

LES CARACTÉRISTIQUES DÉMOGRAPHIQUES DU GRAND DAUPHIN

Estimations d'abondance

À l'échelle des communautés, les estimations d'abondance sont principalement obtenues grâce aux techniques de recaptures photographiques (Hansen, 1990 ; Wells & Scott, 1990). Les communautés côtières résidentes contiennent de 6 (bassin d'Arcachon, ouest de la France, Ferrey *et al.*, 1993) à environ 420 individus (golfe Normand-Breton, nord-ouest de la France, Louis *et al.*, 2015), avec une moyenne de 100-200 individus (e.g. nord-est de la mer Noire, Gladilina *et al.*, 2016 ; est de la Floride, Hersh *et al.*, 1990 ; Great Abaco Island, Bahamas, Parsons *et al.*, 2003 ; Hawaii, Baird *et al.*, 2001). Les communautés côtières migratrices comprennent en moyenne 100 (Baie de Setúbal, Portugal, Martinho *et al.*, 2014) à 500 (Bay of Islands, nord-est de la Nouvelle-Zélande, Constantine, 2002) individus.

Les populations pélagiques n'ont pas été étudiées à l'échelle de la communauté. Elles sont constituées de plusieurs milliers d'individus (10 000 à 12 000 dans le nord-ouest de l'Atlantique, Kenney, 1990).

Une partie des effectifs connus est résumée sous la forme d'un tableau en **annexe 1**.

Densité

La densité relative estimée est plus intéressante à observer que l'abondance car elle permet des comparaisons entre sites d'observation. Elle est de 0,12 dauphin / km² dans l'estuaire du Sado, au Portugal, 0,16 dauphin / km² à Turneffe, atoll situé au large du Belize, 0,17 dauphin / km² au nord de l'Adriatique, 0,31 dauphin / km² en Galice (Espagne), 0,33 dauphin / km² dans la baie de Setúbal, au Portugal, 0,37 individu / km² dans le golfe d'Ambracia, au nord-ouest de la Grèce et 0,58 dauphin / km² dans le détroit de Gibraltar (Bearzi *et al.*, 1997 ; Campbell *et al.*, 2002 ; Martinho *et al.*, 2014 ; Gonzalvo *et al.*, 2016).

Degré de résidence et structure des populations

Différents degrés de résidence ont été observés chez l'espèce, allant des populations fragmentées en petites communautés côtières et sédentaires inféodées à des sites restreints (Wells *et al.*, 1987) aux populations pélagiques et *transient* étudiées dans l'est du Pacifique tropical (Scott & Chivers, 1990). Citons également les populations migratrices saisonnières qui peuvent, pour certaines, effectuer des mouvements considérables (e.g. grands dauphins du Cap Hatteras, côte nord-est des États-Unis, Mead & Potter, 1990).

Fréquentation sédentaire

La fréquentation sédentaire est définie comme l'utilisation d'une zone précise et bien délimitée durant toute l'année par des individus identifiés et en nombre constant que l'on appelle « résidents » (Müller, 1998). Certains résidents sont fidèles à cette zone sur le long-terme (19 ans dans l'estuaire du Sado, au Portugal, Augusto *et al.*, 2011 ; 17 ans à Little Bahama Bank, Rogers *et al.*, 2004 ; 10 ans dans le golfe d'Ambracia, en Grèce, Gonzalvo *et al.*, 2016 ; 7 ans au sud-ouest du golfe du Mexique, Morteo *et al.*, 2014 ; 4 ans au nord de l'Adriatique, Bearzi *et al.*, 1997).

De petites communautés ou populations résidentes à l'année ont été décrites en mer Noire (Bel'kovich *et al.*, 1991 ; Gladilina *et al.*, 2016), en Méditerranée (Bearzi *et al.*, 1997 ; Albert, 2005), en mer du Nord (Wilson *et al.*, 1999), en Floride (Wells & Scott, 1990), au Brésil (Fruet *et al.*, 2015), en Argentine (Vermeulen *et al.*, 2015), en Équateur (Félix, 1997), à Hawaï (Baird *et al.*, 2001) et en Nouvelle-Zélande (Lusseau *et al.*, 2003). Certaines de ces populations sont isolées et / ou « fermées », on y note un faible taux d'émigration et d'immigration (e.g. Écosse, Wilson *et al.*, 1999). Cela entraîne de fortes différenciations inter-populations, y compris à petite échelle. Les grands dauphins du golfe d'Ambracia, au nord-ouest de la Grèce, sont par exemple génétiquement distincts de populations géographiquement proches échantillonnées en mer Ionienne et en mer Adriatique. La diversité génétique au sein de cette population est par ailleurs très faible, suggérant des animaux très isolés (Gonzalvo *et al.*, 2016).

En Méditerranée nord-occidentale, la métapopulation vivant au sein du sanctuaire Pelagos est divisée en unités résidentes distinctes dont les frontières coïncident avec des « frontières » géographiques. Cette structure semble modelée par des caractères géomorphologiques et écologiques de l'habitat et se traduit par un phénomène de spécialisation locale de populations résidentes sur des micro-habitats. Chaque unité possède une zone de fréquentation préférée et de rares individus adultes, probablement des mâles, semblent faire le lien entre les différentes unités (Carnabuci *et al.*, 2016).

A contrario, la communauté vivant dans l'estuaire du fleuve Sado, au Portugal, est ouverte et génétiquement semblable aux grands dauphins échantillonnés au sud de la Galice, en Espagne (Martinho *et al.* 2014).

Fréquentation saisonnière

La fréquentation saisonnière est définie comme la présence temporaire d'individus dans une zone localisée ; les visites dans cette zone se répètent régulièrement chaque année (Müller, 1998 ; Kenney, 1990). Certains mouvements sont liés à une modification de la température de l'eau (Constantine, 2002). Ces « migrations » peuvent être locales (e.g. Écosse, Eisfeld, 2003 ; Équateur, Félix, 1997 ; nord-est de la Nouvelle-Zélande, Constantine, 2002) ou extensives (côte nord-est des États-Unis, Mead & Potter, 1990).

Animaux transients

À certains endroits, des unités démographiques locales forment une métapopulation au sein de laquelle le taux d'échanges est important. Les dauphins *transient* représentent par exemple une composante majeure des animaux observés au large des côtes de Californie du sud et au nord de Baja (Defran *et al.*, 1999).

Taille du domaine vital

La taille du domaine vital est variable, allant de quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres. Elle est fonction de l'âge, du sexe, de la densité des individus et des ressources alimentaires disponibles (Shane *et al.*, 1986). Dans la baie quasi-fermée de Sarasota, sur la côte ouest de la Floride, les femelles ont des aires de vie très limitées centrées autour de zones riches en ressources alimentaires tandis que les mâles se déplacent sur des zones beaucoup plus vastes, visitant différents groupes de femelles (Scott *et al.*, 1990).

Le long de la côte ouverte de Californie, on note des mouvements extensifs. Cette zone représente probablement un continuum d'habitats et de distribution des proies, expliquant l'absence d'individus résidents et le grand nombre de dauphins identifiés. Le domaine vital de la population côtière du sud de la Californie s'étendrait sur 50 à 470 kilomètres (Weller, 1991).

Au nord-est de la Nouvelle-Zélande, une partie des dauphins étudiés à Bay of Islands se déplace volontiers le long de la bande côtière sur des dizaines ou des centaines de kilomètres, vers le nord ou vers le sud (Constantine, 2002). De tels mouvements ont également été observés en Argentine (Würsig & Würsig, 1977) et en Californie, où des dauphins ont parcouru des distances de 670 kilomètres.

Dans l'ouest atlantique, un individu pélagique a nagé sur une distance de 2000 kilomètres (Wells *et al.*, 1999). Aux Bermudes, des grands dauphins se déplacent régulièrement des eaux peu profondes (< 200 mètres) à des eaux profondes (> 1000 mètres) avec des déplacements linéaires d'au moins 100 kilomètres (Klatsky *et al.*, 2007).

Dispersion

Les taux de dispersion sont variables en fonction du sexe et des populations. Chez la plupart des communautés côtières résidentes, les deux sexes continuent à utiliser leur domaine de vie natal une fois adulte. Cependant, certains dauphins quittent leur zone de fréquentation préférée pendant des périodes plus ou moins longues, notamment en saison de reproduction. Ces dauphins visitent de manière irrégulière et temporaire les *core areas* d'autres communautés (Blasi & Boitani, 2014).

On note une distinction sexuelle au sein de ces schémas migratoires : les mâles sont plus mobiles que les femelles et représentent probablement le vecteur principal des échanges génétiques (Wells & Scott, 1990 ; Félix, 1997 ; Morteo *et al.*, 2014). Par exemple, environ 40% des petits nés de femelles résidentes de la baie de Sarasota ont un père n'appartenant pas à la communauté résidente (Wells, 1991). Une exception a cependant été observée aux Bahamas, où les femelles semblent être davantage mobiles que les mâles et seraient le principal vecteur des échanges génétiques (Parsons, 2002 in Rogers *et al.*, 2004).

Dans la baie de Setúbal, une étude menée entre 2007 et 2011 estime le taux de mortalité et d'émigration annuel à 19% des individus de la communauté (Martinho *et al.*, 2014). À Sarasota, les taux annuels d'émigration et d'immigration sont faibles (< 3% par an). Par ailleurs, le taux d'immigration est principalement dû aux naissances ayant lieu au sein-même de la communauté (Wells & Scott, 1990). De rares échanges ont été constatés avec la communauté adjacente de Tampa Bay (Wells, 1991). Des groupes mixtes comprenant des individus des deux communautés sont observés à la fin de l'été et en automne, en périphérie de l'aire de distribution de la communauté de Sarasota. Les mâles sont, une fois encore, davantage susceptibles de former de telles agrégations que les femelles et les études génétiques montrent que la communauté de Sarasota n'est pas une unité reproductive fermée ; elle fait partie d'une mosaïque plus importante de communautés dont les domaines vitaux se chevauchent (Wells, 1991).

Lorsque les domaines vitaux de différentes communautés résidentes se recouvrent en partie, on peut observer un gradient de fidélité au site d'observation allant des dauphins « fréquents » aux dauphins « occasionnels » (Würsig & Harris, 1990 ; Félix, 1997 ; Quintana-Rizzo & Wells, 2001 ; Rogers *et al.*, 2004 ; Morteo *et al.*, 2014). Ce gradient peut également être dû à une différence de comportement individuel, à des facteurs écologiques, sociaux, sexuels ou d'âge.

Taille des groupes

Selon les auteurs, le mot « groupe » peut avoir une signification différente. Toutefois, trois définitions sont régulièrement reprises dans les travaux :

1. Tous les animaux situés à moins de 10 mètres les uns des autres (Smolker *et al.*, 1992).
2. Dauphins en association apparente, se déplaçant dans la même direction et ayant un comportement semblable (Shane, 1990b).
3. Tous les dauphins visibles sur une zone à un moment donné (Ballance, 1990).

La taille des groupes dépend principalement des caractéristiques de l'habitat, de la distribution des ressources, de la pression de prédation, des nécessités liées à la reproduction et de l'activité des animaux (Norris & Dohl, 1980 ; Gowans *et al.*, 2008 ; Kent *et al.*, 2008). Les groupes des communautés côtières résidentes sont généralement plus petits que ceux des communautés côtières migratrices ou des populations pélagiques.

Les groupes des communautés côtières résidentes comprennent en moyenne 2,8 (atoll de Turneffe, Belize, Eierman & Connor, 2014) à 26 individus (Golfe Normand-Breton, nord-ouest de la France, Louis *et al.*, 2015) avec un maximum de 60 dauphins estimés dans un groupe en Écosse (Eisfeld, 2003).

Les groupes des communautés côtières migratrices sont composés d'une moyenne de 10 (nord du golfe de Californie, Silber *et al.*, 1994) à 35 (large de San Diego, Californie, Hanson & Defran, 1993) individus (max. 350 individus, nord-est des États-Unis, Kenney, 1990).

Les groupes de la population pélagique de l'est du Pacifique tropical sont constituées de 57 individus en moyenne (max. 10 000) et sont fréquemment associés à d'autres espèces de delphinidés (Scott & Chivers, 1990). Une partie des effectifs connus est résumée sous la forme d'un tableau en **annexe 2**.

On note, partout, une augmentation de la taille des groupes lors de la présence de petits.

Structure sociale

L'hétérogénéité des classes d'âges définies par les auteurs rend, une fois encore, les comparaisons entre études difficiles. Beaucoup de travaux prennent en compte trois classes : « adultes », « subadultes » et « petits ». La classe « juvénile » est également fréquente.

En Équateur, les adultes représentent 51% des animaux observés, les subadultes 26% et les petits 23% (Félix, 1997). Au sud-est de la mer Tyrrhénienne, on compte 59% d'adultes, 32% de juvéniles et 9% de

petits (Blasi & Boitani, 2014). Au nord de l'Adriatique, les groupes comprennent 85% d'adultes, 8% de juvéniles et 7% de « petits et nouveau-nés » (Bearzi *et al.*, 1997).

Le sex-ratio est généralement de 1:1 (e.g. ouest de la Floride, Hersh *et al.*, 1990 ; Brésil, Fruet *et al.*, 2015). Cependant, au sud-est de la mer Tyrrhénienne, 43% des individus étudiés étaient des femelles et 57% des mâles (Blasi & Boitani, 2014). Par ailleurs, au nord de l'Écosse et à l'ouest de la Floride, le sex-ratio est plutôt en faveur des femelles (Wells *et al.*, 1987 ; Einfeld, 2003).

Reproduction

Les grands dauphins ont un système de reproduction polygynandre, où chaque mâle féconde plusieurs femelles et chaque femelle est fécondée par plusieurs mâles (Giraldeau & Dubois, 2009). Des études menées à Sarasota indiquent que quelques mâles adultes âgés de plus de 20 ans sont les pères des petits de la communauté (Duffield *et al.*, 1991).

En fonction des populations, la maturité sexuelle est atteinte entre l'âge de 5 et 14 ans chez les femelles et de 8 à 15 ans chez les mâles (Wells *et al.*, 1987 ; Mead & Potter, 1990 ; Constantine, 2002). La maturité sexuelle des femelles est particulièrement tardive au sud de la Nouvelle-Zélande (Henderson, 2012) et dans le Pacifique nord-est (Perrin & Reilly, 1984 in Fruet *et al.*, 2015). L'âge de la maturité physique est de 12 ans pour les femelles et de 13 à 20 ans pour les mâles (Mead & Potter, 1990 ; Read *et al.*, 1993).

Les populations habitant les hautes latitudes ont généralement une saison de reproduction bien définie, coïncidant avec les périodes de plus forte densité de proies (Henderson *et al.*, 2014). *A contrario*, les populations des basses latitudes, où les ressources sont moins prévisibles dans l'espace et dans le temps, ont une saison de reproduction plus diffuse (Fruet *et al.*, 2015) ; les femelles, dont les besoins nutritifs sont plus importants en fin de gestation et au début de la période d'allaitement, y donnent généralement naissance tout-au-long de l'année (Hansen, 1990).

En mer Adriatique et au nord-est de la Nouvelle-Zélande, le pic des naissances a lieu en été, lorsque la température de l'eau est la plus chaude (Bearzi *et al.*, 1997 ; Constantine, 2002). En mer Tyrrhénienne, les nouveau-nés sont observés au printemps et au début de l'été (Blasi & Boitani, 2014), tout comme le long de la côte nord-est des États-Unis (Mead & Potter, 1990). Au Brésil, 79% des naissances ont été recensées à la fin du printemps et en été, bien qu'elles puissent avoir lieu tout-au-long de l'année (Fruet *et al.*, 2015) ; il en est de même à Sarasota Bay, en Floride (Wells et Scott, 1990). À Hawaii, des nouveau-nés ont été observés tout-au-long de l'année (Baird, 2016).

Certaines populations font cependant exception : en mer Noire, bien que la majorité des naissances aient lieu au printemps, la saison de reproduction s'étend de février à octobre et inclut les mois les plus froids de l'année (Gol'din & Gladilina, 2015). Dans les eaux côtières du Texas, un pic des naissances a été constaté de février à mai (Urian *et al.* 1996). Au Portugal enfin, des petits sont observés tout-au-long de l'année (dos Santos & Lacerda, 1987).

La gestation dure 12 mois et la femelle a généralement un seul petit tous les 3 ou 4 ans, parfois tous les 6 ou 10 ans (Wells, 1991 ; Fruet *et al.*, 2015). En mer Adriatique, les femelles ont une période d'œstrus synchronisée et les naissances ont lieu tous les 2 ans (Bearzi *et al.*, 1997). Au sud de la Nouvelle-Zélande, l'intervalle moyen entre deux naissances est de 5,3 ans (Henderson, 2012).

Une femelle peut théoriquement avoir 5 à 6 petits dans sa vie (Pearson, 2011). Ces derniers restent avec leur mère pendant minimum 2 ans, 3-4 ans en moyenne. Sur la côte ouest de la Floride, le sevrage intervient entre 1,5 et 2 ans (Fruet *et al.*, 2015). Au nord-est de la Nouvelle-Zélande, des petits âgés de trois ans étaient encore leur mère (Constantine, 2002).

Le taux de natalité annuel est de 4,9% à 11% au nord-est de la Nouvelle-Zélande (Constantine, 2002), 4% au sud de la Nouvelle-Zélande (Henderson, 2012), 4,9% en mer Adriatique (Bearzi *et al.*, 1997), 5,5% à Sarasota (Wells & Scott, 1990) et 9% au sud du Brésil, où il est peut-être surestimé (Fruet *et al.*, 2015). Au nord de l'Écosse, on note une moyenne de 6 naissances par an avec un taux de natalité annuel de 4,6% à 5-6% (Wilson *et al.*, 1999). Le taux de naissances est variable en fonction des années (Wells & Scott, 1990).

Le taux de fécondité annuel, qui représente le nombre de jeunes femelles produites en une année par des femelles matures (considérant un sex-ratio de 1:1 chez les petits) est de 9% à Sarasota Bay, en Floride, et 11% au sud du Brésil (Fruet *et al.*, 2015).

Le taux de mortalité des petits est plus important avant l'âge du sevrage. Au nord-est de la Nouvelle-Zélande, environ 41% des petits disparaissent avant d'être sevrés (Constantine, 2002). À Sarasota Bay, 19% des petits meurent durant leur première année de vie et 46% avant d'être sevrés (Wells & Scott, 1990). À Doubtful Sound, au sud-ouest de la Nouvelle-Zélande, le taux de survie jusqu'à l'âge d'un an est de 86% (Henderson, 2012). On note une forte variabilité interindividuelle des femelles à mener un petit jusqu'à l'âge du sevrage. Les petits de certaines survivent tous tandis que ceux d'autres femelles disparaissent systématiquement (Fruet *et al.*, 2015).

Aucune sénescence reproductive n'a été observée chez l'espèce à l'ouest de la Floride (Wells & Scott, 1998) contrairement au Brésil, où deux femelles ont arrêté de se reproduire à l'âge de 32 et 36 ans. Chez cette même population, deux femelles âgées sont restées avec leur dernier-né pendant 8 ans, compensant peut-être une fécondité moindre par un succès reproductif plus important (Fruet *et al.*, 2015).

Espérance de vie

À Sarasota, les mâles atteignent l'âge de 40 ans et les femelles 50 ans (Hohn *et al.*, 1989). L'espérance de vie moyenne est de 20 à 32 ans en mer Noire, avec un maximum observé de 41 ans (Gol'din & Gladilina, 2015). Le plus vieil animal échantillonné sur les côtes de Caroline du Nord, à l'est des États-Unis, avait 27 ans (Mead & Potter, 1990). Deux femelles échouées au sud du Brésil avaient 40 et 44 ans (Fruet *et al.*, 2015).

Le taux de mortalité annuel estimé est de 7-9% chez les communautés étudiées à l'est de la Floride ([Hersh et al., 1990](#)). À Sarasota, le taux de mortalité des dauphins âgés de plus d'un an est de 3,8% maximum. Il est généralement plus important chez les mâles que chez les femelles, induisant un biais du sex-ratio chez les individus les plus âgés ([Wells, 1991](#)). Enfin, les mâles « subadultes » ont un taux de mortalité plus important que les autres classes d'âge ou de sexe ([Wells & Scott, 1990](#)).

II. ORGANISATIONS SOCIALES OBSERVÉES CHEZ LE GRAND DAUPHIN

L'étude des sociétés animales repose en grande partie sur les interactions et associations observées entre deux individus (*i.e.* une « dyade »). Une dyade est associée lorsqu'elle se trouve dans une situation où les interactions ont généralement lieu (Whitehead & Dufault, 1999). Bien que les notions d'interactions et de communication (*e.g.* acoustique) jouent un rôle primordial dans les relations entre dauphins, une association est, la plupart du temps, définie par la proximité spatiale et l'activité des animaux, plus évidents à circonscrire pour un observateur humain. Une hypothèse simple, le « *gambit of the group* », considère ainsi que tous les animaux compris dans un « groupe » spatio-temporel donné sont associés les uns aux autres (Whitehead & Dufault, 1999). Les associations observées au sein de ces « groupes » sont activement maintenues par les individus-membres, contrairement au cas des agrégations où les associations résultent d'un facteur attractif non-social (*e.g.* alimentation, prédation). Par ailleurs, ces associations sont symétriques (*e.i.* la relation entre A et B est égale à la relation entre B et A).

Déterminant-clé de la biologie des populations, l'organisation sociale synthétise la manière dont les individus interagissent les uns avec les autres. Elle influence la valeur sélective (ou « *fitness* »), le flux génique, la distribution des individus, le flux d'informations et la transmission de pathologies au sein de populations et représente à ce titre un élément de connaissance important pour la gestion et la conservation des espèces (Whitehead, 2008).

Plusieurs facteurs comme le sexe, l'âge, le statut reproducteur, les liens de parenté, la structure de l'habitat, la distribution des proies, le risque de prédation, l'historique des affiliations et des caractéristiques comportementales ou culturelles concourent à façonner les sociétés de grands dauphins (Shane *et al.*, 1986 ; Félix, 1997 ; Mann *et al.*, 2012 ; Blasi & Boitani, 2014). On considère cependant que les femelles ont un schéma social directement modelé par les variables environnementales tandis que les stratégies des mâles sont principalement liées à l'accès aux femelles (Connor *et al.*, 2000 ; Gowans *et al.*, 2006). Les activités humaines peuvent également avoir un impact substantiel sur l'organisation sociale de ces animaux (Samuels *et al.*, 2004).

L'absence de territorialité chez *T. truncatus* permet la mise en place de réseaux sociaux continus et ouverts (Pearson, 2011). La plupart des populations comprennent ainsi des sociétés dynamiques de « fission-fusion » au sein desquelles des individus rejoignent ou quittent des groupes à intervalles fréquents (Morteo *et al.*, 2014 ; Louis *et al.*, 2015). L'hétérogénéité et la fluidité sociale de *Tursiops truncatus* semblent parfaitement équilibrer les coûts et bénéfices engendrés par la vie en groupe. Observée chez quelques mammifères terrestres tel que le chimpanzé commun, *Pan troglodytes* (Connor *et al.*, 1998 ; Pearson, 2011), elle se caractérise par des changements dans la taille et la composition des groupes sur de courtes échelles de temps, malgré la constance de certaines associations sur le long-terme (Wells & Scott, 1998 ; Connor *et al.*, 2000) et le cas de la petite communauté de Doubtful Sound (sud-ouest de la Nouvelle-Zélande), qui présente une structure sociale particulièrement stable peut-être liée à son isolement géographique (Lusseau *et al.*, 2003).

Quelle que soit la zone d'étude considérée, l'association la plus forte est celle qui unit la mère et son petit : elle quasi-exclusive lors de la première année du jeune (coefficient d'association proche ou égal à 1, [Wells et al., 1987](#) ; [Rogers et al., 2004](#) ; [Kent et al., 2008](#)) et reste élevée jusqu'à l'âge de 3-6 ans voire 7-10 ans chez certaines populations (nord-est de l'Écosse, [Grellier et al., 2003](#) ; Little Bahama Bank, [Rogers et al., 2004](#) ; ouest de la Floride, [Wells, 1991](#)), bien au-delà de l'âge du sevrage. Quand il quitte sa mère, le petit rejoint un groupe de subadultes.

Les femelles jouent un rôle important dans la formation et le maintien des arrangements sociaux. Elles sont virtuellement associées à presque toutes les autres femelles de leur communauté mais se lient généralement plus étroitement à celles partageant un statut reproductif semblable ([Wells, 1991](#) ; [Quintana-Rizzo & Wells, 2001](#) ; [Eisfeld, 2003](#) ; [Rogers et al., 2004](#)). Ce comportement leur permet de répondre plus efficacement à des besoins alimentaires similaires, de se défendre de façon coopérative contre les prédateurs et le harcèlement des mâles et conditionne un milieu favorable à la socialisation des petits et aux soins alloparentaux ([Möller & Harcourt, 2008](#) ; [Pearson, 2011](#)). Une minorité de femelles ont un mode de vie plus solitaire ([Eisfeld, 2003](#) ; [Pearson, 2011](#)). Les associations mâles-femelles sont généralement plus importantes lorsque ces dernières sont sexuellement réceptives ([Wells et al., 1987](#) ; [Blasi & Boitani, 2014](#)).

Latitudes tropicales et subtropicales

Chez la plupart des populations tropicales et subtropicales, les communautés sont composées de « bandes » de femelles, de groupes de subadultes et de mâles relativement solitaires ou organisés en alliances à long-terme ([Wells, 1991](#) ; [Parsons et al., 2003](#) ; [Kent et al., 2008](#)). La ségrégation par âge et par sexe est une caractéristique importante de ces sociétés ([Wells, 1991](#) ; [Quintana-Rizzo & Wells, 2001](#) ; [Kent et al., 2008](#) ; [Morteo et al., 2014](#)).

Les « bandes » de femelles

En Floride et en Équateur, le cœur stable de l'organisation sociale est constitué par les « bandes » de femelles ([Wells, 1991](#) ; [Félix, 1997](#)). La stratégie des femelles étant principalement liée à la protection des jeunes, elles et leurs petits forment des unités sociales aux liens étroits. Ces structures sont de composition assez variable sur le court-terme mais certaines bandes s'associent de préférence et à long-terme avec d'autres bandes dont le *core area* chevauche le leur ([Quintana-Rizzo & Wells, 2001](#)). En Floride, les femelles membres de ces bandes ont un lien de parenté ([Duffield & Wells, 1991](#)). La plupart des femelles subadultes rejoignent des bandes existantes, certaines d'entre elles rejoignant leur bande natale.

Les groupes de subadultes

À l'ouest de la Floride, les groupes de subadultes sont majoritairement composés de dauphins nés dans une même communauté. L'âge, à trois ans près, et les liens de parenté semblent être des critères favorables à l'élaboration des groupes de mâles subadultes. Les jeunes femelles membres de ces groupes interagissent fréquemment avec les adultes ([Wells, 1991](#)) et peuvent s'associer régulièrement aux bandes de femelles accompagnées de petits ([Rogers et al., 2004](#)). Elles sont recrutées dans des groupes d'adultes avant les

mâles. Dans le golfe de Guayaquil, en Équateur, les subadultes sont associés à une bande de femelles particulière (Félix, 1997).

Les mâles adultes

En Floride, en Équateur, à Hawaii et au sud-ouest du golfe du Mexique, les mâles adultes sont généralement solitaires ou organisés en duo, plus rarement en trio (Wells, 1991 ; Félix, 1997 ; Quintana-Rizzo & Wells, 2001 ; Kent *et al.*, 2008 ; Morteo *et al.*, 2014 ; García-Vital *et al.*, 2015 ; Baird, 2016). En fonction des zones d'étude, les mâles alliés ont (Great Abaco Island, Bahamas, Parsons *et al.*, 2003) ou n'ont pas (Floride, Wells, 1991) de lien de parenté étroit. Les duos (ou dyades) impliquent des liens à long-terme (20 ans pour certains) et représentent, avec les liens mère-petit, l'association la plus étroite observée au sein des communautés (Pearson, 2011). Les liens entre mâles se développent probablement au sein des groupes de subadultes. Lorsqu'un membre du duo disparaît, le mâle survivant peut former une alliance avec un nouveau mâle (Rogers *et al.*, 2004). Les duos sont plus mobiles que les mâles solitaires (qui fréquentent souvent une ou plusieurs bandes de femelles) et passent davantage de temps auprès de communautés autres que la leur (Quintana-Rizzo & Wells, 2001).

Dans le golfe de Guayaquil, en Équateur, Félix (1997) a constaté la présence d'une unique dyade de mâles dans chacune des communautés étudiées, suggérant une hiérarchie de dominance chez cette population. Cette configuration donnerait aux mâles alliés un avantage coopératif vis-à-vis des individus solitaires pour l'accès aux femelles réceptives (Wells, 1991). En Équateur, les dyades dominantes passent en effet plus de temps à défendre l'accès aux femelles réceptives de leur propre communauté qu'à rendre visite aux femelles des autres communautés.

Latitudes tempérées

Les populations isolées des régions tempérées froides forment des groupes mixtes (Eisfeld, 2003) de taille relativement importante (Lusseau *et al.*, 2003). Peu d'associations privilégiées ont été constatées en Écosse (Wilson, 1995) contrairement au sud de la Nouvelle-Zélande, où certains individus jouent par ailleurs un rôle crucial dans le maintien de la cohésion de la communauté de Doubtful Sound (Lusseau & Newman, 2004). En Écosse et dans le golfe Normand-Breton, des associations à court-terme (quelques jours) ont été notées suivies de dissociations rapides, excepté pour quelques rares compagnons constants (Eisfeld, 2003 ; Louis *et al.*, 2015). À Doubtful Sound, tous les membres de la communauté entretiennent des liens assez étroits, et ce quel que soit leur sexe ; il existe ainsi des associations mâle-mâle, femelle-femelle ou mâle-femelle (Lusseau *et al.*, 2003). Bien qu'aucun système d'alliances n'ait été observé sous ces latitudes, de rares mâles forment des dyades au sein desquelles le coefficient d'association est élevé (0,61-0,73, Eisfeld, 2003).

Dans l'archipel des Éoliennes, au sud-est de la mer Tyrrhénienne, les associations entre dauphins sont structurées de manière hiérarchique : deux unités sociales distinctes composées des deux sexes sont elles-mêmes subdivisées en petits groupes dynamiques (associations-dissociations) à court-terme. La première unité est principalement composée de femelles et la seconde de mâles et des associations sur plusieurs

années ont été constatées. Chez cette communauté, les associations mâle-mâle sont plus faibles que la plupart des associations femelle-femelle ou mâle-femelle (Blasi & Boitani, 2014).

À San Diego, au sud de la Californie, chaque individu a tendance à s'associer avec un large pourcentage des individus de la population. Les animaux forment des associations relativement stables à court-terme mais les unités sociales sont globalement très dynamiques (Weller, 1991).

Les dauphins « solitaires »

Un peu partout dans le monde et pour des raisons inconnues, des grands dauphins adoptent un mode de vie solitaire (Müller, 1998). Ces individus appartiennent, pour certains, à des communautés identifiées et quelques-uns d'entre eux, mâles ou femelles, interagissent régulièrement avec les activités humaines ou d'autres espèces de mammifères marins (Lockyer, 1990).

III. LE GRAND DAUPHIN EN MILIEU INSULAIRE OCÉANIQUE

La plupart des îles océaniques constituent des oasis de vie au sein de vastes étendues oligotrophes en favorisant le développement d'*upwellings*, de courants et de zones de convergence localisées. Ces flux augmentent la production primaire et promeuvent l'accumulation de biomasse (Rougerie & Rancher, 1994). Les îles peuvent en outre faire office de barrières naturelles en piégeant le zooplancton, augmentant ainsi les opportunités alimentaires de prédateurs potentiels (Silva *et al.*, 2009).

La présence du grand dauphin a été attestée autour de nombreuses îles océaniques [e.g. Açores (Quéroil *et al.*, 2007 ; Silva *et al.*, 2009), Clipperton (Clua, 2016), îles Cook, (Hammond *et al.*, 2012), Galápagos (Smith & Whitehead, 1999), La Réunion et Maurice (Laran *et al.*, 2012), îles Loyauté (Garrigue & Poupon, 2013), Madère (Dinis *et al.*, 2016), Sainte-Hélène (MacLeod & Bennett, 2007), Fernando de Noronha et atoll das Rocas (Baracho *et al.*, 2007)]. Cependant, et malgré le fait que le genre *Tursiops* soit le plus étudié parmi les cétacés (Connor *et al.*, 2000), les recherches menées en écosystème insulaire océanique sont relativement rares et récentes [e.g. Isla del Coco, Costa Rica (Acevedo-Gutiérrez & Würsig, 1991 ; Acevedo-Gutiérrez, 1999), archipel hawaïen (Baird *et al.*, 2001, 2002, 2009 ; Gorgone *et al.*, 2003), São Tomé et Príncipe (Pereira *et al.*, 2013), archipel de Saint-Pierre et Saint-Paul, Brésil (Milmann *et al.*, 2016)]. La plupart de ces études se focalisent sur la présence, l'abondance, la structure des populations et les mouvements de petites communautés autour et entre les îles (Baird *et al.*, 2001, 2002, 2009 ; Gorgone *et al.*, 2003 ; Martien *et al.*, 2011 ; Baird, 2016). Les habitudes sociales de ces populations insulaires demeurent largement méconnues.

On observe deux grandes tendances chez les grands dauphins insulaires océaniques :

1. De grandes populations au sein desquelles les échanges avec des animaux pélagiques ou issus de zones côtières voisines sont fréquents.
2. De petites populations isolées et peu mobiles, associées à certaines îles ou archipels et visitées de manière occasionnelle par des animaux issus de populations pélagiques ou de zones côtières voisines.

À Hawaii, malgré une présence de l'espèce à l'échelle de l'archipel, les mouvements inter-îles sont très limités (Baird *et al.*, 2002). Les études indiquent une population structurée à petite échelle (au moins quatre populations isolées contenant de 150 à 800 individus associées à l'année à certaines îles ou groupes d'îles proches, Baird *et al.*, 2009 ; Martien *et al.*, 2011 ; Baird, 2016). Selon Baird *et al.* (2009), l'extrême oligotrophie des eaux du large et la productivité plus importante à proximité immédiate des îles (« effet-île ») encouragent probablement la formation de ces communautés insulaires-associées. Les îles sont cependant visitées, de manière occasionnelle, par des grands dauphins génétiquement distincts appartenant à une population pélagique (Martien *et al.*, 2011), fait également suggéré dans l'archipel de Saint-Pierre et Saint-Paul (Milmann *et al.*, 2016). Il est par ailleurs intéressant de noter que quatre grands dauphins échantillonnés à Hawaii sont issus d'hybridations entre *T. truncatus* et *T. aduncus*, le grand dauphin de l'Indopacifique (Baird, 2016).

À Maui et Lana'i, on compte 0,1 grand dauphin / km², densité particulièrement faible comparée aux valeurs générales concernant l'espèce (Baird *et al.*, 2001). Des études menées à l'échelle de la ZEE hawaïenne y confirment une faible densité de l'espèce (Barlow, 2006 ; Bradford *et al.*, 2017).

À 1 000 kilomètres au large du Brésil équatorial, l'aire marine protégée du petit archipel de Saint-Pierre et Saint-Paul accueille une communauté de 23 grands dauphins (IC_{95%}, [19 — 28]) dont les individus semblent démontrer une fidélité à l'année et à long-terme sur une petite zone côtière de 0,99 km² (Milmann *et al.*, 2016).

Ce schéma contraste avec les observations menées autour d'Isla del Coco, située à 500 kilomètres au large du Costa Rica. Acevedo-Gutiérrez (1999) fait état d'une population pélagique importante et mobile, peut-être liée au fait qu'Isla del Coco se trouve au sein de la zone d'abondance maximale observée pour le grand dauphin dans l'est du Pacifique tropical (Acevedo & Würsig, 1991).

Aux Açores et à Madère, Quéroil *et al.* (2007) ont mis en évidence un fort brassage génétique entre les grands dauphins résidents à l'année et les populations pélagiques du nord-ouest de l'Atlantique. On y dénote un manque de structure, qui jouerait en faveur d'une vaste population océanique dans l'Atlantique Nord. Dinis *et al.* (2016) indiquent également que l'archipel de Madère ne semble représenter qu'une partie du domaine vital d'une population de grands dauphins océaniques où les individus résidents sont régulièrement rejoints par des individus migrants ou *transient*. Un schéma similaire a été observé aux Açores par Silva *et al.* (2009). Contrairement à l'hypothèse « oasis » mise en avant par Baird *et al.* (2009) dans le cas de l'archipel hawaïen, Silva *et al.* (2009) suggèrent que les dauphins des Açores entreprennent des mouvements extensifs sur des domaines vitaux considérables en réponse à une faible densité et à une distribution aléatoire des proies.

Le grand dauphin en Polynésie française

La Polynésie française, située dans le Pacifique sud à 6 000 kilomètres de tout continent, s'étend sur 2 200 kilomètres en latitude et 2 000 kilomètres en longitude. Elle comprend cinq archipels dispersés sur une surface de 5 millions de km² entre 135 et 155° de longitude ouest et 7 et 28° de latitude sud. Située sur une plaine abyssale parmi les plus « plates » du globe (ORSTOM, 1993), la profondeur maximale de l'océan y varie entre 3 000 et 5 000 mètres et la pente externe des îles, à fort coefficient (22 à 65°), offre des écosystèmes de haute mer à faible distance des côtes (Bacchet *et al.* 2006 ; Zysman 2011).

La quasi-totalité du territoire baigne dans le grand gyre du Pacifique Sud (Rougerie & Rancher, 1994). Entre 15° et 30° S, les eaux superficielles (0-150 mètres), chaudes et transparentes, sont presque dépourvues de nutriments. Au sein de cet immense désert océanique, les îles représentent de fragiles oasis de vie. L'archipel des Marquises, situé au nord-est de la Polynésie (entre 7° et 10°S) et baigné par des eaux productives riches en sels nutritifs, particules et plancton, fait cependant exception et constitue un « *hot spot* » local de biodiversité (Gannier, 1999).

Le grand dauphin a été identifié dans tous les archipels polynésiens excepté aux Australes ; il a été observé en milieux lagonaire, côtier et pélagique, indiquant l'existence potentielle de plusieurs écotypes. La distribution générale des observations est hétérogène et suit un gradient latitudinal marqué (Laran *et al.*, 2012). Ainsi, *T. truncatus* est particulièrement abondant dans les eaux côtières des Marquises (îles hautes entourées par un plateau de faible profondeur) et dans le nord-ouest et le centre de l'archipel des Tuamotu (entre 14° et 17°S, Gannier, 1999, 2002, 2009 ; Brasseur *et al.*, 2002 ; Laran *et al.*, 2012).

Les 77 atolls des Tuamotu représentent une surface émergée inférieure à 1 000 km² et s'étirent sur 800 000 km² en suivant un axe sud-est > nord-ouest. La partie nord-ouest de l'archipel repose sur un plateau océanique situé à 2 000 mètres de profondeur (Analyse Éco-Régionale de la Polynésie française, 2010). Le grand dauphin a été identifié, de manière ponctuelle ou régulière, autour des atolls de Tikehau, Rangiroa, Ahe, Apataki, Toau, Fakarava, Kauehi, Tahanea et Makemo ; un individu a également été photographié à plusieurs reprises aux abords de l'atoll surélevé de Makatea alors qu'il naviguait au sein d'un groupe de dauphins à long bec, *Stenella longirostris* (GEMM, données non publiées).

Aux îles Sous-le-Vent (ouest de l'archipel de la Société, 16°S), les fréquentes recaptures annuelles et interannuelles suggèrent des individus résidents autour de certaines îles. Par ailleurs, les grands dauphins observés autour de Huahine, Raiatea, Tahaa et Bora Bora sont souvent associés à d'autres espèces de cétacés telles que le dauphin à bec étroit, *Steno bredanensis* (figure I.1.), le globicéphale tropical, *Globicephala macrorhynchus*, et la baleine à bosse, *Megaptera novaeangliae* (Gannier, 2009 ; Carzon *et al.* 2016). La taille moyenne des groupes observés est de 4,0 individus (IC_{95%} = [3,3 — 4,8], étendue = 1-10, n = 38, GEMM, données non publiées). Notons enfin que l'espèce semble être occasionnelle aux îles-du-vent (secteur est de l'archipel de la Société, Gannier, 2009).

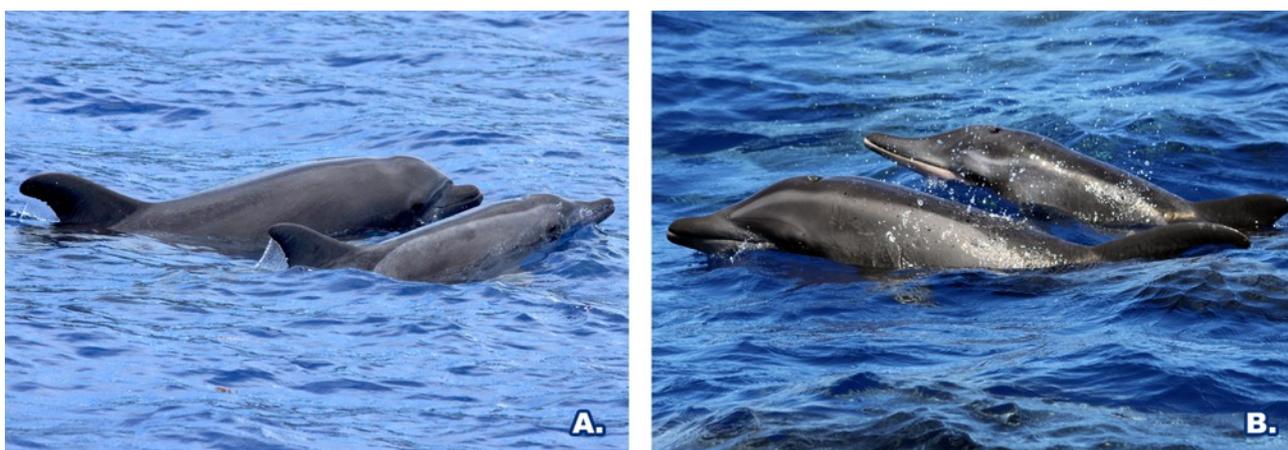


Fig. I.1. GROUPES MIXTES STENO-TURSIOPS PHOTOGRAPHIÉS À HUAHINE (ÎLES SOUS-LE-VENT).

Ventilation synchronisée d'un grand dauphin commun et d'un dauphin à bec étroit, ou sténo, naviguant au sein d'un même groupe le 28 août 2014 (A). Hybride probable Steno-Tursiops photographié le 18 septembre 2011 (B) : l'animal situé au premier plan présente des caractéristiques morphologiques intermédiaires entre ces deux espèces.

IV. SPÉCIFICITÉS DE LA ZONE D'ÉTUDE

Situé au nord-ouest de l'archipel des Tuamotu, Rangiroa est le plus grand atoll de Polynésie française et le deuxième plus grand atoll au monde (**figure I.2.**). Son lagon, d'une superficie de 1 446 km² et d'une profondeur maximale de 35 mètres, mesure 80 kilomètres de long, 32 kilomètres de large et plus de 200 kilomètres de circonférence. Il est ceinturé par un récif-barrière coupé au nord par les passes d'Avatoru et de Tiputa, lieux d'échanges permanents entre les eaux du lagon et celles de l'océan (*cf.* § **Matériel et méthode.** La passe de Tiputa et la zone d'étude).

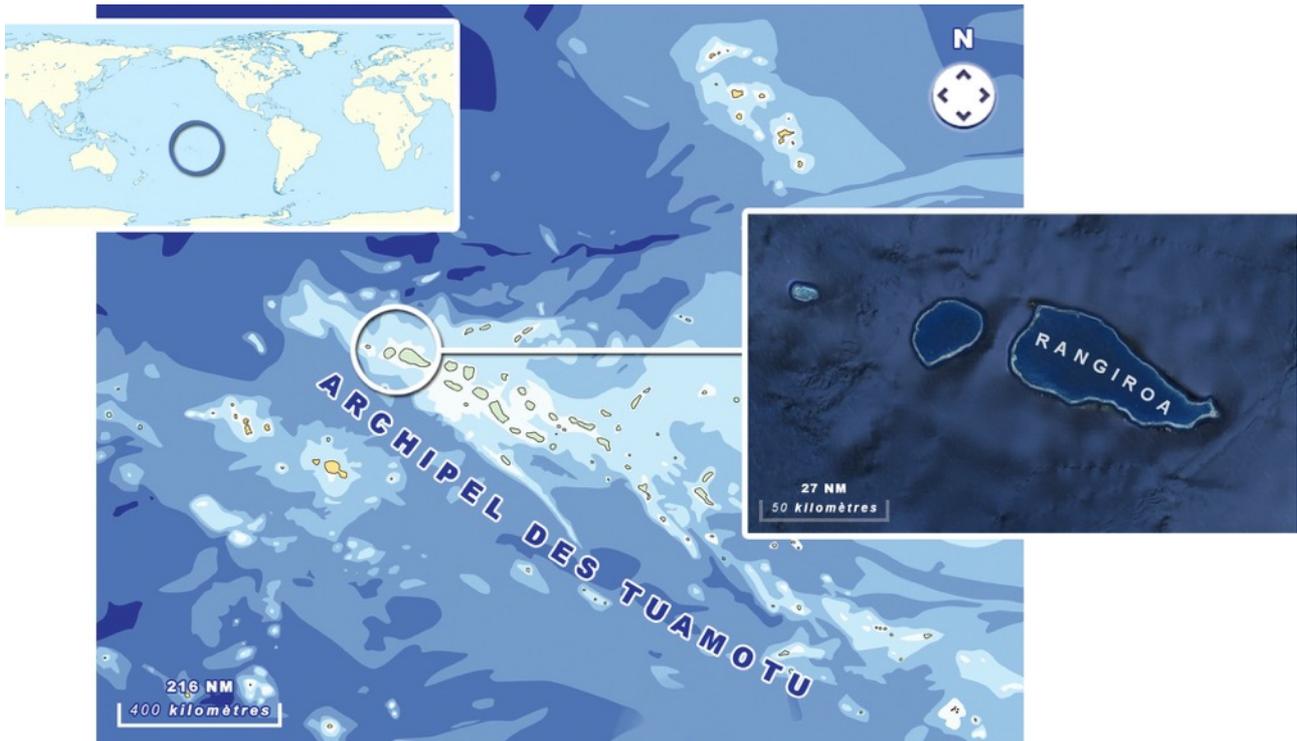


Fig. I.2. SITUATION GÉOGRAPHIQUE DE L'ATOLL DE RANGIROA DANS LE PACIFIQUE SUD ET L'ARCHIPEL DES TUAMOTU. Photo©Google Earth.

Plusieurs espèces de cétacés y ont été observées de manière régulière ou occasionnelle : le dauphin à long bec, le dauphin à bec étroit, le dauphin de Fraser, *Lagenodelphis hosei*, le dauphin d'Électre, *Peponocephala electra*, le globicéphale tropical, l'orque, *Orcinus orca*, la baleine à bec de Cuvier, *Ziphius cavirostris*, le cachalot nain, *Kogia sima*, le grand cachalot, *Physeter macrocephalus* et le petit rorqual, *Balaenoptera* sp. La baleine à bosse est relativement commune entre juillet et octobre et observée aussi bien sur le tombant externe que dans les passes et le lagon (GEMM, données non publiées).

Le grand dauphin commun est l'espèce de cétacé la plus fréquente sur le tombant externe, dans les passes et le lagon de cet atoll géant. Morphologiquement proches d'écotypes pélagiques (Hammond *et al.*, 2012), les grands dauphins de Rangiroa ont une taille maximale estimée à 3,5 mètres et pourraient représenter une forme « semi-pélagique » (*cf.* dauphin à long bec de Gray, *S. longirostris longirostris*, Gowans *et al.*, 2008). Des caractères phénotypiques variés sont observés entre individus d'âges similaires et concernent

notamment la corpulence et la pigmentation, **figure I.3.A.-B.**). Les mâles physiquement matures sont en outre plus massifs et marqués que les femelles du même âge (**figure I.3.C.-D.**).

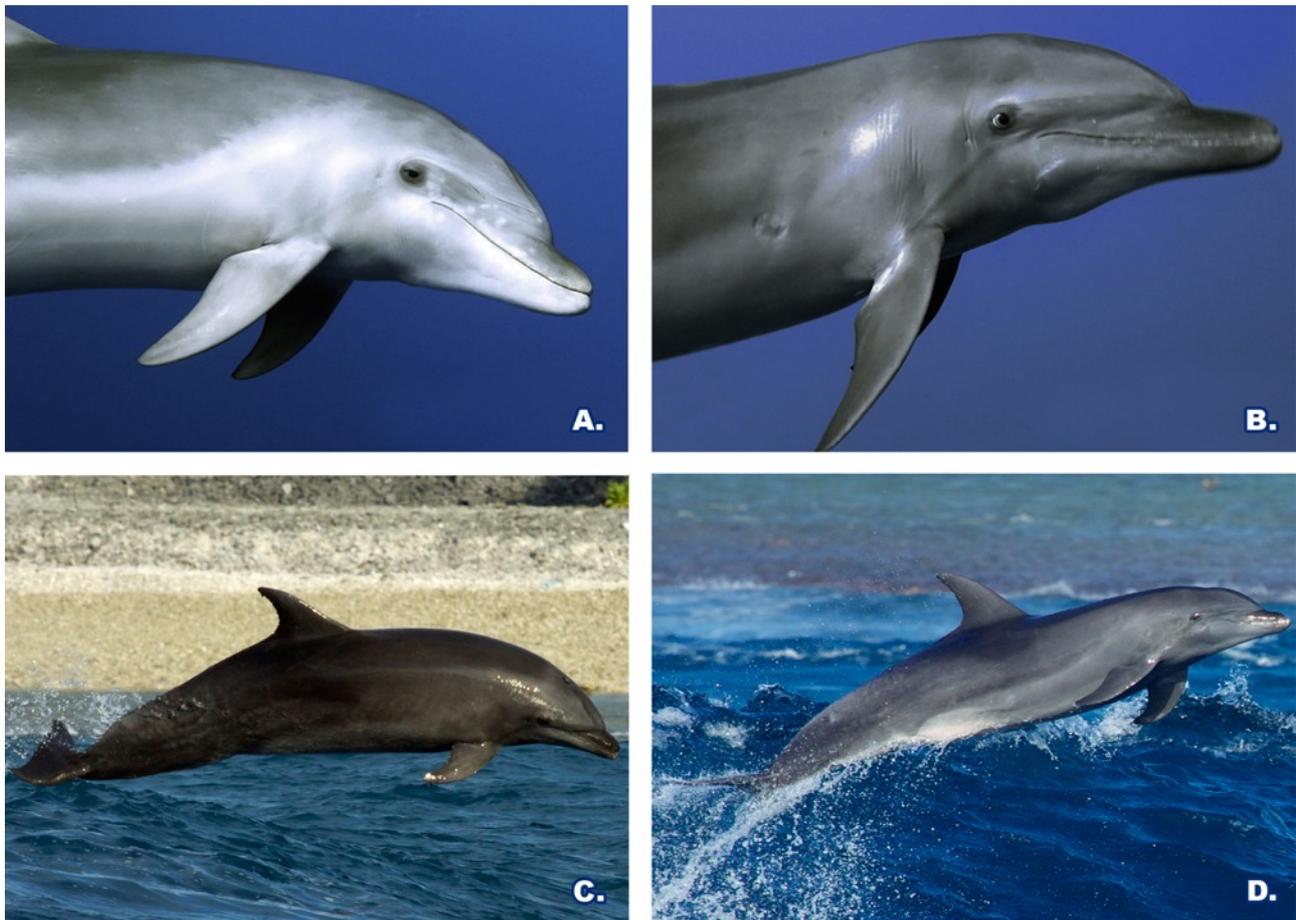


Fig. I.3. TRAITS MORPHOLOGIQUES DES GRANDS DAUPHINS DE RANGIROA.

Exemple de deux jeunes femelles nées en février 2014 : l'une a un corps massif et une pigmentation claire (A) ; la seconde a une silhouette plus fine et une pigmentation sombre (B). Les mâles physiquement matures ont un corps plus trapu (C) que les femelles d'âge similaire (D).

Le grand dauphin, attraction-phare du tourisme-plongée

La zone côtière de la passe de Tiputa concentre depuis plus de 30 ans des activités touristiques de plongée liées à l'observation de la grande faune marine (requins, raies et dauphins). En 1985, lorsque le premier centre de plongée a ouvert ses portes, les observations sous-marines de grands dauphins étaient rares et furtives. Dans les années 1990, face à l'engouement du grand public pour cette destination mondialement réputée, de nouveaux centres se sont installés. C'est à cette même époque que certains grands dauphins ont commencé à tolérer la présence quotidienne de plongeurs dans leur milieu naturel. Parallèlement, quelques plongeurs ont activement réduit la distance les séparant des dauphins jusqu'à ce qu'une femelle adulte tolère un premier contact physique en août 2007.

Les grands dauphins deviennent bientôt l'attraction-phare de la plongée à Rangiroa (**figure I.4.A.**) et le principal argument commercial de la plupart des centres de l'île. Les interactions sont aujourd'hui régulières

et certains plongeurs, moniteurs et clients, n'hésitent pas à enlacer ou à s'agripper aux nageoires des cétacés les plus dociles. 36 900 plongées ont été enregistrées pour l'année 2016 avec, en haute saison, plus de 200 plongées par jour (Lagouy, 2016). Des activités plus ou moins organisées et explicites de *dolphin watch* et de *swim with dolphin* se développent également, avec plus de 10 prestataires différents observés de manière ponctuelle ou régulière.

À Rangiroa, les grands dauphins peuvent également être observés quotidiennement depuis la berge lorsqu'ils surfent et bondissent dans les vagues de la passe de Tiputa (**figure I.4.B.**). Ce comportement spectaculaire a assis la réputation touristique de l'atoll, devenu aujourd'hui une « destination-dauphins ».



Fig. I.4. ACCESSIBILITÉ DES GRANDS DAUPHINS DE LA ZONE DE TIPUTA.

Le comportement tolérant ou affiliatif de la plupart des grands dauphins vis-à-vis des plongeurs permet de les observer dans des conditions exceptionnelles (A). Les grands dauphins viennent quotidiennement surfer et bondir dans le mascaret de la passe de Tiputa, ce qui permet de les observer depuis la terre sans influencer leur comportement (B).

V. OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

L'étude menée dans le cadre de ce diplôme est destinée à poser des bases de connaissance sur les grands dauphins de la zone de Tiputa afin d'amorcer une recherche concernant l'impact à long-terme du tourisme-plongée sur cette espèce marine particulièrement « emblématique ». Nous nous intéressons pour cela aux paramètres démographiques et à l'organisation sociale de ces animaux et tentons de démontrer les hypothèses suivantes :

1. Tiputa est une zone-clé pour les grands dauphins et les activités touristiques de plongée.
2. Les grands dauphins observés à Tiputa appartiennent à une petite communauté relativement isolée caractérisée par des associations privilégiées stables sur le long-terme.

Cette étude, la première à se focaliser durablement sur le grand dauphin dans les eaux polynésiennes, s'appuie sur les informations acquises par le *Groupe d'Étude des Mammifères Marins* (GEMM) dans le cadre d'un programme indépendant de collecte pluriannuel (Céta'Biosphère) mené depuis mai 2009.