
I. EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE ET OBSERVATIONS

L'observation en plongée, atout majeur du site de Tiputa

La proportion de temps passée à observer les grands dauphins est très variable en fonction des sites de collecte : elle représente 2,8% du temps d'effort en plongée, 30% du temps d'effort à terre et 75% du temps d'effort en surface. Malgré ces chiffres la zone, exposée aux vents dominants, semble peu adaptée au suivi des animaux en surface. Elle offre par contre de bonnes conditions d'observation à terre et en plongée. L'observation à terre n'est en effet influencée ni par l'état de la mer et du courant, ni par la présence de l'observateur. L'absence ou la présence de dauphins, leur identité et leur activité générale peuvent y être déterminés. Cette base est cependant inadaptée à l'observation détaillée des comportements sociaux ou individuels et l'atout majeur du site de Tiputa réside dans l'observation des dauphins en plongée sous-marine. Malgré une visibilité relativement limitée (entre 20 et 40 mètres en moyenne), les animaux y sont aisément identifiables et les associations et comportements, y compris acoustiques, peuvent être perçus, enregistrés et décrits de manière fine.

En éthologie, les conditions idéales d'observation sont réalisées à partir du moment où l'observateur parvient à accoutumer suffisamment l'animal à sa présence pour que celle-ci ne modifie en rien son comportement (Lorenz, 1978). L'observation sous-marine telle qu'elle est pratiquée à Tiputa implique probablement un biais dû au conditionnement de certains dauphins à la présence des plongeurs. La tolérance des individus vis-à-vis des activités de plongée offre cependant des conditions assez proches de celle décrite par Lorenz et fait de cette zone un site exceptionnel d'observation des grands dauphins en milieu naturel. Certains comportements (e.g. adoptions interspécifiques, comportements alloparentaux, comportements épimélétiques, affrontements entre mâles, jeux avec des bulles, des éponges ou des morceaux de plastique, massages sur des débris coralliens) n'ont en effet pu être enregistrés en détail que grâce à l'observation sous-marine.

La passe de Tiputa, un micro-habitat dédié au surf

La fréquentation et l'activité des dauphins dans la passe de Tiputa sont largement influencées par l'état du courant. Lorsque le courant est entrant, les animaux utilisent ponctuellement la passe comme zone de transit entre l'océan et le lagon ; lorsqu'il est sortant, la passe devient le théâtre quotidien de sessions de surf et de manifestations aériennes pouvant s'étaler sur des périodes de 90 minutes ou plus. Par ailleurs, les grands dauphins fréquentent le mascaret de manière plus soutenue lorsque la mer est calme, recherchant probablement des conditions locales propices à ces activités. Pour ces animaux, la passe de Tiputa pourrait donc représenter un micro-habitat dédié à une forme de socialisation s'exprimant à travers le surf. Le

caractère social de ce comportement est visible à travers les poursuites, bousculades, claquements de nageoires, sauts synchronisés et autres roulades indiquant le contexte affiliatif ou agonistique des échanges. Il est par ailleurs susceptible de prendre place à n'importe quel période de la journée puisqu'il nous est arrivé d'apercevoir, de manière opportuniste, des animaux surfant et bondissant au milieu de la nuit. Il pourrait s'apparenter au comportement de certaines orques résidentes de la communauté nord de l'île de Vancouver, qui ont pour habitude de venir se frotter contre les galets de plages promues à cette activité (Ford, 1989). Il existe d'autres endroits dans le monde où des grands dauphins, *Tursiops* sp., semblent avoir l'habitude de surfer sur des zones particulières (e.g. côte ouest australienne, Afrique du Sud). Cependant, à notre connaissance, aucun article scientifique n'a jamais été publié à ce sujet. Il serait pourtant intéressant de savoir de quelle manière l'activité de surf influence la vie sociale des grands dauphins.

Les observations visuelles et acoustiques effectuées en plongée indiquent que la fréquentation du tombant externe ne semble pas dépendre de l'état du courant. En journée, les grands dauphins naviguent principalement dans des eaux situées entre 0 et 20 mètres de profondeur, dans le bleu ou sur le tombant. Le plateau récifal est également parcouru, notamment lorsque les animaux rejoignent ou quittent la passe de Tiputa. Les données collectées dans le cadre de cette étude suggèrent l'existence potentielle d'une irrégularité mensuelle dans la fréquence des observations. Il serait intéressant de multiplier et de diversifier les périodes d'échantillonnage afin de savoir s'il existe une variation significative de fréquentation de la zone de Tiputa en fonction des périodes de l'année, comme cela a été observé en Écosse (Wilson *et al.*, 1997), en Argentine (Vermeulen *et al.*, 2015) ou à Shark Bay, en Australie, où les mères *T. aduncus* et leurs petits évitent les eaux peu profondes pendant les mois d'été, saison de présence des requins tigres, *Galeocerdo cuvier* (Heithaus & Dill, 2002).

Où, quand et comment les grands dauphins s'alimentent-ils ?

Trois catégories d'activité ont été répertoriées dans le cadre de cette étude : le déplacement, la socialisation et le repos. De manière étonnante, aucune activité de chasse n'a été recensée, laissant à penser que la capture des proies se déroule principalement la nuit et / ou sur une ou des zones adjacentes. Lors de sessions de collectes effectuées entre 2012 et 2014, un grand dauphin a néanmoins été filmé tenant dans sa gueule une petite bonite fraîchement capturée ; cette observation ponctuelle montre que des activités alimentaires diurnes peuvent avoir lieu, au moins occasionnellement, sur la zone de Tiputa.

Le grand dauphin a un régime alimentaire opportuniste lié à la disponibilité en proies. Il se nourrit d'une grande variété de poissons osseux, de céphalopodes mais aussi, de manière occasionnelle, de crevettes et de petits élasmobranches (Mead & Potter, 1990). Il est capable de capturer ses proies dans la colonne d'eau ou dans le substrat, seul ou en groupe, et certains grands dauphins de l'Indopacifique utilisent même des outils pour chasser (Smolker *et al.*, 1997 ; Connor *et al.*, 2000).

À Isla del Coco, au large du Costa Rica, *Tursiops truncatus* chasse communément des bancs de petits poissons épipelagiques (Acevedo-Gutiérrez, 1997). Aux îles Sous-le-Vent, en Polynésie française, les grands dauphins poursuivent et ingèrent les poissons volants en surface, de manière régulière et à toute heure du jour (Carzon *et al.*, 2016). À Hawaii, l'espèce se nourrit en plein jour d'une variété de poissons côtiers et récifaux mais aussi, occasionnellement, de petits poissons grégaires. Les données satellites

recueillies par le *Cascadia Research Institute* montrent en outre que *T. truncatus* plonge plus souvent et plus profondément la nuit que le jour ; un individu a même été enregistré à 752 mètres de profondeur (Baird, 2016).

Il serait instructif de mener un suivi focal et de baliser un ou plusieurs individus de la zone de Tiputa afin de mettre à jour d'éventuelles habitudes, techniques ou spécialisations alimentaires et / ou de découvrir un ou des habitats potentiels dédiés à cette activité. Collecter des informations sur le régime alimentaire de ces animaux nous donnerait en outre des indices permettant de comprendre quel(s) intérêt(s) écologique(s) maintiennent les grands dauphins sur cette petite zone côtière. Gowans *et al.* (2008) suggèrent en effet que des ressources alimentaires prévisibles dans l'espace et dans le temps incitent les delphinidés à se sédentariser sur des aires de vie relativement restreintes.

Une pression touristique soutenue

Le site de Tiputa accueille, quotidiennement, des activités touristiques de plongée. Des passages réguliers d'embarcations sont observés chaque jour entre 8h00 et 17h30, suggérant l'existence d'une pression touristique soutenue. Cette pression s'exprime de plusieurs manières : passages répétés d'embarcations rapides dans la passe, sur le plateau récifal et sur le tombant externe ; présence récurrente de plongeurs sur des habitats fréquentés par les dauphins ; comportements intrusifs de la part de certains prestataires et plongeurs (émission de sons destinées à attirer les animaux, poursuites, encerclements, contacts physiques). Cette pression s'accroît lors de la haute saison touristique, principalement en juillet-août. On observe parallèlement un nombre relativement constant de prestataires (centres de plongée ou autres) proposant des activités de *dolphin watch* ou de nage avec les dauphins en *snorkelling*. Les conditions de mer souvent difficiles limitent cependant le potentiel d'observation et de mise à l'eau.

Il existe peu d'endroits dans le monde où il est possible d'observer, régulièrement et dans de bonnes conditions, des grands dauphins en plongée sous-marine (e.g. Rangiroa, Socorro). Cependant, bien qu'il ait le potentiel de créer des impacts environnementaux, sociaux et économiques positifs, le *dolphin watch* peut être aussi dommageable que le tourisme de masse s'il n'est pas pratiqué avec précaution (Bejder & Samuels, 2003 ; Cunningham-Smith *et al.*, 2006). Il est donc primordial d'obtenir une idée plus précise du degré de pression subie par les dauphins de Tiputa, des dérives potentielles liées aux interactions trop rapprochées (Samuels *et al.*, 2000 ; Wilke *et al.*, 2005 ; Vail, 2016) et de l'influence, à moyen et long-terme, de ces activités sur le comportement des cétacés et sur leur environnement.

II. PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

Une petite communauté démographiquement fermée

Les grands dauphins de la zone de Tiputa semblent appartenir à une communauté géographiquement ouverte mais démographiquement fermée, semblable aux petites populations insulaires-associées observées dans les îles hawaïennes (Baird *et al.*, 2002). Vingt animaux adultes, quatre subadultes, sept juvéniles, deux nouveau-nés et un péponocéphale ont été identifiés sur la période d'étude. La taille estimée de la communauté est de 32,3 individus, $IC_{95\%} = [30,5 - 33,0]$, valeur proche de celles observées chez certaines communautés côtières résidentes [28-34 individus à Galveston, au Texas (Irwin & Würsig, 2004), 24 individus dans l'estuaire du Sado, au Portugal (Augusto *et al.*, 2011), 34 individus adultes et subadultes dans les îles Éoliennes, en Italie (Blasi & Boitani, 2014)] et dans l'archipel isolé de Saint-Pierre et Saint-Paul, au Brésil (23 individus, Milmann *et al.*, 2016). Ces valeurs sont probablement adaptées à la capacité de charge de ces environnements.

82,6% des grands dauphins adultes et subadultes identifiés à Tiputa en 2015-2016 ont été catalogués en 2009 ; les « nouveaux individus » sont tous nés entre septembre 2014 et avril 2016. Les naissances représentent donc la principale source de recrutement au sein de cette communauté, comme c'est le cas dans la baie de Sarasota, à l'ouest de la Floride (Wells & Scott, 1990).

Le taux de pertes annuel brut moyen \pm e.s. calculé pour les années 2009 à 2015 est de $10\% \pm 1\%$. À Sarasota, le taux annuel d'émigration, qui ne prend pas en compte les disparitions dues à la mort de certains individus, est de l'ordre de 2-3% (Wells & Scott, 1990). Le taux annuel brut de naissances, d'une valeur moyenne \pm e.s. de $7\% \pm 2\%$, se situe entre celui calculé par Wells & Scott (1990) pour les grands dauphins de la communauté de Sarasota (5,5%) et celui calculé par Fruet *et al.* (2015) pour les grands dauphins de l'estuaire du Lagon dos Patos, au sud du Brésil (9%). Il est quasi-identique au taux calculé pour les *Tursiops aduncus* de l'île Mikura, au Japon (7,1%, Kogi *et al.*, 2004) et pour ceux de Port River, en Australie (6,4%, Steiner & Bossley, 2008).

La valeur moyenne du taux annuel brut de recrutement est égale à 6% et est proche de celle calculée par Wells & Scott (1990) pour la communauté de Sarasota (5%).

Il serait intéressant d'avoir une idée plus précise des taux réels de naissance et de mortalité au sein de la communauté de Tiputa, afin d'en tenir compte dans les estimations d'abondance et de surveiller son évolution démographique à long-terme.

Un sex-ratio déséquilibré

À Tiputa, le sex-ratio des grands dauphins adultes est de deux femelles pour un mâle. Il est particulièrement déséquilibré chez les subadultes et les juvéniles, où l'on compte 3,3 femelles pour un mâle. Chez le grand dauphin commun, le sex-ratio est généralement de 1:1 (Hersh *et al.*, 1990 ; Fruet *et al.*, 2015). Au nord de l'Écosse et à l'ouest de la Floride le sex-ratio est plutôt en faveur des femelles, avec des valeurs cependant moins extrêmes que celles observées à Tiputa (Wells *et al.*, 1987 ; Eisfeld, 2003). Le déséquilibre constaté

est peut-être dû à un taux de mortalité plus élevé chez les mâles et / ou à une mobilité plus importante de ces derniers. Nous notons cependant que les neuf nouveau-nés ayant survécu sur la zone entre 2012 et 2016 sont des femelles. Il est donc important de poursuivre le sexage des nouveaux individus, afin de surveiller l'évolution du sex-ratio au sein de cette communauté.

Des traits reproductifs typiques de l'espèce

90% des femelles adultes étaient allaitantes en 2015-2016, indice apparent de bonne santé reproductive. Une unique femelle adulte, relativement âgée, n'a jamais été vue accompagnée d'un petit entre 2009 et 2016. Comme dans le cas de la plupart des populations étudiées dans les eaux tropicales (e.g. Brésil, [Fruet et al., 2015](#) ; Floride, [Wells et Scott, 1990](#) ; Hawaii, [Baird, 2016](#)) et celui de la petite communauté de l'estuaire du Sado ([dos Santos & Lacerda, 1987](#)), il ne semble pas exister de saison marquée pour la reproduction. La plupart des naissances ont néanmoins été enregistrées en janvier et avril et aucun nouveau-né n'a pour le moment été observé pendant l'hiver austral, suggérant une distribution bimodale des naissances à l'échelle d'une année. Une telle distribution est typique de l'espèce ([Wells et al., 1987](#) ; [Mead & Potter, 1990](#)) et du grand dauphin de l'Indopacifique ([Connor et al., 2000](#)).

Le sevrage semble avoir lieu entre l'âge de 3 et 5 ans et la séparation du couple mère-petit coïncide généralement avec la naissance d'un nouveau delphinaeu. Toutefois, l'observation d'une femelle de 5 ans allaitée par sa mère laisse à penser que le sevrage peut être plus tardif. Ces chiffres correspondent, une fois encore, à ceux observés ailleurs dans le monde (e.g. Brésil, [Fruet et al., 2015](#) ; Écosse, [Mitcheson, 2008](#) ; Floride, [Wells, 1991](#) ; Nouvelle-Zélande, [Constantine, 2002](#) ; [Henderson, 2012](#)) et à ceux enregistrés pour le grand dauphin de l'Indopacifique à Shark Bay ([Mann & Smuts, 1998](#)). Par ailleurs, des femelles allaitantes de la communauté de Sarasota ont été vues accompagnées de petits âgés de sept à neuf ans ([Wells, 1993](#)) tandis qu'une jeune femelle *aduncus* âgée de sept ans essayait toujours de téter sa mère à Shark Bay ([Richards, 1996](#)).

La maturité sexuelle surviendrait à 9-10 ans chez les femelles et plus tardivement chez les mâles, correspondant aux valeurs moyennes observées chez l'espèce ([Wells et al., 1987](#) ; [Mead & Potter, 1990](#) ; [Constantine, 2002](#)). À Sarasota, certaines femelles ont néanmoins donné naissance à un petit à l'âge de 6-7 ans ([Wells et al., 1987](#)). Le taux annuel de fécondité est extrêmement variable en fonction des années, avec une moyenne \pm e.s. de $16\% \pm 5\%$. Cette valeur est plus élevée que celle observée à Sarasota (9%, [Wells & Scott, 1990](#)), au Brésil (11%, [Fruet et al., 2015](#)) et en Écosse (11%, [Mitcheson, 2008](#)). Ceci est probablement dû au fait que tous les petits observés depuis 2012 à Tiputa sont des femelles.

Le grand dauphin commun a un cycle de reproduction relativement lent et les données utilisées dans le cadre de cette étude sont limitées à une période de sept ans. Il est nécessaire de mener des observations à plus long-terme afin de décrire avec exactitude les paramètres reproductifs de cette communauté. Il serait par ailleurs pertinent d'effectuer un suivi détaillé des femelles gestantes afin de mesurer leur capacité à mener un petit à terme (cf. [Henderson, 2012](#)). Cela permettrait d'obtenir une idée précise du taux de mortalité des jeunes dauphins et de la variation interindividuelle du succès reproductif des femelles.

Une fidélité à long-terme sur la zone de Tiputa

Sept dauphins résidents (observés quasi-quotidiennement), treize dauphins semi-résidents (observés $5,8 \pm 0,4$ (e.s.) jours par mois en moyenne) et sept dauphins occasionnels « réguliers » (observés $2,4 \pm 0,3$ (e.s.) jours par mois en moyenne) ont été recensés sur la période d'étude. En outre, une femelle gestante « visiteur » a été observée un à deux jours par mois sur une saison et n'a pas été observée sur la saison suivante et deux individus « ponctuels », un mâle et une femelle adultes, ont été observés une à deux fois sur une ou plusieurs saisons. Un gradient de fidélité similaire a été décrit sur certains sites d'observation (e.g. Argentine, [Würsig & Harris, 1990](#) ; Équateur, [Félix, 1997](#) ; Bahamas, [Rogers et al., 2004](#)) et peut s'expliquer par une différence de comportement individuel et / ou par des facteurs écologiques, sociaux, sexuels ou d'âge.

Le taux de fidélité de la plupart des individus est relativement constant au fil des périodes de collecte. Cependant, bien que les jeunes non-sevrés aient un profil similaire à celui de leur mère, les données recueillies depuis 2009 suggèrent que la plupart d'entre eux quittent, au moins temporairement, leur communauté de naissance une fois sevrés, et ce quel que soit leur sexe. Ces animaux forment peut-être des groupes de subadultes tels que décrits par [Wells \(1991\)](#) à Sarasota et [Félix \(1997\)](#) dans le golfe de Guayaquil, en Équateur. À Sarasota tous les subadultes, mâles et femelles, demeurent au sein de leur communauté d'origine pour une durée allant jusqu'à 23 ans ([Wells, 1991](#)). Un phénomène similaire a été observé chez les grands dauphins de l'Indopacifique de Shark Bay ([Connor et al., 2000](#)). Des femelles subadultes de Rangiroa continuent à fréquenter la zone de Tiputa et s'associent occasionnellement aux membres de la communauté. Certaines d'entre elles finissent peut-être par rejoindre leur bande natale, comme observé à l'ouest de la Floride ([Duffield & Wells, 1991](#)) mais seules des analyses génétiques ou un suivi à plus long-terme pourraient permettre de répondre à cette question. Il serait par ailleurs intéressant de baliser des subadultes afin de déterminer s'ils se fixent à leur tour sur des zones particulières.

La plupart des grands dauphins de la communauté démontrent une fidélité à long-terme au site de Tiputa. Ainsi, 82,6% des animaux adultes et subadultes identifiés en 2015-2016 ont été catalogués en 2009. 69,6% des individus bénéficient d'observations opportunistes antérieures à 2009 et 21,7% d'entre eux ont été photographiés en 1996-1997, alors qu'ils présentaient des caractéristiques morphologiques adultes. Ces animaux, mâles et femelles, ont un âge estimé à plus de 30 ans. Des résidents à long-terme ont été identifiés au sein d'autres populations comme dans l'estuaire du Sado, au Portugal ([Augusto et al., 2011](#)), à Little Bahama Bank, aux Bahamas ([Rogers et al., 2004](#)), dans le golfe d'Ambracia, en Grèce ([Gonzalvo et al., 2016](#)) et au sud-ouest du golfe du Mexique ([Morteo et al., 2014](#)).

Malgré la présence de nombreuses espèces de requins, et contrairement au cas d'autres populations de *Tursiops* vivant sous des latitudes tropicales (e.g. baie de Moreton, Australie de l'est, [Corkeron et al., 1987](#) ; Natal, Afrique du Sud, [Cockcroft et al., 1989](#) ; Shark Bay, Australie de l'ouest, [Gibson, 2006](#)), la sédentarisation de certains grands dauphins sur la petite zone de Tiputa suggère une pression de prédation relativement faible. Sur huit petits ayant survécu sur la saison 2015-2016, un seul a été vu portant une trace de morsure. Si l'on ajoute les deux petits disparus à cette même période, on arrive à 30% de la population

juvénile potentiellement victime d'une attaque de requin. À Shark Bay, 34% des petits *aduncus* suivis lors d'une étude portaient des traces de morsure, sachant que les jeunes disparus n'ont pas été inclus dans ce pourcentage (Mann & Barnett, 1999). D'après Heithaus (2001), 74% des grands dauphins de Shark Bay portent des cicatrices consécutives à une morsure de requin.

À Rangiroa, on peut considérer au moins sept espèces de requins potentiellement dangereuses pour de petits *Tursiops*. Par ailleurs, nous avons pu observer le comportement circonspect de deux femelles subadultes vis-à-vis d'un requin tigre de belle taille. Les dauphins semblent toutefois côtoyer la plupart des espèces de requins sans réaction apparente de leur part, indiquant une certaine tolérance mutuelle, tout-du-moins en plein jour. Comme suggéré par Heithaus (2001), des caractéristiques de l'habitat, comme la visibilité et la présence d'une passe aux eaux mouvementées, participent peut-être à diminuer le risque de prédation.

Il est primordial de comprendre les raisons expliquant la sédentarisation à long-terme des grands dauphins et de déterminer le rôle potentiel joué par la passe de Tiputa. Il n'existe en effet pas de fidélité comparable sur la zone proche d'Avatoru ou aux environs de la passe de l'atoll de Tikehau. Des groupes de grands dauphins communs inféodés à de petites zones côtières ont été observés au sud-est de Saint-Pierre et Saint-Paul, au large du Brésil (Milmann *et al.*, 2016), dans la baie de Sarasota (Scott *et al.*, 1990) et en Caroline du Sud (Gubbins, 2002). Selon les auteurs, la présence de ressources alimentaires prévisibles et abondantes pourrait expliquer l'extrême sédentarité de ces animaux, hypothèse également avancée par Gowans *et al.* (2008) qui compare le mode de vie des grands dauphins côtiers et résidents à celui des antilopes inféodées aux forêts africaines et de certains primates tels que les singes verts (*Chlorocebus aethiops*), les babouins (*Papio* sp.), les macaques (*Macaca* sp.) et les chimpanzés communs. Gowans *et al.* (2008) avancent également le fait qu'une sédentarisation à long-terme engendre une connaissance particulièrement intime de l'habitat, concernant notamment la distribution des proies et des prédateurs. Il serait intéressant de se pencher sur le cas d'autres atolls des Tuamotu et de déterminer si le mode de vie de la communauté de Tiputa a été adopté en réponse à des caractéristiques écologiques particulières.

Un domaine vital plus vaste que la zone de Tiputa

La petite aire de Tiputa représente le « *core area* » d'un mâle adulte et de trois femelles adultes accompagnées de leur petites, membres d'une communauté plus vaste dont la plupart des individus sont régulièrement observés sur zone. Le nombre relativement élevé de dauphins semi-résidents et occasionnels ainsi que des observations opportunistes effectuées dans des zones proches montrent en effet que certains individus ont un domaine vital qui s'étend bien au-delà de la seule zone de Tiputa. Bien que parcellaires ces données, couplées aux témoignages réguliers d'usagers du lagon et de la passe d'Avatoru, laissent à penser que ce domaine s'étire sur une dizaine de milles nautiques au moins et englobe la zone d'Avatoru et une partie au moins du lagon de Rangiroa.

Le cas d'une femelle adulte semi-résidente observée sur la zone d'Avatoru en 2009, 2014 et 2015 et sur la zone de Mahere Honae en 2009 et 2015 suggère par ailleurs que le domaine vital de cet individu s'étend jusqu'à la côte nord-ouest de l'atoll, où il chevauche peut-être celui d'une autre communauté. Pour le moment, seuls trois mâles ont été observés sur la zone de Tiputa et sur la zone de Tuheiava, située à une

distance de 48 milles nautiques, au sud-ouest de l'atoll voisin de Tikehau. Cependant les mouvements sont certainement sous-estimés, étant donné le peu d'effort ayant été mené sur ces zones connexes.

La taille du domaine vital des communautés de grands dauphins est très variable en fonction des zones d'étude mais tous les delphinidés sont relativement mobiles au quotidien, se déplaçant régulièrement sur des distances de 100 kilomètres ou plus (Gowans *et al.*, 2008). Les grands dauphins de Sarasota, résidents à long-terme sur un domaine de 125 km², naviguent quotidiennement dans un espace de 40 kilomètres de long (Irvine *et al.*, 1981). Sur la côte centrale du Texas, les *Tursiops* se déplacent sur plusieurs dizaines de kilomètres certains jours et demeurent dans des espaces limités de 1 à 2 km² d'autres jours (Lynn, 1995).

Il serait instructif de savoir s'il existe une distinction sexuelle dans les schémas migratoires observés à Rangiroa. En Floride, en Équateur ou au sud-ouest du golfe du Mexique, les mâles sont par exemple plus mobiles que les femelles et peuvent disparaître de la zone d'étude pendant des périodes de plusieurs mois (Wells & Scott, 1990 ; Félix, 1997 ; Morteo *et al.*, 2014) tandis qu'aux Bahamas, les femelles semblent être plus mobiles que les mâles (Parsons, 2002). L'utilisation de balises satellites pourrait permettre de répondre à cette question et de recueillir des informations précieuses concernant les frontières géographiques et les habitats privilégiés par la communauté de Tiputa.

La présence potentielle de communautés adjacentes

70 grands dauphins ont été identifiés à Rangiroa depuis 2009. Le fait que 61% des individus capturés à plusieurs reprises le long de la côte ouest de l'atoll n'aient jamais été recapturés sur la zone de Tiputa en sept saisons d'observations joue en faveur de l'existence d'une ou plusieurs communautés adjacentes. En Floride, Wells *et al.*, (1987) ont décrit des populations de grands dauphins fragmentées en petites communautés côtières et sédentaires inféodées à des sites restreints. La communauté de Sarasota fait ainsi partie d'une mosaïque plus importante de communautés dont les domaines vitaux se chevauchent (Wells, 1991). Le passage occasionnel de grands dauphins originaires d'îles voisines ou d'animaux issus de populations pélagiques n'est cependant pas à exclure (*cf.* Hawaii, Martien *et al.*, 2011 ; Baird, 2016) et il serait nécessaire de confirmer l'existence d'échanges avec les membres de la communauté de Tiputa. À Sarasota, bien que les associations interindividuelles et les mouvements enregistrés jouent en faveur d'une communauté fermée, les analyses génétiques révèlent en effet une mixité avec des individus originaires de communautés différentes (Duffield & Wells, 1986).

À l'échelle des Tuamotu, 10 grands dauphins ont été ponctuellement identifiés autour des atolls de Toau, Fakarava et Kauehi (situés entre 80 et 165 milles nautiques à l'est de Rangiroa) et un individu a été identifié autour de l'atoll surélevé de Makatea (situé à 50 milles nautiques au sud de Rangiroa) ; aucune recapture n'a pour le moment été effectuée avec les 70 individus photographiés à Rangiroa.

Dans certaines zones (*e.g.* Hawaii, Baird *et al.*, 2009), la distance géographique entre les îles ou les groupes d'îles semble jouer le rôle de barrière écologique pour les populations côtières et les échanges entre ces zones sont rares ou inexistantes. En Polynésie française, les eaux pélagiques profondes et pauvres en nutriments limitent probablement les mouvements inter-îles et participent peut-être à la formation de communautés insulaires isolées les unes des autres. Il serait important d'effectuer des analyses génétiques

afin de déterminer si les grands dauphins de Rangiroa appartiennent à une unité reproductive fermée. Une telle étude aurait des implications importantes pour la conservation de ces animaux et contribuerait notamment à préciser le statut de la petite communauté de Tiputa.

III. ORGANISATION SOCIALE

Des groupes caractéristiques de populations côtières et résidentes

La taille moyenne des groupes de grands dauphins observés sur la zone de Tiputa est de 8,3 individus, $IC_{95\%} = [7,5 — 9,0]$ pour les groupes enregistrés à terre, 7,7 individus, $IC_{95\%} = [6,1 — 9,2]$ pour les groupes observés en surface et 4,1 individus $IC_{95\%} = [3,6 — 4,7]$ pour les groupes observés en plongée. Ces données peuvent être comparées à celles collectées ailleurs dans le monde, en tenant compte de la définition du terme « groupe » utilisée dans le cadre de ces études. La définition la plus restrictive, basée sur le « *chain rule* », fait état de 4,8 animaux par groupe chez les *T. aduncus* de Shark Bay (solitaires exclus, [Smolker et al., 1992](#)) et est comparable aux données collectées en plongée. Le critère de [Shane \(1990b\)](#), qui spécifie que « des animaux apparemment associés, se déplaçant dans une même direction et généralement engagés dans des comportements similaires » font partie d'un même groupe est plus fréquemment utilisé et comparable aux données recueillies depuis la terre et en surface. À Sanibel Island, en Floride, [Shane \(1990b\)](#) décrit ainsi des groupes de 2,4 à 7,4 individus en fonction de l'activité des animaux ; dans la baie de Galveston, au Texas, [Bräger et al. \(1994\)](#) comptent en moyenne 4,4 individus par groupe ; à Hawaii, [Baird et al. \(2001\)](#) donnent une moyenne de 6,3 dauphins par groupe observé ; aux Bahamas, [Rogers et al. \(2004\)](#) décrivent des groupes contenant 3,5 animaux en moyenne (cf. **annexe 2**). Ces données indiquent que les informations enregistrées pour les grands dauphins de la communauté de Tiputa correspondent à celles collectées auprès d'autres populations côtières et résidentes. Selon [Norris & Dohl \(1980\)](#), un risque de prédation plus faible et la présence de proies individualisées concourent à limiter la taille des groupes en milieu côtier. Étant donné la pauvreté des eaux du large, l'abondance en requins de la zone et la grande proximité du milieu pélagique, l'hypothèse concernant la prédation semble cependant peu adaptée à la situation de Tiputa.

On note, comme dans la majorité des études effectuées sur *Tursiops* sp. (e.g. [Félix, 1997](#) ; [Connor et al., 2000](#) ; [Blasi & Boitani, 2014](#)), que les groupes contenant au moins un nouveau-né ont une taille plus importante que les groupes uniquement composés d'adultes et / ou de subadultes ou que les groupes comprenant un ou des juvéniles.

Lorsque l'on tient compte du sexe des animaux et malgré le fait que les données soient influencées par le fait que la plupart des femelles observées étaient accompagnées d'un petit non-sevré, on observe que les groupes uniquement composés de mâles sont en moyenne plus petits que les groupes uniquement composés de femelles et que les groupes mixtes comportent en moyenne deux fois plus d'individus que les groupes ne contenant qu'un seul sexe. Enfin, 50% des groupes observés en plongée contenaient les deux sexes, contre 75% des groupes observés à terre et 84% des groupes observés en surface. À Shark Bay, bien que les mâles ne s'associent généralement pas étroitement avec les femelles, 50% des groupes observés par [Smolker et al. \(1992\)](#) contenaient les deux sexes contre 31% des groupes observés à Sarasota ([Wells et al., 1987](#)).

Des relations privilégiées stables sur le long-terme

Bien que tous les individus soient susceptibles, au moins occasionnellement, d'être observés ensemble sur de courtes périodes de temps (*i.e.* fission-fusion), les grands dauphins de Tiputa entretiennent des relations privilégiées et à long-terme avec certains membres de leur communauté et constituent ainsi une société hétérogène. Ces liens étroits sont plus faciles à observer en plongée, où la prise en compte des distances interindividuelles permet une délimitation précise des associations entre dauphins.

La communauté a été divisée en cinq entités sociales de 3 à 8 individus au sein desquelles les indices d'associations sont plus élevés qu'entre membres d'entités différentes. Une de ces classes correspond aux dauphins résidents, une seconde à des femelles occasionnelles et une troisième comprend trois mâles subadultes et un couple mère grand dauphin-péponocéphale adopté. La position de la plupart des dauphins semi-résidents est moins nette et plus centrale, suggérant des associations plus flexibles entre ces individus et le reste des membres de la communauté. Chacune des entités, excepté celle des femelles occasionnelles, comporte les deux sexes. Comme le suggèrent [Lusseau *et al.* \(2006\)](#), cette division de la communauté est peut-être liée à une utilisation spécifique de l'habitat.

Des schémas associatifs variés

À Rangiroa, la relation de dépendance existant entre les mères et leurs petits transparaît à travers l'indice d'association particulièrement élevé de ces dyades, y compris dans le cas du couple impliquant le jeune péponocéphale adopté. Ces couples maintiennent une grande proximité physique, particulièrement évidente lors des périodes de socialisation et de repos ; cette relation quasi-fusionnelle semble même persister dans le cas d'une dyade constituée d'une femelle âgée de 5 ans et de sa mère. Les jeunes dauphins issus d'une même cohorte tendent à socialiser entre eux de manière régulière, principalement lorsque leurs mères entretiennent des relations étroites. Il est cependant impossible à l'heure actuelle de savoir si ces associations sont favorisées par le sexe des petits, étant donné que tous les delphineaux nés depuis 2012 sont des femelles, et si elles perdurent après l'âge du sevrage. À Shark Bay, à Sarasota, aux Bahamas et au nord-est de l'Écosse, les indices des couples mère-petit demeurent très élevés lors des trois premières années de vie du delphineau ([Wells *et al.*, 1987](#) ; [Smolker *et al.*, 1992](#) ; [Grellier *et al.*, 2003](#) ; [Rogers *et al.*, 2004](#)) et ces liens s'amenuisent lorsque la mère devient à nouveau gestante ([Wells *et al.*, 1987](#)). À Rangiroa, la valeur de l'indice d'une mère et de son fils sevré en 2009 (de 0,00 à 0,12 en fonction du jeu de données) suggère que les mâles subadultes n'entretiennent pas de contact rapproché avec leur génitrice, comme cela a été observé à Shark Bay ([Richards, 1996](#)). Par ailleurs, les deux filles de femelles adultes membres de la communauté de Tiputa, sevrées en 2014, n'ont pas été recensées sur la zone en 2015 et 2016.

Le sexe des animaux ne semble pas être le principal facteur déterminant la constitution des associations sur le long-terme ; on observe en effet, comme dans la population de Doubtful Sound ([Lusseau *et al.*, 2003](#)), des relations étroites et à long-terme impliquant mâles et femelles. En outre, divers schémas associatifs ont été relevés au sein de la communauté :

1. Les alliances entre mâles subadultes. La présence à Tiputa d'un trio de mâles subadultes dont les membres entretiennent des relations étroites suggère l'existence d'alliances entre mâles, comme celles observées dans d'autres communautés tropicales de grands dauphins, *Tursiops* sp. (e.g. Sarasota, Wells, 1991 ; Shark Bay, Smolker et al., 1992 ; Équateur, Félix, 1997 ; sud-est de l'Australie, Möller et al., 2001 ; Bahamas, Parsons et al., 2003 ; Hawaii, Baird, 2016) ou chez le chimpanzé commun (Mitani & Amstler, 2003). Il ne semble cependant pas y avoir d'alliances de second et de troisième ordre, comme c'est le cas à Shark Bay (Connor et al., 2010).

Bien que ces animaux semblent très proches les uns des autres, il est intéressant de préciser que deux des membres de cette triade ont un indice d'association particulièrement élevé. Ces deux dauphins étaient déjà observés ensemble un an au moins avant l'arrivée du troisième mâle qui était lui-même, à l'origine, accompagné d'un autre mâle subadulte disparu en 2013. Des affrontements mineurs ont été enregistrés entre deux membres du trio, indiquant l'existence potentielle de conflits entre l'un des membres de la dyade et le nouveau venu. À Shark Bay, les trios observés par Smolker et al. (1992) comportaient toujours un mâle « qui tient la chandelle ».

Il semble par ailleurs exister une relation privilégiée entre deux autres mâles qui appartenaient, encore récemment, à la catégorie « subadultes » et étaient déjà identifiés ensemble entre 2009 et 2014. En 2015 ces deux animaux ont été observés à plusieurs reprises, sur un intervalle de quatre mois, avec une femelle étrangère à la communauté de Tiputa ; les observations du trio étaient cependant trop furtives pour caractériser une « séquestration » potentielle de la femelle, comme cela a été décrit à Shark Bay (Connor et al., 2000). Tout-au-long du mois de juillet 2013, ces deux mêmes mâles ont cependant été observés escortant et poursuivant une jeune femelle adulte qui a mis bas 14 mois plus tard, signalant l'existence potentielle d'une « appropriation » des femelles réceptives par certains mâles de Tiputa.

Afin de préciser la nature exacte et la finalité de ces associations, il serait intéressant de détailler le taux de nages synchronisées, de contacts affiliatifs et de comportements agonistiques entre les mâles membres de ces dyades ainsi que les relations qu'ils entretiennent avec les autres grands dauphins (Connor et al., 2006 ; Harvey et al., 2017). À Tiputa, les membres d'alliances différentes « jouent » régulièrement à s'affronter et les seules altercations violentes qui ont pu être observées impliquaient des mâles adultes. À Shark Bay, Connor et al. (2000) décrivent des relations parallèlement coopératives et compétitives entre mâles alliés et précisent que certains conflits éclatent de temps en temps entre les partenaires. Dans tous les cas, la formation d'alliances entre mâles est très certainement liée à l'accès aux femelles, comme c'est le cas chez de nombreuses espèces de mammifères (Clutton-Brock, 1989). À Sarasota, la formation d'alliances pourrait même être réservée aux mâles inaptes à monopoliser des femelles à eux seuls, comme c'est le cas chez certains babouins (Connor et al., 2000). Par ailleurs, le déséquilibre du sex-ratio observé en faveur des femelles pourrait limiter la formation de telles alliances dans la communauté de Tiputa.

2. Les mâles adultes. Les mâles les plus âgés semblent mener une vie relativement solitaire, comme c'est le cas pour certains mâles adultes observés à Sarasota (Wells et al., 1987) ; ils s'associent régulièrement à des femelles adultes accompagnées de leurs petits ou bien, temporairement, à un ou plusieurs mâles de

leur condition. À Sarasota, à Shark Bay et dans l'archipel des Éoliennes en Italie, la fréquence et la nature des associations mâle-femelle sont intimement liées à l'état reproductif des femelles (Wells *et al.*, 1987 ; Smolker *et al.*, 1992 ; Blasi & Boitani, 2014). À Rangiroa, une partie au moins des dyades mâle-femelle observées sur la zone de Tiputa semblent être liées par d'autres motivations que la reproduction. Il serait intéressant de définir ces motivations et de décrire si, et de quelle manière, la socialité et les stratégies reproductives des mâles évoluent en fonction de leur âge. Des tests de paternité pourraient notamment permettre de déterminer le succès reproductif de chaque mâle de la communauté.

3. Les femelles. Certaines femelles adultes semblent former des « bandes » semblables à celles décrites par Wells (1991) à Sarasota. D'autres ont un mode de vie plus solitaire ou s'associent régulièrement avec un ou plusieurs mâles adultes. Les jeunes femelles adultes semblent basculer régulièrement entre un mode de vie relativement solitaire et des associations avec des mâles d'âge proche. Le cas des femelles subadultes demeure relativement énigmatique et il serait intéressant de préciser si quelques-unes d'entre elles rejoignent leur communauté natale une fois devenues adultes. À Shark Bay, à Sarasota et à Doubtful Sound, une forte variation de la sociabilité des femelles a également été observée (Connor *et al.*, 2000 ; Lusseau *et al.*, 2003). Connor *et al.* (2000) émettent l'hypothèse que ces différences peuvent être liées au développement de stratégies alimentaires propres et prend l'exemple des « porteuses d'éponges » de Shark Bay, qui ont développé des mœurs plus solitaires que les autres femelles de la population.

À Sarasota, les bandes de femelles peuvent maintenir leur structure de base pendant de nombreuses années et leur aire de fréquentation préférée est centrée sur des zones abritées et peu profondes. Par ailleurs, certaines de ces femelles ont un lien de parenté étroit (Duffield & Wells, 1991). Les mères qui allaitent un petit d'âge similaire tendent à s'associer entre elles, tout comme les femelles sans petit. Le taux de survie des delphineaux est par ailleurs plus important au sein des bandes que pour les mères solitaires (Wells, 1993). À Rangiroa, une femelle adulte relativement solitaire observée depuis 2009 et ayant mené trois petits consécutifs à terme montre que son mode de vie ne semble pas influencer ses chances de survie et son succès reproductif de manière négative.

4. Le cas des dauphins résidents. La situation des dauphins résidents est intéressante à approfondir car ces animaux fréquentent une zone plus restreinte et sont observés plus souvent que les autres dauphins. Les données indiquent que ces individus joueraient un rôle particulièrement important dans la cohésion de la communauté. Il faut cependant être prudent quant à l'interprétation de ces résultats car leur environnement peut aussi représenter un facteur attractif pour les autres dauphins. Il serait à ce titre intéressant de préciser la nature des liens existant entre ces animaux et les autres membres de la communauté de Tiputa.

Les associations observées au sein du « groupe » des résidents, constitué d'un mâle adulte, de trois femelles adultes et de leurs trois filles, semblent particulièrement fortes et stables sur la période d'étude : on y trouve trois dyades femelle-femelle adultes et trois dyades mâle-femelle adultes dont l'indice se situe, dans le jeu de données complet, entre 0,74 et 0,91. Ces quatre dauphins étaient en outre observés ensemble entre 2009 et 2014, indiquant l'existence de liens sur le long-terme, y compris lorsque les femelles n'étaient pas accompagnées de delphineaux. Le mâle résident, âgé de plus de 30 ans, est l'individu le plus atypique

du « groupe ». On peut en effet se demander pourquoi cet animal entretient une relation aussi étroite avec les trois femelles adultes et s'il existe un lien de parenté entre eux. De temps à autre, il disparaît pendant quelques jours ; un autre mâle relativement âgé, toujours le même, le remplace alors auprès des femelles résidentes jusqu'à son retour sur zone. Ces deux individus forment peut-être une alliance de mâles adultes, comme observé par [Wells *et al.* \(1987\)](#) à Sarasota ou [Félix \(1997\)](#) en Équateur, et pourraient avoir un rôle protecteur vis-à-vis des femelles. À Sarasota, les paires de mâles se cristallisent lorsqu'ils atteignent la maturité sexuelle et peuvent persister 20 ans ou plus, jusqu'à la mort de l'un des partenaires. Nous n'avons cependant pas assez de recul pour pouvoir déterminer l'existence de telles associations chez les mâles adultes de la zone de Tiputa. Quoi qu'il en soit, les liens privilégiés existant entre les résidents mâle et femelles rapprochent cette petite communauté de celle étudiée à Doubtful Sound, au sud de la Nouvelle-Zélande ([Lusseau *et al.*, 2003](#)).

Les observations effectuées dans le cadre de cette étude indiquent que l'âge, le sexe et le statut reproductif de chaque individu participent à modeler l'organisation sociale des grands dauphins de Tiputa. Il serait maintenant intéressant de comprendre le rôle potentiel joué par des facteurs écologiques et les liens de parenté dans la constitution des unités sociales et d'observer comment ces associations évoluent sur le très long-terme.

Lorsque des individus forment des unités plus ou moins permanentes, il y a en effet de grandes probabilités pour que des liens de parenté, qui ont une influence majeure sur les relations sociales, soient en jeu (e.g. grand dauphin commun, [Parsons *et al.*, 2003](#) ; lion, *Panthera leo*, [Packer *et al.*, 1991](#) in [Whitehead, 2008](#)). Par ailleurs, l'organisation sociale reflète le contexte écologique dans lequel les animaux vivent ([Karczmarski *et al.*, 2005](#) ; [Gowans *et al.*, 2008](#)).

Pour affiner notre compréhension de la société de Tiputa, il serait enfin instructif d'en savoir plus sur les caractéristiques culturelles de la communauté, l'histoire et la personnalité de chaque individu et sur l'influence potentielle des activités anthropiques (e.g. [Blasi & Boitani, 2014](#)) sur les schémas sociaux observés.