



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien des avis scientifiques (SCAS)

Document de recherche 2023/046

Région du Québec

Des facteurs environnementaux et le comportement des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent génèrent de l'hétérogénéité dans les biais de disponibilités associés aux inventaires aériens photographiques et visuels

Véronique Lesage¹, Sara Wing^{1,2}, Alain F. Zuur³, Jean-François Gosselin¹, Arnaud Mosnier¹, Anne P. St-Pierre¹, Robert Michaud⁴, Dominique Berteaux²

¹Institut Maurice-Lamontagne
Pêches et Océans Canada
850 Route de la Mer, Mont-Joli, Québec G5H 3Z4

²Département de géographie, chimie et biologie,
Université du Québec à Rimouski
300 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec, G5L 3A1

³Highlands Statistics
9 St. Clair Wynd, Newburg, AB41 6DZ, UK

⁴Groupe de recherche et d'éducation sur les mammifères marins
108 de la Cale Sèche, Tadoussac, Québec, G0T 2A0

Avant-propos

La présente série documente les fondements scientifiques des évaluations des ressources et des écosystèmes aquatiques du Canada. Elle traite des problèmes courants selon les échéanciers dictés. Les documents qu'elle contient ne doivent pas être considérés comme des énoncés définitifs sur les sujets traités, mais plutôt comme des rapports d'étape sur les études en cours.

Publié par :

Pêches et Océans Canada
Secrétariat canadien des avis scientifiques
200, rue Kent
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

<http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/>
csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca



© Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représenté par le ministre du
ministère des Pêches et des Océans, 2024

ISSN 2292-4272

ISBN 978-0-660-70323-7 N° cat. Fs70-5/2023-046F-PDF

La présente publication doit être citée comme suit :

Lesage, V., Wing, S., Zuur, A.F., Gosselin, J.-F., Mosnier, A., St-Pierre, A.P., Michaud, R., et Berteaux, D. 2024. Des facteurs environnementaux et le comportement des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent génèrent de l'hétérogénéité dans les biais de disponibilité associés aux inventaires aériens photographiques et visuels. *Secr. can. des avis sci. du MPO. Doc. de rech. 2023/046. iv + 48 p*

Also available in English :

Lesage, V., Wing, S., Zuur, A.F., Gosselin, J.-F., Mosnier, A., St-Pierre, A.P., Michaud, R., and Berteaux, D. 2024. Environmental Factors and Behaviour of St. Lawrence Estuary Beluga Generate Heterogeneity in Availability Bias for Photographic and Visual Aerial Surveys. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/046. iv + 40 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iv
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES	2
MÉTHODES ET ZONE D'ÉTUDE.....	2
COLLECTE DE DONNÉES.....	3
ANALYSE DES DONNÉES DE PLONGÉE	4
CORRECTION DU BIAIS DE DISPONIBILITÉ	8
ANALYSE STATISTIQUE	8
CORRECTION DU BIAIS DE DISPONIBILITÉ POUR LE CHEVAUCHEMENT DE PHOTOS	11
ESTIMATION DE L'ABONDANCE ET DE LA TAILLE D'UN GROUPE.....	12
ANALYSE DE SENSIBILITÉ	12
RÉSULTATS.....	12
TEMPS DE PLONGÉE.....	13
TEMPS PASSÉ À LA SURFACE	13
DISPONIBILITÉ INSTANTANÉE (<i>P</i>).....	14
SÉLECTION DU MODÈLE.....	14
ANALYSE DE SENSIBILITÉ	15
DISCUSSION.....	22
REMERCIEMENTS	27
RÉFÉRENCES CITÉES	27
ANNEXE 1. GRADIENT DE TURBIDITÉ DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT	33
ANNEXE 2. EFFETS DES IMMERSIONS À DES PROFONDEURS SUPÉRIEURES AU SEUIL DE TURBIDITÉ DURANT LES INTERVALLES PASSÉS À LA SURFACE SUR LA DISPONIBILITÉ DANS LE CADRE DES RELEVÉS VISUELS	34
ANNEXE 3. PROBABILITÉ QU'UN BÉLUGA FIGURE SUR AU MOINS UNE DE DEUX PHOTOS CONSÉCUTIVES À TITRE DE FONCTION DE L'INTERVALLE ENTRE DEUX PHOTOS, ESTIMÉE À PARTIR DE DONNÉES DE MARQUAGE.....	36
ANNEXE 4. VALEURS MOYENNES DE LA DURÉE DE LA PLONGÉE, DE L'INTERVALLE PASSÉ À LA SURFACE ET DE LA DISPONIBILITÉ POUR LES RELEVÉS PHOTOGRAPHIQUES ET VISUELS	37
ANNEXE 5. TEMPS DE PLONGÉE (<i>D</i>) – PARAMÈTRES DE RÉGRESSION ESTIMÉS POUR UN MODÈLE GAMM DE TYPE GAMMA APPLIQUÉ À <i>D</i>	38
ANNEXE 6. TEMPS PASSÉ À LA SURFACE (<i>S</i>) – PARAMÈTRES DE RÉGRESSION ESTIMÉS POUR UN MODÈLE GAMM DE TYPE GAMMA APPLIQUÉ À <i>S</i>	42
ANNEXE 7. PROPORTION DU TEMPS PASSÉ À LA SURFACE (<i>P</i>) – PARAMÈTRES DE RÉGRESSION ESTIMÉS POUR UN MODÈLE GAMM DE TYPE BÉTA APPLIQUÉ À <i>P</i>	45
ANNEXE 8. ÉCARTS EXPLIQUÉS PAR LES DIFFÉRENTS MODÈLES	48

RÉSUMÉ

En l'absence de données adéquates, on a corrigé les estimations de l'abondance du béluga de l'estuaire du fleuve Saint-Laurent provenant de relevés visuels pour tenir compte du biais de disponibilité au moyen de facteurs de correction conçus pour les relevés photographiques. Si l'on omet de tenir compte du temps de détection plus long associé aux relevés visuels, on surestimera l'abondance des bélugas par rapport aux indices provenant de relevés photographiques. La présente étude analyse de façon exhaustive l'influence relative de divers facteurs méthodologiques, environnementaux et comportementaux sur les estimations des biais de disponibilité associés à la fois aux relevés photographiques et visuels réalisés grâce aux profils de plongée détaillés de 27 bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent.

Comme prévu, les estimations de la disponibilité étaient systématiquement plus élevées pour les relevés visuels que pour les relevés photographiques, qui sont associés à un temps de visibilité instantané. Toutefois, pour les relevés photographiques, un changement de la méthodologie utilisée pour estimer la disponibilité (remplacement d'une approche fondée sur la visibilité de groupes de bélugas par une approche visant à consigner les profils de plongée détaillés des individus) a entraîné une diminution de 26 à 42 % des estimations de la disponibilité moyennes. Nos résultats ont confirmé que le temps de plongée est plus long quand un béluga se trouve à l'intérieur de zones de densité élevée que lorsqu'il se trouve à l'extérieur de celles-ci, ce qui correspond à la prédiction selon laquelle les bélugas utiliseraient ces zones pour des comportements comme la recherche de nourriture. Ces résultats indiquent aussi que même si certains facteurs comportementaux ou environnementaux, comme des processus latents associés à la zone utilisée, peuvent avoir un effet considérable sur la disponibilité, la conception du relevé (photographique ou visuel), les caractéristiques des plateformes de relevé et les tendances de recherche des observateurs pourraient être les facteurs qui influencent le plus les biais de disponibilité. Nous avons conclu que les estimations antérieures de l'abondance des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent issues de relevés photographiques étaient probablement biaisées à la baisse parce que la disponibilité des bélugas a été surestimée et que la distribution inégale des bélugas dans différentes zones associées à des processus sous-jacents précis, mais non définis n'a pas été prise en compte.

INTRODUCTION

Les estimations de l'abondance doivent être exactes pour permettre l'évaluation de l'état de conservation d'une population; elles doivent aussi être précises pour réduire le plus possible le temps nécessaire à la détection de tendances importantes relatives à cette population (Taylor *et al.* 2007). Les estimations d'abondance issues de relevés peuvent être biaisées lorsque les individus disponibles pour le dénombrement ne sont pas repérés par les observateurs (biais de perception) ou lorsque des individus ne sont pas disponibles pour le dénombrement (biais de disponibilité) (Marsh et Sinclair 1989; Buckland *et al.* 2004; Thomas *et al.* 2010). Ces deux biais varient en fonction des méthodes de relevé et peuvent empêcher les comparaisons directes entre des dénombrements. Le biais de perception est habituellement faible dans le cadre des relevés photographiques, et peut être estimé grâce à de multiples lectures des photos prises (Gosselin *et al.* 2014; Stenson *et al.* 2014). Le biais de perception associé aux relevés visuels est habituellement plus important que celui des relevés photographiques, mais il peut être corrigé grâce à l'utilisation d'un relevé à deux plateformes et à l'application d'une procédure d'échantillonnage à distance par marquage-recapture aux données (Laake et Borchers 2004). À l'inverse, le biais de disponibilité des relevés visuels est plus faible parce que ces derniers sont associés à un long temps de détection par rapport à l'aperçu instantané d'individus possiblement détectables fourni par les relevés photographiques (McLaren 1961; Laake *et al.* 1997; Forcada *et al.* 2004; Gómez de Segura *et al.* 2006).

La disponibilité des individus lors d'un dénombrement peut être touchée par plusieurs facteurs autres que le temps de détection, qui sont inhérents aux espèces ou à leur environnement (p. ex., Brown *et al.* 2022). Chez les espèces aquatiques, la turbidité peut limiter la profondeur jusqu'à laquelle les individus peuvent être détectés, et la profondeur du fond peut moduler la disponibilité, car elle influence la profondeur et la durée de plongée (p. ex., Costa et Gales 2003; Pollock *et al.* 2006). Les effets de la profondeur du fond sur la disponibilité pourraient être particulièrement notables dans des zones où les individus se nourrissent à des profondeurs importantes (Martin et Smith 1999; Doniol-Valcroze *et al.* 2011). À l'inverse, l'influence de la profondeur du fond pourrait être moindre lorsque les individus se déplacent, se reposent ou socialisent près de la surface (p. ex., Whitehead et Weilgart 1991). La condition physiologique et l'état reproductif des individus peuvent aussi avoir une incidence sur leur disponibilité. Par exemple, il est possible que les femelles accompagnées d'un baleineau plongent moins que les femelles sans baleineau, les mâles ou les individus d'une autre classe d'âge (p. ex., Dombroski *et al.* 2021; Brown *et al.* 2022). La capacité de plongée augmente allométriquement avec la taille, ce qui entraîne des différences de disponibilité entre les classes d'âge, ainsi qu'entre les mâles et les femelles chez les espèces présentant un dimorphisme sexuel (Schreer et Kovacs 1997). Les juvéniles ou les individus en mauvaise condition physique peuvent aussi se nourrir à des profondeurs ou dans des zones qui diffèrent de celles utilisées par les adultes ou les individus en meilleure condition physique (p. ex., Orgeret *et al.* 2019).

Depuis 1988, on assure le suivi du béluga (*Delphinapterus leucas*) de l'estuaire du Saint-Laurent pour connaître la taille et les tendances de la population grâce à des relevés photographiques aériens et systématiques qui couvrent l'ensemble de leur aire de répartition estivale (Kingsley et Hammill 1991; Kingsley 1998; Kingsley 2002; Gosselin *et al.* 2014; Mosnier *et al.* 2015). Les relevés ciblant la population étaient exclusivement photographiques jusqu'en 2001, année pendant laquelle on a commencé à effectuer régulièrement des relevés visuels par transects linéaires (Gosselin *et al.* 2007; 2017). À l'heure actuelle, on corrige tous les dénombrements liés aux relevés pour tenir compte du biais de disponibilité en utilisant un facteur de correction conçu pour les relevés photographiques (Kingsley et Gauthier 2002; Gosselin *et al.* 2017). Compte tenu de l'absence d'un facteur de correction de la disponibilité

convenable pour les relevés visuels, on a traité les deux séries chronologiques séparément jusqu'à maintenant et on a seulement utilisé les estimations de l'abondance provenant des relevés photographiques pour modéliser la taille et les tendances de la population (p. ex., Mosnier *et al.* 2015).

Il est particulièrement difficile d'effectuer des relevés ciblant le béluga (*Delphinapterus leucas*) parce qu'il est très social et grégaire (Michaud 2005). Étant donné que les bélugas ont tendance à se regrouper, les estimations de l'abondance sont souvent associées à des coefficients de variation allant de 25 à 40 % (p. ex., Gosselin *et al.* 2017; Higdon et Ferguson 2017; Lowry *et al.* 2019). Divers relevés effectués à plusieurs jours d'intervalle dans l'estuaire du Saint-Laurent indiquent que l'estimation de l'abondance peut varier de 100 % en une journée, même lorsque la couverture de relevé est importante (Gosselin *et al.* 2007; 2017).

Dans le cadre de la présente étude, on a utilisé les profils de plongée détaillés de 27 bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent pour évaluer la disponibilité associée aux relevés photographiques et visuels. On a tenu compte de facteurs environnementaux, comme la turbidité et la profondeur du fond, ainsi que du comportement des bélugas parce que ces éléments pourraient améliorer les facteurs de correction du biais de disponibilité pour les deux types de relevés. On a utilisé des zones de regroupement fréquent qui ont été déterminées par le passé à titre d'indicateur d'une occurrence élevée associée à un comportement de recherche de nourriture, et on a présumé que le reste de l'aire de répartition du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent était surtout utilisé lors de déplacements (Lemieux-Lefebvre *et al.* 2012; Mosnier *et al.* 2016; Ouellet *et al.* 2021). On a posé l'hypothèse que l'exactitude des estimations de l'abondance augmenterait si l'on tenait compte du comportement attendu des individus et des conditions environnementales à chaque lieu d'observation; indirectement, cette correction pourrait augmenter la précision des estimations et la possibilité de détection des tendances de la population en réduisant la variabilité entre les répétitions d'un relevé pendant une année donnée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MÉTHODES ET ZONE D'ÉTUDE

On estime l'abondance du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent pendant l'été, lorsque son aire de répartition est la plus restreinte (Mosnier *et al.* 2010; Gosselin *et al.* 2017). Les relevés dans l'estuaire du Saint-Laurent sont caractérisés par des transects parallèles systématiques ayant un lieu de départ aléatoire et un espace entre les transects de 2 milles nautiques pour les relevés photographiques et de 4 milles nautiques pour les relevés visuels (c.-à-d., un transect sur deux est survolé) (figure 1; Gosselin *et al.* 2014). Le fjord du Saguenay, qui est étroit, est survolé vers le haut, puis vers le bas, le long d'un seul transect; le nombre d'observations (qui ne sont pas des doublons) entre les passages, d'après la vitesse maximale du béluga, est utilisé à titre de total d'individus dénombrés (Gosselin *et al.* 2017).

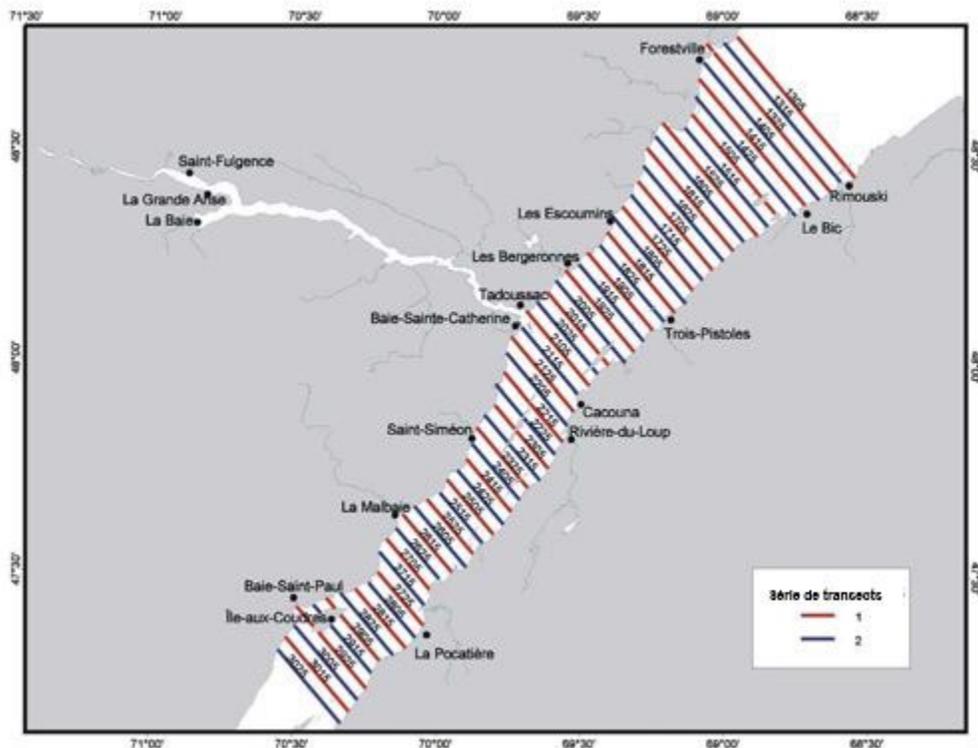


Figure 1. Conception utilisée dans le cadre des relevés photographiques et visuels ciblant le béluga de l'estuaire du Saint-Laurent (le transect du fjord du Saguenay, jusqu'à Saint-Fulgence, n'est pas présenté). Tous les transects sont survolés lors des relevés photographiques, mais seulement un transect sur deux est survolé lors des relevés visuels; l'espace entre les transects est donc de 2 et de 4 milles marins, respectivement (Gosselin et al. 2007).

L'habitat estival du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent est très hétérogène sur le plan de la topographie du fond et de la turbidité (figure 2; voir aussi l'annexe 1). Par exemple, la profondeur de l'embouchure du fjord du Saguenay est de quelques dizaines de mètres, tandis que la profondeur du chenal Laurentien, situé à 20 km plus loin au nord-est, atteint plus de 350 m. En moyenne, la turbidité est de 4 m pendant les années sans ruissellement excessif des eaux de pluie, mais elle varie entre 1,5 m et 11,6 m, selon les secteurs (Kingsley et Gauthier 2002). On a tenu compte de cette variabilité en séparant l'habitat estival du béluga en trois zones, comme l'a fait Gauthier (1999) : 1) turbidité élevée (1,5 à 2,5 m) dans l'amont de l'estuaire du Saint-Laurent (estuaire moyen); 2) turbidité moyenne (3,5 à 6,5 m) dans la moitié sud de l'aval de l'estuaire (estuaire maritime); 3) turbidité faible (4,5 à 11,5 m) dans la moitié nord de l'estuaire maritime (figure 2). Selon l'hypothèse indiquant que les bélugas blancs (adultes) sont détectables à des profondeurs équivalentes aux mesures obtenues avec un disque de Secchi (Kingsley et Gauthier 2002), on a utilisé la turbidité moyenne dans les trois zones (c.-à-d., 2, 5 et 8 m, respectivement) à titre de seuil pour la détection de bélugas.

COLLECTE DE DONNÉES

Les effets du comportement des bélugas et des caractéristiques environnementales sur la disponibilité ont été examinés au moyen des profils de plongée détaillés de bélugas. Des activités de marquage ont eu lieu de juin à septembre, et ce de 2001 à 2005, à l'échelle d'une zone d'environ 120 km située dans le centre de l'aire de répartition estivale du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent (figure 3), couvrant divers milieux (Mosnier et al. 2016) utilisés par

tous les segments de la population (Michaud 1993; Ouellet *et al.* 2021). Au total, 44 bélugas ont été munis d'étiquettes de collecte de données (Time-Depth-Velocity recorders Mk8, Wildlife Computers Ltd, Redmond, WA) pendant cette période. Les étiquettes utilisées consignaient l'heure, la profondeur ($\pm 0,25$ m) et la vitesse de nage à chaque seconde. Elles étaient attachées aux bélugas grâce à des ventouses et placées dans un boîtier flottant contenant un radioémetteur de 30 g (VHF, Telonics, Mesa, AZ) pour suivre les individus à distance (400 à 600 m) en réduisant le plus possible les effets sur leurs comportements (Blane et Jaakson 1994). Le système de détachement était un bouchon de magnésium conçu pour corroder après 4 à 6 h, permettant à l'eau et à l'air de pénétrer sous les ventouses pour arrêter la succion. Le suivi des individus s'arrêtait à la brunante, lorsque le signal était perdu ou lorsque les étiquettes se détachaient. Certaines étiquettes sont seulement tombées le jour suivant. Quand c'était le cas, des données sur les activités de plongée pendant la nuit (à l'exception de l'emplacement) ont aussi été enregistrées. On a géolocalisé les individus suivis pendant l'intervalle passé à la surface entre deux périodes de plongée en utilisant la distance relative entre un individu et le navire de suivi (estimée à l'œil ou au moyen d'un télémètre) et l'angle depuis ce navire (calculé au moyen de jumelles et d'un compas). La position GPS du navire a été consignée chaque minute. Lorsque la position d'un béluga était inconnue pendant un intervalle passé à la surface, on a interpolé les données manquantes à partir des périodes précédentes et subséquentes, lorsque celles-ci avaient lieu à un intervalle de moins de 25 minutes. Cet intervalle correspond environ au temps de plongée maximal du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent, d'après les données provenant des étiquettes (Lemieux Lefebvre *et al.* 2018; V. Lesage, données inédites).

ANALYSE DES DONNÉES DE PLONGÉE

On a utilisé un programme personnalisé pour obtenir des profils de plongée et diverses statistiques, y compris sur la durée de plongée, le temps passé à la surface (après une plongée) et la profondeur de plongée maximale. On a corrigé manuellement le décalage du zéro à l'aide de l'Instrument Helper (Wildlife Computers Inc., Redmond, WA). Le premier intervalle et le dernier intervalle ont été retirés parce qu'ils étaient incomplets. On a exclu les données de plongée lorsque le signal émis par l'étiquette d'un individu était perdu pendant plus de 25 min, lorsque les données étaient recueillies hors des heures de relevé (c.-à-d., entre la brunante et l'aurore; les heures ont varié pendant l'été) ou lorsque les individus suivis se trouvaient dans le fjord du Saguenay, où le nombre d'individus dénombrés n'est pas corrigé en fonction du biais de disponibilité (Gosselin *et al.* 2017).

On a initialement défini la plongée comme toute descente à une profondeur dépassant 0,5 m afin de recueillir les séries de plongées de courte durée en eaux peu profondes qui sont associées aux intervalles passés à la surface. La durée de plongée correspondait au temps écoulé entre deux intervalles successifs passés à la surface. On a utilisé un critère marquant la fin d'un épisode de plongée (*bout*), déterminé grâce à la méthode de l'estimation de vraisemblance maximale (*maximum likelihood estimation method*; MLM), pour faire la différence entre les plongées et les intervalles passés à la surface (Langton *et al.* 1995; Luque et Guinet 2007). Un algorithme d'optimisation (une extension de l'algorithme Broyden-Fletcher-Goldfarb-Shanno à mémoire limitée; L-BFGS-B) a été appliqué à titre de partie de la fonction visant à cerner des épisodes de plongée. Les limites supérieure et inférieure ont été précisées selon le document de Luque (2007).

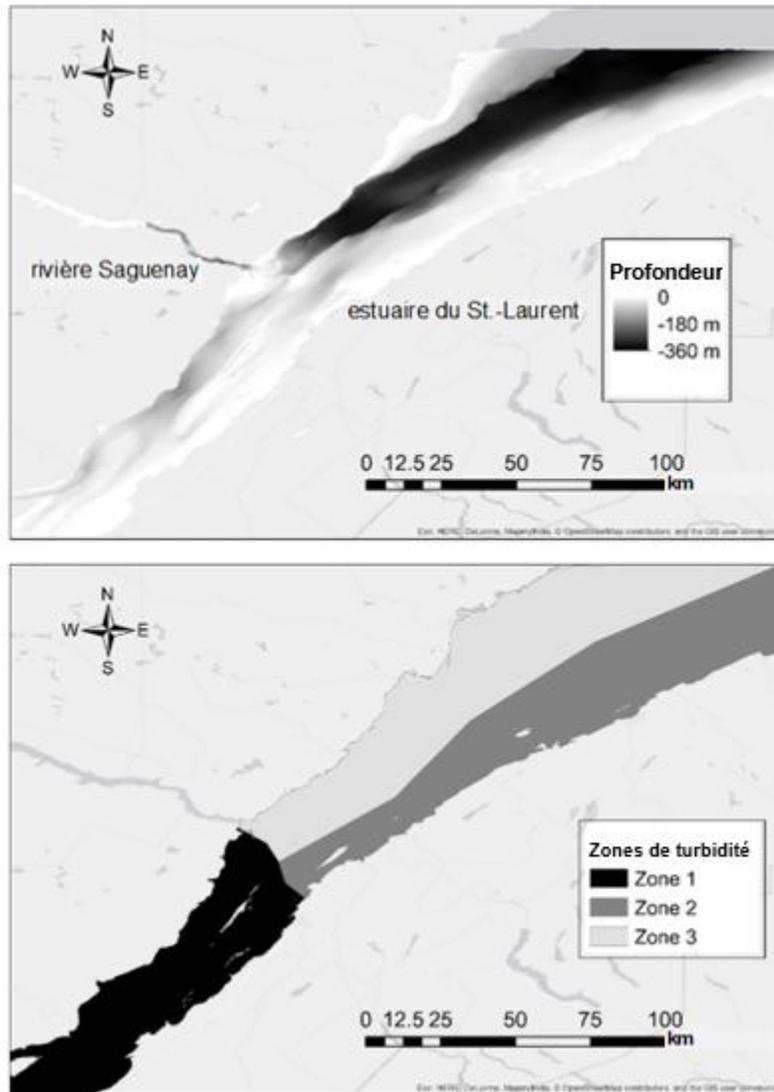


Figure 2. Profondeur du fond (image du haut) et zones de turbidité (image du bas) dans l'aire de répartition estivale du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent (modifiées à partir des images du Service hydrographique du Canada et de Gauthier 1999). La turbidité, estimée au moyen d'un disque de Secchi, augmente de la zone 1 à la zone 3; les valeurs de turbidité moyennes sont de 2 m, 5 m et 8 m, respectivement (Kingsley et Gauthier 2002).

Pendant les intervalles passés à la surface, les bélugas peuvent descendre momentanément (0,1 à 3,6 s en moyenne; annexe 2) à une profondeur supérieure au seuil de turbidité, ce qui les rend invisibles pour les observateurs. Pour estimer le temps passé à une profondeur supérieure aux seuils de turbidité définis et les effets sur la disponibilité, les profils de plongée ont été traités une deuxième fois. Plutôt que d'utiliser une profondeur de 0,5 m pour définir une plongée, on a utilisé à tour de rôle : 1) le seuil de turbidité moyen pour l'habitat estival du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent (c.-à-d., 4 m); 2) les seuils de turbidité propres à chacune des trois zones (c.-à-d., 2, 5 et 8 m), qui ont été définis par Kingsley et Gauthier (2002). On a utilisé le critère de fin d'un épisode de plongée et les plages de temps relatives aux intervalles passés à la surface qui avaient été établis précédemment selon la définition d'une plongée à partir de 0,5 m pour retracer chaque intervalle passé à la surface et cerner les courtes descentes à une

profondeur supérieure aux seuils de turbidité définis au cours de la période examinée. Les résultats indiquent que les effets sur la disponibilité étaient négligeables, même dans les eaux présentant la turbidité la plus élevée; le temps de visibilité est resté supérieur au temps d'immersion pour presque toutes les distances perpendiculaires (annexe 2). Par conséquent, on a inclus le temps d'immersion dans l'intervalle passé à la surface pour les relevés visuels et dans le temps de plongée pour les relevés photographiques, étant donné que ces relevés sont fondés sur des détections instantanées.

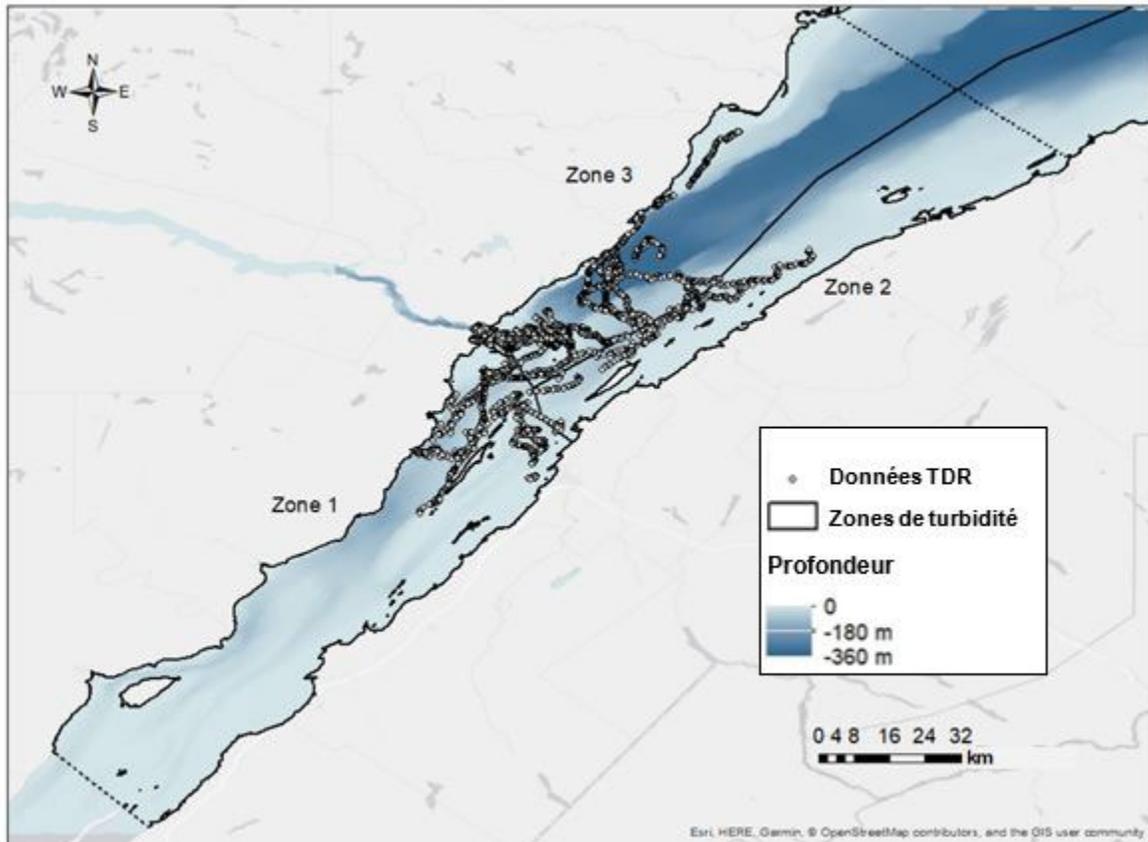


Figure 3. Répartition spatiale de 27 des 44 bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent munis de récepteurs différentiels de téléaffichage, qui ont été suivis par radiotélémetrie de juin à septembre 2001 à 2005, et dont les données ont été conservées aux fins d'analyse. Les lignes pleines noires représentent les trois zones de turbidité (voir aussi la figure 2). Les lignes pointillées représentent les limites de l'aire de répartition estivale de la population (Michaud 1993; Gosselin et al. 2017).

On a déterminé les zones de rassemblement fréquent au moyen de deux vastes bases de données et de différentes approches statistiques, qui ont donné des résultats semblables (Lemieux Lefebvre *et al.* 2012; Mosnier *et al.* 2016). Les zones de densité élevée (noyau de densité de 50 %) obtenues par Mosnier et ses collaborateurs (2016) à partir des données de relevés aériens ont été utilisées dans le cadre de la présente analyse parce qu'elles couvrent toute l'aire de répartition estivale de la population de bélugas, contrairement aux zones obtenues par Lemieux-Lefebvre et ses collaborateurs (2012), qui couvrent seulement le milieu de l'aire de répartition estivale (figure 4). D'après l'hypothèse raisonnable selon laquelle la recherche de nourriture se déroule le plus souvent dans des zones de rassemblement fréquent et les déplacements ont lieu la plupart du temps à l'extérieur de ces zones, on a postulé que la disponibilité des bélugas pour un aéronef en vol était moindre dans les zones de densité élevée

que dans les zones de déplacement (c.-à-d., à l'extérieur des zones de densité élevée). Ce postulat serait vrai surtout si les bélugas se nourrissaient en profondeur et/ou avaient tendance à rester près de la surface en cours de déplacement. La disponibilité des individus pourrait aussi diminuer lorsque la profondeur du fond augmente si les bélugas plongeaient jusqu'au fond. Toutefois, la disponibilité dans cette situation dépendrait aussi du temps de récupération passé à la surface. Pour examiner l'influence de ces deux facteurs sur la disponibilité, des renseignements sur la profondeur du fond (50 m de résolution horizontale; Service hydrographique du Canada) et la géolocalisation des bélugas en fonction des zones de rassemblement fréquent (à l'intérieur des zones de densité élevée ou à l'extérieur de celles-ci) ont été recueillis pour chaque plongée et chaque intervalle passé à la surface après une plongée. Chaque observation a aussi été associée à l'une des trois zones de turbidité au moyen des données de géolocalisation (figure 2).

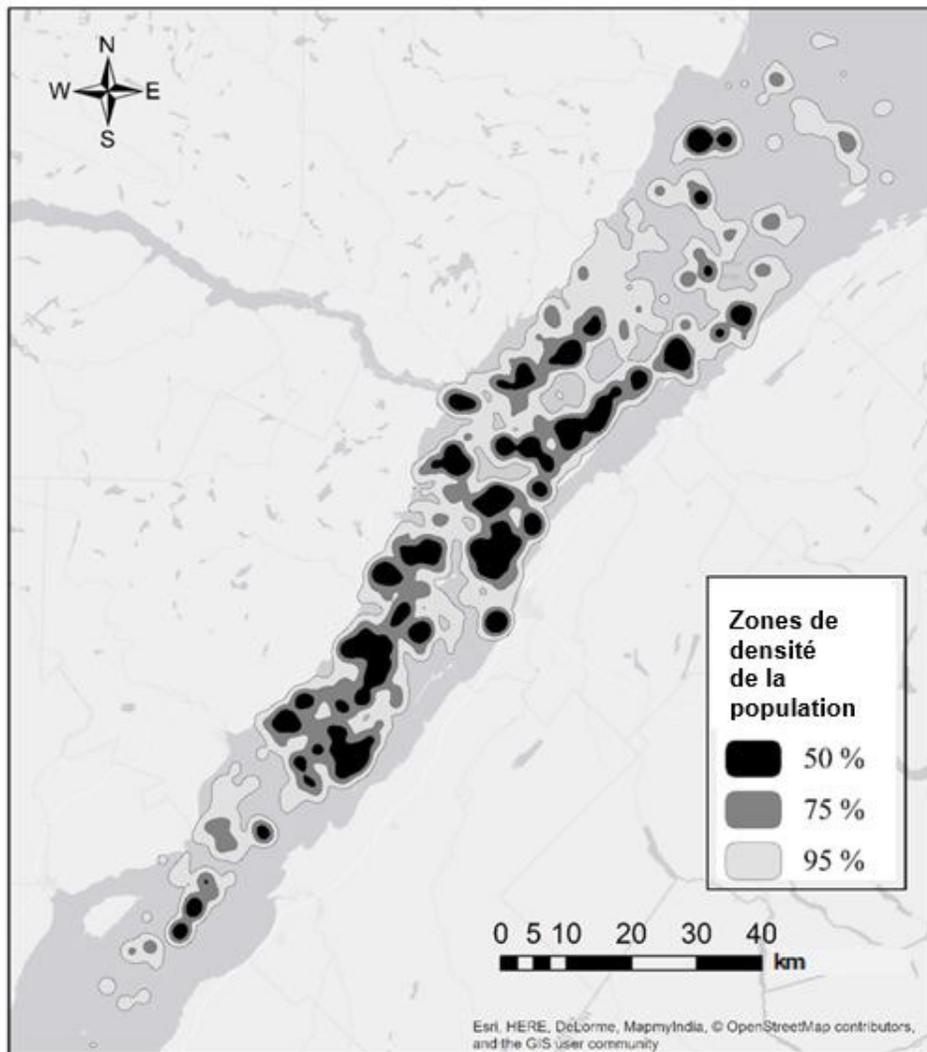


Figure 4. Zones de densité élevée regroupant 50, 75 et 95 % de la population de bélugas, comme définies grâce à la méthode des noyaux, appliquées aux données issues de 35 relevés aériens systématiques menés de 1990 à 2009 (modifiée selon la figure du document de Mosnier et al. 2016). Les lignes de contour pour les zones regroupant 50 % de la population ont été utilisées à titre d'indicateur des zones de rassemblement fréquent.

CORRECTION DU BIAIS DE DISPONIBILITÉ

L'événement S représente l'occurrence d'un groupe formé d'un ou de plusieurs bélugas présents à la surface ou à proximité de celle-ci dans un champ de vision donné (McLaren 1961). La disponibilité a est représentée comme (S, x) , soit la probabilité d'une telle occurrence à une distance perpendiculaire x de la trajectoire linéaire. La disponibilité dépend de l'intervalle passé à la surface et de la durée des plongées d'un béluga, ainsi que de la période pendant laquelle un point à la surface de l'eau situé à une distance x demeure dans le champ de vision d'un observateur. L'intervalle passé à la surface s et la durée de plongée d sont traités comme des processus de Markov temporels continus à deux états, et sont estimés à partir des données de chaque béluga suivi (Laake *et al.* 1997), comme suit :

$$a(S, x) = \frac{s}{s+d} + \frac{d[1-e^{-w(x)/d}]}{s+d} \quad [\text{Éq. 1}]$$

L'équation 1 représente la somme de deux rapports ou probabilités. Le premier rapport estime la proportion de temps moyenne qu'un béluga passe à la surface pendant un cycle de plongée ou la probabilité qu'un béluga soit à la surface lorsqu'un aéronef le survole. Le deuxième rapport estime la probabilité que ce béluga apparaisse dans le champ de vision d'un observateur pendant le passage de l'aéronef, compte tenu de la probabilité que le béluga soit en train de plonger à l'arrivée de l'aéronef. Le deuxième rapport est une fonction de $w(x)$, la période pendant laquelle tout point à la surface situé à une distance x reste dans le champ de vision d'un observateur, compte tenu de la vue latérale obstruée à l'avant et à l'arrière (\emptyset_1 et \emptyset_2 , respectivement), de la vitesse de l'avion v et de la distance perpendiculaire x du béluga observé (Forcada *et al.* 2004, De Clippele *et al.* 2006).

$$w(x) = \frac{x}{v} [\cot(\emptyset_1) + \cot(\emptyset_2)] \quad [\text{Éq. 2}]$$

Le champ de vision obstrué à l'avant et à l'arrière varie selon les aéronefs; il était de 30° vers l'avant et de 20° vers l'arrière pour le *Partenavia* et le *Cessna 337*, et de 5° vers l'avant et vers l'arrière pour le *Twin Otter*.

Pour les relevés photographiques, on a seulement considéré la probabilité qu'un béluga soit à la surface lorsqu'il est survolé par un aéronef (c.-à-d., premier terme de l'éq. 1), ce qui fait en sorte que la disponibilité est nécessairement plus faible pour les relevés photographiques que pour les relevés visuels. Les bélugas considérés comme disponibles dans le cadre d'un relevé photographique sont ceux qui sont situés à une profondeur inférieure au seuil de turbidité lorsqu'une photo est prise. La disponibilité P pour les relevés photographiques, qui représente la proportion du temps passé à une profondeur inférieure au seuil défini, est calculée comme suit :

$$P = \frac{s}{s+d} \quad [\text{Éq. 3}]$$

où s représente le temps passé à une profondeur inférieure et d , le temps passé à une profondeur supérieure au seuil de turbidité défini pendant un cycle de plongée.

ANALYSE STATISTIQUE

L'ensemble de données comprenait des renseignements issus de multiples plongées géolocalisées (y compris l'intervalle passé à la surface pendant une plongée et après celle-ci) associées à des bélugas suivis de façon focale, et la date, l'heure locale, et la bathymétrie connexes, ainsi que l'emplacement par rapport aux zones de turbidité (1, 2 ou 3) et aux zones de densité élevée (à l'intérieur ou à l'extérieur de celles-ci). On a examiné les données selon les procédures standard (Zuur *et al.* 2010) pour s'assurer de l'absence de cas particuliers ou

d'hétérogénéité dans les données, et de colinéarité, d'interaction ou de dépendance parmi les variables.

On a tenu compte de la dépendance entre les plongées successives lors de l'examen de la disponibilité à titre de fonction de covariables en incluant l'identificateur focal des bélugas à titre d'ordonnée à l'origine aléatoire dans les modèles additifs généralisés à effets mixtes (GAMM). On a évalué la validité liée à l'utilisation d'un modèle GAMM (plutôt qu'un modèle linéaire généralisé à effets mixtes) à partir du degré de liberté effectif du terme lissé, où un degré de liberté effectif supérieur à 1 indique une relation non linéaire. On a tenu compte d'une seule variable de réaction pour les relevés photographiques, soit la proportion de temps pendant laquelle un béluga était disponible lors d'un cycle de plongée [c.-à-d., P dans l'éq. 3], tandis qu'on a tenu compte de deux variables de réaction pour les relevés visuels [c.-à-d., s et d]. On a intégré les fonctions découlant des deux variables de réaction dans l'éq. 1 pour obtenir la disponibilité propre à une observation pendant les relevés visuels, d'après l'emplacement et les caractéristiques connexes. On a examiné la relation entre les résidus des modèles obtenus lors de l'utilisation de s et de d à titre de variables de réaction au moyen de diagrammes de dispersion et des coefficients de corrélation de Pearson pour s'assurer qu'une telle relation était inexistante et, donc, que l'utilisation d'un modèle à variables multiples n'était pas nécessaire, ainsi que pour s'assurer que l'intégration des fonctions pour s et d dans l'éq. 1 était appropriée.

On a tenu compte de trois covariables dans les modèles : la zone de turbidité (1, 2 et 3), la profondeur du fond (inclus à titre de terme lissé) et l'emplacement par rapport aux zones de densité élevée (à l'intérieur ou à l'extérieur de ces zones). On a aussi envisagé l'inclusion de la date julienne et du moment de la journée, mais on les a ultimement exclus des modèles. On a soulevé des préoccupations sur le fait que la couverture inégale des heures de la journée attribuable à de courtes périodes de déploiement et à des efforts de marquage s'échelonnant sur plusieurs mois pourrait augmenter la probabilité que quelques individus biaisent les effets saisonniers et journaliers. On a aussi envisagé l'utilisation de modèles spatialement explicites, mais on ne les a pas appliqués aux données parce que les modèles sans dépendance spatiale n'indiquaient aucune tendance spatiale importante dans les résidus. Les analyses exploratoires n'ont révélé aucune interaction entre les trois covariables. Par conséquent, on a mis à l'essai sept modèles pour représenter toutes les combinaisons possibles des trois covariables, sans paramètre d'interaction. La plage de profondeurs de plongée très restreinte associée à certains bélugas a empêché la mise à l'essai d'un modèle caractérisé par une ordonnée à l'origine et une pente aléatoires, c'est-à-dire avec une pente générale et une pente propre à chaque béluga plus lisses.

On a utilisé des modèles GAMM pour décrire les effets des caractéristiques environnementales et comportementales sur P , s et d dans le cadre d'un processus en trois étapes (figure 5). D'abord, on a étudié la possible hétérogénéité des intervalles passés à la surface s et du temps de plongée d découlant des covariables définies sans tenir compte de la turbidité, c'est-à-dire en utilisant un seuil de 0,5 m pour définir une plongée. Étant donné que ces deux variables de réaction étaient continues et positives, on a utilisé un modèle GAMM de type gamma ainsi qu'une fonction de lien logarithmique. On s'est servi de la vraisemblance maximale restreinte pour estimer les paramètres de lissage (Wood 2018). On a défini les modèles obtenus comme suit :

$$d_{ij} \text{ ou } s_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, r)$$

$$E[d_{ij}] \text{ ou } E[s_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[d_{ij}] \text{ ou } \text{var}[s_{ij}] = \mu_{ij}^2 / r$$

$$u_{ij} = \exp(\text{ordonnée à l'origine} + \text{covariables}_{ij} + a_i)$$

$$a_i \sim N(0, \sigma^2)$$

où d_{ij} et s_{ij} représentent respectivement les durées estimées de la plongée et de l'intervalle passé à la surface pour un individu i et une plongée j , r est un paramètre inconnu contrôlant la variance, et a_i est une ordonnée à l'origine aléatoire pour un individu i ; on présume que la distribution est normale et caractérisée par une moyenne de 0 et une variance σ^2 . Il est à noter que l'analyse n'a pas été réalisée pour les relevés photographiques étant donné que l'intervalle passé à la surface s à une profondeur inférieure à 0,5 m, était généralement d'une seconde ou moins (c.-à-d., 0 s) pour la plupart des plongées, ce qui a produit une valeur de P excessivement petite.

On a ensuite examiné l'effet ajouté de la turbidité sur la disponibilité instantanée P , ainsi que sur s et d comme une fonction des mêmes trois covariables en utilisant 4 m à titre de seuil définissant une plongée, soit la turbidité moyenne pour l'habitat estival du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent (comme dans Kingsley et Gauthier 2002). Étant donné que P est un rapport variant de 0 à 1, on a utilisé un modèle GAMM de type bêta ainsi qu'une fonction de lien logistique, comme suit :

$$P_{ij} \sim \text{bêta}(\pi_{ij}, \theta)$$

$$E[P_{ij}] = \pi_{ij}$$

$$\text{var}[P_{ij}] = \pi_{ij} * (1 - \pi_{ij}) / (1 + \theta)$$

$$\text{logit}(\pi_{ij}) = \text{Ordonnée à l'origine} + \text{covariables} + a_i$$

$$a_i \sim N(0, \sigma^2)$$

où P_{ij} est la proportion de temps passé à la surface pour un individu i et une plongée j , θ est un paramètre inconnu contrôlant la variance, et a_i est une ordonnée à l'origine aléatoire pour un individu i ; on présume que la distribution est normale et caractérisée par une moyenne de 0 et une variance σ^2 .

Pendant la troisième étape, on a examiné l'effet ajouté de la turbidité propre à l'emplacement au moyen d'un fichier composite regroupant les données traitées de nouveau avec des seuils définissant une plongée de 2 m, 5 m et 8 m; on a seulement extrait les données des observations effectuées dans la zone de turbidité correspondante (la zone 1, 2 ou 3, respectivement). Encore une fois, on a appliqué des modèles GAMM de type bêta et gamma à P (relevés photographiques), et à s et d (relevés visuels), respectivement, pour examiner les effets des trois covariables.

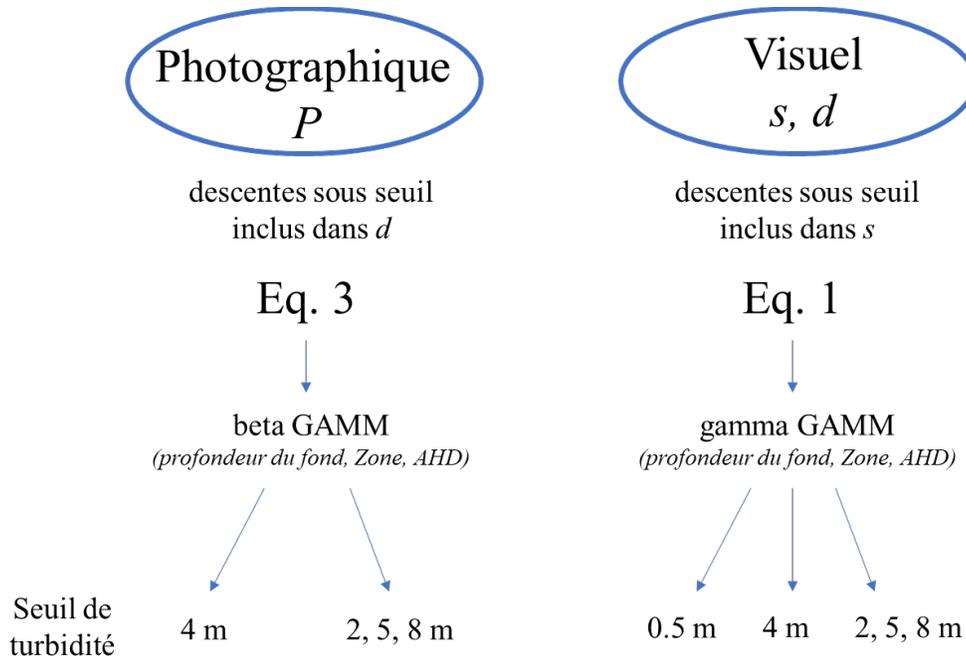


Figure 5. Processus analytiques visant à évaluer les effets des corrélats environnementaux et comportementaux sur la disponibilité P pendant les relevés photographiques, et sur l'intervalle passé à la surface s et le temps de plongée d au moyen de modèles additifs généralisés à effets mixtes (GAMM). Les zones de turbidité et les zones de densité élevée (50 %) sont représentées sur les figures 2 et 4, respectivement.

Les modèles ont été ajustés à l'aide du progiciel *mgcv* (v1.8-40; Wood 2011) dans l'environnement R (v4.2.2, R Development Core Team 2022). Le principal outil utilisé pour déterminer le modèle optimal était le critère d'information d'Akaike (AIC); le modèle le plus simple a été sélectionné lorsque la différence liée au critère AIC était inférieure à 2. On a vérifié les hypothèses du modèle en représentant les résidus de Pearson par rapport aux valeurs ajustées et à chaque covariable figurant dans le modèle ou non (Zuur *et al.* 2009). On a évalué la dépendance spatiale des résidus et l'effet aléatoire au moyen de variogrammes (Schabenberger et Pierce 2002).

CORRECTION DU BIAIS DE DISPONIBILITÉ POUR LE CHEVAUCHEMENT DE PHOTOS

Pour les relevés photographiques, il était nécessaire de tenir compte du chevauchement de photos lors de l'estimation de la disponibilité. Kingsley et Gauthier (2002) ont développé leur facteur de correction du biais de disponibilité à partir d'observations de groupes de bélugas et en présumant un intervalle de 16 s et un chevauchement de 30 % entre les photos successives. Toutefois, l'intervalle entre les photos a varié de 3 à 19 s parmi les relevés et le chevauchement des photos a varié de 0 à 39 % (St-Pierre *et al.* 2023). On a donc estimé la probabilité P_D qu'un béluga figure sur au moins une des deux photos successives prises à un intervalle de 3, 6, 16, 19, 20 et 22 s au moyen des données de marquage (annexe 3). P_D a été établie comme la proportion des observations regroupées pendant ces intervalles, où la profondeur était égale ou inférieure au seuil de turbidité moyen dans la zone étudiée (c.-à-d., 4 m) pour au moins une des deux observations. La disponibilité corrigée en fonction du chevauchement de photos \bar{P} a été calculée dans Kingsley et Gauthier (2002) :

$$\bar{P} = \frac{(1-2V)P + VP_D}{1-V} \quad [\text{Éq. 4}]$$

où, V représente le chevauchement et P , le biais de disponibilité obtenu au moyen du modèle GAMM.

ESTIMATION DE L'ABONDANCE ET DE LA TAILLE D'UN GROUPE

Pour estimer l'abondance et la variance totale connexe, 5 000 estimations du biais de disponibilité ont été produites pour chaque observation selon les valeurs connexes de la profondeur du fond, de la zone de turbidité et de la zone de densité élevée au moyen d'une procédure bootstrap fondée sur une simulation *a posteriori* (Wood 2018). On a produit ces 5 000 estimations de P ou de $a(S, x)$ en rééchantillonnant les paramètres du modèle avec une valeur de remplacement (c.-à-d., profondeur du fond, zone de turbidité, zone de densité élevée et effet aléatoire). Les effets liés aux fonctions provenant de variables environnementales appliqués à $a(S, x)$ par l'entremise de s et d dans l'éq. 1 nécessitaient des données sur la distance perpendiculaire (entre autres variables). On a attribué des données de géolocalisation aux quelques observations sans distance perpendiculaire en utilisant de préférence les données d'observation à deux plateformes; si ces données étaient indisponibles ou incertaines, on a attribué la valeur par défaut de 0 m (c.-à-d., directement sous l'aéronef).

À partir des 5 000 valeurs de P et de $a(S, x)$ par observation, on a généré 5 000 estimations corrigées de la taille d'un groupe, ce qui représentait le fondement pour le calcul des 5 000 estimations de l'abondance et de la variance connexe selon les procédures décrites dans St-Pierre *et al.* 2023. On a obtenu les estimations corrigées de la taille d'un groupe \bar{E} à partir de la taille du groupe E , comme suit pour les relevés photographiques et visuels, respectivement :

$$\bar{E} = E \cdot \frac{1}{P} \text{ ou } \bar{E} = E \cdot \frac{1}{a(S, x)} \quad [\text{Éq. 5}]$$

ANALYSE DE SENSIBILITÉ

On a examiné la sensibilité du biais de disponibilité à la conception des relevés, à la plateforme de relevé, à la distribution des observations, au seuil de turbidité et à chaque covariable, au moyen de deux ensembles de données : 1) tous les relevés photographiques effectués de 1990 à 2019 ($n = 11$); 2) les répétitions de relevés visuels disponibles à partir de 2005 ($n = 14$). On a examiné les valeurs sélectionnées pour le champ de vision obstrué à l'avant et à l'arrière (éq. 2) pour une plateforme de relevé donnée afin de déterminer leur influence sur la disponibilité au moyen des quatre répétitions de relevés de 2019, soit les seuls relevés effectués au moyen d'une plateforme populaire pour les relevés ciblant le béluga et d'autres cétacés dans d'autres régions, l'aéronef *Twin Otter*.

Les analyses de sensibilité ont été menées au moyen du meilleur modèle sélectionné d'après l'AIC pour les relevés photographiques et visuels (voir la section sur les résultats).

RÉSULTATS

Des 44 étiquettes déployées, 17 n'ont pas pu être utilisées : une a été perdue; quatre n'ont enregistré aucune donnée; trois ont fourni des données seulement dans le fjord du Saguenay; neuf ont été déployées sur des bélugas qu'on a perdus de vue après le marquage. Pour les 27 étiquettes restantes, la durée de déploiement a varié de 0,7 à 29,8 h. Une fois qu'on a retiré les données sur l'activité nocturne et d'autres segments comportant des données inutilisables, il restait une moyenne de 4,5 h de données utilisables par béluga (total : 134 h), ainsi que des données de géolocalisation dans les trois zones (figure 3).

Ce ne sont pas tous les individus qui ont visité les trois zones; 9, 8 et 21 individus ont visité les zones 1, 2 et 3, respectivement. La profondeur du fond est distribuée de façon inégale dans ces

trois zones; elle est plus importante en moyenne dans la zone 3 (figure 3), et elle est aussi plus importante en moyenne à l'extérieur des zones de densité élevée qu'à l'intérieur de celles-ci (95 m *par rapport à* 37 m, respectivement). L'étude des données n'a révélé aucun problème précis avec celles-ci, et a confirmé leur répartition de nature irrégulière ainsi que la variabilité interindividuelle prévue entre s et d . Il n'y avait aucune relation entre s et d ; d [mais pas s] augmente en fonction de la profondeur du fond.

Lorsqu'elles ont été calculées avec un seuil de 0,5 m pour définir une plongée, d et s étaient variables chez les 27 individus marqués, et étaient en moyenne de 176,6 s (erreur-type pondérée = 12,6 s) et de 51,6 s (erreur-type pondérée = 4,5 s), respectivement. En moyenne, le temps de plongée des bélugas était semblable dans les trois zones de leur aire de répartition estivale. Toutefois, les intervalles passés à la surface étaient environ 50 % plus longs dans la zone la plus profonde (zone 3) que dans les deux autres zones (annexe 4a).

De façon générale, la disponibilité moyenne diminuait lorsque la turbidité augmentait. Comme prévu, la turbidité était plus importante pour les relevés visuels que pour les relevés photographiques parce que les immersions à des profondeurs supérieures au seuil de turbidité ont été consignées comme faisant partie de l'intervalle passé à la surface pour les relevés visuels, mais les valeurs sont devenues presque identiques entre les relevés photographiques et visuels à des turbidités ≥ 4 m (annexe 4b).

TEMPS DE PLONGÉE

Les corrélats environnementaux du temps de plongée des bélugas étaient les mêmes, que l'on tienne compte des effets de la turbidité (moyenne de 4 m ou propre à chaque zone) ou non (0,5 m) lors de l'estimation de d (annexe 5). Plus précisément, les variations relatives au temps de plongée étaient le mieux expliquées par les modèles incluant les trois covariables, soit la profondeur du fond, la zone de turbidité et l'emplacement par rapport aux zones de densité élevée (à l'intérieur ou à l'extérieur de celles-ci). De façon générale, d augmentait en fonction de la profondeur du fond jusqu'à environ 50 m, et des petites fluctuations ont été observées à des profondeurs plus importantes (figure 6). Les valeurs de d étaient généralement plus élevées quand les bélugas étaient à l'intérieur de zones de densité élevée ou dans la zone 1 (2 m; estuaire moyen). Dans les trois modèles, une dépendance spatiale dans les résidus de Pearson a été observée jusqu'à environ 400 m. La vitesse de déplacement nette moyenne pour les bélugas marqués (5,8 km/h; Lemieux Lefebvre *et al.* 2012) et la durée de plongée moyenne (1,3 à 3,3 min dépendant du type de plongée; Lemieux Lefebvre *et al.* 2018) indiquent que la dépendance spatiale diminuait beaucoup au-delà de 2 à 3 plongées consécutives ou pour les plongées effectuées à plus de 4 min d'intervalle.

TEMPS PASSÉ À LA SURFACE

Les variations observées parmi les valeurs de s n'étaient généralement pas liées aux covariables. La zone ou la profondeur du fond a amélioré légèrement l'ajustement aux données (pour le modèle fondé uniquement sur l'ordonnée à l'origine) seulement lorsque la turbidité propre à la zone a été prise en compte (annexe 6). Toutefois, l'outil de lissage de la profondeur a été grandement non significatif (valeur de $P = 0,34$), et l'effet de la zone découlait principalement d'une différence liée à s entre la zone ayant la turbidité la plus élevée et celle ayant la turbidité la moins élevée (zones 1 et 3). Comme pour d , on a détecté une faible dépendance spatiale dans les résidus de Pearson liés à s , aussi jusqu'à environ 400 m, soit pendant la période requise pour qu'un béluga effectue deux plongées consécutives.

DISPONIBILITÉ INSTANTANÉE (P)

Lorsque P a été modulé selon la turbidité locale, les covariables d'influence étaient notamment la profondeur du fond, la zone et la présence des bélugas à l'intérieur ou à l'extérieur des zones de densité élevée. Toutefois, lorsqu'on a fixé le seuil de visibilité moyen à 4 m pour toute la zone d'étude, on a déterminé que le modèle ayant seulement la profondeur du fond comme covariable d'influence était le meilleur modèle (annexe 7). De façon générale, la disponibilité instantanée dans le cadre d'un relevé photographique diminuait de la zone 3 à la zone 1, augmentait en fonction de la profondeur du fond, et était plus faible lorsque les bélugas étaient à l'intérieur des zones de densité élevée plutôt qu'à l'extérieur de celles-ci (figure 7).

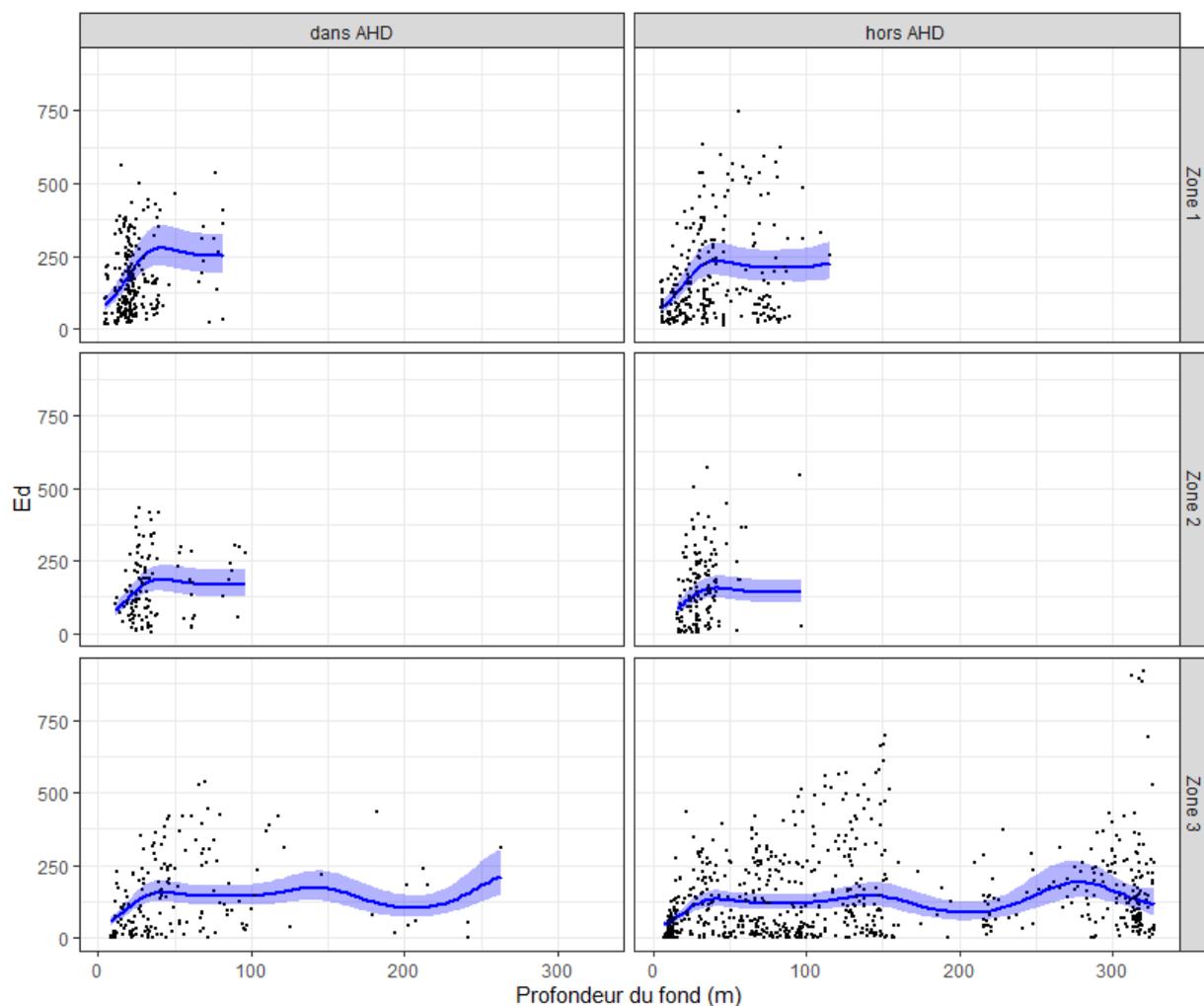


Figure 6. Temps de plongée (E_d) et intervalles de confiance à 95 % (en bleu) en fonction de la profondeur du fond (m), de la zone utilisée, et de la présence des bélugas à l'intérieur ou à l'extérieur d'une zone de densité élevée, et en tenant compte de la turbidité propre à la zone. La turbidité de 2, 5 et 8 m correspond aux zones 1, 2 et 3, respectivement.

SÉLECTION DU MODÈLE

Les résidus du modèle de plongée optimal d n'étaient pas liés (corrélation $\leq 0,10$) aux résidus du modèle de l'intervalle passé à la surface optimal s , ce qui confirme que l'utilisation d'un modèle à variables multiples n'était pas justifiée pour l'éq. 1. Compte tenu des différences importantes entre les valeurs de turbidité à l'échelle de la zone d'étude, on a jugé que les

modèles tenant compte de la turbidité locale (2, 5 et 8 m) étaient plus appropriés pour nos ensembles de données que les modèles utilisant une turbidité uniforme de 4 m (annexe 7). Pour les relevés photographiques, le modèle choisi comprenait la profondeur du fond, la zone et l'emplacement par rapport aux zones de densité élevée. Pour les relevés visuels, la disponibilité a été estimée à l'aide du modèle nul pour s (annexe 6) et d'un modèle comprenant trois covariables pour d (annexe 5).

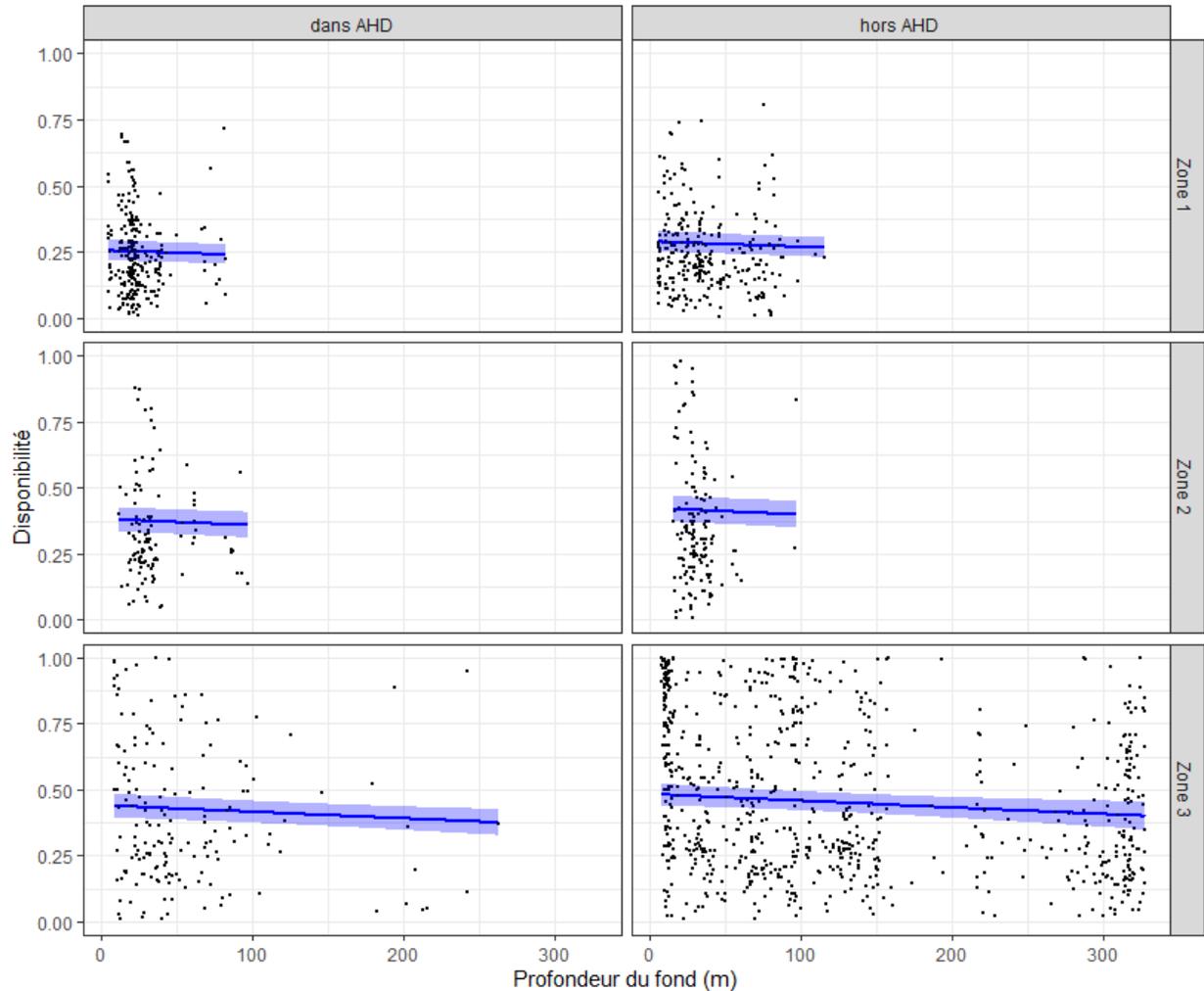


Figure 7. Disponibilité instantanée P et intervalle de confiance à 95 % (en bleu) en fonction de la profondeur du fond (m), de la zone utilisée et de l'emplacement du béluga à l'intérieur ou à l'extérieur des zones de densité élevée, et en tenant compte de la turbidité propre à la zone.

ANALYSE DE SENSIBILITÉ

Comme prévu selon le temps de visibilité, qui est instantané pour les relevés photographiques, mais pas pour les relevés visuels, la disponibilité des bélugas était en moyenne plus élevée pendant les relevés visuels que pendant les relevés photographiques (figure 8). Les estimations ont aussi varié davantage au fil des observations pendant les relevés visuels que pendant les relevés photographiques (variance plus élevée; figure 8), probablement en raison de la variabilité des distances perpendiculaires et donc, du temps de visibilité (voir éq. 1). La plateforme de relevé choisie pour mener les relevés visuels peut avoir une grande incidence sur la disponibilité en raison des angles liés au champ de vision obstrué propre à chaque aéronef :

le champ de vision du *Twin Otter* est obstrué de 5° vers l'avant et de 5° vers l'arrière, ce qui entraîne une disponibilité moyenne 54 % plus élevée (moyenne de 0,763, erreur-type = 0,10 par rapport à 0,496, erreur-type = 0,007) que celle du *Partenavia* ou du *Cessna 337* (moyenne de 0,339, erreur-type = 0,005), pour lesquels le champ de vision est obstrué de 30° vers l'avant et de 20° vers l'arrière (figure 8). En utilisant l'aéronef *Twin Otter* et les données de relevés visuels de 2019 à titre de plateforme d'essai et d'ensemble de données, ainsi que de diverses combinaisons d'angles du champ de vision obstrué, on a déterminé que les tendances de recherche des observateurs dans le champ de vision disponible peuvent avoir une grande incidence sur la disponibilité estimée : un changement de 5° vers l'avant et 5° vers l'arrière à 45° vers l'avant et 45° vers l'arrière ou à 0° vers l'avant et 90° vers l'arrière a diminué la disponibilité de 43 à 46 % (figure 9). Cette analyse a aussi mis en lumière que l'application d'une disponibilité moyenne issue des données de marquage *a posteriori* aux estimations de l'abondance moyennes plutôt que l'inclusion de cette disponibilité dans l'éq. 1 avec les distances perpendiculaires observées et les données réalistes du champ de vision mènera probablement à une sous-estimation de la disponibilité et donc à une surcorrection de ce biais, surtout pour les plateformes de relevé associées à un grand champ de vision (figure 9).

D'après les données des relevés photographiques, la majorité des observations de bélugas sont effectuées dans la zone de turbidité la plus élevée : dans tous les cas, à l'exception de trois relevés photographiques (tous effectués en 2019), entre 50 et 75 % des observations ont été effectuées dans la zone 1 (figure 10). Cette zone était caractérisée par une disponibilité moyenne inférieure à celle des autres zones (0,307 par rapport à 0,363 et à 0,399 pour les zones 2 et 3, respectivement; figure 11). Par conséquent, les trois relevés de 2019 associés à une proportion plus élevée d'individus dans les zones 2 et 3 que dans la zone 1 ont été caractérisés par une disponibilité moyenne plus élevée selon un modèle tenant compte d'une seule zone (scénario 258m_Zone dans le graphique a) de la figure 12), par rapport à tous les autres relevés.

Les estimations de la disponibilité moyenne ont varié en fonction de la formulation du modèle, et elles atteignaient généralement leur valeur la plus faible lorsque les trois covariables étaient incluses (c.-à-d., le meilleur modèle selon les valeurs de l'AIC). C'était le cas à la fois pour les relevés photographiques et visuels (figure 12). Les modèles nuls ont montré que le fait de tenir compte de la turbidité locale (plutôt que d'utiliser une turbidité moyenne de 4 m pour toute la zone d'étude) augmentait la disponibilité de 2,6 % et de 1,6 % en moyenne pour les relevés photographiques et visuels, respectivement (scénario 4m_Null par rapport au scénario 258m_Null dans la figure 12). Les exécutions du modèle effectuées avec une turbidité propre à la zone (c.-à-d., scénario 258m_Null) et en incluant une covariable à la fois ont indiqué que les processus latents associés à une zone donnée avaient l'effet le plus important sur la disponibilité pour les deux types de relevés (moyenne : -7,8 % et -3,8 %, respectivement). Étant donné que la profondeur du fond produit un changement de la disponibilité de moins de ± 2 % dans tous les relevés [visuels] à l'exception de deux (moyenne : -0,1 % et 2,0 %, respectivement), l'emplacement des bélugas par rapport aux zones de densité élevée a eu, à une exception près, un effet négatif constant sur la disponibilité (moyenne : -1,7 et -2,5 %, respectivement).

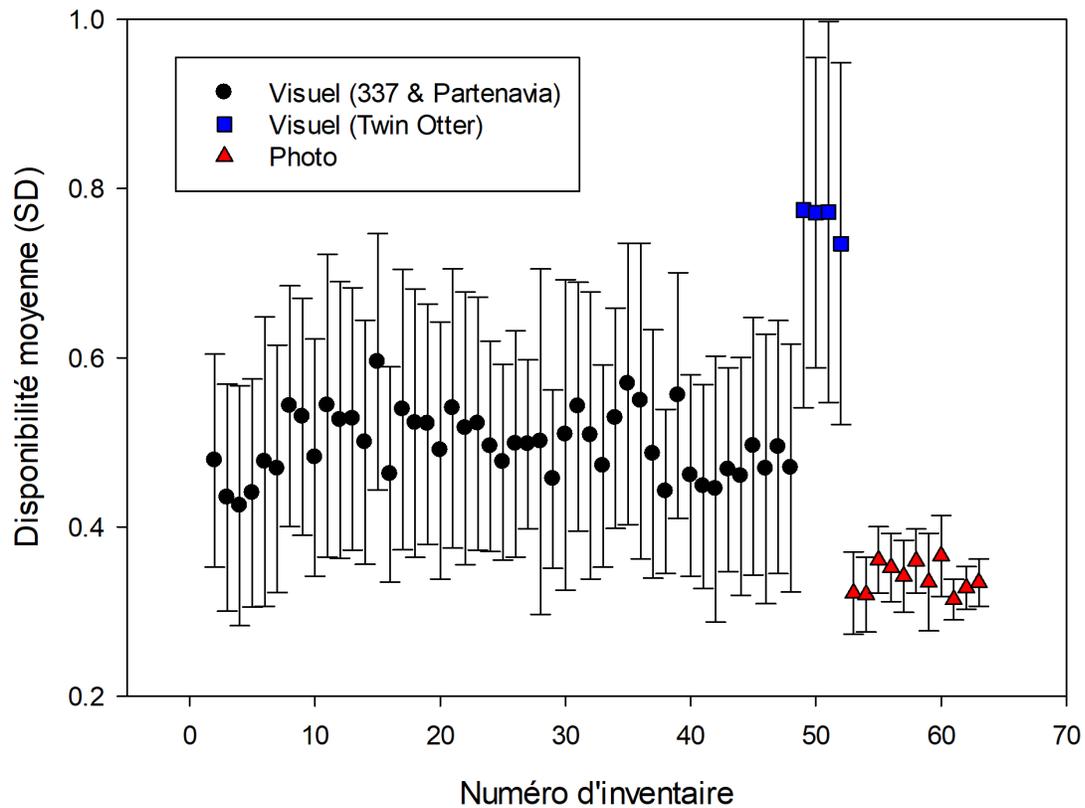


Figure 8. Disponibilité moyenne (et écart-type) pour les relevés visuels et photographiques, estimée à l'aide des meilleurs modèles choisis pour l'estimation de la disponibilité (c.-à-d., relevés photographiques : la disponibilité instantanée est estimée en tenant compte de la turbidité propre à la zone et en incluant la profondeur du fond, la zone et l'emplacement par rapport aux zones de densité élevée à titre de covariables; relevés visuels : la disponibilité, qui tient compte du champ de vision de l'observateur, est estimée à l'aide d'un modèle nul pour le temps passé à la surface s, et d'un modèle tenant compte de la turbidité propre à la zone et incluant les trois covariables susmentionnées pour le temps de plongée d).

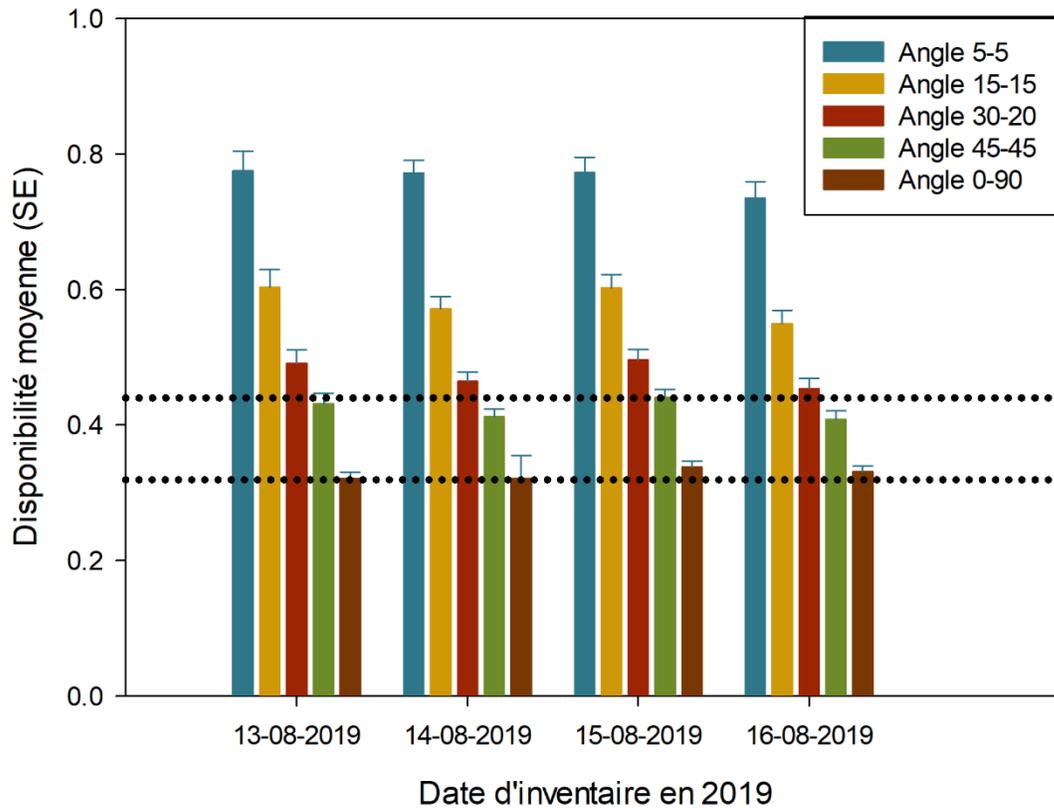


Figure 9. Effet de différentes combinaisons d'angles avant et arrière caractérisant le champ de vision obstrué sur la disponibilité moyenne, illustré à l'aide du meilleur modèle pour l'estimation de la disponibilité et des données des quatre répétitions de relevés visuels menés grâce à l'aéronef Twin Otter en 2019. Les lignes horizontales pointillées représentent la plage de disponibilité moyenne associée aux relevés visuels d'après les données de 27 bélugas marqués et l'utilisation de seuils de turbidité variant de 2 m (ligne du bas) à 8 m (ligne du haut) [voir l'annexe A4b].

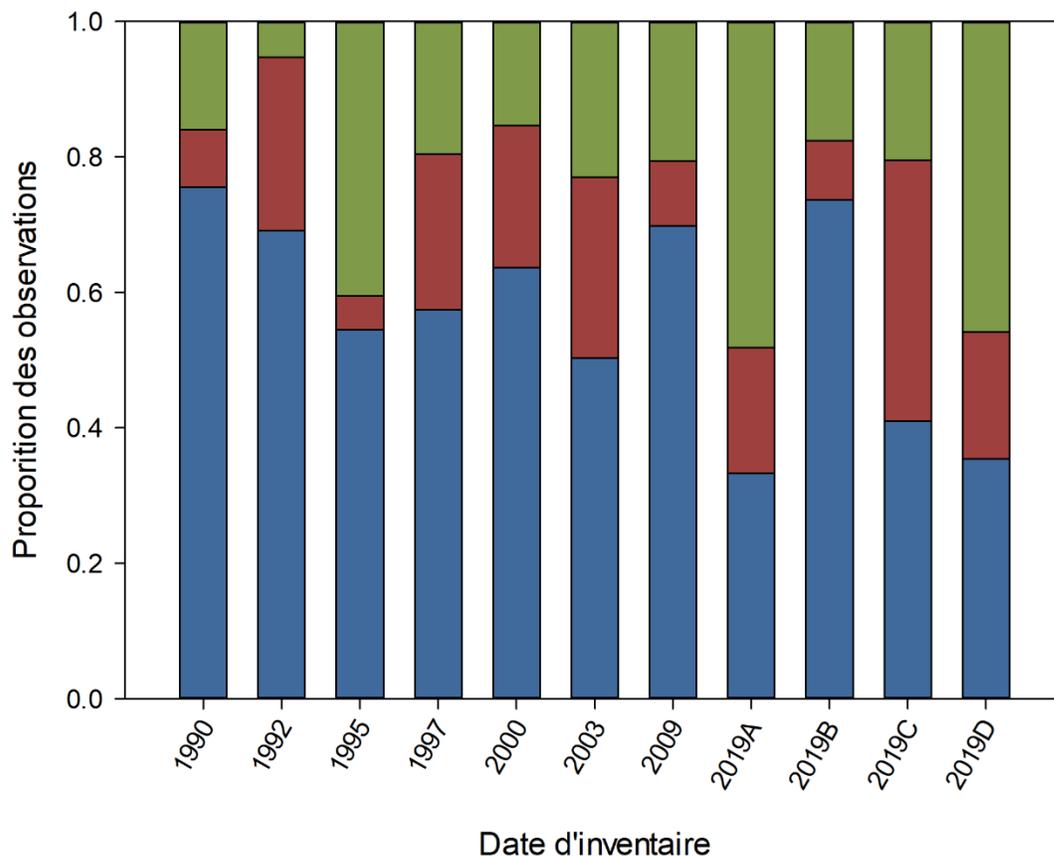


Figure 10. Répartition des observations de bélugas parmi les zones de turbidité pendant les relevés photographiques : zone 1 (2 m; en bleu), zone 2 (5 m; en rouge) et zone 3 (8 m; en vert).

De façon générale, le fait de tenir compte de toutes les covariables et de la turbidité locale a diminué la disponibilité de 6,6 %, en moyenne, pour les relevés photographiques, c'est-à-dire d'une moyenne de 0,363 pour le modèle nul caractérisé par une turbidité moyenne de 4 m (plage de 0,335 à 0,381) jusqu'à 0,339 pour le modèle caractérisé par l'utilisation des trois covariables et de la turbidité propre à la zone (plage de 0,314 à 0,366). D'après l'échantillon de 2005 regroupant 14 relevés, l'utilisation du modèle complet pour les relevés visuels a diminué la disponibilité, en moyenne, de 6,0 %, d'une moyenne de 0,556 pour le modèle nul caractérisé par une turbidité de 4 m jusqu'à 0,523 pour le modèle complet utilisant une turbidité propre à la zone (figure 12). Pour une population fictive comptant 1 000 individus, l'utilisation d'un modèle nul avec une turbidité de 4 m plutôt que le modèle complet avec une turbidité propre à la zone entraînerait, en moyenne, une sous-estimation de la taille de la population moyenne d'environ 190 et 115 individus pour les relevés photographiques et visuels, soit d'environ 20 % et 10 %, respectivement.

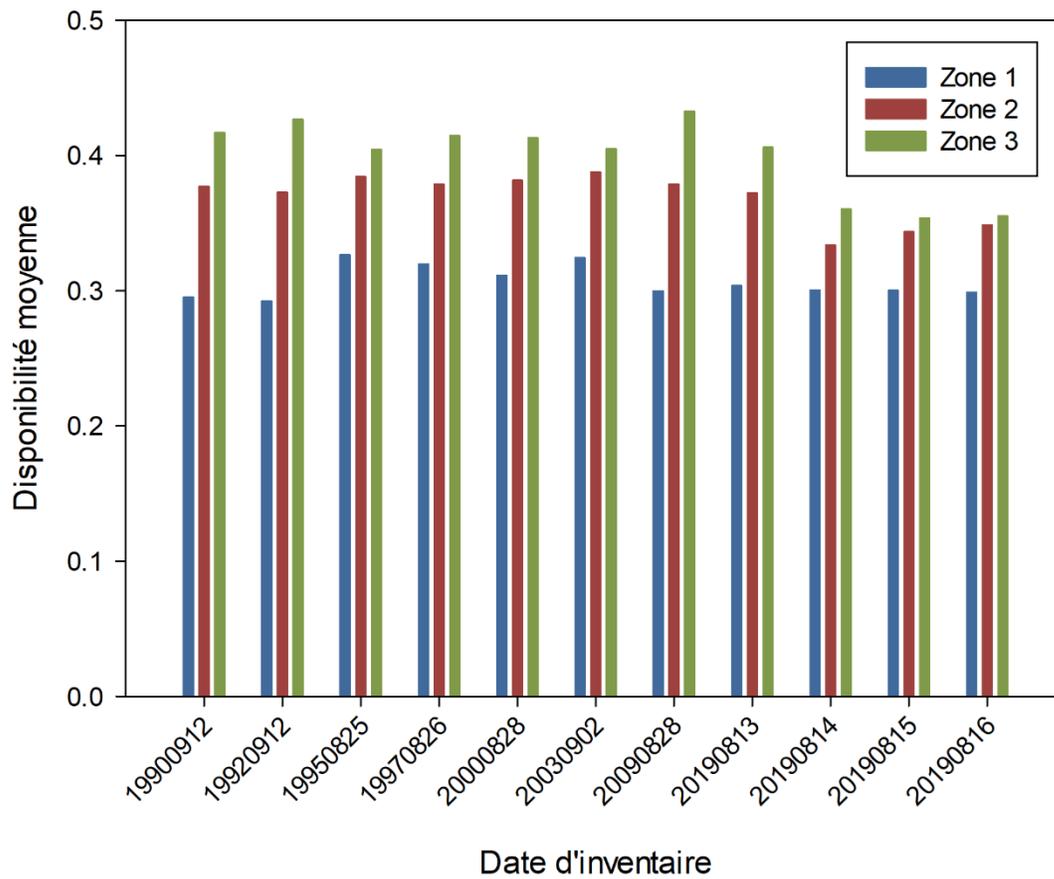


Figure 11. Disponibilité moyenne par zone pour les relevés photographiques menés dans l'estuaire du Saint-Laurent, telle que déterminée à l'aide du meilleur modèle pour la disponibilité (c.-à-d., celui qui tient compte de la turbidité locale et des trois covariables).

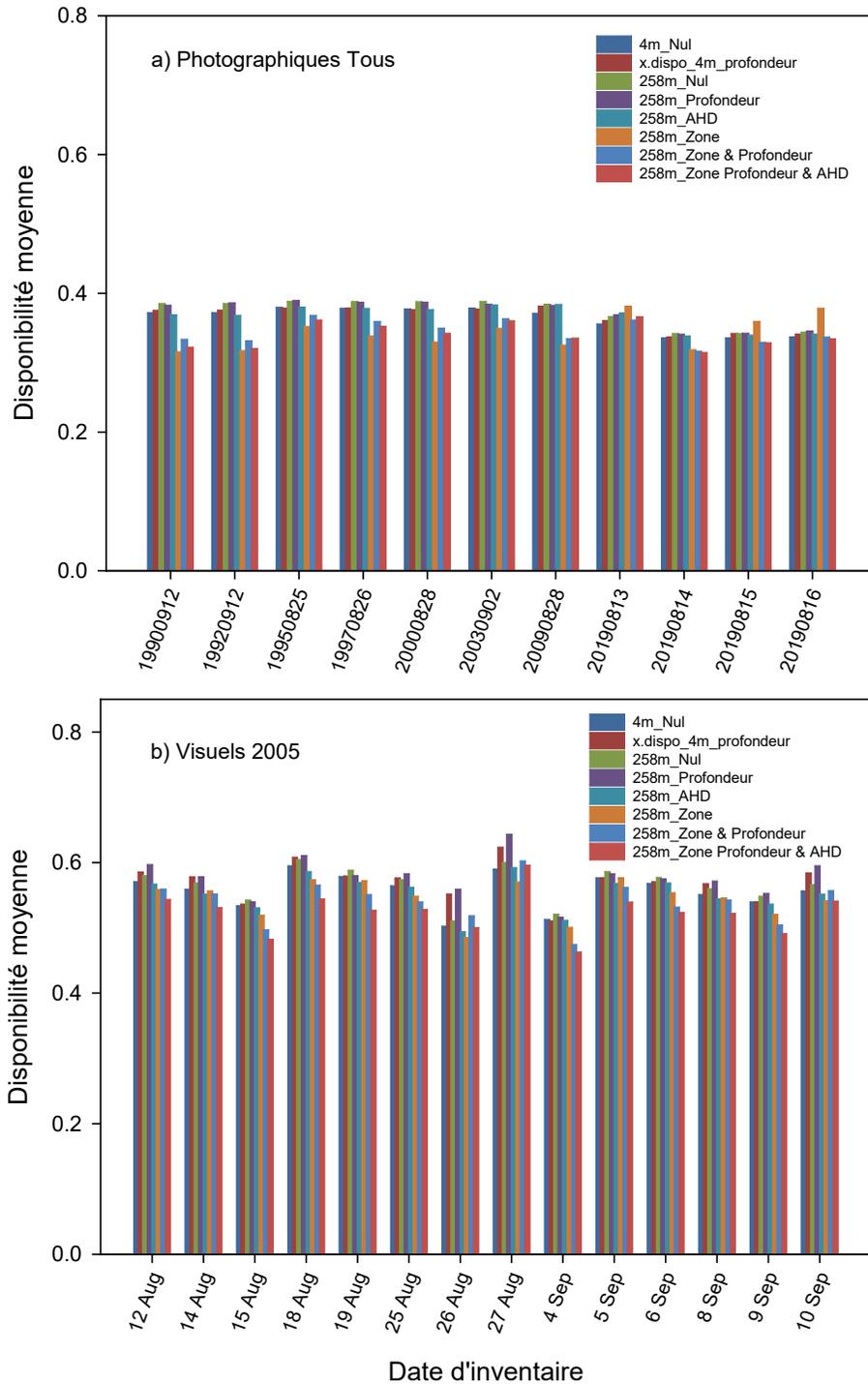


Figure 12. Disponibilité moyenne des bélugas pour a) les relevés photographiques et b) les relevés visuels selon divers scénarios de turbidité locale et d'effets de facteurs environnementaux ou comportementaux. La turbidité représente soit la moyenne pour la zone étudiée (4 m), soit une valeur propre à la zone (2, 5 ou 8 m pour les zones 1, 2 et 3, respectivement). Les modèles utilisés sont caractérisés par ce qui suit : aucune covariable (nul); une seule covariable (la profondeur du fond, la zone ou l'emplacement par rapport aux zones de densité élevée); une combinaison de covariables.

DISCUSSION

Dans le cadre de nombreuses études, on a estimé la disponibilité de cétacés et d'autres vertébrés marins grâce pour diverses plateformes de relevé, mais peu d'études ont examiné l'incidence possible de facteurs environnementaux ou comportementaux (p. ex., Thomson *et al.* 2012; Hagihara *et al.* 2013; Doniol-Valcroze *et al.* 2015; Fuentes *et al.* 2015; Watt *et al.* 2015a; 2015b; Marcoux *et al.* 2016; Nykänen *et al.* 2018; Sucunza *et al.* 2018; Brown *et al.* 2022). En plus de fournir des estimations de la disponibilité des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent pour les relevés visuels et photographiques, la présente étude offre aussi une analyse exhaustive de l'influence relative de divers facteurs méthodologiques, environnementaux et comportementaux sur ces estimations. Nos résultats ont confirmé que le temps de plongée est plus long lorsque les bélugas se trouvent à l'intérieur plutôt qu'à l'extérieur de zones de densité élevée, ce qui correspond à la prédiction selon laquelle ces zones seraient utilisées pour des comportements comme la recherche de nourriture. Ces résultats indiquent aussi que certains des facteurs comportementaux et environnementaux, comme les processus latents associés à la zone utilisée, pourraient avoir un effet important sur la disponibilité, la conception du relevé (photographique ou visuel) et les caractéristiques des plateformes de relevé, et que les tendances de recherche des observateurs pourraient être les facteurs qui influencent le plus le biais de disponibilité.

Comme prévu, les estimations de la disponibilité étaient systématiquement plus élevées pour les relevés visuels que pour les relevés photographiques étant donné que ces derniers sont associés à un temps de visibilité instantané. Toutefois, pour les relevés visuels, on a observé que la disponibilité était très dépendante du champ de vision défini. Des simulations pour un aéronef *Cessna 337* ou *Partenavia* (voir l'annexe A2b) indiquent que le temps de visibilité peut varier d'environ 0 s (sur la trajectoire de l'aéronef) à environ 50 s, ce qui correspond aux distances d'observation typiques des relevés ciblant les bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent (c.-à-d, environ 600 m; p. ex., Gosselin *et al.* 2017). À des distances semblables, le temps de visibilité serait plus élevé pour un *Twin Otter* étant donné que le champ de vision obstrué connexe est plus petit (et presque nul) lorsque l'aéronef est muni de fenêtres concaves. Cette différence a été confirmée parce que la disponibilité du béluga estimée pour le *Twin Otter* est beaucoup plus grande que pour les autres aéronefs. Ces résultats, et ceux concernant la sensibilité des estimations de la disponibilité à des angles définis, soulignent l'importance de la cohérence entre la définition d'un champ de vision obstrué et les tendances de recherche des observateurs pour l'obtention d'une estimation de la disponibilité non biaisée.

Des facteurs de correction du biais de disponibilité ont été développés pour différentes populations de bélugas à moyen de méthodes diverses (tableau 1). Toutefois, ces facteurs de correction semblent généralement avoir été appliqués directement à l'abondance totale, comme une proportion du temps disponible pour les plateformes de relevé, sans que l'on tienne compte de la variabilité du temps de visibilité selon la distance perpendiculaire, c'est-à-dire sans utiliser l'éq. 1 (voir St-Pierre *et al.* 2023). De telles approches sont susceptibles de biaiser les estimations de l'abondance selon une valeur inconnue et variable : un temps de visibilité moyen uniforme, mais sous-estimé biaiserait les estimations de la disponibilité à la baisse et celles de l'abondance à la hausse, tandis que l'inverse entraînerait une sous-estimation de l'abondance. Si l'on ne tient pas compte de la variabilité de la distance perpendiculaire lors de l'estimation de la disponibilité pour chaque observation, la variance de relevé sera aussi susceptible d'être sous-estimée (voir figure 8).

Des études antérieures ont souligné la sensibilité du facteur de correction de la disponibilité à la turbidité dans le cadre des relevés ciblant les bélugas. Par exemple, dans la baie Cumberland, on a jugé que la disponibilité fondée sur des données de télémétrie par satellite variait de 0,224 à 0,485 lorsque la turbidité variait de 1 à 6 m, ce qui augmente les estimations de l'abondance

par des facteurs de 4,46 à 2,06 (p. ex., Marcoux *et al.* 2016). Pour une plage semblable (1,5 à 6 m), la disponibilité des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent a varié de 0,150 à 0,343, ce qui équivaut à des facteurs de correction de 6,65 à 2,92 pour les estimations de l'abondance. Toutefois, nos résultats de modélisation indiquent qu'ultimement, la correction de la disponibilité relative à la turbidité a seulement eu un effet mineur sur la disponibilité moyenne pour chaque relevé, et que les processus latents associés à chaque zone étaient plutôt le facteur environnemental ou comportemental ayant influencé le plus la disponibilité. Une étude sur la façon dont les marées influencent l'utilisation de l'habitat et le comportement de plongée pourrait améliorer davantage notre compréhension de ces processus latents, y compris la variabilité associée au comportement de recherche de nourriture.

Précédemment, on a corrigé les estimations de l'abondance pour le béluga de l'estuaire du Saint-Laurent au moyen d'une estimation de la disponibilité obtenue en observant l'apparition et la disparition de groupes formés d'un nombre variable de bélugas à partir d'un hélicoptère en vol (1 à 18 individus; Kingsley et Gauthier 2002). L'estimation de la disponibilité non corrigée pour ces études était de 0,443 (erreur-type = 0,038), mais a varié entre 0,404 pour les zones dont la turbidité était de 1 à 2 m et 0,543 pour les zones associées à une turbidité supérieure à 4 m. Pour tenir compte du chevauchement de photos (habituellement de 30 %) et de la probabilité (P_D) qu'un béluga soit photographié au moins une fois lorsque les photos étaient prises à un intervalle de 16 s (aussi habituel jusqu'au relevé de 2019), une estimation de la disponibilité corrigée (\bar{P}) de 0,478 a été obtenue au moyen de l'éq. 4 (ce qui correspond à un facteur de correction de 2,09; erreur-type = 0,16). Précédemment, on a appliqué ce facteur de correction aux indices de l'intervalle passé à la surface pour les relevés photographiques et visuels et on a présumé une turbidité uniforme de 4 m à l'échelle de la zone d'étude.

À titre de comparaison, le biais de disponibilité de notre étude a été estimé pour des individus, pas pour des groupes. Notre modèle nul appliqué aux relevés photographiques de 1990 à 2019, qui était fondé sur une turbidité semblable de 4 m, a fourni une disponibilité estimée (\bar{P}) qui était toujours inférieure (0,336 à 0,379 selon l'année de relevé; figure 12a) à la disponibilité estimée par Kingsley et Gauthier (2002), même pour les relevés caractérisés par des chevauchements (30 %) et des intervalles entre les photos (16 s) semblables, soit ceux de 1997 à 2003 (voir St-Pierre *et al.* 2023). Par conséquent, le changement de méthodologie pour l'estimation de la disponibilité du béluga de l'estuaire du Saint-Laurent, en passant d'une approche fondée sur la visibilité de groupes à une approche dans le cadre de laquelle les profils de plongée détaillés des individus ont été consignés, a mené à une diminution de 26 à 42 % des estimations de la disponibilité moyenne. Le marquage de plus d'un individu dans un groupe, malgré les difficultés sur le plan logistique, et l'examen de vidéos prises par des drones ciblant divers groupes pourraient avoir été utiles pour mieux comprendre la synchronicité des intervalles passés à la surface au sein de groupes et le lien entre la probabilité de détection d'un groupe pendant des relevés visuels par rapport au comportement individuel. Il aurait également été utile de comparer nos résultats avec ceux obtenus par Kingsley et Gauthier (2002), qui étaient précisément axés sur les groupes plutôt que sur le comportement individuel.

La question visant à déterminer laquelle, de l'étude précédente ou de l'étude actuelle, est la meilleure pour estimer la disponibilité peut faire l'objet de discussions. Dans les deux cas, la collecte de données a nécessité l'utilisation d'un aéronef ou d'un navire. Même si l'altitude de l'hélicoptère et la distance de suivi du navire ont été établies pour éviter des réactions comportementales, il est impossible d'éliminer un possible effet d'ampleur et d'une direction inconnue sur les bélugas (Senigaglia *et al.* 2016). Dans l'étude de Kingsley et Gauthier (2002), un certain nombre de facteurs pourraient avoir entraîné une surestimation de la disponibilité, dont certains ont été cernés par les auteurs. Une surestimation de la disponibilité pourrait survenir si les individus du premier groupe de bélugas observé adoptaient des comportements

plus visibles que les autres. La taille maximale du groupe a été définie comme le nombre maximal d'individus observés simultanément; si tous les individus n'ont pas émergé en même temps pendant les intervalles passés à la surface, la véritable taille du groupe a été sous-estimée et la visibilité a été surestimée. Kingsley et Gauthier (2002) ont indiqué qu'une séance de prise de photos commençait lors de l'observation d'un groupe choisi de façon aléatoire, mais n'ont fourni aucune information sur la fin d'une telle séance. Si une séance se terminait lors de la disparition d'un groupe et non lors du début d'un nouvel intervalle passé à la surface suivant une plongée, le temps passé à la surface serait surreprésenté par rapport au temps d'observation total pour chaque séance, ce qui biaiserait aussi la disponibilité à la hausse. Finalement, nous avons remarqué que dans Kingsley et Gauthier (2002), 75 % des observations ont été réalisées dans la zone 1 où nous avons déterminé que la disponibilité serait plus faible, mais où les mâles adultes sont rarement observés pendant l'été (Ouellet *et al.* 2021), ce qui indique un biais de l'échantillon par rapport à un segment de la population. Ce biais possible est probablement partiellement représenté dans la différence observée par Kingsley et Gauthier concernant la disponibilité entre la zone la plus turbide (probablement la zone 1) et la zone la moins turbide (probablement la zone 3, où les mâles sont le plus souvent observés; Ouellet *et al.* 2021); la disponibilité estimée était de 0,404 et de 0,543, respectivement. Toutefois, d'après nos résultats, l'effet de la turbidité devrait être relativement mineur par rapport à l'effet de la zone, en soi.

Dans le cadre de notre étude, il aurait été préférable d'utiliser un échantillon de plus grande taille et réparti de façon plus uniforme entre les zones (la taille de l'échantillon pour les zones 1 et 2 était 0,5 fois supérieure à celle de la zone 3), idéalement inclus dans un modèle spatial. Une analyse de sensibilité menée dans le cadre d'une étude sur des dauphins côtiers indiquait que la disponibilité n'était pas susceptible d'avoir été biaisée par la taille de nos échantillons (27 bélugas), mais qu'une augmentation de la taille de l'échantillon aurait réduit la variance davantage (Brown *et al.* 2022). Même si l'effort de marquage des bélugas couvrait une grande partie de l'aire de répartition estivale des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent, les deux extrémités de l'estuaire n'étaient pas couvertes (figure 3). En outre, certains individus utilisant la zone 3 ont été échantillonnés dans le chenal Laurentien, où la profondeur du fond peut atteindre plus de 300 m (bon nombre d'entre eux étaient présents dans les eaux peu profondes de la tête du chenal). Les bélugas peuvent atteindre des profondeurs de plus de 1 000 m dans d'autres zones (Citta *et al.* 2013); ils ne sont donc pas limités par la profondeur du fond dans l'estuaire du Saint-Laurent. Le régime alimentaire des bélugas comprend des proies benthiques dans l'estuaire du Saint-Laurent (Vladykov 1946; Lesage 2021), et on s'attend à ce que les individus se nourrissent près du fond au moins dans certaines parties des zones de densité élevée cernées (Mosnier *et al.* 2016). Dans le cadre de notre étude, la durée de plongée a augmenté en fonction de la profondeur du fond, mais les effets de la profondeur du fond et de la présence des individus dans une zone de densité élevée sur la disponibilité semblent relativement faibles selon notre analyse. Étant donné que de 13 à 35 % des bélugas peuvent utiliser les eaux profondes et limpides du chenal Laurentien à tout moment (Michaud 1993), l'augmentation de la taille de l'échantillon pour cette région au sein de la zone 3 pourrait améliorer la relation entre la disponibilité et la profondeur du fond, et modifier les estimations de la disponibilité modélisées. À l'heure actuelle, aucune information ne nous indique que la répartition des bélugas ou l'utilisation de leur habitat a changé depuis l'étude de marquage effectuée au début des années 2000. Toutefois, la prolongation de cette étude à des années plus récentes confirmerait que les profils de plongée et l'utilisation de l'habitat sont restés stables au fil du temps.

Une autre mise en garde concernant notre étude est liée au fait que nous n'avons pas échantillonné toutes les classes d'âge et de sexe : en raison du permis de recherche utilisé, nous devons éviter les femelles accompagnées de nouveau-nés. Chez d'autres espèces

comme les dauphins côtiers, ce segment de la population est plus disponible que les autres pour les plateformes de relevés (les individus en question plongent moins souvent ou moins profondément que les autres; Brown *et al.* 2022); la disponibilité pourrait donc être biaisée à la baisse.

Pour les relevés photographiques et visuels, le modèle tenant compte des trois covariables était le mieux ajusté aux données. Les processus latents associés à l'utilisation d'une zone donnée représentent la covariable ayant influencé le plus la disponibilité, surtout parce que la majorité des observations ont été effectuées dans la zone 1, où la disponibilité était la plus faible. La zone 1 est utilisée presque exclusivement par des juvéniles et des femelles accompagnées d'un baleineau pendant l'été (Michaud 1993; Ouellet *et al.* 2021) pour réaliser des comportements variés. Les raisons expliquant une disponibilité plus faible dans cette zone par rapport aux autres zones – après avoir tenu compte de la turbidité – demeurent incertaines en raison de la mauvaise compréhension de l'occurrence et des caractéristiques relatives aux tendances comportementales des bélugas dans les diverses zones.

Une expérience menée dans l'estuaire du Saint-Laurent ciblant des individus gris et des individus blancs a permis de déterminer que les adultes blancs peuvent être observés à la profondeur du disque de Secchi, tandis que les juvéniles gris peuvent seulement être observés sur les photos à 50 % de la profondeur du disque de Secchi, ou à une profondeur moindre (Kingsley et Gauthier 2002). Des résultats semblables ont été obtenus dans l'Arctique; les juvéniles gris pouvaient seulement être observés à des profondeurs correspondant à la moitié de la profondeur à laquelle des adultes peuvent être repérés, et les nouveau-nés gris foncé, pas même à 20 % de cette profondeur (Richard *et al.* 1994). Par conséquent, les juvéniles gris pourraient être sous-représentés à un degré inconnu sur les photos, ce qui entraînerait une sous-estimation de l'abondance. Ce biais pourrait être moindre dans la zone 3, où les jeunes et les juvéniles plus foncés sont moins susceptibles d'être observés que dans les zones 1 et 2 (Michaud 1993; Ouellet *et al.* 2021). On pourrait examiner cet aspect de façon plus approfondie en observant les différences entre les comportements de plongée des individus gris par rapport aux blancs dans les différentes zones, et en estimant la proportion de ces classes dans la population au moment de la réalisation des relevés. L'imagerie à contraste élevé est souvent utilisée pendant les relevés photographiques afin d'accroître la probabilité de détecter des individus situés directement sous la surface de l'eau. Dans le cadre des relevés ciblant les bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent, la plupart des individus paraissent blancs sur les photos d'imagerie à contraste élevé, ce qui limite l'utilisation de cette technologie à l'estimation de la proportion d'individus gris par rapport aux individus blancs au sein de la population.

La réflectance de la lumière à la surface pourrait aussi influencer la capacité des observateurs à détecter les bélugas sous l'eau. Cet effet est susceptible d'augmenter en fonction de la distance des observations à partir de l'aéronef, et pourrait être plus important au début et à la fin de la journée lorsque le soleil est plus bas, ou lorsque les conditions correspondent à une cote élevée sur l'échelle de Beaufort. La courte durée des intervalles entre deux respirations observés chez les bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent est, toutefois, susceptible de limiter cet effet, surtout à de grandes distances de l'aéronef, où le temps de visibilité est aussi plus élevé (annexe 2).

Nous avons conclu que les estimations antérieures de l'abondance des bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent étaient probablement biaisées à la baisse en raison d'une surestimation de la disponibilité des bélugas et d'une omission de la répartition inégale des bélugas au sein de différentes zones caractérisées par des processus sous-jacents précis, mais non définis. Même si le facteur de correction moyen utilisé dans le cadre des relevés visuels antérieurs était généralement semblable aux estimations moyennes de l'étude actuelle, sauf pour les relevés de 2019 réalisés au moyen du *Twin Otter*, qui étaient probablement biaisées à différents degrés parce que l'on n'a pas tenu compte des caractéristiques précises de la plateforme de relevé ni

de la distance perpendiculaire entre les individus observés et la trajectoire de l'aéronef. De façon générale, les estimations de la disponibilité issues de la présente étude sont susceptibles d'améliorer l'exactitude des estimations de l'abondance relative à la population de bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent, et de réduire les différences entre les estimations issues des relevés photographiques et visuels au fil de la série chronologique (St-Pierre *et al.* 2023). Pour que les relevés photographiques et visuels soient entièrement comparables, les relevés visuels devront aussi être corrigés en fonction du biais de perception.

Tableau 1. Facteurs de correction du biais de disponibilité qui ont été élaborés dans le cadre d'études antérieures. Aucun de ces facteurs n'a été appliqué au moyen de l'éq. 1.

Méthode	Données acquises	Lieu de l'étude	Disponibilité	Référence	Commentaires
Observations visuelles (aéronef à voilure fixe)	% du temps de visibilité à la surface	Embouchure du fleuve Churchill	≈ 0,330	Sergeant 1973	Eaux relativement troubles
Étiquettes de collecte de données	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Île Devon	0,390	Heide-Jørgensen <i>et al.</i> 1998	-
Étiquettes de collecte de données	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Île Devon Baie Cumberland Île Sommerset	0,449 0,516 0,538	Heide-Jørgensen <i>et al.</i> 2001	-
Étiquettes de collecte de données	% du temps de visibilité à la surface	Inlet Cunningham	0,400 à 0,555	Martin et Smith 1992	-
Étiquettes de collecte de données	% du temps de visibilité à la surface	Baie Cumberland	0,423 à 0,424	Richard 2013	-
Observations visuelles (hélicoptère)	% du temps de visibilité à la surface	Estuaire du fleuve Saint-Laurent	0,443	Kingsley et Gauthier 2002	Observation de l'apparition et de la disparition d'individus au sein de groupes (n = 72 groupes)
Étiquettes de collecte de données	% du temps de visibilité à la surface	Fjord Clearwater Strates nord et ouest (baie Cumberland)	0,224 à 0,725* 0,148 à 0,413*	Marcoux <i>et al.</i> 2016	Zones définies selon des données bathymétriques
Radiotéléométrie	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Baie Kvichak	0,364**	Frost <i>et al.</i> 1985	
Enregistrement vidéo	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Inlet Cook	0,493	Hobbs <i>et al.</i> 2000	

Méthode	Données acquises	Lieu de l'étude	Disponibilité	Référence	Commentaires
Télémetrie par satellite	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Est de la mer de Beaufort	0,397 à 0,471***	Marcoux <i>et al.</i> , données inédites en cours de préparation	
Étiquettes de collecte de données	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Estuaire du fleuve Saint-Laurent	0,425 à 0,595 [†] 0,734 à 0,775 [§]	La présente étude	
Étiquettes de collecte de données	Données sur le temps passé à la surface et les plongées	Estuaire du fleuve Saint-Laurent	0,314 à 0,366	La présente étude	

* Pour des seuils de turbidité de 1 à 6 m.

** D'après deux bélugas associés à des intervalles passés à la surface très différents; on a présumé une période de visibilité de 10 s à une altitude de 300 m.

*** Pour des seuils de turbidité de 1 à 5 m.

[†] En présumant un champ de vision obstrué de 30° vers l'avant et de 20° vers l'arrière (*Cessna 337* et *Partenavia P68C* munis de fenêtres concaves).

[§] En présumant un champ de vision obstrué de 5° vers l'avant et de 5° vers l'arrière (*Twin Otter 300* de De Havilland muni de fenêtres concaves).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Thomas Doniol-Valcroze, Garry Stenson et Courtney Watt pour leurs contributions relatives à l'analyse des données antérieures. Nous voulons également remercier Michel Moisan et d'autres membres du Groupe de recherche et d'éducation sur les mammifères marins pour leur aide dans le cadre du marquage de bélugas. Le présent projet a pu être réalisé grâce au Programme sur les espèces en péril et à l'Initiative de protection des baleines de Pêches et Océans Canada.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Blane, J. M. et Jaakson, R. 1994. The impact of ecotourism boats on the St Lawrence beluga whales. *Env. Conserv.*, 21: 267-269.
- Brown, A.M., Allen, S.J., Kelly, N., et Hodgson, A.J. 2022. [Using Unoccupied Aerial Vehicles to estimate availability and group size error for aerial surveys of coastal dolphins](#). *Remote Sens. Ecol. Conserv.*
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., et Thomas, L. 2004. *Advanced distance sampling: Estimating abundance of biological populations*, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Citta, J. J., Suydam, R. S., Quakenbush, L. T., Frost, K. J., et O'Corry-Crowe, G. M., 2013. Dive behaviour of Eastern Chukchi beluga whales (*Delphinapterus leucas*), 1998-2008. *Arctic*, 66: 389-406.
- Costa, D.P., et Gales, N.J. 2003. Energetics of a benthic diver: seasonal foraging ecology of the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. *Ecol. Monogr.* 73: 27-43.

-
- Dombroski, J.R.G., Parks S.E, et Nowacek, D.P. 2021. Dive behavior of North Atlantic right whales on the calving ground in the Southeast USA: implications for conservation. *Endang. Sp. Res.* 46: 35-48.
- Doniol-Valcroze, T., Lesage, V., Giard, J., et Michaud, R. 2011. Optimal foraging theory predicts diving and feeding strategies of the largest marine predator. *Behav. Ecol.*, 22: 880-888.
- Doniol-Valcroze, T., Gosselin, J.-F., Pike, D., Lawson, J., Asselin, N., Hedges, K., et Ferguson, S. H 2015. [Abundance estimates of narwhal stocks in the Canadian high-Arctic in 2013](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2015/060. v + 36 pp.
- Forcada, J., Gazo, M., Aguilar, A., Gonzalvo, J., et Fernández-Contreras, M. 2004. Bottlenose dolphin abundance in the NW Mediterranean: Addressing heterogeneity in distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 275: 275-287.
- Frost, K. J., Lowry, L. F., et Nelson, R. R. 1985. Radio-tagging studies of Belukha whales (*Delphinapterus leucas*) in Bristol Bay, Alaska. *Mar. Mammal. Sci.*, 1: 191-202.
- Fuentes, M. M. P. B., Bell, I., Hagihara, R., Hamann, M., Hazel, J., Huth, A., Seminoff, J. A., Soltzick, S., et Marsh, H. 2015. Improving in-water estimates of marine turtle abundance by adjusting aerial survey counts for perception and availability biases. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 471: 77-83.
- Gauthier, I., 1999. Estimation de la visibilité aérienne des bélugas du Saint-Laurent et les conséquences pour l'évaluation des effectifs (Thèse de Maîtrise). Université du Québec à Rimouski, 104 p.
- Gómez de Segura, A., Tomás, J., Pedraza, S. N., Crespo, E. A., et Raga, J. A. 2006. Abundance and distribution of the endangered loggerhead turtle in Spanish Mediterranean waters and the conservation implications. *Anim. Conserv.*, 9: 199-206.
- Gosselin, J.-F., Hammill, M. O., et Lesage, V. 2007. [Comparison of photographic and visual abundance indices of belugas in the St. Lawrence Estuary in 2003 and 2005](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2007/025. ii + 27 p.
- Gosselin, J.-F., Hammill, M. O., et Mosnier, A. 2014. [Summer abundance indices of St. Lawrence Estuary beluga \(*Delphinapterus leucas*\) from a photographic survey in 2009 and 28 line transect surveys from 2001 to 2009](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2014/021. iv + 51 p.
- Gosselin, J.-F., Hammill, M. O., Mosnier, A., et Lesage, V. 2017. [Abundance index of St. Lawrence Estuary beluga, *Delphinapterus leucas*, from aerial visual surveys flown in August 2014 and an update on reported deaths](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc., 2017/019: v + 28 p.
- Hagihara, R., Jones, R. E., Grech, A., Lanyon, J. M., Sheppard, J. K., et Marsh, H. 2013. Improving population estimates by quantifying diving and surfacing patterns: A dugong example. *Mar. Mamm. Sci.*, 30: 348-366.
- Heide-Jørgensen, M. P., Richard P. R. et Rosing-Asvid, A. 1998. Dive patterns of belugas (*Delphinapterus leucas*) in waters near Eastern Devon Island. *Arctic*, 51: 17-26.
- Heide-Jørgensen, M. P., Hammeken, N., Dietz, R., Orr, J., et Richard, P. R. 2001. Surfacing times and dive rates for narwhals (*Monodon monoceros*) and belugas (*Delphinapterus leucas*). *Arctic*, 54: 284-298.

-
- Higdon, J.W., et Ferguson, S.H. 2017. Database of aerial surveys and abundance estimates for beluga whales (*Delphinapterus leucas*) and narwhals (*Monodon monoceros*) in the Canadian Arctic. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 3211: v + 48 p.
- Hobbs, R. C., Waite, J. M., et Rugh, D. J. 2000. Beluga, *Delphinapterus leucas*, group sizes in Cook Inlet, Alaska, based on observer counts and aerial video. Mar. Fish. Rev., 62: 46-59.
- Kingsley, M. C. S., 1998. Population index estimates for the St. Lawrence belugas, 1973-1995. Mar. Mammal Sci., 14: 508-530.
- Kingsley, M. C. S., 2002. Status of the belugas of the St. Lawrence Estuary, Canada. NAMMCO Sci. Publ., 4: 239-257.
- Kingsley, M. C. S. et Gauthier, I. 2002. Visibility of St. Lawrence belugas to aerial photography, estimated by direct observation. NAMMCO Sci. Publ., 4: 259-270.
- Kingsley, M. C. S. et Hammill, M. O. 1991. Photographic census surveys of the St. Lawrence beluga population, 1988 and 1990. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci., 1776: 19 p.
- Laake, J. L., et Borchers, D. L. 2004. Methods for incomplete detection at distance zero. pp. 108-189, *In* Advanced Distance Sampling (S. T. Buckland, D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Laake, D. L. Borchers and L. Thomas, eds. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Laake, J. L., Calambokidis, J., Osmek, S. D., et Rugh, D. J. 1997. Probability of detecting harbor porpoise from aerial surveys: Estimating $g(0)$. J. Wildl. Manag., 61: 63-75.
- Langton, S. D., Collett, D., et R. Sibly, M. 1995. Splitting behaviour into bouts: A maximum likelihood approach. Behaviour, 132: 781-799.
- Lemieux Lefebvre, S., Michaud, R., Lesage, V., et Berteaux, D. 2012. Identifying high residency areas of the threatened St. Lawrence beluga whale from fine-scale movements of individuals and coarse-scale movements of herds. Mar. Ecol. Prog. Ser., 450: 243-257.
- Lemieux Lefebvre, S., Lesage, V., Michaud, R., et Humpries, M. 2018. Combining herd surface activities with individual dive profiles to classify behaviours in beluga from the St. Lawrence Estuary, Canada. Can. J. Zool. 96: 393-410.
- Lesage, V. 2021. The challenges of a small population exposed to multiple anthropogenic stressors and a changing climate: the St. Lawrence Estuary beluga. Polar Res. 2021, 40: 5523.
- Lowry, L.F., Citta, J., O'corry-Crowe, G., Quakenbush, L.T., Frost, K.J., Suydam, R., Hobbs, R.C., et Gray, T. 2019. Distribution Abundance Harvest and Status of Western Alaska Beluga. Mar. Fish. Rev. 81: 54-71.
- Luque, S. P., 2007. Diving behaviour analysis in R. R News, 7: 8-14.
- Luque, S. P. et Guinet, C. 2007. A maximum likelihood approach for identifying dive bouts improves accuracy, precision, and objectivity. Behaviour, 144: 1315-1332.
- Marcoux, M., Young, B. G., Asselin, N. C., Watt, C. A., Dunn, J. B., et Ferguson, S. H. 2016. [Estimate of Cumberland Sound beluga \(*Delphinapterus leucas*\) population size from the 2014 visual and photographic aerial survey](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/037. iv + 19 p.
- Marsh, H. et Sinclair, D. F. 1989. Correcting for visibility bias in strip transect aerial surveys of aquatic fauna. J. Wildl. Manag., 53: 1017-1024.
- Martin, A. R. et Smith, T. G. 1992. Deep diving in wild, free-ranging beluga whales, *Delphinapterus leucas*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 462-466.
-

-
- Martin, A. R. et Smith, T. G. 1999. Strategy and capability of wild belugas, *Delphinapterus leucas*, during deep, benthic diving. *Can. J. Zool.*, 77: 350-360.
- McLaren, I. A., 1961. Methods of determining the numbers and availability of ringed seals in the eastern Canadian Arctic. *Arctic*, 14: 162-175.
- Michaud, R. 1993. Distribution estivale du béluga du Saint-Laurent; synthèse 1986 à 1992. *Rapp. Tech. Can. Sci. Halieut. Aquat.*, 1906: vi + 28 p.
- Michaud, R. 2005. Sociality and ecology of the odontocetes. In Ruckstuhl, K. E. and P. Neuhaus (eds) *Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 303-326.
- Mosnier, A., Lesage, V., Gosselin, J.-F., Lemieux Lefebvre, S., Hammill, M. O., et Doniol-Valcroze, T. 2010. [Information relevant to the documentation of habitat use by St. Lawrence beluga \(*Delphinapterus leucas*\), and quantification of habitat quality](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2009/098. iv + 35 p.
- Mosnier, A., Doniol-Valcroze, T., Gosselin, J.-F., Lesage, V., Measures, L. N., et Hammill, M. O. 2015. Insights into processes of population decline using an integrated population model: The case of the St. Lawrence Estuary beluga (*Delphinapterus leucas*). *Ecol. Model.*, 314: 15-31.
- Mosnier, A., Larocque, R., Lebeuf, M., Gosselin, J.-F., Dubé, S., Lapointe, V., Lesage, V., Lefaivre, D., Senneville, S., et Chion, C. 2016. [Définition et caractérisation de l'habitat du béluga \(*Delphinapterus leucas*\) de l'estuaire du Saint-Laurent selon une approche écosystémique](#). Secr. Can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2016/052: vi + 93 p.
- Nykänen, M., Jessopp, M., Doyle, T. K., Harman, L. A., Cañadas, A., Breen, P., Hunt, W., Mackey, M., Cadhla, O. Ó., Reid D., et Rogan, E. 2018. Using tagging data and aerial surveys to incorporate availability bias in the abundance estimation of blue sharks (*Prionace glauca*). *PLoS One*, 13(9): e0203122.
- Orgeret, F., Cox, S.L., Weimerskirch, J., et Guinet, C. 2019. Body condition influences ontogeny of foraging behavior in juvenile southern elephant seals. *Ecol. Evol.* 9: 223–236.
- Ouellet, J.-F., Michaud, R., Moisan, M., et Lesage, V. 2021. Estimating the proportion of a beluga population using specific areas from connectivity patterns and abundance indices. *Ecosphere* 12:e03560
- Pollock, K., Marsh, H., Lawler, I. R., et Aldredge, M. W. 2006. Estimating animal abundance in heterogeneous environments: An application to aerial surveys for dugongs. *J. Wildl. Manag.*, 70: 255-262.
- R Development Core Team. 2022. [R: A language and environment for statistical computing](#). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richard, P.R., Weaver, P.A., Dueck, L. et Barber, D.A. 1994. Distribution and relative abundance of Canadian high Arctic narwhals (*Monodon monoceros*) in August 1984. *Meddr Grønland, Biosci.* 39:41-50.
- Richard, P. R. 2013. [Size and trend of the Cumberland Sound beluga whale population, 1990 to 2009](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012/159. iii + 28 p.
- Schabenberger, O., et Pierce, F. 2002. *Contemporary statistical models for the plant and soil sciences*. CRC Press, Boca Raton, 760 p.
- Schreer, J.F., et Kovacs, K.M. 1997. Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Can. J. Zool.* 75: 339-358.
-

-
- Senigaglia, V., Christiansen, F., Bejder, L., Gendron, D., Lundquist, D., Noren, D.P., Schaffar, A., Smith, J.C., Williams, R., Martinez, E., Stockin, K., et Lusseau, D. 2016. Meta-analyses of whale-watching impact studies: comparisons of cetacean responses to disturbance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 542: 251-263.
- Sergeant, D. E., 1973. Biology of white whales (*Delphinapterus leucas*) in Western Hudson Bay. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 1065-1090.
- Stenson, G.B., Hammill, M.O., Lawson, J.W., et Gosselin, J-F. 2014. [Estimating pup production of Northwest Atlantic Harp Seals, *Pagophilus groenlandicus*, in 2012](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2014/057.
- St-Pierre, A.P., Lesage, V., Mosnier, A., Tinker, M.T. et Gosselin, J.-F. 2024. [Estimations de l'abondance estivale du béluga \(*Delphinapterus leucas*\) dans l'estuaire du Saint-Laurent basées sur 52 relevés visuels et 11 relevés photographiques réalisés de 1990 à 2022](#). Secr. can. des avis sci. du MPO. doc. de rech. 2023/048. v + 86 p.
- Sucunza, F., Danilewicz, D., Cremer, M., Andriolo, A., et Zerbini, A. N. 2018. Refining estimates of availability bias to improve assessments of the conservation status of an endangered dolphin. *PLoS one*, 13: e0194213.
- Taylor, B. L., Martinez, M., Gerrodette, T., et Barlow, J. 2007. Lessons from monitoring trends in abundance of marine mammals. *Mar. Mammal Sci.*, 23: 157-175.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A., et Burnham, K. P. 2010. Distance software: Design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *J. Appl. Ecol.*, 47: 5-14.
- Thomson, J. A., Cooper, A. B., Burkholder, D. A., Heithaus, M. R., et Dill, L. M. 2012. Heterogeneous patterns of availability for detection during visual surveys: Spatiotemporal variation in sea turtle dive-surfacing behaviour on a feeding ground. *Methods Ecol. Evol.*, 3: 378-387.
- Vladykov, V. D., 1946. Études sur les mammifères aquatiques. IV. Nourriture du marsouin blanc (*Delphinapterus leucas*) du fleuve et du golfe Saint-Laurent. Department of Fisheries, Province of Quebec, 129 p.
- Watt, C.A., Marcoux, M., Asselin, N. C., Orr, J. R., et Ferguson, S. H. 2015a. [Instantaneous availability bias correction for calculating aerial survey abundance estimates for narwhal \(*Monodon monoceros*\) in the Canadian High Arctic](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2015/044. v + 13 p.
- Watt, C. A., Marcoux, M., Leblanc, B., et Ferguson, S. H. 2015b. [Instantaneous availability bias correction for calculating aerial survey abundance estimates for bowhead whales \(*Balaena mysticetus*\) in the Canadian High Arctic](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2015/046. vi + 21 p.
- Whitehead, H. et Weilgart, L. 1991. Patterns of visually observable behaviour and vocalizations in groups of female sperm whales. *Behaviour*, 118: 275-296.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. Royal Statist. Soc. Ser. B Statist. Methodol.*, 73: 3–36.
- Wood, S.N. 2018. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd Edition). Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., et Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology*. Springer, New York.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., et Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14.

ANNEXE 1. GRADIENT DE TURBIDITÉ DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT

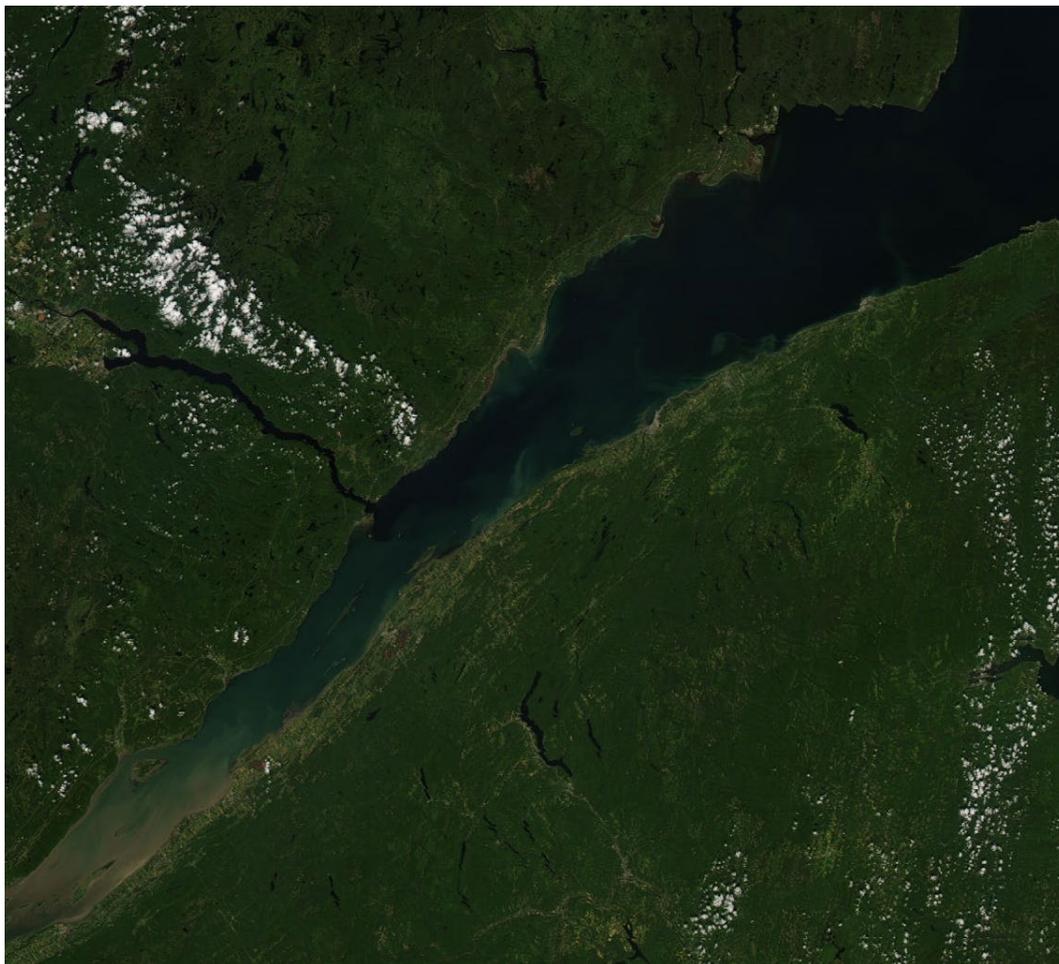


Figure A1. Image satellite de l'estuaire du Saint-Laurent (29 août 2014) montrant le gradient de turbidité de l'eau, qui passe d'une turbidité élevée (eaux troubles) dans l'estuaire moyen (à l'ouest de la rivière Saguenay) à une turbidité faible (eaux limpides) dans l'estuaire maritime et le chenal Laurentien (à l'est de la rivière Saguenay). Source : Imagerie Rapid Response, LANCE/NASA/GSFC/Earth Science Data and Information System (ESDIS).

ANNEXE 2. EFFETS DES IMMERSIONS À DES PROFONDEURS SUPÉRIEURES AU SEUIL DE TURBIDITÉ DURANT LES INTERVALLES PASSÉS À LA SURFACE SUR LA DISPONIBILITÉ DANS LE CADRE DES RELEVÉS VISUELS

Des immersions à des profondeurs supérieures aux seuils de turbidité ont été observées pour plus de la moitié des plongées effectuées dans la zone 1, la zone associée à la turbidité la plus élevée, mais pour presque aucune plongée dans les deux autres zones (tableau A2). En outre, les immersions étaient en moyenne plus longues dans les eaux troubles que dans les eaux limpides.

Les simulations réalisées au moyen de la vitesse de l'aéronef (100 nœuds) et de l'angle du champ de vision (30 degrés vers l'avant et 20 degrés vers l'arrière) typique des aéronefs utilisés lors des relevés visuels ciblant les bélugas de l'estuaire du Saint-Laurent (*Cessna 337* et *Partenavia*) indiquent que ces immersions ont peu d'effets sur la disponibilité des bélugas du point de vue d'un observateur, même dans les zones où la turbidité est maximale. La durée des immersions est restée relativement courte par rapport au temps dont dispose un observateur pour détecter un béluga. Si l'on utilise le temps d'immersion moyen par respiration (3,6 s) et l'intervalle passé à la surface dans la zone de turbidité la plus élevée (67 s) à titre d'exemple extrême, les simulations indiquent que la distance de visibilité (c.-à-d., la distance maximale par rapport au champ de vision de 30°degrés vers l'avant et de 20°degrés vers l'arrière visible à une distance perpendiculaire x) augmente rapidement en fonction de la distance perpendiculaire (figure A2a); le temps de visibilité est demeuré supérieur au temps d'immersion pour presque toutes les distances perpendiculaires (figure A2b). Compte tenu de l'augmentation asymptotique de la disponibilité en fonction du temps de visibilité (figure A2c), cette dernière variable devrait être inférieure à 7 ou 8 s pour que le facteur de correction devie de 1,00. Même si un béluga était situé directement sous la trajectoire de l'aéronef où le temps de visibilité est presque nul, la probabilité de détecter ce béluga serait quand même de 0,95 ou plus.

Nous avons conclu que le temps d'immersion était faible par rapport au temps de visibilité, même dans la zone de turbidité la plus élevée; il est donc très improbable (facteur de correction de 0,95 à 1,00) qu'un individu ne soit PAS disponible pour un observateur durant le survol de l'aéronef.

Tableau A2. Durée moyenne des immersions à une profondeur supérieure à différents seuils de turbidité présentée par rapport aux valeurs moyennes de la durée d'une respiration et de l'intervalle passé à la surface.

Seuil de turbidité (m)	% des immersions à une profondeur supérieure aux seuils de turbidité	% de l'intervalle à la surface passé à une profondeur supérieure aux seuils	Temps (en secondes) pendant une respiration passé à une profondeur supérieure aux seuils	Durée de l'intervalle passé à la surface (en secondes), y compris les immersions
2	60	12	3,6	67
4	22	2	1,6	78
5	12	1	0,8	78
8	1	0	0,1	86

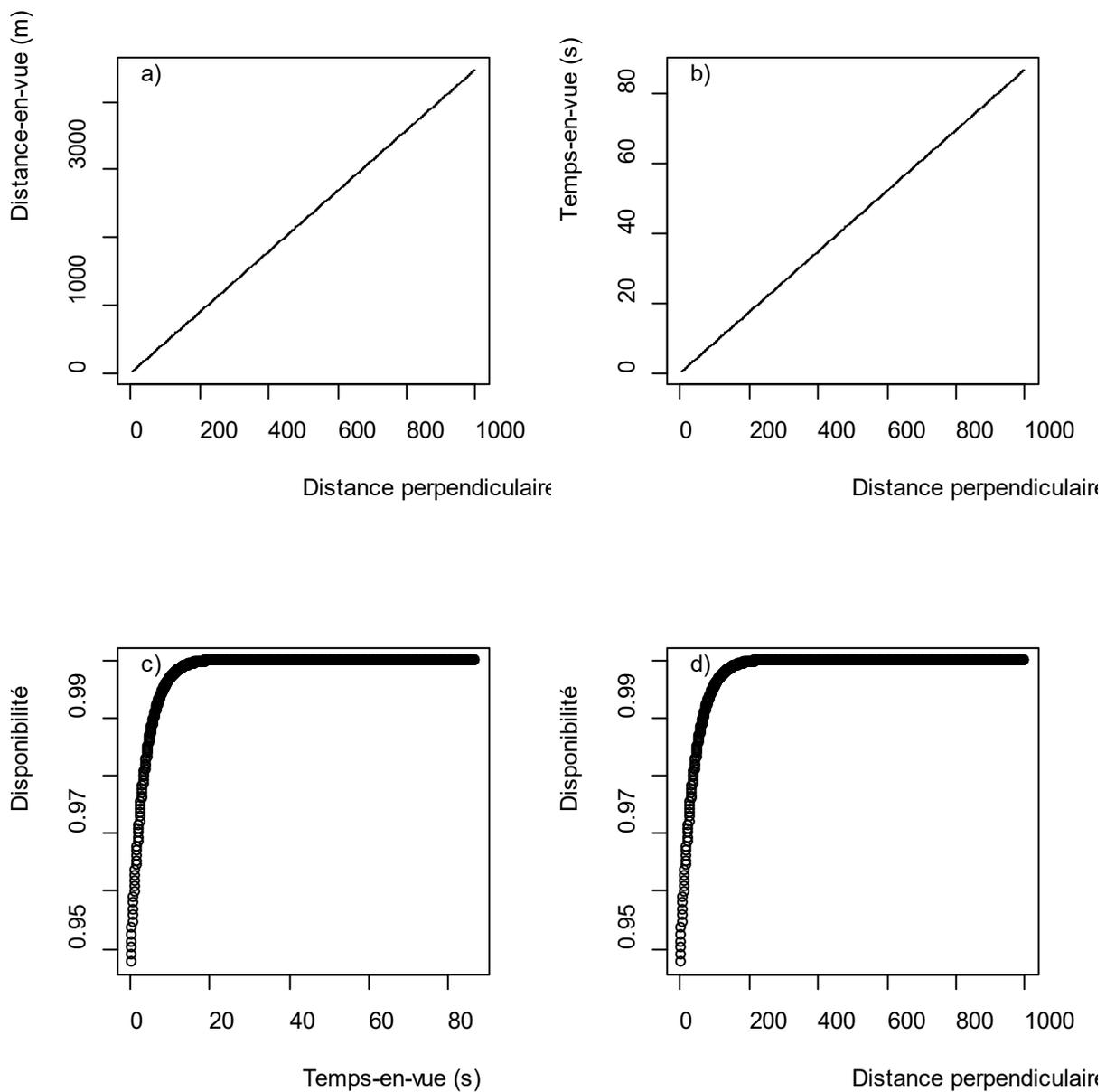


Figure A2. Changement simulé concernant a) la distance de visibilité en fonction de la distance perpendiculaire; b) le temps de visibilité en fonction de la distance perpendiculaire; c) la disponibilité en fonction du temps de visibilité; d) la disponibilité en fonction de la distance perpendiculaire, en présumant une durée d'immersion moyenne de 3,6 s et un intervalle passé à la surface moyen de 67 s, selon les observations de bélugas dans la zone 1, où le seuil de turbidité est de 2 m.

ANNEXE 3. PROBABILITÉ QU'UN BÉLUGA FIGURE SUR AU MOINS UNE DE DEUX PHOTOS CONSÉCUTIVES À TITRE DE FONCTION DE L'INTERVALLE ENTRE DEUX PHOTOS, ESTIMÉE À PARTIR DE DONNÉES DE MARQUAGE

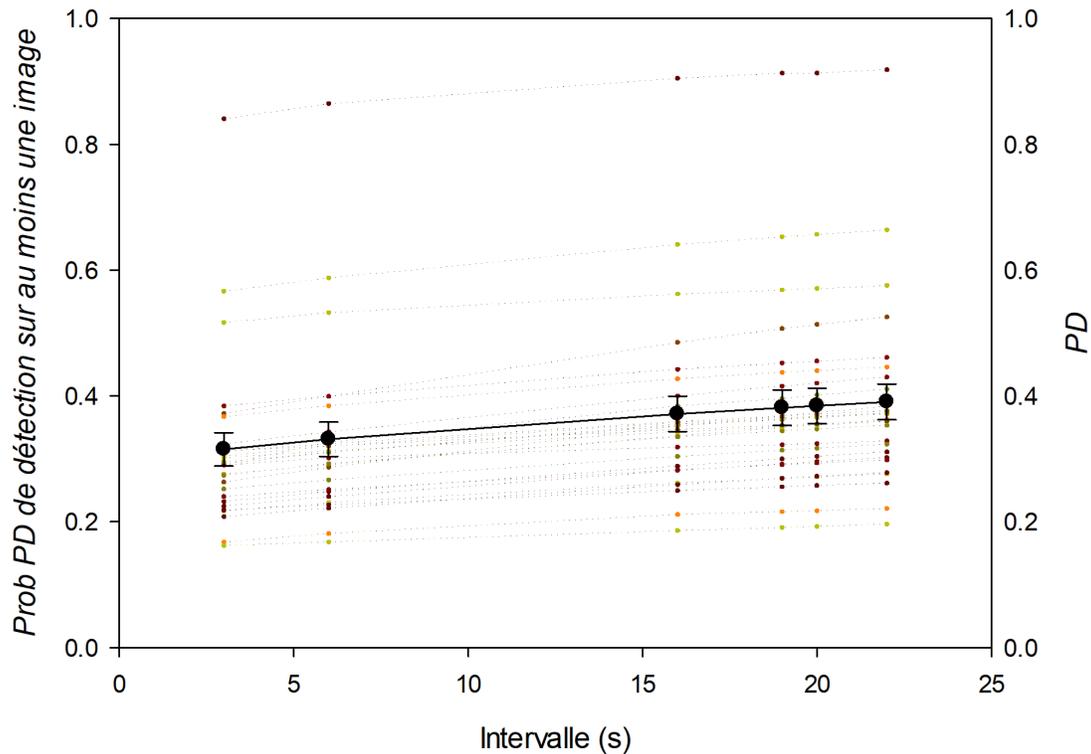


Figure A3. Probabilité (P_D) moyenne (ligne pleine) et probabilités individuelles (lignes pointillées), ainsi que l'erreur-type, qu'un individu soit à la surface au moins une fois pour des photos prises à différents intervalles, estimées d'après les données de 27 individus munis d'étiquettes consignnant le temps et la profondeur. On a utilisé la turbidité moyenne pour cette zone d'étude (c.-à-d., 4 m) à titre de seuil pour la détection de bélugas à la surface.

Tableau A3. Valeurs correspondant à la figure A3.

Turbidité (m)	P_D empirique compte tenu de l'intervalle d'obturation (s)					
	3	6	16	19	20	22
4	0,315 (0,027)	0,331 (0,027)	0,371 (0,028)	0,381 (0,028)	0,384 (0,028)	0,390 (0,028)

ANNEXE 4. VALEURS MOYENNES DE LA DURÉE DE LA PLONGÉE, DE L'INTERVALLE PASSÉ À LA SURFACE ET DE LA DISPONIBILITÉ POUR LES RELEVÉS PHOTOGRAPHIQUES ET VISUELS

Tableau A4. Moyenne pondérée (et erreur-type pondérée) pour : a) les périodes passées à la surface (s) et la durée des plongées (d) lorsqu'on utilise une profondeur de 0,5 m pour définir une plongée et qu'on tient compte des 27 individus ou seulement des bélugas qui ont utilisé chacune des trois zones (zones 1, 2 et 3) définies dans l'estuaire du Saint-Laurent; b) la disponibilité P [c.-à-d., $s / (s + d)$] lorsqu'on utilise différents seuils pour définir une plongée et qu'on tient compte chaque fois des 27 individus (toutes les zones). La zone 1 correspond à l'estuaire moyen, la zone 2, à la partie sud de l'estuaire maritime et la zone 3, à la partie nord de l'estuaire maritime (voir la figure 2*). La disponibilité n'a pas été corrigée en fonction du chevauchement de photos ni de la vitesse d'obturation (c.-à-d., P et non \bar{P}).

Tableau 4a. Utilisation de 0,5 m pour définir une plongée.

Zone de turbidité	N	Moyenne de s (en secondes)	Moyenne de d (en seconde)
Toutes les zones	27	51,6 (4,5)	176,6 (12,6)
Zone 1	9	41,2 (7,6)	174,1 (30,1)
Zone 2	8	41,2 (2,3)	180,6 (10,3)
Zone 3	21	60,1 (5,3)	176,8 (12,8)

Tableau 4b. Utilisation de différents seuils afin de définir une plongée.

Seuil (m)	N	Disponibilité moyenne Relevés photographiques ¹	Disponibilité moyenne Relevés visuels ²
0,5	27	0,063 (0,003)	0,233 (0,012)
2	27	0,272 (0,012)	0,319 (0,014)
4	27	0,367 (0,019)	0,378 (0,020)
5	27	0,398 (0,020)	0,403 (0,020)
8	27	0,440 (0,018)	0,440 (0,018)

¹ Si le temps d'immersion à une profondeur supérieure au seuil de turbidité est inclus dans le temps de plongée.

² Si le temps d'immersion à une profondeur supérieure au seuil de turbidité est inclus dans l'intervalle passé à la surface.

ANNEXE 5. TEMPS DE PLONGÉE (D) – PARAMÈTRES DE RÉGRESSION ESTIMÉS POUR UN MODÈLE GAMM DE TYPE GAMMA APPLIQUÉ À D

Seuil de plongée = 0,5 m

Tableau A5.1. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	<i>df</i>	AIC
<i>M0.ed : Ordonnée à l'origine seulement</i>	25,7	19 507,4
<i>M1.ed : Zone</i>	27,8	19 505,7
<i>M2.ed : Profondeur + zone</i>	35,3	19 466,7
<i>M3.ed : Profondeur</i>	33,1	19 470,8
<i>M4.ed : Zone de densité élevée</i>	26,7	19 506,9
<i>M5.ed : Zone + zone de densité élevée</i>	28,8	19 504,3
<i>M6.ed : Profondeur + zone + zone de densité élevée</i>	36,2	19 463,3
<i>M7.ed : Profondeur + zone de densité élevée</i>	34,0	19 468,3

Tableau A5.2. Paramètres pour le modèle optimal. La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,384.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de <i>t</i> ou de <i>F</i>	Valeur de <i>P</i>
Ordonnée à l'origine	5,34661	0,09932	53,834	< 0,0001
Zone d'une turbidité de 5 m	-0,21642	0,09435	-2,294	0,0219
Zone d'une turbidité de 8 m	-0,17748	0,08059	-2,202	0,0278
À l'extérieur d'une zone de densité élevée	-0,11352	0,04781	-2,375	0,0177
<i>s</i> (profondeur du fond) ^a			8,294	< 0,0001

^a Degré de liberté effectif = 7,069

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

$$d_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, r)$$

$$[d_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[d_{ij}] = \mu_{ij}^2 / 2,12$$

$$\mu_{ij} = \exp(5,346 + f(\text{profondeur}) + a_i)$$

pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

$$\mu_{ij} = \exp(5,346 - 0,216 + f(\text{profondeur}) + a_i)$$

pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

$$\mu_{ij} = \exp(5,346 - 0,177 + f(\text{profondeur}) + a_i)$$

pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

$\mu_{ij} = \exp(5,346 - 0,113 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée
 $\mu_{ij} = \exp(5,346 - 0,216 - 0,113 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée
 $\mu_{ij} = \exp(5,346 - 0,177 - 0,113 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée

Seuil de plongée = 4 m

Tableau A5.3. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	<i>df</i>	<i>AIC</i>
<i>M0.ed : Ordonnée à l'origine seulement</i>	26,8	19 807,2
<i>M1.ed : Zone</i>	28,8	19 804,5
<i>M2.ed : Profondeur + zone</i>	36,7	19 739,8
<i>M3.ed : Profondeur</i>	34,6	19 744,9
<i>M4.ed : Zone de densité élevée</i>	27,7	19 807,7
<i>M5.ed : Zone + zone de densité élevée</i>	29,8	19 804,2
<i>M6.ed : Profondeur + zone + zone de densité élevée</i>	37,7	19 738,4
<i>M7.ed : Profondeur + zone de densité élevée</i>	35,5	19 744,7

Tableau A5.4. Résultats pour le modèle optimal appliqué au temps de plongée des bélugas (*d*). La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,575.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de <i>t</i> ou de <i>F</i>	Valeur de <i>P</i>
Ordonnée à l'origine	5,19533	0,13793	37,667	< 0,0001
Zone d'une turbidité de 5 m	-0,30515	0,11618	-2,627	0,0087
Zone d'une turbidité de 8 m	-0,22061	0,10119	-2,180	0,0294
Extérieur d'une zone de densité élevée	-0,11045	0,05736	-1,926	0,0543
<i>s</i> (profondeur du fond) ^a			12,84	< 0,0001

^a Degré de liberté effectif = 7,921

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

$$d_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, r)$$

$$E[d_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[d_{ij}] = \mu_{ij}^2 / 1,544$$

$\mu_{ij} = \exp(5,1953 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée
 $\mu_{ij} = \exp(5,1953 - 0,305 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée
 $\mu_{ij} = \exp(5,1953 - 0,221 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

$\mu_{ij} = \exp(5,1953 - 0,11045 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée
 $\mu_{ij} = \exp(5,1953 - 0,11045 - 0,305 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée
 $\mu_{ij} = \exp(5,1953 - 0,11045 - 0,221 + f(\text{profondeur}) + a_i)$ pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée

Seuil de plongée = 2, 5 et 8 m pour les zones 1, 2 et 3, respectivement

Tableau A5.5. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	df	AIC
M0.ed : Ordonnée à l'origine seulement	25,5	19 698,9
M1.ed : Zone	28,8	19 804,5
M2.ed : Profondeur + zone	34,9	19 607,8
M3.ed : Profondeur	33,2	19 628,5
M4.ed : Zone de densité élevée	26,5	19 695,7
M5.ed : Zone + zone de densité élevée	28,6	19 687,1
M6.ed : Profondeur + zone + zone de densité élevée	36,0	19 602,0
M7.ed : Profondeur + zone de densité élevée	34,3	19 621,2

Tableau A5.6. Résultats pour le modèle optimal appliqué au temps de plongée des bélugas [E(d)]. La valeur estimée pour σ_{a_j} est 0,456.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de t ou de F	Valeur de P
Ordonnée à l'origine	5,40073	0,11708	46,129	< 0,0001
Zone d'une turbidité de 5 m	-0,40426	0,11886	-3,401	0,0007
Zone d'une turbidité de 8 m	-0,55956	0,10173	-5,500	< 0,0001
Extérieur d'une zone de densité élevée	-0,17355	0,06045	-2,871	0,0041
s (profondeur du fond) ^a			17,35	< 0,0001

^a Degré de liberté effectif = 7,715

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

$$d_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, r)$$

$$E[d_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[d_{ij}] = \mu_{ij}^2 / 1,315$$

$$\mu_{ij} = \exp(5,401 + f(\text{profondeur}) + a_i) \quad \text{pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée}$$
$$\mu_{ij} = \exp(5,401 - 0,404 + f(\text{profondeur}) + a_i) \quad \text{pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée}$$
$$\mu_{ij} = \exp(5,401 - 0,560 + f(\text{profondeur}) + a_i) \quad \text{pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée}$$

$$\mu_{ij} = \exp(5,401 - 0,174 + f(\text{profondeur}) + a_i) \quad \text{pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée}$$

$$\mu_{ij} = \exp(5,401 - 0,404 - 0,174 + f(\text{profondeur}) + a_i) \quad \text{pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée}$$

$$\mu_{ij} = \exp(5,401 - 0,560 - 0,174 + f(\text{profondeur}) + a_i) \quad \text{pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée}$$

ANNEXE 6. TEMPS PASSÉ À LA SURFACE (S) – PARAMÈTRES DE RÉGRESSION ESTIMÉS POUR UN MODÈLE GAMM DE TYPE GAMMA APPLIQUÉ À S

Seuil de plongée = 0,5 m

Tableau A6.1. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	<i>df</i>	<i>AIC</i>
M0.es : Ordonnée à l'origine seulement	25,1	15 790,0
M1.es : Zone	26,8	15 790,8
M2.es : Profondeur + zone	33,1	15 793,1
M3.es : Profondeur	30,5	15 790,9
M4.es : Zone de densité élevée	26,1	15790,5
M5.es : Zone + zone de densité élevée	27,8	15 791,9
M6.es : Profondeur + zone + zone de densité élevée	34,0	15 794,9
M7.es : Profondeur + zone de densité élevée	31,5	15 792,5

Tableau A6.2. Paramètres pour le modèle optimal. La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,496.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de <i>t</i> ou de <i>F</i>	Valeur de <i>P</i>
Ordonnée à l'origine	3,8949	0,1088	35,78	< 0,0001

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

$$s_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, r)$$

$$E[s_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[s_{ij}] = \mu_{ij}^2 / 0,835$$

$$\mu_{ij} = \exp(3,895 + a_i)$$

Seuil de plongée = 4 m

Tableau A6.3. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	<i>df</i>	<i>AIC</i>
M0.es : Ordonnée à l'origine seulement	24,9	17 707,7
M1.es : Zone	26,6	17 710,7
M2.es : Profondeur + zone	29,8	17 716,3
M3.es : Profondeur	28,2	17 713,6
M4.es : Zone de densité élevée	25,9	17 709,3

	<i>df</i>	<i>AIC</i>
<i>M5.es : Zone + zone de densité élevée</i>	27,6	17 712,0
<i>M6.es : Profondeur + zone + zone de densité élevée</i>	30,9	17 718,1
<i>M7.es : Profondeur + zone de densité élevée</i>	29,2	17 715,3

Tableau A6.4. Paramètres pour le modèle optimal. La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,379.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de <i>t</i> ou de <i>F</i>	Valeur de <i>P</i>
Ordonnée à l'origine	4,31704	0,08957	48,2	< 0,0001

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

$$s_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, r)$$

$$E[s_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[s_{ij}] = \mu_{ij}^2 / 1,175$$

$$\mu_{ij} = \exp(4,317 + a_i)$$

Seuil de plongée = 2, 5 et 8 m pour les zones 1, 2 et 3, respectivement

Tableau A6.5. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible. Les modèles pour lesquels $\Delta AIC = 5$ pourraient représenter seulement du bruit. Dans deux modèles, ΔAIC atteint 7 (ordonnée à l'origine seulement et zone de densité élevée seulement). Toutefois, la profondeur n'est pas significative et l'effet lié à la zone est seulement fondé sur la différence entre les valeurs de *s* estimées entre 2 m et 8 m.

	<i>df</i>	<i>AIC</i>
<i>M0.es : Ordonnée à l'origine seulement</i>	24,9	17 793,9
<i>M1.es : Zone</i>	25,8	17 789,3
<i>M2.es : Profondeur + zone</i>	30,4	17 788,3
<i>M3.es : Profondeur</i>	29,4	17 789,9
<i>M4.es : Zone de densité élevée</i>	25,9	17 795,7
<i>M5.es : Zone + zone de densité élevée</i>	26,8	17 791,2
<i>M6.es : Profondeur + zone + zone de densité élevée</i>	31,4	17 790,1
<i>M7.es : Profondeur + zone de densité élevée</i>	30,4	17 791,9

Tableau A6.6. Paramètres pour le modèle de l'ordonnée à l'origine seulement. La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,374.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de t ou de F	Valeur de P
Ordonnée à l'origine	4,2930	0,1091	39,36	< 0,0001

^a Degré de liberté effectif = 22,72

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

$$s_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, 0,7744)$$

$$E[s_{ij}] = \mu_{ij}$$

$$\text{var}[s_{ij}] = \mu_{ij}^2 / 0,7744$$

$$\mu_{ij} = \exp(4,2930 + a_i)$$

ANNEXE 7. PROPORTION DU TEMPS PASSÉ À LA SURFACE (P) – PARAMÈTRES DE RÉGRESSION ESTIMÉS POUR UN MODÈLE GAMM DE TYPE BÊTA APPLIQUÉ À P

Seuil de plongée = 4 m

Tableau A7.1. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	df	AIC
<i>M0.photo : Ordonnée à l'origine seulement</i>	24,5	-717,3
<i>M1.photo : Zone</i>	26,4	-714,6
<i>M2.photo : Profondeur + zone</i>	31,6	-736,6
<i>M3.photo : Profondeur</i>	29,7	-739,1
<i>M4.photo : Zone de densité élevée</i>	25,4	-715,5
<i>M5.photo : Zone + zone de densité élevée</i>	27,3	-713,1
<i>M6.photo : Profondeur + zone + zone de densité élevée</i>	32,4	-735,2
<i>M7.photo : profondeur + zone de densité élevée</i>	30,6	-737,5

Tableau A7.2. Paramètres pour le modèle optimal. La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,318.

	Estimation	Erreur-type	Valeur de t ou $Chi.sq$	Valeur de P
Ordonnée à l'origine	-0,52668	0,06856	-7,682	< 0,0001
s (profondeur du fond) ^a			38,99	< 0,0001

^a Degré de liberté effectif = 5,981

Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

#' $P_{ij} \sim \text{bêta}(P_{ij}, \theta = 4,049)$

#' $E[P] = P_{ij}$

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-0,52668 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Seuil de plongée = 2, 5 et 8 m pour les zones 1, 2 et 3, respectivement

Tableau A7.3. Sélection du modèle optimal (en gras), d'après l'AIC le plus faible.

	df	AIC
<i>M0.photo : Ordonnée à l'origine seulement</i>	24,4	-567,1
<i>M1.photo : Zone</i>	24,3	-615,8
<i>M2.photo : Profondeur + zone</i>	25,0	-618,7

	<i>df</i>	<i>AIC</i>
<i>M3.photo : Profondeur</i>	30,6	-577,0
<i>M4.photo : Zone de densité élevée</i>	25,4	-574,6
<i>M5.photo : Zone + zone de densité élevée</i>	25,5	-620,8
<i>M6.photo : Profondeur + zone + zone de densité élevée</i>	26,0	-624,1
<i>M7.photo : profondeur + zone de densité élevée</i>	26,4	-573,3

Tableau A7.4. Paramètres pour le modèle optimal. La valeur estimée pour σ_{a_i} est 0,297.

	Estimation	Erreur-type	z ou <i>Chi-sq</i>	Valeur de <i>P</i>
Ordonnée à l'origine	-1,14801	0,10345	-11,097	< 0,0001
Zone d'une turbidité de 5 m	0,58540	0,11599	5,047	< 0,0001
Zone d'une turbidité de 8 m	0,82996	0,09903	8,381	< 0,0001
Extérieur d'une zone de densité élevée	0,17099	0,06395	2,674	0,0075
s (profondeur du fond) ^a			6,657	< 0,0001

^a Degré de liberté effectif = 1,000

#' Le modèle ajusté correspond à ce qui suit :

#' $P_{ij} \sim \text{bêta}(P_{ij}, \theta = 3,38815)$

#' $E[P_{ij}] = P_{ij}$

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-1,14801 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-1,14801 + 0,585 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-1,14801 + 0,830 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à l'intérieur d'une zone de densité élevée

#'

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-1,14801 + 0,171 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Pour la zone où le seuil de turbidité est de 2 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-1,14801 + 0,171 + 0,585 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Pour la zone où le seuil de turbidité est de 5 m et à l'extérieur d'une zone de densité élevée

#' $\text{logit}(P_{ij}) = \exp(-1,14801 + 0,171 + 0,830 + f(\text{profondeur}) + a_i)$

Pour la zone où le seuil de turbidité est de 8 m et à

l'extérieur d'une zone de
densité élevée

ANNEXE 8. ÉCARTS EXPLIQUÉS PAR LES DIFFÉRENTS MODÈLES

Tableau A8. Écarts expliqués par les modèles les mieux ajustés aux données pour un temps de plongée d , un intervalle passé à la surface s , et une disponibilité instantanée P . Le seuil (en m) représente la profondeur minimale pour définir une plongée (d et s), ou encore la moyenne ou le seuil de turbidité propre à la zone pour définir la proportion de temps pendant laquelle les bélugas sont disponibles à la détection durant les relevés photographiques (P).

Seuil (m)	d	s	P
0,5 m	21,8 %	14,3 %	-
4 m	28,9 %	15,1 %	21,3 %
2, 5 et 8 m	22,6 %	17,8 %	26,4 %