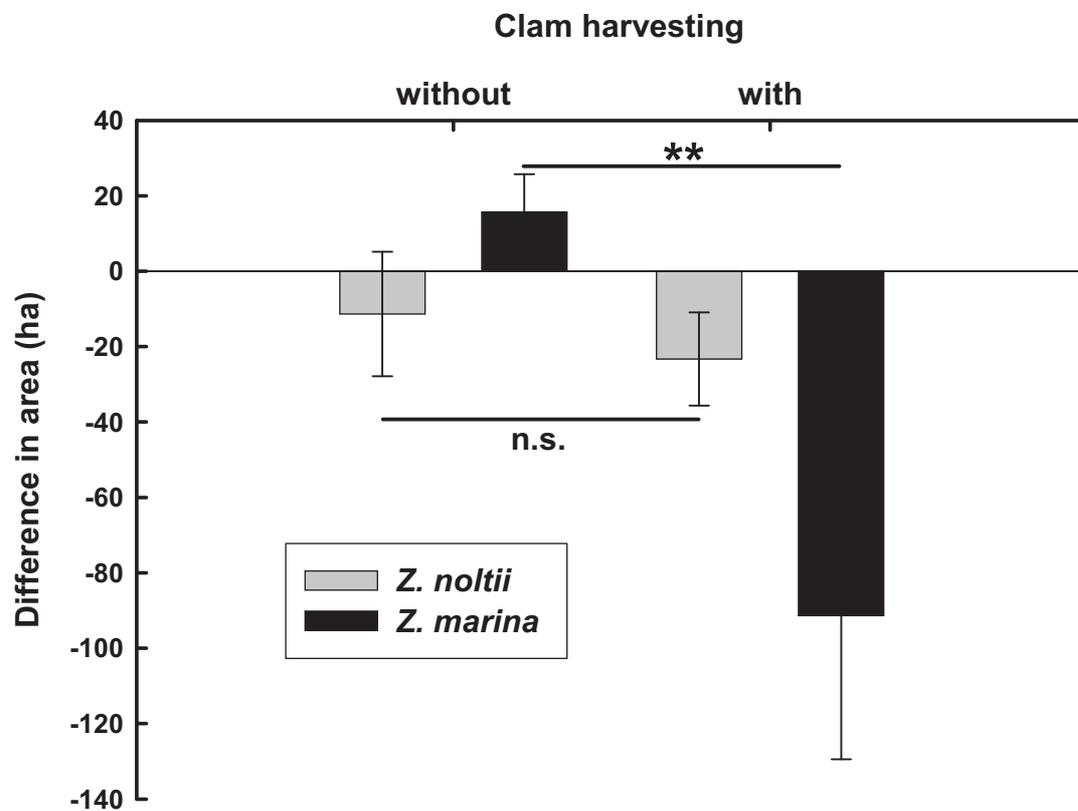
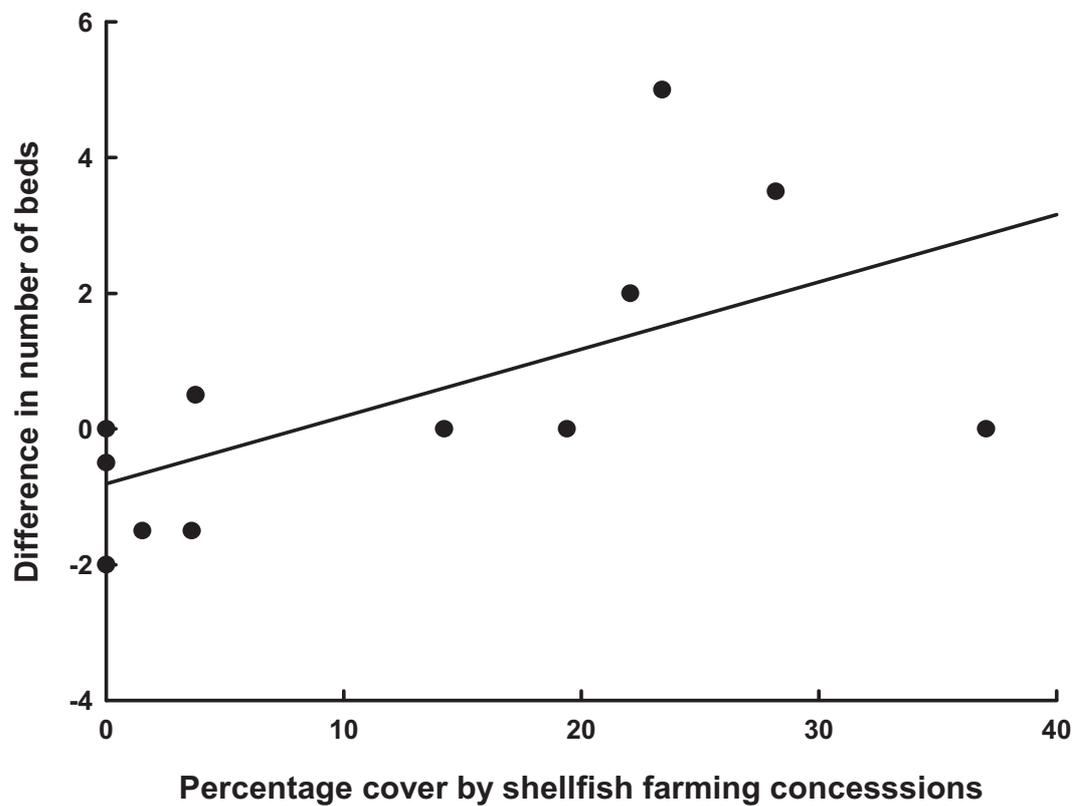


FIG. 5



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. noltii* 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. 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 and 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 . 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 .

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 . 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 and Parker 1985; Sutherland 1983).

Material and methods

Data collection

The Gulf of Morbihan (South Brittany, France; 47°34'N, 2°45'W; Fig. 1) 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. We collected data on eight study sites inside the gulf (Fig. 1), 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 m².

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 15th, 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 1998a,b). 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. , 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:

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

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. 2), suggesting that grazing was not enough to explain all the observed decrease in Zn biomass.

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. 3a). 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. 3b). So we deduced that the maximum realistic value for the proportion of Zn shoots in coots' diet was 50%.

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. 4a; 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 4b). In January there was no significant correlation between proportion consumed and Zn rhizome biomass ($r_s = -0.29$, $p = 0.186$).

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. 1 and 5). 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, that is 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. 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, 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 . 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 (1988). Mathers and Montgomery (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. .

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 and Kennedy 1994; Kennedy and 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. 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 \pm SD on the eight Zn beds: $4,757 \pm 1,217$ in November and $1,205 \pm 614$ 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. 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.

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'.

References

Auby, I. Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. -162pp. 1991.

Ref Type: Thesis/Dissertation

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

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

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: 129-136.

Durant, D., Fritz, H., Blais, S. and 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: 220-231.

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

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

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

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

- Gray, R. D. and Kennedy, M. 1994. Misconceptions or Misreadings? Missing the Real Issues about the IFD. - *Oikos* 71: 167-170.
- Inger, R., Ruxton, G. D., Newton, J., Colhoun, K., Mackie, K., Robinson, J. A. and Bearhop, S. 2006. Using daily ration models and stable isotope analysis to predict biomass depletion by herbivores. - *Journal of Applied Ecology* 43: 1022-1030.
- Jackson, A. L., Humphries, S., Ruxton, G. D. and Humphries, S. 2004. Resolving the departures of observed results from the Ideal Free Distribution with simple random movements. - *Journal of Animal Ecology* 73: 612-622.
- Jacobs, R. P. W. M., Den Hartog, C., Braster, B. F. and Carriere, F. C. 1981. Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). - *Aquatic Botany* 10: 241-259.
- Kennedy, M. and 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: 158-166.
- Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. - In: Krebs, J. R. and Davies, N. B. (eds.), *Behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publication, pp. 4-70.
- 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: 3-32.
- 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: 386-397.
- Madsen, J. 1998b. Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. - *Journal of Applied Ecology* 35: 398-417.
- Mahéo, R. 1976. The Brent geese of France, with special reference to the Golfe du Morbihan. - *Wildfowl* 27: 55-62.
- Mahéo, R. and 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: 35-45.

Mathers, R. G. and 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: 81-89.

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

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

Nolet, B. A., Gyimesi, A. and 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: 1285-1292.

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

Percival, S. M., Sutherland, W. J. and 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: 979-992.

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. and Webb, J. 2000. Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose populations. - *Journal of Applied Ecology* 37: 103-135.

Poisbleau, M. 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. 1-344. 2005. Univ Montpellier II.

Ref Type: Thesis/Dissertation

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

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

Stillman, R. A., Poole, A. E., Goss-Custard, J. D., Caldow, R. W. G., Yates, M. G. and Triplet, P. 2002.

Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. - *Journal of Animal Ecology* 71: 532-541.

Sutherland, W. J. and 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: 821-828.

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

CAPTIONS

Figure 1: The Gulf of Morbihan with the eight study sites.

Figure 2: 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 senescence and all consumers feeding only on Zn shoots. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Figure 3: 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. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Figure 4: 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.

Figure 5: Per site, average on two years of percentage of Zn shoot loss unexplained by senescence and bird consumption

Figure1

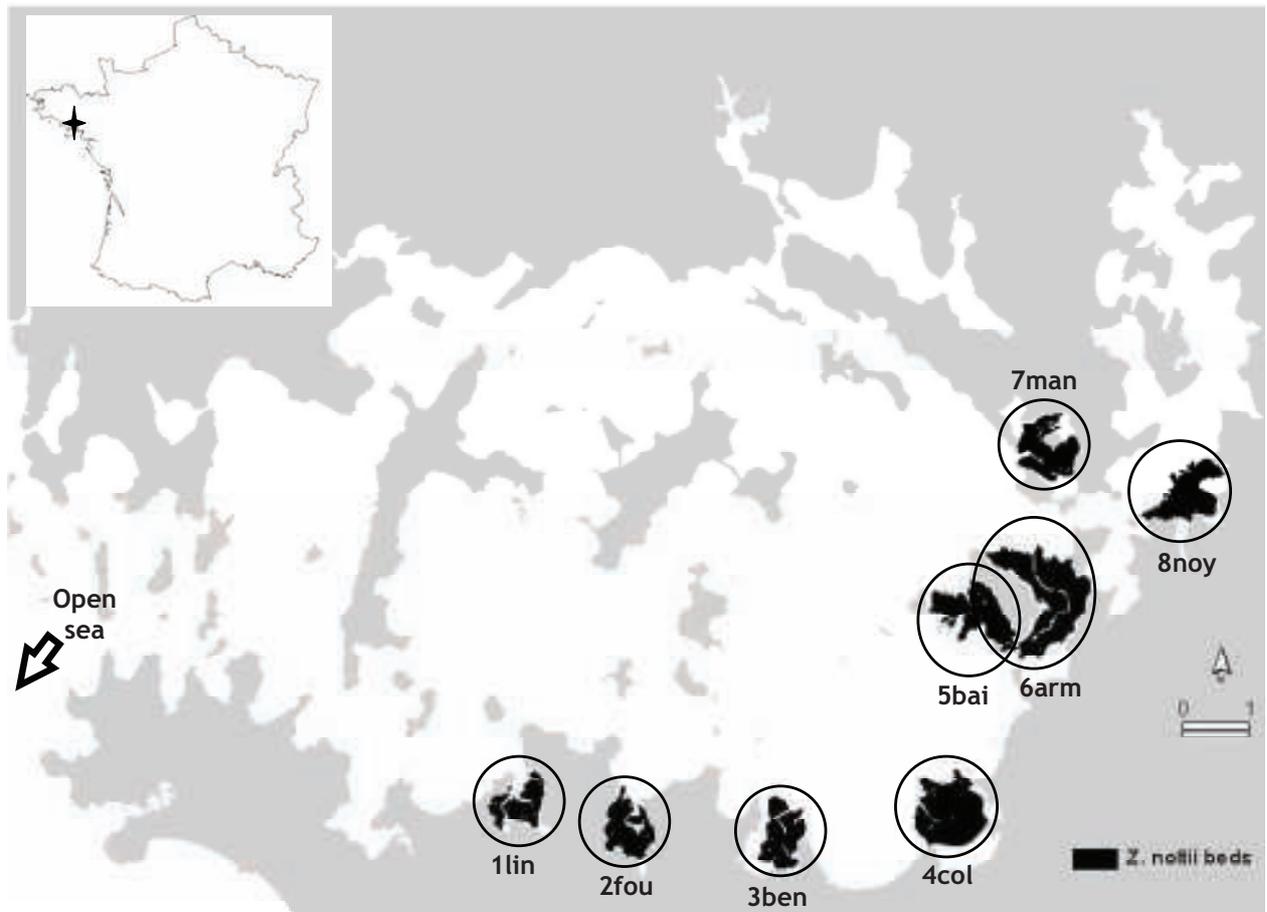


Figure 2

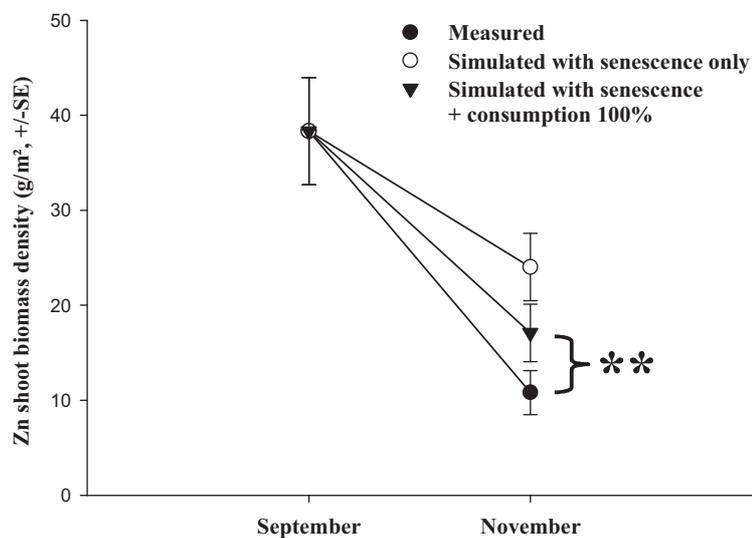
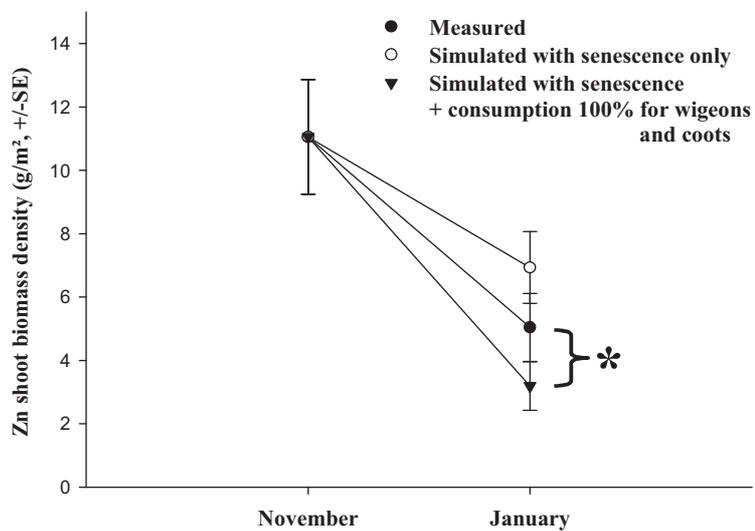


Figure 3

a)



b)

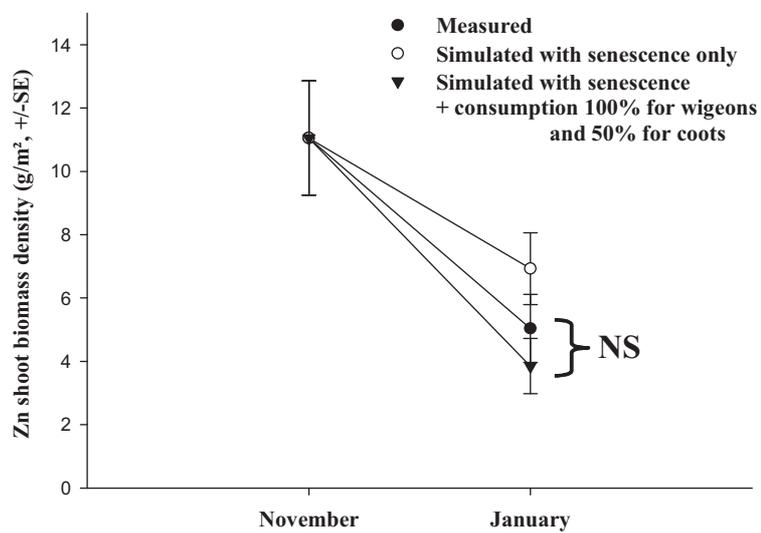
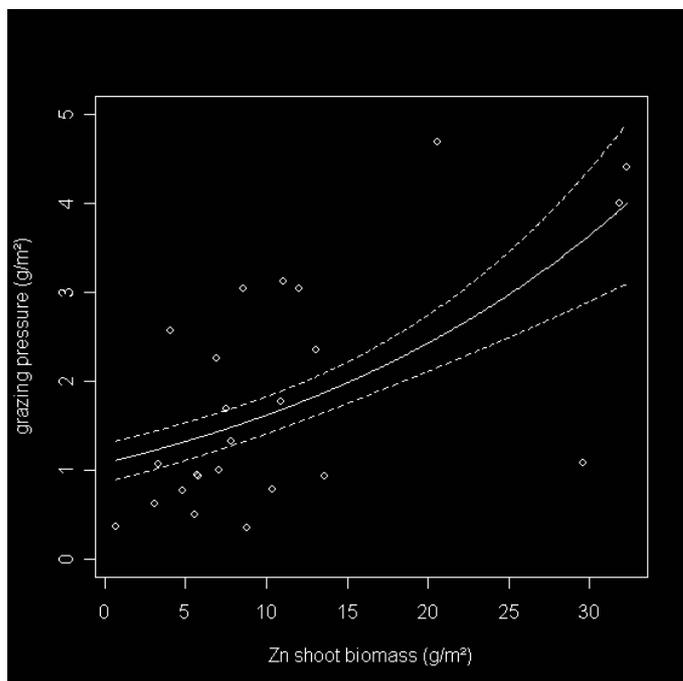


Figure 4

a)



b)

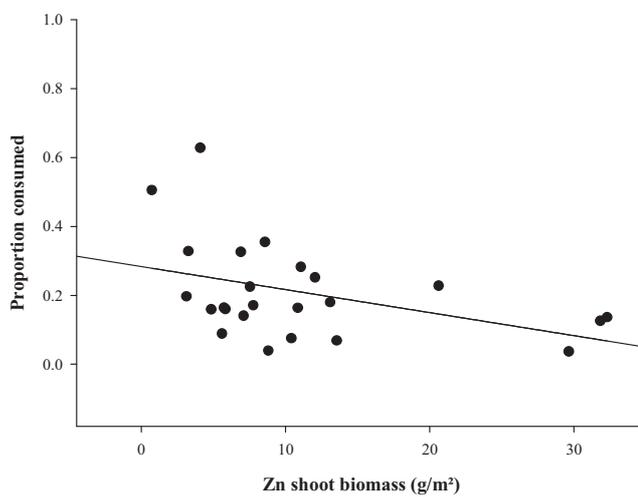
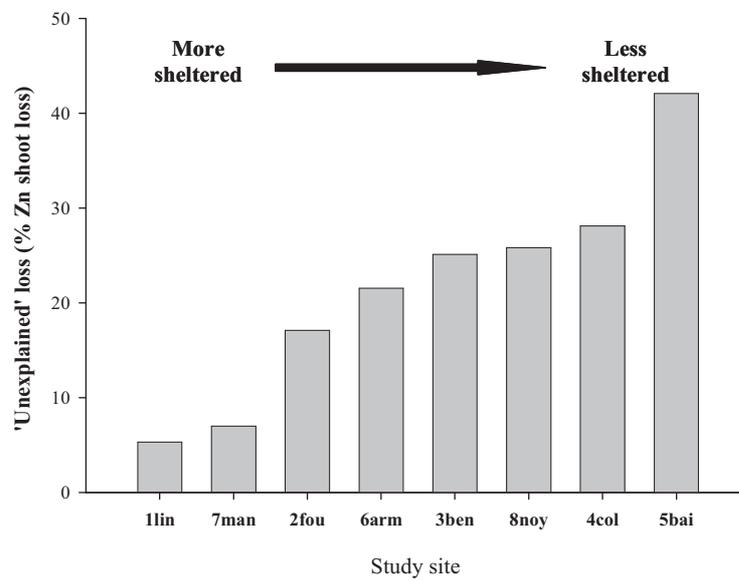


Figure 5:



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

Diane Desmonts, Raffaele Gambino, Hervé Fritz

Summary

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 . They can thus lead to dramatic consequences for animal populations, by for example decreasing the availability of breeding and/or wintering sites . 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 . Consequently, even if the strength of behavioural responses to human activities may not reflect the population consequences of disturbance (Gill, Norris, & Sutherland 2001;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 categorize 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. 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 or not, 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. 1) 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. 1). 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 by one observer positioned far enough from the geese so that they were not disturbed by his presence. For each HA occurring and noticed by the observer, 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'), flying and landing back on the site ('return') and flying but not coming back ('departure'). To obtain a flight time for the latter category, we calculated the distance to the nearest *Z. noltii* bed and applied a flight speed of 18m.s⁻¹, based on values found by Green and Alerstam (Green & Alerstam 2000).

- ❖ 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', 'silent boat'.

For the analyses, we only retained data for behavioural response which were 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, we recorded them during five minutes every 30mn.

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', 77 of 'return' and 61 of 'departure'.

GROUPING HUMAN ACTIVITIES

We defined four classes of HA:

- ❖ a: 'living being', which contained humans and dogs
- ❖ b: 'silent vehicle', which contained bicycles and silent boats
- ❖ c: 'noisy vehicle', which contained cars, motorbikes and motorboats
- ❖ d: 'diffuse noise', which contained gunshots and planes, often heard but not seen.

We added an information on position: 'being on the foreshore', with two possibilities, yes (F) or no (NF). As two sites (5bai and 6arm, Fig.1) 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.

For each behavioural response ('react', 'vigilance', 'move', 'return', 'departure'), we performed two mixed-effects models with binomial distribution, fitted by Maximum Likelihood: one with the nine types of HA and one with the four classes and two positions. The dependent variable was the behavioural response, encoded with 0 and 1, so the result of the model was the probability of recording a given behavioural 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:

$$\text{HA type} + \text{distance} * \text{number of geese} \quad (\text{A})$$

$$\text{HA class} + \text{position} + \text{distance} * \text{number of geese} \quad (\text{B})$$

For each behavioural response we compared the two models using Akaike's Information Criterion (AIC). We considered that models differed when $\Delta\text{AIC} > 4$, the best model being the one with the smallest AIC .

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 other 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.* in another French wintering site between 2001 and 2003. Relying on the equation of Aschoff & Pohl (in (Gauthier, Bédard, & Bédard 1984)), i.e. $\text{BMR} = 307 \times (\text{body weight in kg})^{0.734}$, we found a BMR of $384.5 \text{ kJ} \cdot \text{day}^{-1}$. Based on values found in the literature , 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 'return' and 'departure'.

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

$$\begin{aligned} \text{PEC}_i = & P_i(\text{react}) \times [P_i(\text{vigilance}) \times T_i(\text{vigilance}) \times 1.95\text{BMR} \\ & + P_i(\text{move}) \times T_i(\text{move}) \times 2.55\text{BMR} + P_i(\text{return}) \times T_i(\text{return}) \times 13.2\text{BMR} \\ & + P_i(\text{departure}) \times T_i(\text{departure}) \times 13.2\text{BMR}] \end{aligned} \quad \text{eqn(G1)}$$

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 $\text{kJ}\cdot\text{s}^{-1}$, we obtain $0.267 \text{ kJ}\cdot\text{s}^{-1}$ and could rewrote the equation as follows:

$$\begin{aligned} \text{PEC}_i = & P_i(\text{react}) \times [0.521 \times P_i(\text{vigilance}) \times T_i(\text{vigilance}) + 0.681 \times P_i(\text{move}) \times T_i(\text{move}) \\ & + 3.525 \times P_i(\text{return}) \times T_i(\text{return}) + 3.525 \times P_i(\text{departure}) \times T_i(\text{departure})] \end{aligned} \quad \text{eqn(G2)}$$

As probabilities and times 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 and each type of response (i.e. 'react', 'vigilance', 'move', 'return' and 'departure'). 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. We did the same to obtain equations for the times, 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 every 30mn, so 14 times every day of survey. 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, arcsine transformed. 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 classes and positions was better, or at least not worth (Table 1). 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.

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 2.

Reaction probability (Fig. 2)

The probability of observing a reaction for at least 25% of the flock when the HA occurring was a 'living being' (a) differed if the HA was on the foreshore (F) or not (NF). When NF, $P_{aNF}(\text{react})$ varied with the distance, D, between geese and HA ($z = -5.712$, $P < 0.001$) and with the number of geese, NG ($z = 2.592$, $P = 0.01$). When F, $P_{aF}(\text{react})$ varied only with D ($z = -5.011$, $P < 0.001$).

For the class 'silent vehicle' (b), there was only one equation, containing only D ($z = -2.706$, $P = 0.007$).

There were two equations for the class 'noisy vehicle' (c), but each containing only D ($z = -2.428$, $P = 0.015$ if NF and $z = -5.016$, $P < 0.001$ if F).

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

Vigilance probability

The probability of observing vigilance as behavioural response was constant for three out of four classes of HA: a, b and d. However, for the class 'noisy vehicle', the probability of observing vigilance when NF was constant and the vigilance when F depended on D ($z = 3.051$, $P = 0.002$) and NG ($z = -2.332$, $P = 0.02$).

Move probability

The probability of observing walking or swimming as behavioural response was constant for three out of four classes of HA: b, c and d. For the class 'living being', NG ($z = -3.114$, $P = 0.002$).

Return probability

The probability that geese flew off and landed back on the same site was constant for three out of four classes of HA: b, c and d. For the class 'living being', the probability of observing this behaviour depended on NG ($z = 3.489, P < 0.001$).

Departure probability

The probability that geese flew away from the site was constant for three classes of HA: a, b and d. For the class 'noisy vehicle', the equation contained D ($z = -1.228, P = 0.22$), NG ($z = 2.636, P = 0.008$) and the interaction between D and NG ($z = -2.422, P = 0.015$).

Duration of the response (Table 3)

The duration of the vigilance reaction was constant for three classes of HA: a, b and c, but differed between Nf and F for c. 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 walking or swimming was constant for all classes of HA:

The duration of flying when landing back on the same site was constant for three classes of HA: b, c and d. For the 'living being' class, flight time depended on D ($t = 2.287, P = 0.027$)

The duration of the flying response when going away from the site was again constant for three classes of HA: b, c and d. For the 'living being' class, the equation contained D ($t = 0.645, P = 0.525$), NG ($t = 2.317, P = 0.029$) and the interaction between D and NG ($t = -2.27, P = 0.032$).

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' (a), 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:

$$PECa = \left[\frac{0.571}{1 + 12.7994 \exp(0.0063D - 0.0015NG)} + \frac{0.429}{1 + 0.3981 \exp(0.0043D)} \right] \times [3.2495 + eqn(1) + eqn(2) + eqn(3)]$$

With:

$$eqn(1) = \frac{35.412}{1 + 7.176 \exp(0.0054NG)}$$

$$eqn(2) = \frac{101 \exp(0.0017D)}{1 + 4.823 \exp(-0.0032NG)}$$

For the class 'silent vehicle' (b), the PEC depended only on the distance between Brent

$$eqn(3) = 77.005 \exp(0.0002D + 0.0009NG - 4.10^{-6} D \times NG)$$

$$PECb = \frac{170.861}{1 + 0.2274 \exp(0.0101D)}$$

geese and HA, not on the number of geese nor on the position. The equation is thus much simpler:

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:

With:

$$PECc = \left[\frac{eqn(4) = \frac{0.62}{1 + 5.3079 \exp(0.0049D)}}{2.6859} \times \frac{345.45}{53.5397 + eqn(4)} \right] + \left[\frac{0.38}{1 + 0.4984 \exp(0.0049D)} \right] \times [48.0638 + eqn(4) + eqn(5)]$$

$$eqn(5) = \frac{15.109}{1 + 4.9968 \exp(-0.0057D + 0.0078NG)}$$

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

$$PECd = 71.7432 + 0.6866 \exp(0.0019D + 0.0035NG - 10^{-5} D \times NG)$$

Curves of the PEC for each class of HA and position (when needed) are presented in **Figure 3**.

FREQUENCY OF HUMAN ACTIVITIES

The frequencies of HA differed significantly ($n = 1728$, $F = 110.43$, $P < 0.001$). They all differed significantly from each other, except the frequency of a 'silent vehicle' which not differed from the frequency of a 'noisy vehicle' on the foreshore (**Fig. 4**). The most

frequent are 'living beings', first not on the foreshore and second on the foreshore. Third and fourth are the 'noisy vehicles', then 'silent vehicle'. The least frequent is the 'diffuse noise'.

Discussion

GROUPING HA

We found that Brent geese behavioural responses to HA are better (or at least equally well) explained by general characteristics of HA 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. Consequently we have to remain careful in our conclusions and further studies are required to test the robustness of our broad characteristics as descriptors of HA categories in relation to their potential disturbance and energetic costs.

PEC ESTIMATION

We estimated the Potential Energy Cost (PEC), for a Brent goose with an average BMR, in a given situation depending on the type of HA, the distance to it and the number of geese in the flock. For all types of HA, the distance under which PEC increases the most, i.e. the critical distance between the geese and HA, is about 200 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-beings': PEC becomes different from zero under about 1,000 m, and the safe distance threshold from a minimum PEC for all HA is around 400 m. Under 400 m, flock size has a non negligible effect on PEC value for most classes of HA. Indeed, in our study flock size mostly acts as an amplifier of the reactions rather than mitigating the behavioural response to perceived threat. This is not surprising as our flock size often exceeds 100 individuals, a size above which the effect of flock size on anti-predator vigilance is seldom detected (ref??). 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.

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. cited 124.7 kJ/h for Brent geese feeding on grass pastures and 71.6 kJ/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, the DEE of an average individual should be 788.2 kJ/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. So in such a context, any human activity entailing a PEC of 100kJ would induce more than an extra hour of feeding, and high PEC values of about 300kJ would thus increase feeding time by up to 50%. These high PEC values occur only for large flocks of geese, i.e. more than a thousand of individuals. In our study, mean flock size is 250, so PEC values usually do not exceed 150kJ (Fig. 5). However, only six such events in a day and geese would not be able to meet their daily energetic requirements...Going further, we can look at the PEC values induced by the different categories of HA, and how often they occur. For a flock of 250 geese, a 'diffuse noise' induces a PEC of about 75kJ, constant with the distance. Twelve such events would prevent geese from meeting their daily energetic requirements. However, this is the less frequent category (Fig. 4), so it probably does not have a great impact on Brent geese. This impact could nevertheless be of great importance in other places with a high hunting pressure, or for example in wintering sites near an airport. The PEC for a 'silent vehicle' does not change with flock size. This category occurs most frequently between 100 and 200 m and between 400 and 500 m. For the latter, PEC is negligible, but between 100 and 200 m, it is around 100kJ. However, like for a 'diffuse noise', this category presents a relatively low frequency of occurrence. The category 'noisy vehicle' occurs mostly between 200 and 300 m, where it is an intermediate value for PEC (about 50kJ for a flock of 250 geese). However, there is a big difference between a 'noisy vehicle' on the foreshore and not on the foreshore. If not on the foreshore, PEC does not exceed 60kJ, but if on the foreshore, PEC goes up to 150kJ for 100 geese and to more than 250kJ for 500 geese. So 'noisy vehicles' can be very costly if occurring on the foreshore. They are more frequent than the previous two categories; nevertheless they occur mainly not on the foreshore. The most frequent and most costly of all categories, at least in the context of the gulf of Morbihan, is the 'living beings' one. It induces more reactions and often more energetically demanding behavioural responses. In addition, the frequency distribution of distances shows that a good proportion of the activities falls in classes where PEC is highest. Here again PEC on the foreshore is much higher than not on the foreshore, and even if 'living beings' occur less frequently on the foreshore than not, their frequency of occurrence remains high. So the location of the HA on the foreshore appears crucial in generating high PEC, and this is due partly to higher reaction probabilities but mostly to the type of behavioural response, mainly associated with high energy costs, like for example flying.

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 broad classes of activities: high PEC ('living beings', 'noisy vehicles' on the foreshore and 'diffuse noise') and low PEC ('noisy vehicle' not on the foreshore and 'silent vehicles'). We advocate that setting distance limit, or any type of spatial buffer, for high PEC human activities within the critical 200 m (or even 400 m) should be included in management guidelines, whereas low PEC activities may not require heavy regulation for that purpose.

Table 1: Values of Akaike's Information Criterion, and difference between the values, of the mixed-effects models fitted to compare behavioural responses expressed with HA types and HA classes and positions. Fixed effects of the models are as follows:

HA type + distance x number of geese (A) and

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

Behavioural response	AIC (A)	AIC (B)	Δ AIC (A-B)
Reaction	1017	987.1	29.9
Vigilance	337.5	327.5	10.0
Move	291.1	296.0	- 4.9
Return	331.1	333.9	- 2.8
Departure	293.4	288.4	5.0

Table 2:

Class of HA	Position	Probabilities				
		P(react)	P(vigilance)	P(move)	P(return)	P(departure)
'living being' (a)	NF	$\frac{1}{1 + 12.7994 \exp(0.0063D - 0.0015NG)}$	0.23	$\frac{1}{1 + 7.1757 \exp(0.0054NG)}$	$\frac{1}{1 + 4.823 \exp(-0.0032NG)}$	0.19
	F	$\frac{1}{1 + 0.3981 \exp(0.0043D)}$				
'silent vehicle' (b)	NF	$\frac{1}{1 + 0.2274 \exp(0.0101D)}$	0.20	0.20	0.40	0.20
	F					
'noisy vehicle' (c)	NF	$\frac{1}{1 + 5.3079 \exp(0.0043D)}$	0.64	0.22	0.21	$\frac{1}{1 + 2.6859 \exp(0.0030D - 0.0093NG + 3.10^{-5}D \times NG)}$
	F	$\frac{1}{1 + 0.4984 \exp(0.0043D)}$				
'diffuse noise' (d)	NF	0.53	0.50	0.03	0.33	0.14
	F					

Table 3:

Class of HA	Position	Duration of the reaction (in seconds)			
		T(vigilance)	T(move)	T(return)	T(departure)
'living being' (a)	NF	27	52	$28.6542 \exp(0.0017D)$	$117.4485 \exp(0.0002D + 0.0009NG - 4.10^{-6}D \times NG)$
	F				
'silent vehicle' (b)	NF	35	120	39	136
	F				
'noisy vehicle' (c)	NF	41	54	54	98
	F				
'diffuse noise' (d)	NF	$4.9828 \exp(0.0019D + 0.0035NG - 10^{-5}D \times NG)$	30	64	132
	F				

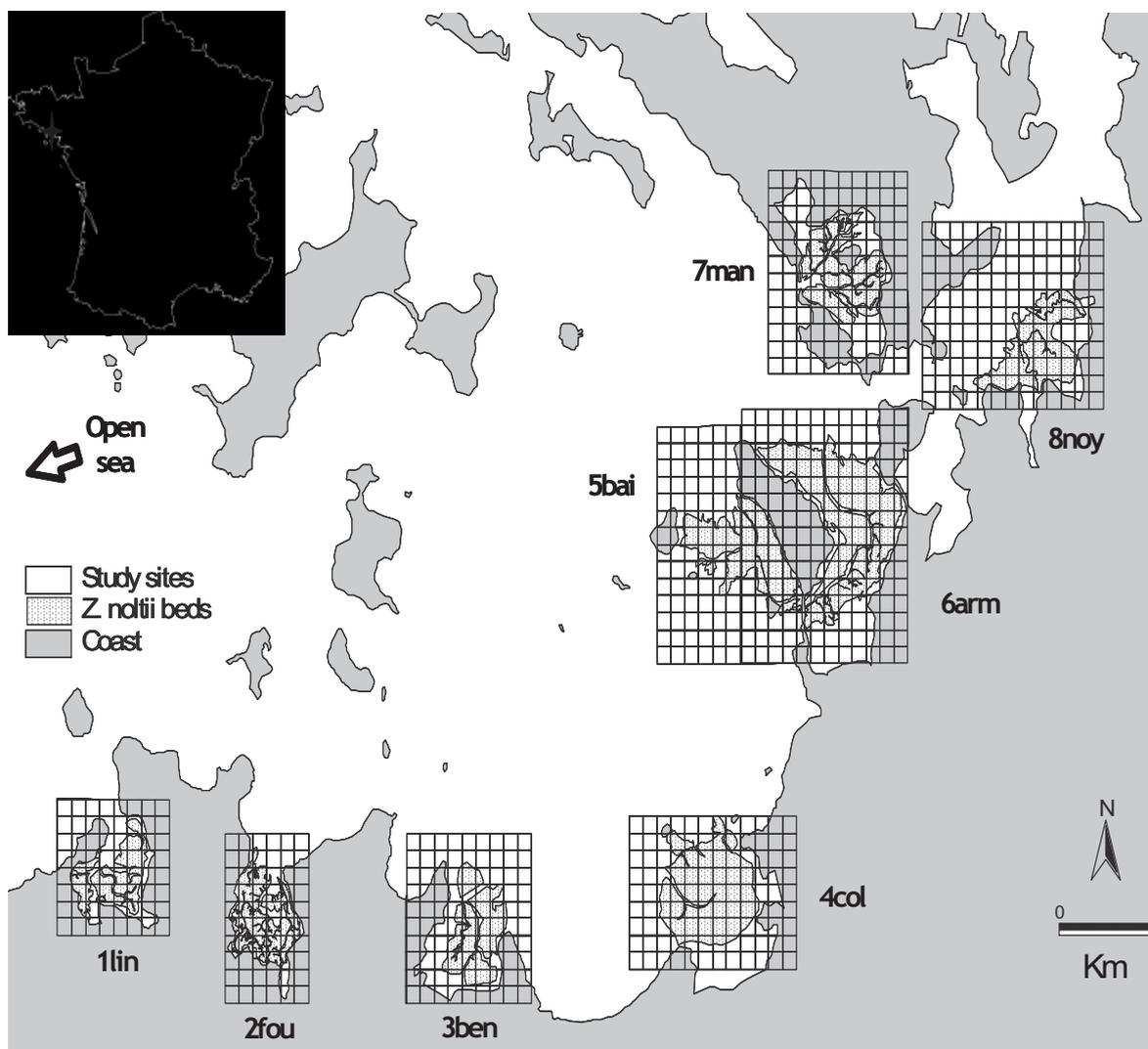


Figure 1: Map of the Gulf of Morbihan with the eight study sites

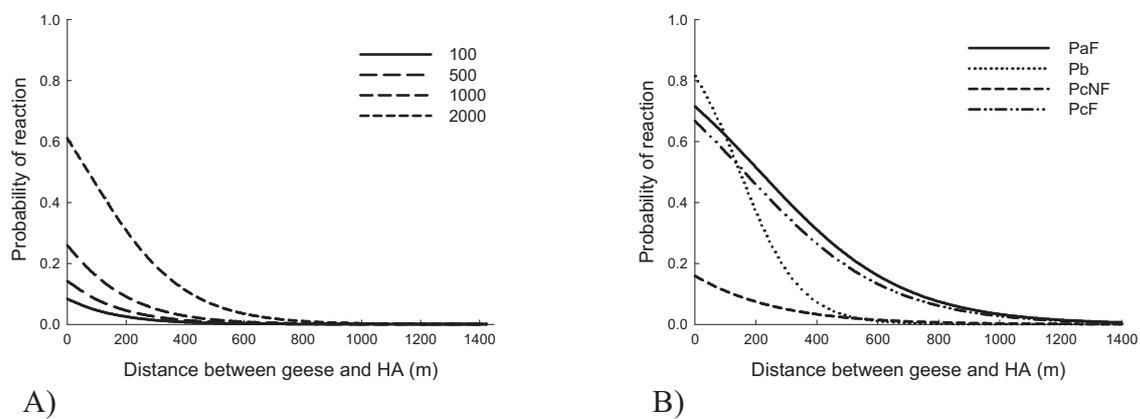


Figure 2: Reaction probability of Brent geese when A) 'living being' not on the foreshore for different numbers of geese and B) 'living being' on the foreshore (PaF), 'silent vehicle' (Pb), 'noisy vehicle' not on the foreshore (PcNF) and 'noisy vehicle' on the foreshore (PcF). For A, B, C, D and F, different curves correspond to different numbers of geese.

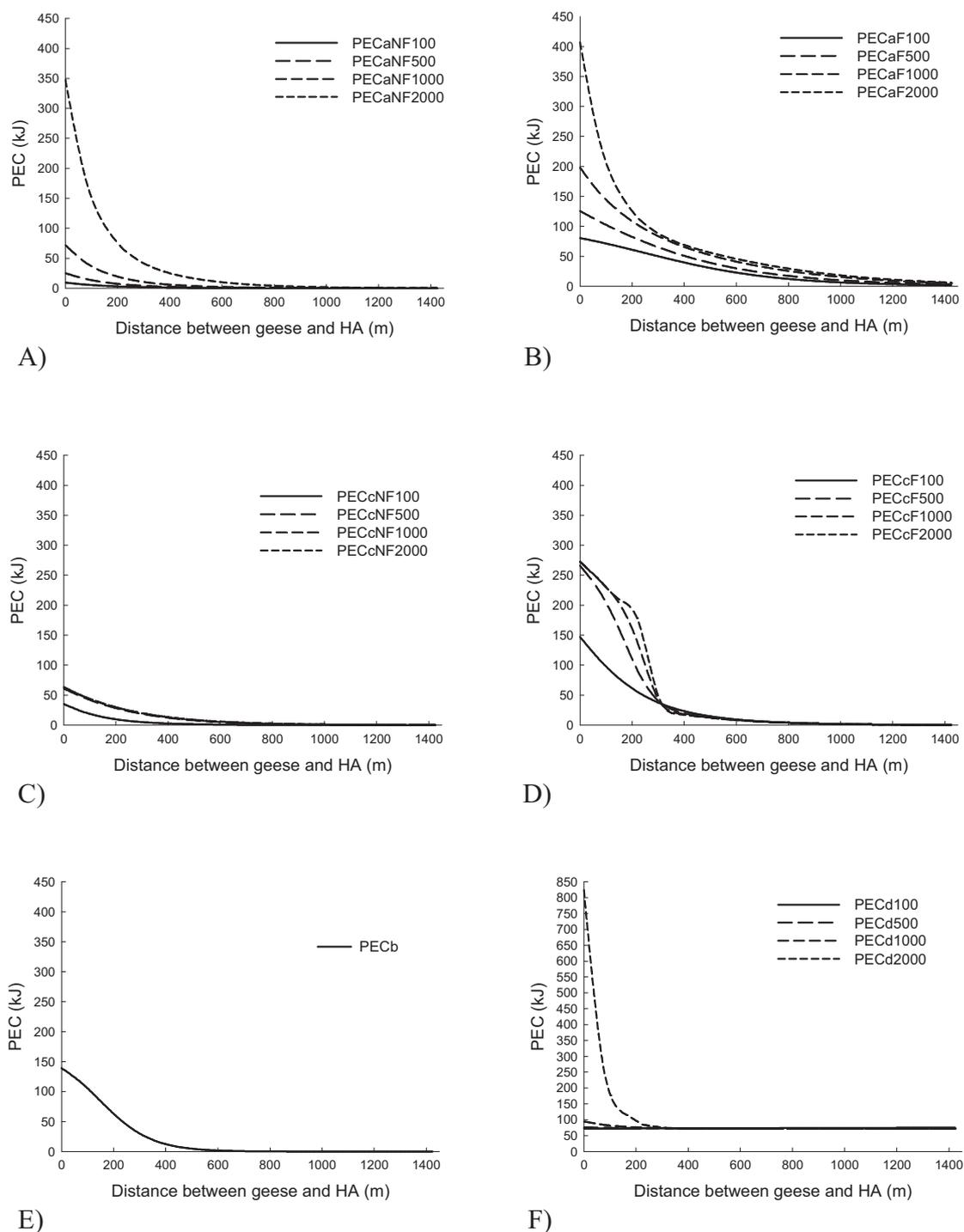


Figure 3: Changes of the Potential Energy Cost (PEC) with distance between geese and HA for: A) 'living being' not on the foreshore, B) 'living being' on the foreshore, C) 'noisy vehicle' not on the foreshore, D) 'noisy vehicle' on the foreshore, E) 'silent vehicle' and F) 'diffuse noise'.

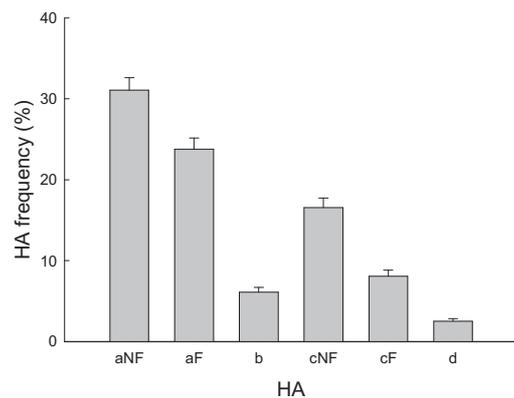


Figure 4: Frequency of occurrence of each class of HA: 'living being' not on the foreshore (aNF) and on the foreshore (aF), 'silent vehicle' (b), 'noisy vehicle' not on the foreshore' (cNF) and on the foreshore (cF) and 'diffuse noise' (d).

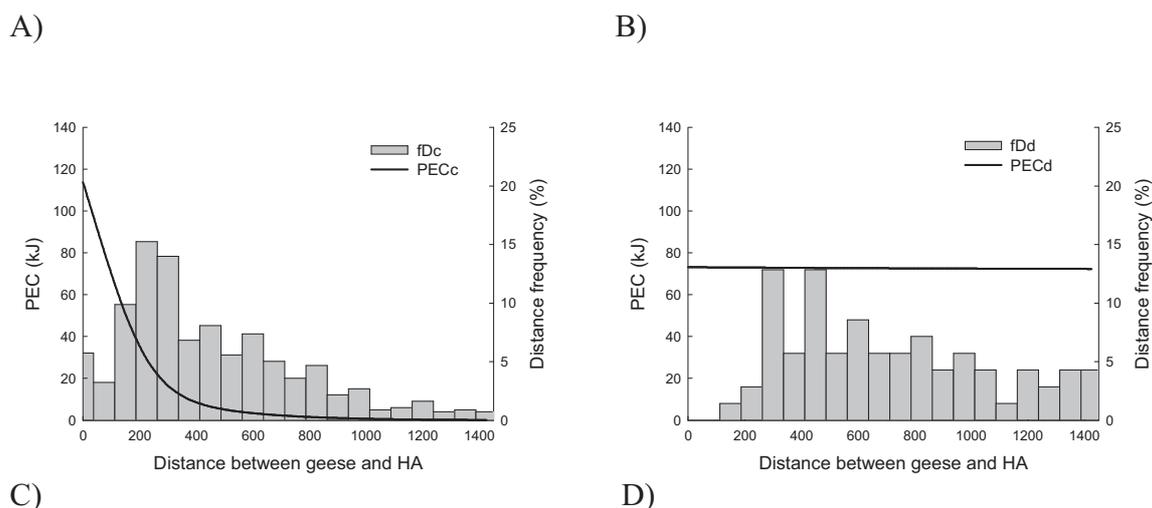


Figure 5: Distance frequencies for each class of HA (fD) and changes of Potential Energy Cost with distances for a flock of 250 Brent geese (PEC) for: A) 'living being', B) 'silent vehicle', C) 'noisy vehicle' and D) 'diffuse noise'.

Reference List

- 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
- Burton, N.H.K., Armitage, M. J. S., MUSGROVE, A. J., & Rehfish, 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., Rehfish, 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
- Frid, A. & Dill, L. M. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* **6**,
- 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

- Gill, J.A., Norris, K., & Sutherland, W. J. (2001) 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
- 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
- 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
- Laursen, K., Kahlert, J., & Frikke, J. (2005) Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* **11**, pp. 13-19
- Mahéo, R. (1976) The Brent geese of France, with special reference to the Golfe du Morbihan. *Wildfowl* **27**, pp. 55-62
- McKinney, R.A. & McWilliams, S. R. (2005) A New Model To Estimate Daily Energy Expenditure For Wintering Waterfowl. *Wilson bulletin* **117**, pp. 44-55
- Owens, N.W. (1977) Responses of wintering Brent geese to human disturbance. *Wildfowl* **28**, pp. 5-14
- 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
- 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
- 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
- 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
- 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