

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

Présenté par **Carzon Pamela**

Pour l'obtention du **Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études**



**PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES ET ORGANISATION SOCIALE D'UNE
COMMUNAUTÉ DE GRANDS DAUPHINS, *TURSIOPS TRUNCATUS*,
EXPOSÉE AU TOURISME DANS L'ARCHIPEL DES TUAMOTU**

Diplôme soutenu le 23 juin 2017 devant le jury suivant

- Dr. **Stéphanie Manel** (CEFE) - Présidente
- Dr. **Fabienne Delfour** (LEEC) - Rapporteur
- Dr. **Éric Clua** (EPHE) - Tuteur scientifique
- Dr. **Sophie Laran** (PELAGIS) - Examineur

Mémoire préparé sous la direction de

Tuteur pédagogique : PLANES Serge

Tuteurs scientifiques : CLUA Éric, OREMUS Marc

Laboratoire **Écosystèmes Aquatiques Tropicaux et Méditerranéens**

USR 3278 CNRS-EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)

RÉSUMÉ

Bien que la présence du grand dauphin commun ait été attestée autour de nombreuses îles océaniques, la plupart des informations disponibles sur *Tursiops truncatus* ont été recueillies dans le cadre de travaux menés sur des populations continentales côtières. Le site de la passe de Tiputa, situé au nord de l'atoll de Rangiroa dans l'archipel des Tuamotu, offre des conditions d'observation exceptionnelles qui le rendent particulièrement adapté au suivi de l'espèce en milieu insulaire océanique tropical. Des données ont été collectées en 2015-2016 et complétées par des informations acquises dans le cadre d'un travail pluriannuel mené depuis 2009. Ces données ont servi à décrire des paramètres démographiques et l'organisation sociale des grands dauphins de la zone de Tiputa afin de fournir une base descriptive concernant cette espèce, emblématique du tourisme-plongée en Polynésie française.

Les données, recueillies à terre, en plongée sous-marine et depuis une embarcation en surface, font état d'une petite communauté de 32,3 individus, $IC_{95\%} = [30,5 - 33,0]$ dont certains membres sont fidèles, depuis plus de 20 ans, à une zone de moins de 2 km². La passe de Tiputa représente un micro-habitat dédié au surf dont la fréquentation est largement influencée par l'état du courant. Malgré l'existence d'une pression touristique soutenue, l'observation en plongée est un atout majeur du site et permet une description fine des associations et des comportements, dont certains n'ont jamais été enregistrés auparavant chez l'espèce. Les grands dauphins entretiennent des relations privilégiées et stables sur le long-terme et leur organisation sociale se situe à mi-chemin entre celle observée chez les communautés continentales étudiées en milieux tropicaux et certaines populations géographiquement isolées, suggérant l'existence de contraintes écologiques propres au site de Tiputa.

Photo de couverture . Femelle grand dauphin commun accompagnée de son petit et d'un petit dauphin d'Électre adopté.

Zone de Tiputa, août 2015.



Ci-dessus . Comportement typique des grands dauphins communs du nord de l'atoll de Rangiroa. **Passe de Tiputa**, décembre 2010.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord un grand merci à Alain Portal, qui m'a fait partager son coup de cœur pour les atolls des Tuamotu et m'a soutenue sans faille, même dans les moments les plus difficiles.

Pour leur confiance, leur ouverture d'esprit et leurs conseils, je remercie les Drs. Éric Clua, Serge Planes et Marc Oremus et spécialement Éric pour son investissement au quotidien.

Merci au *Groupe d'Étude des Mammifères Marins de Polynésie* (GEMM), à Thomas Egli et à son équipe de l'ONG *Objectif Sciences International* pour leur confiance et leur soutien à travers la science participative et merci à tous les bénévoles et volontaires qui m'ont permis de pérenniser mon travail à Rangiroa.

Pour leur soutien matériel et logistique je remercie René Fels, de *Rangiroa Plongée*, Arnauld Avare, du *Rangiroa Diving Center*, le *Centre de Recherches Insulaire et Observatoire de l'Environnement* (CRIOBE) et la compagnie *Air Tahiti Nui*.

Merci en particulier à Ugo Mazzavillani pour sa passion et sa générosité mais aussi à Stefani Hernandez, Franck Rodulfo et à tous les plongeurs qui ont eu la gentillesse de partager leurs observations et leurs images avec moi. Merci au Dr. Michael Poole pour ses diapositives des années 1990.

Merci à ma mère pour m'avoir fait confiance et avoir assuré les fins de mois difficiles.

Un grand merci enfin aux dauphins de Rangiroa qui par leur altérité, leur élégance et leur liberté, ont inspiré ce travail.



PC

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
GLOSSAIRE	vi
LISTE DES ANNEXES	viii
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	x

CHAPITRE PREMIER . INTRODUCTION

I. Caractéristiques démographiques du grand dauphin	2
Estimations d'abondance	2
Densité	2
Degré de résidence et structure des populations	2
Taille du domaine vital	3
Dispersion	4
Taille des groupes	5
Structure sociale	5
Reproduction	6
Espérance de vie	7
II. Organisations sociales observées chez le grand dauphin	9
Latitudes tropicales et subtropicales	10
Latitudes tempérées	11
Les dauphins « solitaires »	11
III. Le grand dauphin en milieu insulaire océanique	12
Le grand dauphin en Polynésie française	13
IV. Spécificités de la zone d'étude	15
Le grand dauphin, attraction-phare du tourisme plongée	16
V. Objectifs de l'étude	18

CHAPITRE II . MATÉRIEL et MÉTHODES

I. La passe de Tiputa et la zone d'étude	19
II. Le recueil et l'archivage des données	21
Le recueil des données à terre	22
Le recueil des données en plongée	22
Le recueil des données en surface	23
Identification, sexage et assignation des dauphins à des classes d'âge	23
Archivage des données	26
III. Le traitement statistique	27
Paramètres démographiques	27
Organisation sociale	29

CHAPITRE III . RÉSULTATS

I. Effort d'échantillonnage et observations	34
Sorties à terre	34
Sorties en plongée	38
Sorties en surface	43
II. Paramètres démographiques	45
Abondance, disparitions et recrutement	45
Structure de la communauté	47
Quelques données sur la reproduction et l'espérance de vie	48
Fidélité des dauphins à la zone de Tiputa	49
Mouvements, migrations	52
III. Organisation sociale	54
Taille et composition des groupes	54
Organisation générale de la communauté, schémas associatifs à court et à long-terme	58

CHAPITRE IV . DISCUSSION

I. Effort d'échantillonnage et observations	70
L'observation en plongée, atout majeur du site de Tiputa	70
La passe de Tiputa, un micro-habitat dédié au surf	70
Où, quand et comment les grands dauphins s'alimentent-ils ?	71
Une pression touristique soutenue	72
II. Paramètres démographiques	73
Une petite communauté démographiquement fermée	73
Un sex-ratio déséquilibré	73
Des traits reproductifs typiques de l'espèce	74
Une fidélité à long-terme sur la zone de Tiputa	75
Un domaine vital plus vaste que la zone de Tiputa	76
La présence potentielle de communautés adjacentes	77
III. Organisation sociale	79
Des groupes caractéristiques de populations côtières et résidentes	79
Des relations privilégiées stables sur le long-terme	80
Des schémas associatifs variés	80

CHAPITRE V . CONCLUSION et PERSPECTIVES

RÉFÉRENCES	85
ANNEXES	I

GLOSSAIRE

Adulte (*dauphin*) : individu sexuellement mature ayant atteint une taille estimée de 2,7-3,5 mètres et ayant eu au moins un petit pour les femelles.

Association (*entre dauphins*) : tous les animaux compris dans un **groupe** spatio-temporel donné sont associés les uns aux autres (« *gambit of the group* », [Whitehead & Dufault, 1999](#)).

Chasse : recherche, poursuite et capture éventuelle de nourriture.

Communauté : dauphins résidents partageant une grande partie de leurs domaines vitaux et interagissant entre eux beaucoup plus fréquemment qu'avec les dauphins de zones adjacentes (d'après [Wells et al., 1987](#)).

Déplacement : animaux en mouvement qui suivent une route et une vitesse relativement constantes.

Groupe (*définition générale*) : unité dynamique changeant constamment de taille et de composition, avec quelques associations plus étroites observées sur le long-terme ([Würsig & Würsig, 1977](#)).

Groupe (*observation effectuée en plongée sous-marine*) : dauphins situés à moins de 10 mètres les uns des autres (« *chain rule* », [Smolker et al., 1992](#)). Un animal seul est échantillonné au même titre qu'un groupe.

Groupe (*observation effectuée depuis la terre ou la surface*) : agrégation spatiale d'animaux impliqués dans des activités similaires et interagissant les uns avec les autres sur une échelle de temps suffisamment courte pour qu'il n'y ait peu ou pas de changement dans la composition du groupe ([Karczmarski et al., 2005](#)). Un animal seul est échantillonné au même titre qu'un groupe.

Juvénile (*dauphin*) : jeune individu dépendant d'un adulte et ne présentant pas de plis fœtaux sur les flancs. Âge estimé entre 3 mois et 6 ans ([Wells, 1991](#)).

Mascaret : train de vagues rapprochées et déferlantes engendrées par un fort courant.

Nouveau-né (*dauphin*) : jeune individu dépendant d'un adulte et présentant des plis fœtaux sur les flancs. Âge estimé < 3 mois ([Mann et al., 2000](#)).

Observation : période située entre le repérage d'un dauphin ou d'un groupe de dauphins et la perte visuelle des animaux. Deux observations différentes sont séparées par un intervalle de 5 minutes minimum.

Organisation sociale : relation entre les membres d'une société animale et fonctionnement des groupes ([Gautier, 1987](#) in [Müller, 1998](#)).

Population : unité reproductive fermée ([Wells & Scott, 1990](#)).

Repos : mouvements lents avec changements de cap fréquents.

Secteur de fréquentation ou **domaine vital** : partie ou plusieurs parties d'une zone géographique parcourue(s) de manière régulière par un ou plusieurs individus au cours d'activités quotidiennes (Knight, 1965 in Müller, 1998). Au sein du domaine vital on peut distinguer les zones de fréquentation préférées ou « *core areas* ».

Socialisation : tout types d'interactions entre deux individus ou plus.

Sortie : période passée en effort sur le terrain.

Structure sociale : répartition des individus en différentes classes d'âge et de sexe (Gautier, 1987 in Müller, 1998).

Subadulte (*dauphin*) : individu indépendant n'ayant pas atteint sa maturité physique et n'ayant jamais eu de petit pour les femelles. Âge estimé entre 6 et 12 ans.

Transient (*dauphins*) : individus ou groupes d'individus de passage sur une zone ou dans une région. Les animaux *transient* ne démontrent aucune fidélité, permanente ou saisonnière, au site d'observation.

Unité sociale : animaux associés en permanence ou quasi-permanence (Whitehead, 1995).

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Abondance estimée des populations de grands dauphins	I
Annexe 2. Taille estimée des groupes de grands dauphins	III
Annexe 3. Détermination photographique du sexe des individus	V
Annexe 4. Détection photographique de traits liés à la reproduction	VI
Annexe 5. Zones de capture et de recapture(s) des grands dauphins	VII
Annexe 6. Sociomatrice des SRI du jeu complet	IX
Annexe 7. Liste des indices de chaque individu du jeu complet	X
Annexe 8. Caractéristiques sociales de chaque individu du jeu complet	XI
Annexe 9. Sociomatrice des SRIG du jeu « plongée »	XII
Annexe 10. Liste des indices de chaque individu du jeu « plongée »	XIII
Annexe 11. Caractéristiques sociales de chaque individu du jeu « plongée »	XIV

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE III . RÉSULTATS

III.I. Données générales concernant l'effort d'échantillonnage mené en 2015-2016

III.II. Effort d'échantillonnage et observations à terre

III.III. Effort d'échantillonnage et observations en plongée

III.IV. Effort d'échantillonnage et observations en surface

III.V. Données générales d'identification pour les années 2015 et 2016

III.VI. Taux de pertes annuelles bruts 2009-2015

III.VII. Taux de naissances et de recrutement annuels bruts 2010-2016

III.VIII. Sex-ratio des individus adultes et subadultes-juvéniles entre 2009 et 2016

III.IX. Taux de fécondité annuels 2010-2015

III.X. Données générales concernant les groupes

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE PREMIER . INTRODUCTION

I.1. Groupes mixtes *Steno-Tursiops* photographiés aux îles Sous-le-Vent

I.2. Situation géographique de l'atoll de Rangiroa

I.3. Traits morphologiques des grands dauphins de Rangiroa

I.4. Accessibilité des grands dauphins de la zone de Tiputa

CHAPITRE II . MATÉRIEL et MÉTHODES

II.1. Localisation de la zone d'étude et de la passe de Tiputa

II.2. La zone d'étude

II.3. Exemples d'images prises depuis les trois sites de collecte

II.4. La « cité des dauphins », site d'observation à terre

II.5. Les trois catégories de marquage retenues

II.6. Critères supplémentaires d'identification des dauphins

II.7. Critères supplémentaires d'identification à court et moyen-terme

II.8. Exemples d'individus appartenant aux quatre classes d'âge prédéfinies

II.9. Critères de qualité des images

CHAPITRE III . RÉSULTATS

III.1. Nombre de sorties effectuées à terre en fonction de la force du vent

III.2. Activité prédominante des dauphins dans la passe par courant sortant

III.3. Nombre moyen de plongeurs observés par sortie

III.4. Parcours des plongées effectuées sur la zone d'étude

III.5. Distribution des plongées en fonction du courant

III.6. Nombre de sorties effectuées en plongée en fonction de la force du vent

III.7. Comparaison des taux d'observation mensuels à terre et en plongée

- III.8. Profondeur médiane des observations de grands dauphins
- III.9. Trois types d'habitats fréquentés par les dauphins sur la zone « TE »
- III.10. Fréquence des observations sur la zone « TE » en fonction de l'habitat
- III.11. Nombre de sorties effectuées en surface en fonction de la force du vent
- III.12. Courbes de découverte
- III.13. Structure de la communauté
- III.14. Répartition des individus en fonction de leur degré de résidence
- III.15. Profils d'individus adultes en fonction de leur degré de résidence
- III.16. Profils de couples mère-petit en fonction de leur degré de résidence
- III.17. Degré de fidélité des individus en fonction de leur sexe
- III.18. Zones parcourues de manière opportuniste entre 2009 et 2016
- III.19. Proportion de groupes où 100% des individus ont été identifiés
- III.20. Taille médiane des groupes observés en fonction de la base de collecte
- III.21. Taille médiane des groupes observés à terre en fonction des classes d'âge
- III.22. Proportion de groupes composés de mâles, de femelles et de groupes mixtes
- III.23. Taille médiane des groupes observés à terre en fonction du sexe des individus
- III.24. Taille médiane des groupes observés en plongée en fonction du sexe des individus
- III.25. Distribution des SRI de chaque dyade dans le jeu de données complet
- III.26. Sociogramme du jeu complet avec assignation des classes
- III.27. Sociogramme du jeu complet représentant les classes d'âge
- III.28. Dendrogramme du jeu complet
- III.29. LAR et NAR du jeu complet
- III.30. Distribution des SRIG de chaque dyade dans le jeu « plongée »
- III.31. Sociogramme du jeu « plongée » avec assignation des classes
- III.32. Sociogramme du jeu « plongée » représentant les classes d'âge
- III.33. Dendrogramme du jeu « plongée »
- III.34. LAR et NAR du jeu « plongée »
- III.35. LAR et NAR de huit individus du jeu « plongée » assignés à la classe 4

CHAPITRE PREMIER . INTRODUCTION

L'observation des caractéristiques démographiques et sociales des populations animales nous apporte des indices sur les contraintes et les opportunités, naturelles ou d'origines anthropiques, propres à leur milieu de vie (Giraldeau & Dubois, 2009 ; Wiszniewski *et al.*, 2009 ; Mourier *et al.*, 2012).

Le **grand dauphin commun**, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), que nous appellerons ici « grand dauphin », est un mammifère marin opportuniste largement distribué dans les eaux tempérées et tropicales du globe (Wells & Scott, 1998). La flexibilité comportementale de l'espèce a en effet contribué à son succès au sein d'habitats variés (Shane, 1990a). Cet animal est présent dans des eaux continentales côtières, l'embouchure de certains fleuves (Fruet *et al.*, 2015), des estuaires (dos Santos & Lacerda, 1987 ; Félix, 1997), des fjords (Lusseau *et al.*, 2003), des lagons (Campbell *et al.*, 2002 ; Eierman & Connor, 2014), des baies protégées (Wells *et al.*, 1987) ou ouvertes (Vermeulen *et al.*, 2015), des golfes peu profonds (Gonzalvo *et al.*, 2016), des mers semi-fermées (Bel'kovich *et al.*, 1991) mais aussi en milieu pélagique (Scott & Chivers, 1990) et insulaire océanique (Baird *et al.*, 2009 ; Milmann *et al.*, 2016). Les populations les plus septentrionales vivent au nord-est de l'Écosse (Wilson *et al.*, 1999) et les plus méridionales fréquentent les fjords profonds du sud-ouest de la Nouvelle-Zélande (Lusseau *et al.*, 2003).

Outre les nombreuses sous-espèces décrites il existe, dans la plupart des bassins océaniques, des formes côtières et pélagiques reconnaissables à leurs spécificités écologiques, morphologiques et/ou génétiques (e.g., Walker, 1981 ; Van Waerebeek *et al.*, 1990 ; Hoelzel *et al.*, 1998 ; Gol'din *et al.* ; 2015, Gaspari *et al.*, 2015 in Gladilina *et al.*, 2016). Ces caractéristiques, associées au comportement fréquemment résident de l'espèce, tendent à développer des particularités remarquables au sein de ses populations (Carnabuci *et al.*, 2016).

Les études menées sur le grand dauphin en milieu naturel débutent dans les années 1970. Elles s'intéressent principalement à des communautés côtières qui ont été et sont l'objet de suivis à moyen ou long-terme ayant notamment permis d'acquérir une vision relativement précise de certaines caractéristiques démographiques et sociales (e.g. Argentine, Würsig & Würsig, 1979 ; Floride, Irvine *et al.*, 1981 ; Weigle, 1990 ; Wells, 1991 ; Quintana-Rizzo & Wells, 2001 ; mer Noire, Bel'Kovich *et al.*, 1991 ; Écosse, Wilson *et al.*, 1997 ; Californie, Hanson & Defran, 1993 ; Defran & Weller, 1999 ; Méditerranée, Bearzi *et al.*, 1997 ; Nouvelle-Zélande, Williams *et al.*, 1993 ; Lusseau *et al.*, 2003 ; Hartel *et al.*, 2014). Ces découvertes mettent en évidence des variations entre communautés ou populations, certainement influencées par les caractéristiques écologiques des milieux dans lesquels elles vivent (Hanson & Defran, 1993 ; Defran & Weller, 1999 ; Lusseau *et al.*, 2003).

I. 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 Hawaii (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 (Quérrouil *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).

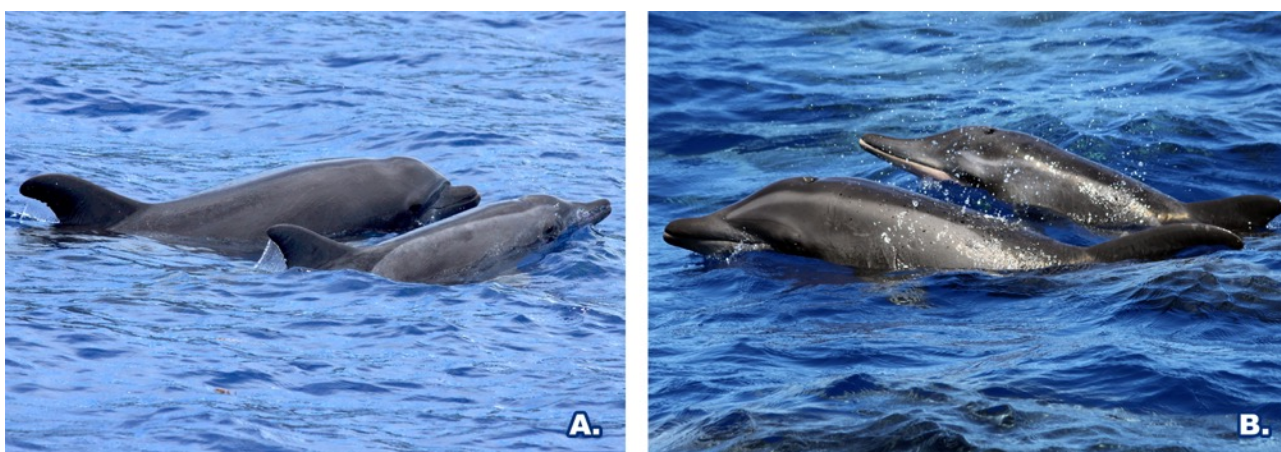


Fig. I.1. GROUPES MIXTES STENO-TURSIOPS PHOTOGRAPHIÉS À HUAHINE (ÎLES SOUS-LE-VENT).

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).

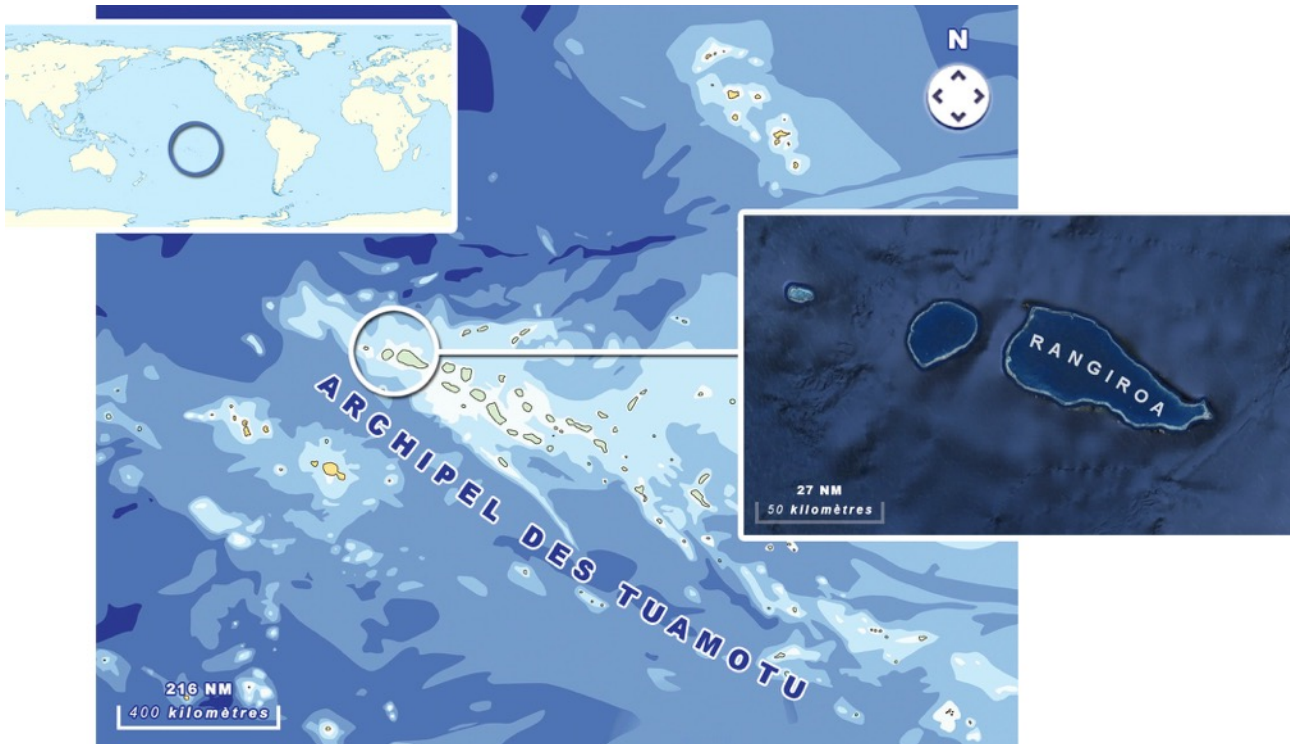


Fig. I.2. SITUATION GÉOGRAPHIQUE DE L'ATOLL DE RANGIROA DANS LE PACIFIQUE SUD ET L'ARCHIPEL DES TUAMOTU. Photo©Google Earth.

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.**).

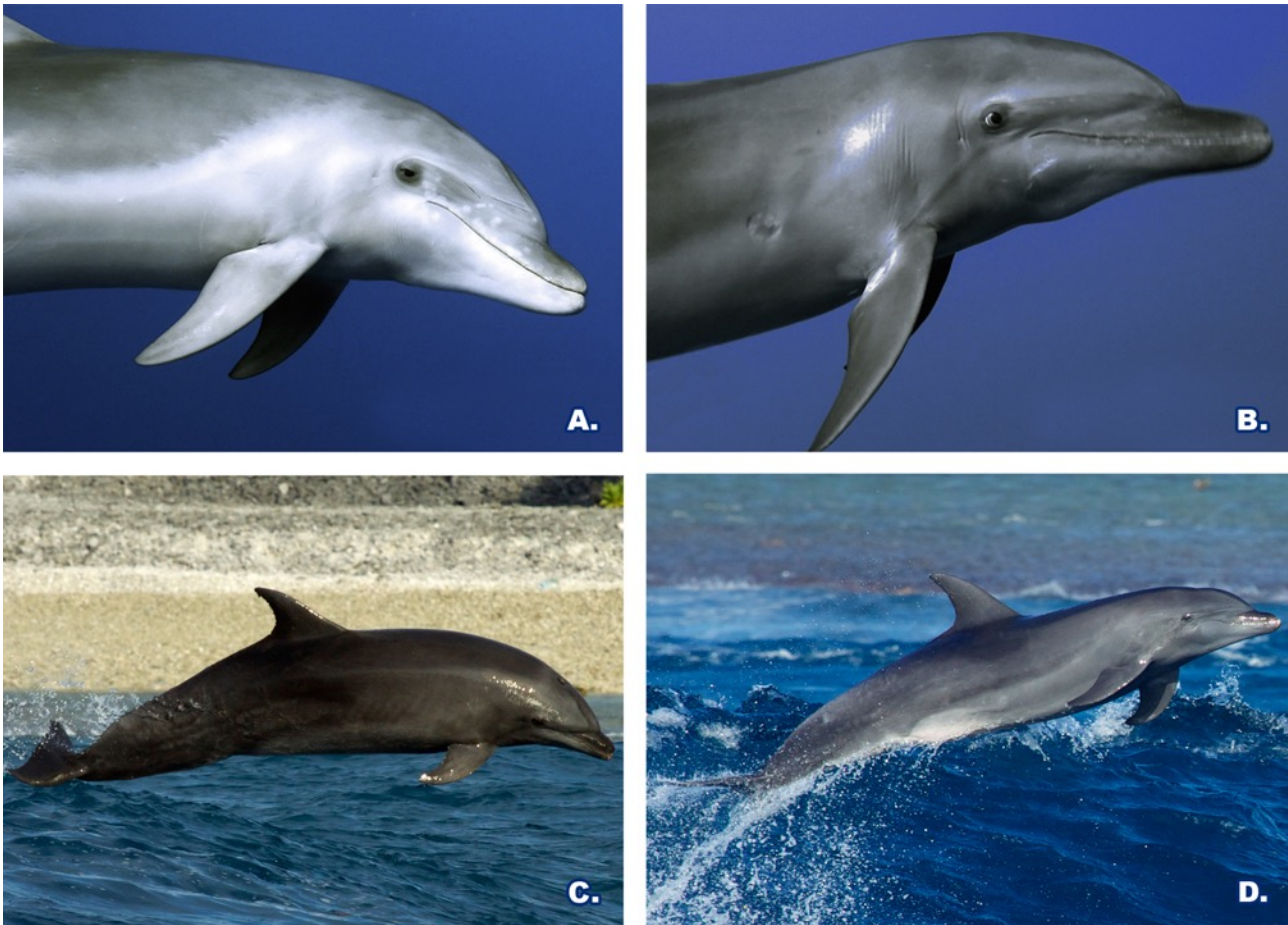


Fig. I.3. TRAITS MORPHOLOGIQUES DES GRANDS DAUPHINS DE RANGIROA.

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 ».

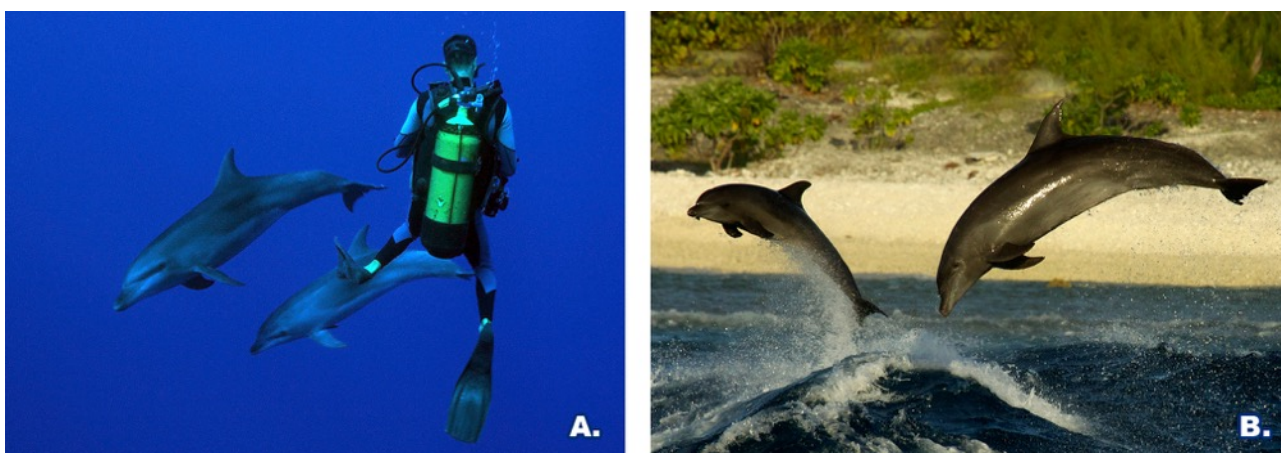


Fig. I.4. ACCESSIBILITÉ DES GRANDS DAUPHINS DE LA ZONE DE TIPUTA.

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.

CHAPITRE II . MATÉRIEL & MÉTHODE

I. LA PASSE DE TIPUTA ET LA ZONE D'ÉTUDE

La passe de Tiputa (S14°58'19.23"XW147°37'43.50") est une tranchée d'approximativement 200 mètres de large, 1 000 mètres de long et de 15 à 35 mètres de profondeur dans le récif nord de l'atoll de Rangiroa (**figures II.1. et II.2.A.-B.**) ; elle est située à 5,3 milles nautiques à l'est de la passe d'Avatoru, large de 300 mètres et longue de 1 500 mètres. La passe de Tiputa est parcourue quotidiennement par des courants violents : on observe généralement l'alternance d'un flux entrant (~ 5 heures) et d'un flux sortant (~ 5 heures) entrecoupés par une courte période d'étalement. Ces courants de marée peuvent atteindre la vitesse de 3 à 6 nœuds (SHOM, 1999) et être accentués par l'étiage. Les horaires des courants se décalent chaque jour de 30' à 60' environ.

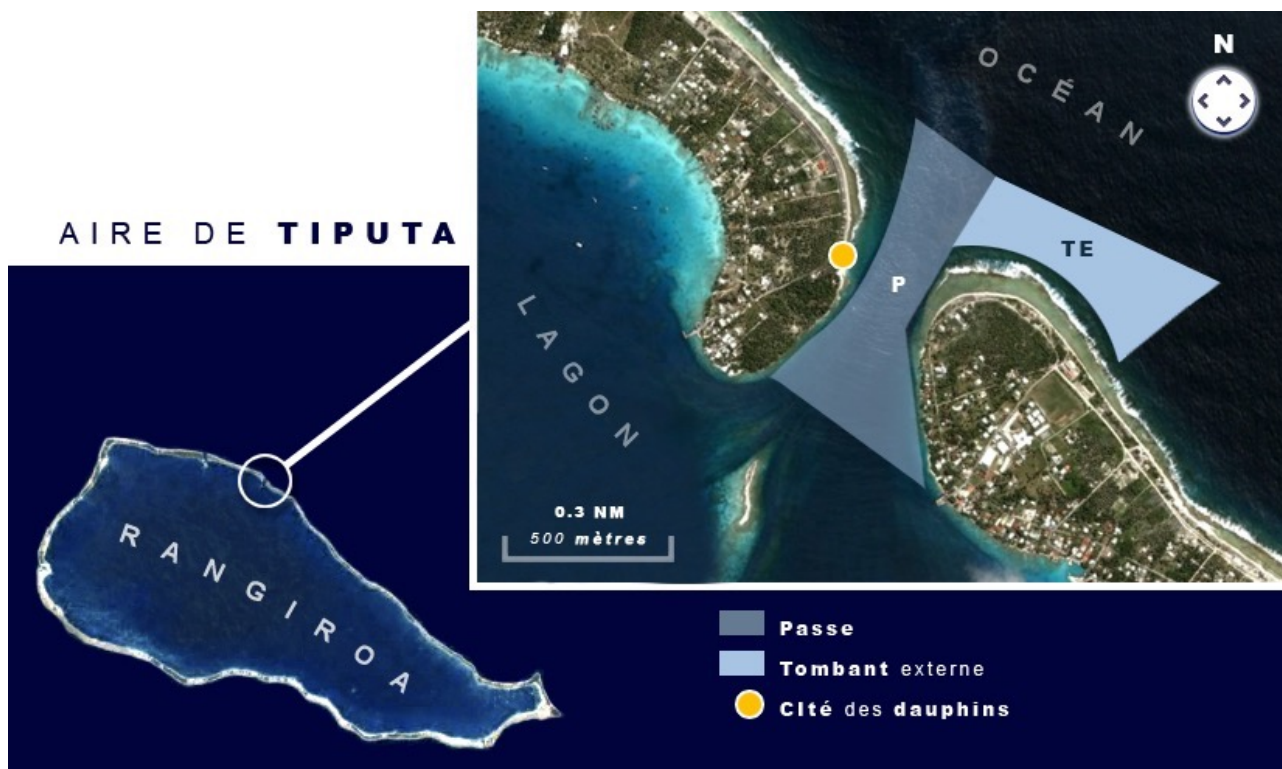


Fig. II.1. LOCALISATION DE LA ZONE D'ÉTUDE ET DE LA PASSE DE TIPUTA AU NORD DE RANGIROA.

La carte détaillée montre la passe de Tiputa, la « cité des dauphins » (site de collecte à terre) ainsi que le plateau et le tombant externes situés à l'est de la passe. Photos©Google Earth.

Lorsque l'océan pénètre dans le lagon (*i.e.* courant entrant) l'eau est claire, la surface de la passe est calme et un mascaret de taille modeste se forme dans son axe côté lagon (**figure II.2. C.**).

Lorsque l'eau du lagon se déverse dans l'océan (*i.e.* courant sortant) la visibilité est très limitée et la rencontre des masses d'eau crée un fort mascaret dont les vagues peuvent atteindre 2-3 mètres de haut (**figure II.2. D.**). Ce mascaret s'étend jusqu'à 2 milles nautiques au large de l'axe de la passe.

Le fond de la passe est barré par trois grandes failles où des bancs de chirurgiens, de perches, de taurillons, des requins à pointes blanches de lagon, *Triaenodon obesus*, des requins nourrices, *Nebrius ferrugineus*, et des napoléons, *Cheilinus undulatus*, s'abritent lorsque le courant est entrant. Il est également fréquent d'y croiser des grands requins-marteaux, *Sphyrna mokarran*, des raies manta et des raies aigle en transit.

L'aire d'étude, appelée « zone de Tiputa », a une superficie de < 2 km² et comprend la passe et 500 mètres environ de récif extérieur (**figure II.1.**). Ce récif est composé d'un plateau de 40 à 150 mètres de large et d'une profondeur de 4 à 15 mètres et d'un tombant dont le coefficient de pente est d'environ 45° jusqu'à une soixantaine de mètres de profondeur. Cette zone a été choisie pour la fréquence d'observation des dauphins, la superposition des activités de plongée ainsi que pour sa facilité d'accès depuis la terre et en plongée sous-marine. Nous considérons comme habitats « côtiers » le lagon, la passe et la zone étroite qui s'étend entre la crête récifale et le tombant externe jusqu'à 100 mètres environ de profondeur. Au-delà, nous nous considérons dans le domaine pélagique.

Rangiroa étant orienté est > ouest, la partie extérieure de la zone d'étude est largement exposée aux alizés (secteurs nord-est à sud-est), principalement pendant l'hiver austral, qui s'étend de juin à septembre. On note également un faible courant se déplaçant d'est en ouest aux abords de l'île.

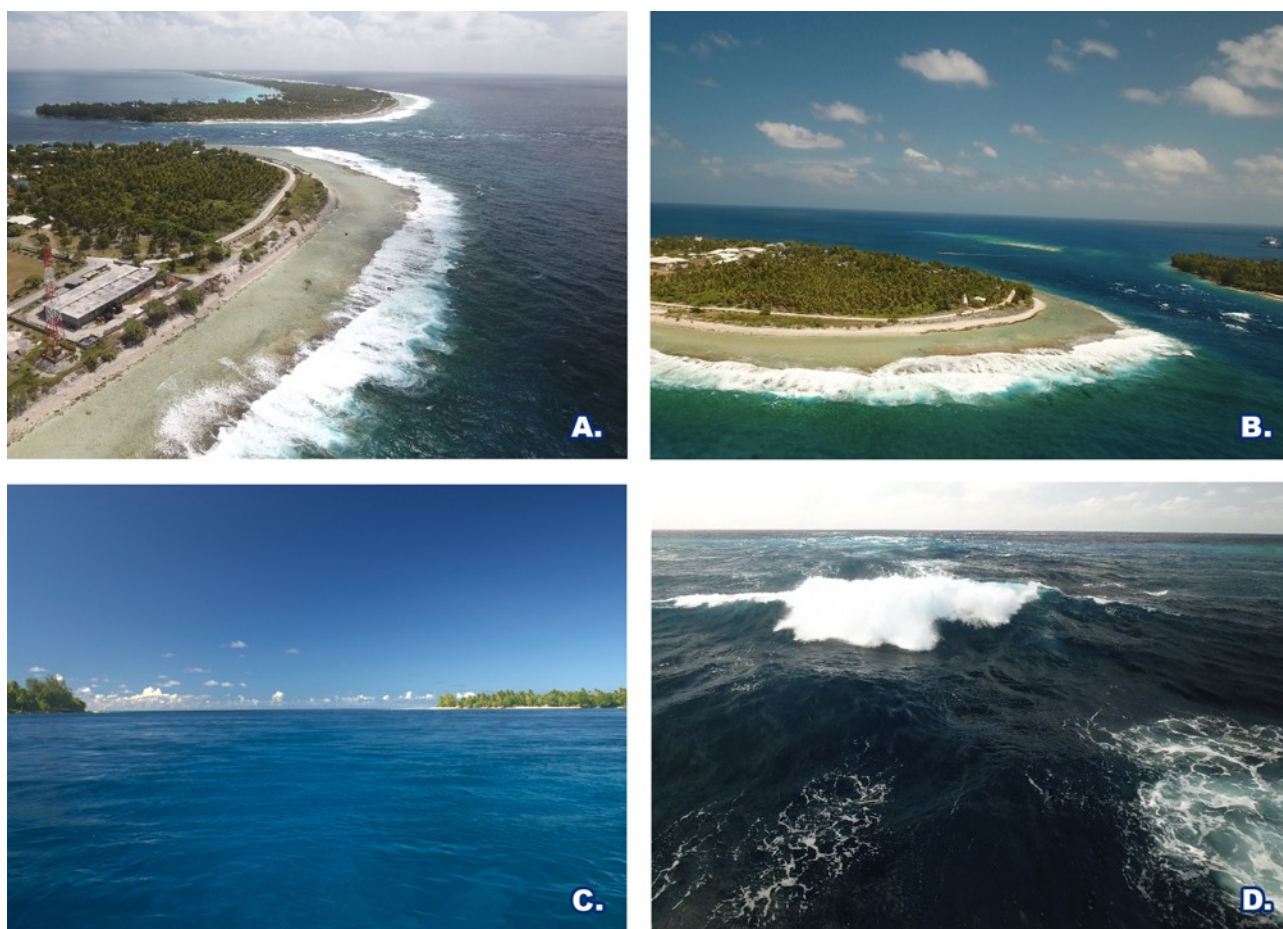


Fig. II.2. LA ZONE D'ÉTUDE. Vues aériennes du récif extérieur est et de la passe de Tiputa (A-B) ; sur la photo (B), le plateau récifal est visible au premier plan, la passe de Tiputa sur la droite et le lagon en arrière-plan. Aspect extérieur de la passe de Tiputa en milieu de journée par courant entrant (C) ; aspect extérieur de la passe de Tiputa en fin d'après-midi par courant sortant : les vagues déferlantes du mascaret sont bien visibles (D). Photos (A-B, D) Fabien Robineau.

II. LE RECUEIL ET L'ARCHIVAGE DES DONNÉES

Les données ont été collectées sur deux fois quatre mois en avril, mai, juin et juillet 2015 et 2016 depuis la terre, en plongée sous-marine et depuis une embarcation. Le choix de ces trois bases complémentaires a permis de maximiser le nombre et la qualité des données recueillies. Un protocole général de collecte a été défini et adapté à chacune des bases. Le type d'échantillonnage a été déterminé d'après les travaux d'Altmann (1974) repris par Mann (2000) dans le cadre de l'observation des cétacés avec pour objectif principal l'identification des dauphins, de leur comportement et du contexte environnemental des observations. Pour des raisons éthiques et scientifiques, l'influence de l'observateur sur le comportement des animaux a été minimisé.

Des informations générales concernant les sorties (zone, heure, durée en minutes, force du vent en Beaufort, état de la mer, horaires et état du courant, coefficient de marée, espèces rencontrées), les groupes de dauphins observés (nombre, heures et durées des observations, nombre d'individus estimé, activité des animaux, comportements et évènements particuliers) ainsi que des photographies ou séquences vidéos ont été collectées de manière systématique. L'échantillonnage par balayage instantané (*scan sampling*), adapté à l'observation des associations et de l'activité des animaux, a été utilisé pour photographier ou filmer les individus présents dans chacun des groupes observés. Quatre catégories d'activités, non-exclusives, ont été définies : chasse, déplacement, repos et socialisation (cf. **glossaire**). La méthode d'échantillonnage de l'activité prédominante (*predominant activity sampling*), qui consiste à retenir l'activité de plus de 50% des animaux du groupe, a été choisie afin de déterminer l'activité des dauphins. Les évènements rares (e.g. allaitement, affrontement) ont été enregistrés de manière prioritaire par échantillonnage *ad libitum*.

Les photographies ont été prises depuis la terre et en surface avec un boîtier Canon EOS 50D ou 5D Mark II muni d'un objectif Canon 100-400 mm. Le comportement actif des animaux dans la passe permet en effet d'y obtenir de bons clichés d'identification (**figure II.3. A.**). Les sorties en surface ont été effectuées par mer calme (≤ 3 Beaufort), permettant de placer l'embarcation parallèlement aux animaux afin de photographier leurs ailerons de profil (**figure II.3. B.**). En plongée sous-marine, les animaux ont été filmés en HD avec un appareil compact Sony HX20V protégé par un caisson *Ikelite*. Les dauphins situés à une distance de < 15 mètres parallèlement à l'observateur sont aisément identifiables, quelles que soient les conditions de visibilité (**figure II.3. C.**).



Fig. II.3. EXEMPLES D'IMAGES PRISES DEPUIS LES TROIS BASES DE COLLECTE.

Depuis la terre (A), une embarcation (B) et en plongée sous-marine (C). Photo (C) Olivier Duguet.

Deux définitions du terme « groupe » ont été utilisées en fonction de la base de collecte : une définition pour les observations effectuées depuis la terre et la surface et une autre, plus restrictive, pour les observations effectuées en plongée sous-marine (cf. **glossaire**).

Le recueil des données à terre

La « cité des dauphins », site d'observation à terre (**figure II.4.**), offre un point de vue général sur la passe de Tiputa. Les animaux y sont observés et identifiés sans que leur comportement ne soit influencé par la présence de l'observateur. Les sessions de collecte, d'une durée de 90 minutes, ont été réparties entre 06h30 et 17h30. Elles sont indépendantes du courant, de la force du vent et de l'état de la mer. Lorsqu'un ou des dauphins ont été observés dans la passe, l'observateur a « balayé » le groupe de façon à photographier un maximum d'individus. Les comportements à court-terme (e.g. *surf*, *leap*, *synchronized leap*, *breach*) ont été relevés tout comme le nombre de bateaux de plongée, de plongeurs à bord des bateaux et d'embarcations de *dolphin watch*.



Fig. II.4. LA « CITÉ DES DAUPHINS », SITE D'OBSERVATION À TERRE.

Ce site offre un point de vue général sur la passe de Tiputa.

Le recueil des données en plongée

Le fait que les grands dauphins tolèrent aujourd'hui la présence des plongeurs permet d'observer l'identité, les caractéristiques morphologiques, les associations et les comportements des animaux de manière relativement fine. Les sessions de collecte ont été effectuées dans le cadre de plongées « touristiques » organisées par des centres-partenaires et ont donc été tributaires de leurs horaires et parcours de plongée. Elles sont indépendantes du courant, de la force du vent et de l'état de la mer.

La plupart des plongées ont été effectuées dans les créneaux-horaires 08h00-10h00 et 13h00-15h00 sur la zone du tombant externe (TE) ou dans la passe (P) ; elles ont suivi des parcours-types situés entre la zone dite de l'« éolienne » (600 mètres environ à l'est de la passe de Tiputa) et le quai du village de Tiputa. Le parcours-type d'une plongée effectuée par courant sortant consiste à longer le tombant externe jusqu'à l'angle de la passe tandis que le parcours-type d'une plongée par courant entrant consiste à se laisser dériver dans la passe jusqu'à l'entrée du lagon. Les positions de mise à l'eau et d'émersion (en degrés décimaux), la température de l'eau (en °C) et la profondeur maximale atteinte (en mètres) ont été

enregistrées lors de chaque plongée. Quatre degrés de visibilité ont également été définis : **1** (< 10 mètres), **2** (entre 10 et 20 mètres), **3** (entre 20 et 40 mètres) et **4** (> 40 mètres).

Lorsqu'un ou des dauphins ont été visuellement détectés, l'habitat (bleu, tombant, récif ou passe) a été noté et la profondeur des animaux estimée par rapport à celle de l'observateur. Toute observation sous-marine a été intégralement filmée et les groupes ont été « balayés » jusqu'à ce tous les individus visibles aient été enregistrés.

Le recueil des données en surface

Des données ont été collectées de manière opportuniste depuis un pneumatique de 3,3 mètres équipé d'un moteur hors-bord deux temps d'une puissance de 15CV. Ces dernières ont principalement permis de mettre à jour les catalogues d'identification avec des photographies de très bonne qualité mais aussi d'enregistrer des comportements rares ou exceptionnels (e.g. adoption d'un petit dauphin d'Électre par une femelle grand dauphin). Contrairement aux observations effectuées depuis la terre et en plongée, les animaux ont été recherchés, observés et suivis jusqu'à ce que 100% des individus présents sur zone aient été identifiés. La définition du terme « groupe » est ici similaire à celle utilisée dans le cadre des observations à terre.

Identification, sexage et assignation des dauphins à des classes d'âge

L'identification des animaux est un prérequis pour l'acquisition de connaissances sur les paramètres démographiques et l'organisation sociale de la communauté à laquelle ils appartiennent. La présence de marques naturelles pérennes chez les baleines et les dauphins a encouragé l'application des méthodes de capture-recapture dans le cas des populations de cétacés (Hammond *et al.*, 1990 ; Whitehead *et al.*, 2000).

Les grands dauphins de la zone de Tiputa ont avant tout été identifiés grâce à la forme et aux encoches présentes sur leur nageoire dorsale. Trois catégories d'individus ont été définies en fonction du degré de marquage de leur aileron : les dauphins bien marqués, les dauphins modérément marqués et les dauphins non-marqués (**figure II.5.**). L'identification des individus modérément et non-marqués, notamment des jeunes dauphins, a été confirmée lors de chaque observation grâce à des critères supplémentaires : encoches présentes sur leurs nageoires pectorales et / ou le bord postérieur de leur nageoire caudale, caractéristiques pigmentaires individuelles, dépigmentations consécutives à des blessures profondes et / ou dermatoses (**figure II.6.**). D'autres types de marques ont permis de confirmer une identification à court ou moyen-terme telles que la morsure infligée par le squaielet féroce (*Isistius brasiliensis*) et les blessures superficielles dues à d'autres espèces de requins ou aux coups de dents laissés par des congénères (**figure II.7.**). L'observation conjointe de tous ces caractères limite en outre les risques d'erreur d'identification dues à l'évolution des marques de la dorsale (faux-positifs et faux-négatifs).



Fig. II.5. LES TROIS CATÉGORIES DE MARQUAGE RETENUES.

Exemple d'un individu bien marqué (A), modérément marqué (B) et non-marqué (C).

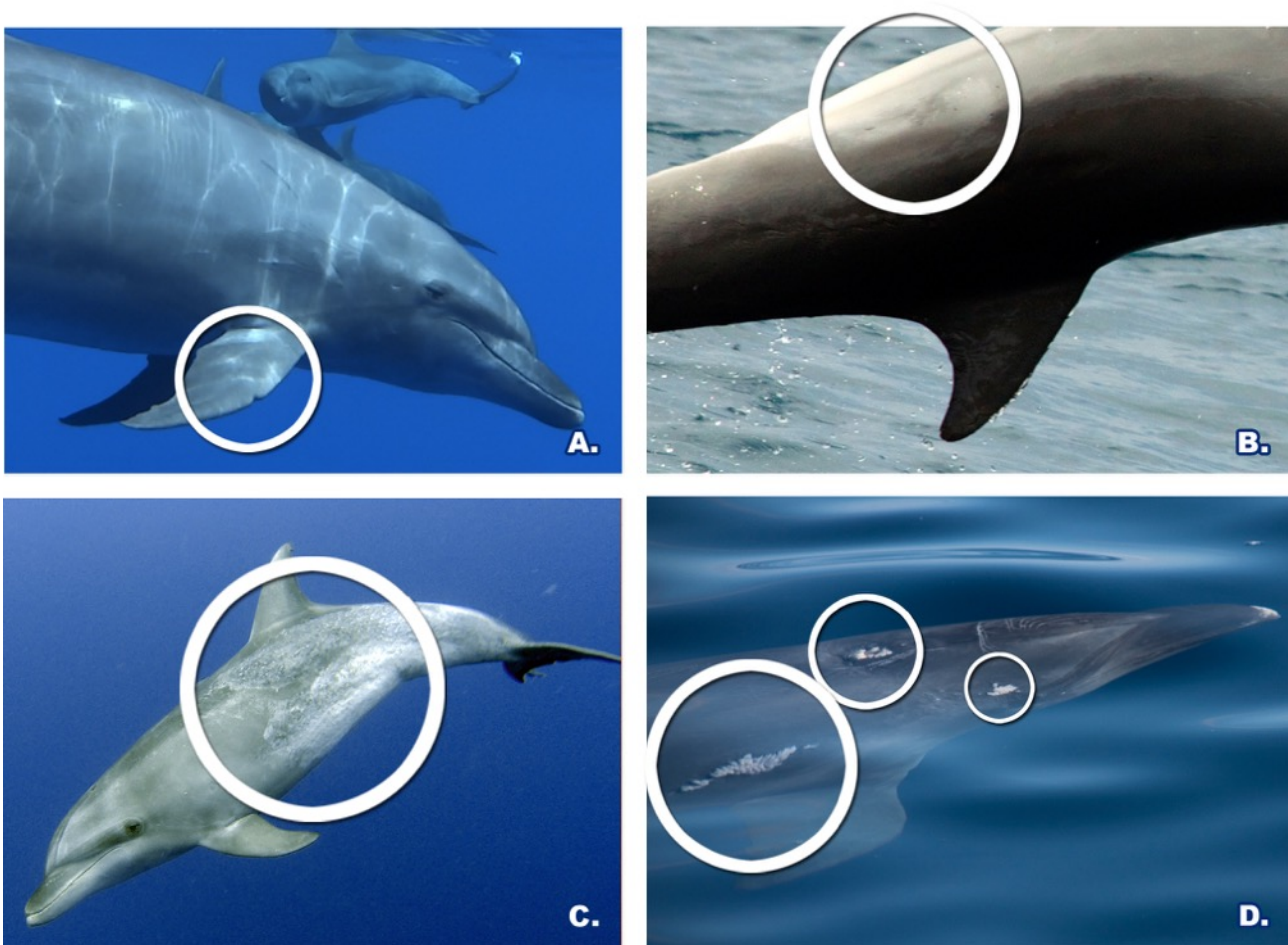


Fig. II.6. CRITÈRES SUPPLÉMENTAIRES D'IDENTIFICATION DES DAUPHINS.

Exemples d'une encoche présente sur une nageoire pectorale (A), d'une caractéristique pigmentaire individuelle (B) et de deux types de dermatoses (C-D).

Chaque individu présent dans un groupe a été photographié plusieurs fois sans tenir compte de son degré de marquage, de sa classe d'âge ou de son comportement. Dans le cas de petites communautés comme celle de la zone de Tiputa, il est possible d'identifier visuellement tous les dauphins de manière fiable en temps réel (Whitehead, 2008). Cette étape de « pré-identification » a été menée lors des observations et confirmée ultérieurement grâce aux photographies et vidéos.

Le sexe de chaque dauphin a pu être déterminé par observation directe de sa zone génitale (cf. **annexe 3**). Chaque individu a été assigné à l'une des quatre classes d'âge prédéfinies : adulte, subadulte, juvénile et nouveau-né (**figure II.8.**, cf. **glossaire**). Les dauphins nés lors des périodes de collecte ont été classés pour la saison dans la catégorie « nouveau-né ».

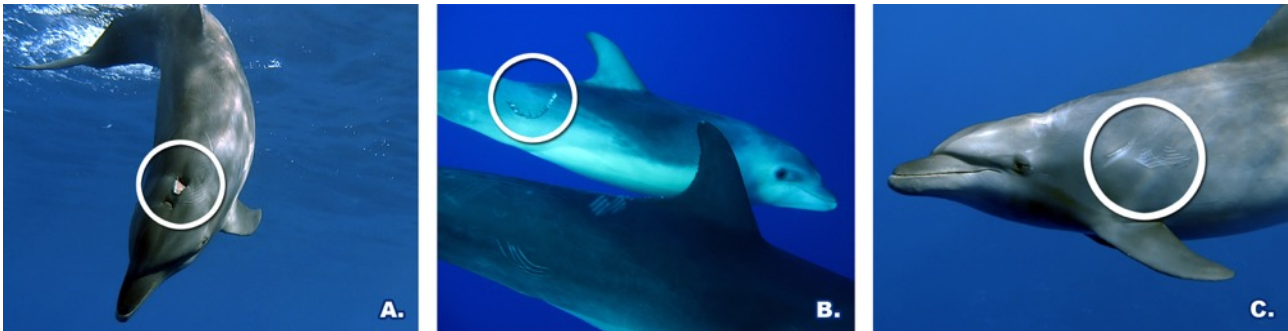


Fig. II.7. CRITÈRES SUPPLÉMENTAIRES D'IDENTIFICATION À COURT ET MOYEN-TERME.

Exemples de la morsure d'un squalolet féroce (A), d'une morsure superficielle infligée par une autre espèce de requin (B) et de marques de dents laissées par un ou des congénères (C). Photo (B) Antoine Sola.



Fig. II.8. EXEMPLES D'INDIVIDUS APPARTENANT AUX QUATRE CLASSES D'ÂGE PRÉ-DÉFINIES.

Nouveau-né (A), juvénile (B), subadulte (C) et adulte (D).

Archivage des données

Après chaque sortie, les données ont été archivées dans des feuilles de calcul *OpenOffice 3* et les photographies et vidéos classées dans des dossiers par base de collecte, date et n° de groupe observé. Le parcours effectué lors de chaque plongée a été reporté sur une carte *GoogleEarth* grâce aux coordonnées GPS de mise à l'eau et d'émersion et la distance approximative parcourue a été relevée en kilomètres.

Les photographies ont été triées en fonction de quatre critères de qualité (**figure II.9.**) :

A. Excellente.

B. Bonne. Mauvaise lumière (ombre, contre-jour), reflets.

C. Correcte. Sur- ou sous-exposition, mauvaise lumière (ombre, contre-jour), reflets, éclaboussures.

D. Médiocre. Mauvais cadrage ou mise au point, flou de bougé, angle inadapté, sujet éloigné, sur- ou sous-exposition, mauvaise lumière (ombre, contre-jour), reflets, éclaboussures.

Seules les photographies des catégories A à C ont été conservées pour la phase de *matching*.



Fig. II.9. CRITÈRES DE QUALITÉ DES IMAGES.

Exemple d'une photographie de catégorie A « excellente » (A), de catégorie B « bonne » (B), de catégorie C « correcte » (C) et de catégorie D « médiocre » (D).

Les vidéos ont été triées selon deux critères :

A. Utilisable (au moins un individu identifiable sur les images)

B. Inutilisable (aucun individu identifiable sur les images).

Le nombre total de photographies et de vidéos ainsi que le nombre d'images et de séquences exploitables a été noté pour chaque sortie. Les individus présents sur les photographies et vidéos sélectionnées ont été comparés aux animaux catalogués par le GEMM depuis 2009. Les meilleures images ont été ajoutées aux catalogues individuels et de nouveaux catalogues ont été créés pour les individus non-répertoriés. Chaque dauphin a été baptisé avec un code correspondant à la zone où il a été identifié pour la première fois et à l'ordre dans lequel il est apparu dans le catalogue (e.g. #TP01 pour « zone de Tiputa », premier dauphin identifié). Les individus présents dans un groupe donné ont été rentrés dans une matrice de type 1:0. Le nombre total d'individus identifiés lors de chaque observation a été précisé ainsi que le nombre de dauphins nouveau-nés, juvéniles, subadultes et adultes. Lorsque le nombre de dauphins photo-identifiés était supérieur au nombre estimé, la valeur d'estimation a été remplacée par la valeur d'identification.

III. LE TRAITEMENT STATISTIQUE

Le logiciel libre *R* version 3.2.4 a été utilisé pour effectuer les analyses statistiques standard. Les analyses d'organisation sociale et les estimations d'abondance ont été effectuées avec la version compilée du programme *SOCPROG 2.6* pour *MATLAB 8.5.0*.

Paramètres démographiques

La taille de la communauté a été estimée pour la période 2015-2016 à partir du jeu de données « complet » utilisé pour l'analyse de l'organisation sociale (cf. § **Le traitement statistique**. Organisation sociale). Cependant, tous les individus observés dans chaque groupe, y compris les animaux disparus, nés lors de la période d'échantillonnage et les animaux observés moins de 14 jours différents sur les saisons 2015-2016 ont été inclus dans l'analyse. Le modèle « mortalité » du module « analyse des populations » de *SOCPROG 2.6*, qui considère une population de taille constante où la mortalité (pouvant inclure l'émigration permanente) est équilibrée par les naissances (pouvant inclure l'immigration) a été utilisé pour effectuer les calculs. La taille de la communauté a été calculée grâce à la méthode d'estimation du maximum de vraisemblance. Un intervalle de confiance à 95% a été déterminé avec un *bootstrap* de 100 répliqués.

Un taux de pertes annuel brut a été calculé pour les années 2009 à 2015 en divisant le nombre d'animaux disparus (émigrations à long-terme, mortalités) par le nombre d'animaux identifiés moins le nombre de naissances enregistrées. Le fait qu'un animal ait été considéré comme disparu suite à une modification de ses marques dorsales est peu probable étant donné le suivi exhaustif des caractéristiques morphologiques de chaque individu (cf. § **Le recueil et l'archivage des données**. Identification, sexage et assignation des dauphins à des classes d'âge). Les dauphins observés de manière très occasionnelle (une fois à deux fois sur la période 2009 à 2015) ainsi qu'un jeune dauphin d'Électre intégré à la communauté n'ont pas été pris en compte dans les calculs. Un animal adulte ou subadulte a été considéré comme « disparu » s'il n'a pas été observé pendant au moins deux années consécutives. Un animal juvénile, dépendant de sa mère, a été considéré comme disparu s'il n'a pas été observé sur une saison au moins.

Le nombre de naissances annuelles a été obtenu pour la période 2010-2016 en comptant les nouveau-nés observés lors de chaque saison de collecte. Ce nombre est sous-estimé car il ne tient pas compte des nouveau-nés morts avant d'avoir pu être identifiés.

Un taux annuel brut de naissances a été calculé en divisant le nombre de nouveau-nés documentés par le nombre d'individus identifiés sur la zone de Tiputa. Ces nouveau-nés ont été observés de manière directe ou indirecte (témoignages photos ou vidéos). Ce taux est, une fois encore, sous-estimé.

Un taux annuel brut de recrutement a été calculé en divisant le nombre de petits ayant survécu jusqu'à l'âge d'un an au moins par le nombre total d'individus moins le nombre de naissances enregistrées.

Le sex-ratio a été calculé pour chaque classe d'âge en divisant le nombre de mâles par le nombre de femelles.

Des informations concernant la reproduction ont été collectées de manière opportuniste entre 2009 et 2016. Les femelles gestantes ont été identifiées grâce à leur abdomen, particulièrement arrondi à partir du neuvième mois de gestation (*cf. annexe 4.A.*).

Le comportement démonstratif des grands dauphins dans la passe de Tiputa a permis une détection précoce des nouveau-nés. Les petits viennent en effet surfer et sauter dans les vagues du mascaret quelques heures à quelques jours après la mise-bas (*cf. annexe 4.B.*). Certaines mères accompagnées de leur petit âgé de quelques jours tolèrent par ailleurs la présence rapprochée de plongeurs sous-marins (*cf. annexe 4.C.*). Les couples mère-petit ont été identifiés après trois observations minimum du jeune accompagné de la même femelle mature. Des comportements alloparentaux ont en effet été notés au sein de la communauté et plusieurs femelles, juvéniles ou subadultes, ont été observées de manière temporaire avec des nouveau-nés. L'identité de la mère a également été confirmée grâce à l'observation de ses glandes mammaires, gonflées lors de la période d'allaitement (*cf. annexe 4.D.*).

Un taux annuel de fécondité (nombre de jeunes femelles produites par des femelles matures) a pu être calculé en divisant le nombre de jeunes femelles ayant survécu jusqu'à l'âge d'un an au moins par le nombre de femelles matures identifiées. [Fruet et al. \(2015\)](#) ont utilisé ce taux afin de mesurer la capacité reproductive potentielle des dauphins d'une communauté étudiée au Brésil.

Le taux de fidélité (ou de résidence) des grands dauphins à la zone d'étude a été calculé en divisant le nombre de jours où un dauphin a été observé par le nombre total de jours où des observations de dauphins ont été effectuées. Ce calcul a été fait à l'échelle d'un mois, d'une saison et pour les deux saisons de collecte. Seules les observations effectuées depuis la terre et depuis la surface ont été utilisées. Les observations effectuées en plongée impliquent en effet un biais dû à la visibilité limitée.

Trois degrés de fidélité ont été déterminés :

- **Résident** (taux de fidélité $\geq 0,60$)
- **Semi-résident** (taux de fidélité compris entre 0,20 et 0,59)
- **Occasionnel** (taux de fidélité $\leq 0,19$)

Des données collectées de manière opportuniste entre 2009 et 2016 et des témoignages photographiques indirects nous ont permis d'avoir une idée parcellaire de l'étendue du domaine vital et des mouvements de certains individus capturés au-delà de la zone de Tiputa.

Organisation sociale

Afin d'éviter la pseudo-réplication d'une partie des données, un groupe observé plusieurs fois lors d'une sortie n'a été pris en compte qu'une seule fois dans les calculs. En outre, seuls les groupes où 100% des individus ont été identifiés ont été utilisés. Les morts suspectées pendant la période de collecte (une femelle adulte et deux juvéniles âgés de moins de deux ans) ainsi qu'une jeune femelle née en avril 2016 n'ont pas été pris en compte dans les analyses contrairement au jeune dauphin d'Électre, considéré comme un membre à part entière de la communauté.

Les analyses ont été effectuées en deux étapes et les résultats obtenus ont été comparés :

1. Analyse d'un jeu de données « complet », où les groupes observés depuis la terre, la surface et en plongée ont été inclus afin d'effectuer les calculs sur un maximum de groupes répondant aux critères ci-dessus. Seuls les individus observés ≥ 14 jours différents sur la période 2015-2016 ont été conservés dans ce jeu de données.
2. Analyse d'un jeu de données « plongée » où seuls les groupes observés en plongée sous-marine et répondant aux critères définis ci-dessus ont été inclus. L'intérêt de cette analyse tient au fait que la définition du terme « groupe » y est plus restrictive (cf. **glossaire**). Les dauphins observés ≥ 2 jours différents ont été conservés dans ce jeu de données afin que l'analyse soit effectuée sur les mêmes individus que ceux présents dans le jeu complet.

Un protocole similaire a été suivi pour les deux jeux de données :

1. Le jeu, présenté en mode « groupe », a été chargé dans SOCPROG 2.6 complété par une table d'attributs précisant le sexe et la classe d'âge des individus conservés.
2. Des périodes d'échantillonnages d'une journée ont été définies afin de garantir l'indépendance des associations observées.
3. Un indice d'association a été calculé pour chacune des dyades. Cet indice estime la proportion de temps passé entre deux individus et indique la force de la relation entre ces animaux. Bien que la plupart des études menées sur l'organisation sociale des delphinidés aient utilisé le « *half-weight index* », le « *simple ratio index* » (SRI) a été retenu dans le cadre de ce travail : il est en effet plus robuste et les quatre pré-supposés requis pour l'utilisation de cet indice ont été respectés dans nos jeux de données (associations symétriques sur chaque période d'échantillonnage, associations enregistrées de manière précise, identification de tous les individus présents lors d'une période d'échantillonnage et probabilité similaire d'identifier les membres d'une dyade, même lorsqu'ils ne sont pas associés). La valeur de cet indice se situe entre 0 (les individus ne sont jamais observés ensemble) et 1 (les individus sont systématiquement observés ensemble). Les valeurs élevées (proches de 1) indiquent des individus fréquemment associés et les valeurs faibles (proches de 0) des individus rarement associés.

4. Un test de permutation a été mis en œuvre afin de déterminer si les schémas associatifs observés diffèrent significativement de schémas aléatoires. Ce type de test permet de valider les analyses effectuées à partir des indices d'association et crédibilise les représentations graphiques issues des jeux de données. H0 stipule que les individus s'associent de manière aléatoire (chaque individu a une probabilité équivalente de s'associer avec tous les autres membres de la communauté) tandis que, selon H1, il existe des associations préférentielles au sein de la communauté. La méthode, adaptée par [Bejder et al., \(1998\)](#), observe des valeurs statistiques du jeu de données réel et les compare aux valeurs issues de jeux générés aléatoirement par un ordinateur. Les caractéristiques importantes du jeu réel telles que la taille des groupes et la fréquence des observations sont maintenues dans les jeux permutés. La valeur du coefficient de variation (CV) calculée sur les différents jeux de données a été retenue pour comparer le jeu réel et les jeux-tests. Si H0 est vraie, le CV réel doit être similaire à celui des jeux tests. Les jeux utilisés ne sont pas indépendants car les jeux permutés sont construits à partir du jeu réel. Le seuil de significativité (*p-value*) basé sur 20 000 permutations et 1 000 *flips* par permutation est cependant digne de confiance ([Bejder et al., 1998](#)).

Nous avons choisi d'utiliser le test de permutation des associations au sein des périodes d'échantillonnage car il est plus robuste et prend en compte la différence de grégarité entre les individus. Ce test permet uniquement de détecter la constance des relations entre intervalles d'échantillonnage. Il a été effectué à partir des matrices des SRI. L'indice moyen des jeux permutés doit être quasi-égal à celui du jeu réel. Si des individus s'associent préférentiellement avec d'autres individus sur plusieurs périodes d'échantillonnage, le CV des indices d'association doit être plus grand dans le jeu de données réel que dans les jeux aléatoires. Le test a été réitéré en augmentant le nombre de permutations (1 000, 2 000, 4 000, 10 000 et 20 000) jusqu'à une stabilisation du seuil de significativité. Ce test a également permis de repérer les dyades ayant un SRI statistiquement significatif en y intégrant un test de permutation dyadique avec 40 000 permutations et 1 000 *flips* par permutation.

5. Un test destiné à souligner une différence significative de grégarité (*gregariousness*) entre membres de la communauté a ensuite été mené. Ce dernier permet de savoir si certains dauphins ont tendance à être observés dans des groupes de taille plus importante que d'autres et consiste à compter le nombre moyen d'associés de chaque individu. H0 stipule que tous les dauphins de la communauté ont une grégarité similaire tandis que, selon H1, la grégarité varie en fonction des individus. La technique de permutation des groupes au sein des périodes d'échantillonnage, inspirée des tests de permutation développés par [Manly \(1995\)](#) et reprise par [Bejder et al. \(1998\)](#), a été utilisée avec 20 000 permutations et 1 000 *flips* par permutation.

6. Une sociomatrice symétrique a été créée à partir des SRI calculés. Une correction liée à la grégarité des individus a été apportée lorsque H1 a été retenue (*cf.* étape précédente, [Godde et al., 2013](#)). Dans ce dernier cas, les valeurs du SRI supérieures à 1 jouent en faveur de l'existence d'associations préférentielles. L'erreur standard de chaque indice a été calculée avec un *bootstrap* de 1 000 répliqués.

7. La différentiation sociale (coefficient de variation des véritables indices d'association, notée S) a été estimée. S donne une mesure de la variabilité des indices d'association au sein de la communauté. Lorsqu'elle est proche ou > 1 , la société est bien différenciée ; au-delà de 2, on note une différenciation extrême. À partir de S , il est possible de calculer le coefficient de corrélation entre les véritables indices d'association et leurs valeurs estimées, noté r . La valeur de r , obtenue à partir d'un *bootstrap* de 100 répliqués, indique le niveau de puissance avec lequel l'analyse peut détecter le véritable système social du jeu de données. Lorsque $r \geq 0,4$, on considère que le schéma issu de notre jeu de données est représentatif.

8. La modularité (notée Q , Newman, 2004) a ensuite été calculée en contrôlant la grégarité des individus (*modularity-G*). Il s'agit de la différence entre la proportion des associations mesurée au sein d'une classe et la proportion attendue si les indices d'association étaient distribués de manière aléatoire. Q indique le degré de fiabilité avec lequel une population peut être divisée en plusieurs unités sociales. Sa valeur est égale à 0 lorsque les classes sont assignées de manière aléatoire ; elle est égale à 1 lorsqu'il n'existe aucune association entre les membres de classes différentes. Newman considère que lorsque $Q \geq 0,3$, la division en classes est « bonne ».

9. La matrice des SRI a été représentée sous la forme d'un diagramme en réseau avec arrangement en coordonnées principales. Les individus sont illustrés par des rectangles dans un espace à deux dimensions ; les liens entre dauphins sont représentés par la distance qui les sépare ainsi que par des lignes plus ou moins épaisses en fonction de la force des relations qui les unissent. Afin de faciliter la lecture du sociogramme, les liens entre dyades dont le SRI est $< 0,20$ ($< 1,0$ dans le cas de la matrice bénéficiant d'une correction liée à la grégarité des individus) ne sont pas représentés. Dans le cas de petites communautés ou populations, le sociogramme est une excellente manière d'illustrer un jeu de données (Whitehead, 2008). Cependant, les membres des dyades au SRI élevé se chevauchent, compliquant une lecture détaillée du diagramme.

Des mesures statistiques apportant des informations sur les propriétés du sociogramme (caractéristiques de chaque individu au sein du réseau social) ont été parallèlement calculées (Croft *et al.*, 2008). Ces mesures comprennent 1. le nombre de liens que chaque individu entretient avec d'autres individus (*strength* ou *degree* noté k_i). Plus la valeur est élevée, plus les relations sont nombreuses ; 2. l'importance de la position d'un individu dans la structure du réseau social (*eigenvector centrality*). Une valeur élevée indique un individu ayant beaucoup d'association avec d'autres individus ayant de nombreuses associations (position centrale) ; 3. une mesure de connexion indirecte entre individus (*reach*), concept très utile pour l'étude des sociétés où l'on observe une « contagion comportementale » (le comportement de A envers B peut influencer celui de B envers C) ; 4. une mesure de la façon dont les associés d'un individu sont eux-mêmes associés (*clustering coefficient* noté C) ; 5. une mesure du k_i des associés de chaque individu (*affinity*). Une valeur élevée signifie que l'individu entretient de nombreuses relations avec des individus au k_i élevé.

10. Une classification ascendante hiérarchique a permis de représenter la communauté sous la forme d'un dendrogramme afin de comparer sa structure à celle du diagramme en réseau ; cela permet également d'offrir une vision plus détaillée des relations entre individus membres d'une dyade au SRI élevé. L'arbre

indique les niveaux d'association entre des classes d'individus structurées de manière hiérarchique et permet de distinguer différents « groupes » et « sous-groupes » (ou unités sociales) au sein de la communauté. La technique d'agglomération « *average linkage* », considérée comme étant la plus fiable (Whitehead & Dufault, 1999), a été utilisée pour calculer les distances entre individus. La communauté a été divisée en classes en utilisant la modularité max. avec contrôle de la grégarité. Le coefficient de corrélation cophénétique (CCC) a ensuite permis de mesurer la validité du dendrogramme en estimant la corrélation entre la distance mesurée entre chaque paire d'individus et leur niveau de jointure sur le dendrogramme. Un CCC > 0,8 indique une bonne représentation (Bridge, 1993 in Whitehead, 2008).

11. Pour chaque division en classes par modularité, un test de Mantel avec 1 000 permutations a été mis en œuvre afin de déterminer si les indices d'associations intra- et interclasses sont significativement différents les uns des autres. H₀ stipule l'absence de différence. Ce test de permutation calcule un coefficient de corrélation matriciel noté r . Si $r > 0$, les indices intraclasses sont plus élevés que les indices interclasses. Un test similaire a été utilisé afin de déterminer l'existence d'une différence significative entre les indices d'association intra- et intersexes.

12. Le *Lagged Association Rate* (LAR), noté $g(\tau)$, mesure le schéma temporel des relations sociales à l'échelle de la communauté ou de la population étudiée. Nous l'avons utilisé afin d'estimer la probabilité que deux individus associés lors d'une période d'échantillonnage donnée soient toujours associés plusieurs intervalles de temps après. $g(\tau) = 1$ si une paire est toujours associée et proche de 0 s'il n'existe pas d'associations sur le long-terme. Sa représentation graphique décrit la manière dont les relations évoluent au fil des périodes d'échantillonnage. Une mesure de précision du LAR a été estimée grâce à la technique du *jackknife* sur des périodes de 30 jours. Le *jackknife* consiste à omettre des périodes d'échantillonnage à tour de rôle et à comparer des valeurs statistiques calculées sur chacun des jeux de données. Les résultats sont représentés graphiquement sous la forme de barres d'erreurs.

Le *Null Association Rate* (NAR) est la valeur attendue du LAR s'il n'existe pas d'associations préférentielles sur plusieurs intervalles de temps. Cette valeur est généralement plus faible ou égale à $g(\tau)$.

Lorsque le LAR est égal au NAR, il n'existe pas d'associations préférentielles sur les intervalles de temps considérés. Le NAR a été superposé au LAR sur la représentation graphique.

CHAPITRE III . RÉSULTATS

I. EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE ET OBSERVATIONS

512 sorties (à terre, en surface ou en plongée) ont été effectuées sur les deux saisons de collecte : 261 du 8 avril au 31 juillet 2015 et 251 du 1 avril au 31 juillet 2016. Ces sorties représentent 311 heures 38 minutes passées sur le terrain en 2015 et 303 heures 25 minutes passées sur le terrain en 2016, soit un total de 616 heures 03 minutes de terrain. Une ou des observations de grands dauphins ont été effectuées lors de 298 sorties ; cela représente 81 heures 52 minutes d'observations en 2015 et 62 heures 23 minutes d'observations en 2016, soit un total de 144 heures 15 minutes d'observations (23% du temps passé sur le terrain). Les données générales concernant l'effort d'échantillonnage et les observations sont résumées dans le **tableau III.I.**

Tableau III.I. DONNÉES GÉNÉRALES CONCERNANT L'EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE MENÉ EN 2015 ET 2016.

	2015				2016			
	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET
Nombre de jours de collecte	23	28	28	29	30	29	27	31
Nombre de sorties	48	61	74	78	66	65	55	65
Temps passé sur le terrain (HH:MM')	56:12'	72:12'	90:33'	92:41'	84:30'	80:40'	65:28'	73:47'
Nombre de sorties avec observation(s)	18	40	43	49	43	35	31	39
Temps passé en observation (HH:MM')	8:05'	21:35'	30:08'	22:04'	18:58'	17:21'	13:43'	12:21'
Taux d'observation*	0,144	0,298	0,333	0,238	0,224	0,215	0,210	0,167

*Proportion de temps passé à observer des dauphins / Temps total passé en effort.

Sorties à terre

247 sorties à terre ont été effectuées sur les deux saisons de collecte : 123 en 2015 et 124 en 2016. Certaines de ces sorties ont dû être écourtées à cause du mauvais temps (averses). Elles ont été complétées au cours du mois afin de se conformer à la durée d'observation prédéfinie (90 minutes) en respectant l'état initial du courant. Les sorties à terre représentent un total de 358 heures 30 minutes de terrain. 104 sorties (= 153:00') ont été effectuées dans la tranche horaire 6h30-12h30, dont 66% entre 10h00 et 12h30. 143 sorties (= 205:30') ont été effectuées dans la tranche horaire 12h30-17h30, dont 74% entre 15h00 et 17h30. Ce déséquilibre s'explique par les horaires habituels de plongée des centres-partenaires.

54 sorties (= 75:40') ont été effectuées par courant entrant, 12 (= 16:00') à l'étalement et 181 (= 266:50') par courant sortant. La différence entrant / sortant s'explique principalement par une forte houle de secteur sud entraînant, à certaines périodes, un flux sortant permanent. Les rares périodes d'étalement prolongées sont elles aussi dues à une perturbation de l'alternance des courants. Les données générales concernant l'effort d'échantillonnage et les observations à terre sont résumées dans le **tableau III.II**.

Tableau III.II. DONNÉES GÉNÉRALES CONCERNANT L'EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE ET LES OBSERVATIONS À TERRE.

	2015				2016			
	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET
Nombre de sorties	22	31	33	37	37	35	25	27
Nombre de sorties effectuées entre 6h30 et 12h30	10	10	13	15	18	16	9	13
Temps passé sur le terrain entre 6h30 et 12h30 (HH:MM')	12:55'	15:00'	19:05'	22:30'	27:00'	24:00'	13:30'	19:00'
Nombre de sorties effectuées entre 12h30 et 17h30	12	21	20	22	19	19	16	14
Temps passé sur le terrain entre 12h30 et 17h30 (HH:MM')	18:35'	29:55'	29:20'	28:40'	28:30'	26:30'	24:00'	20:00'
Nombre de sorties effectuées par courant entrant	5	4	9	12	7	10	2	5
Cumul du temps passé sur le terrain par courant entrant	6:05'	4:20'	12:45'	16:30'	10:30'	15:00'	3:00'	7:30'
Nombre de sorties effectuées par courant sortant	15	25	23	24	27	25	23	19
Cumul du temps passé sur le terrain par courant sortant	22:25'	37:35'	34:10'	33:10'	40:30'	37:30'	34:30'	27:00'
Nombre de sorties effectuées à l'étalement	2	2	1	1	3	0	0	3
Cumul du temps passé sur le terrain à l'étalement	3:00'	3:00'	1:30'	1:30'	4:30'	-	-	4:30'
Nombre de sorties avec observation(s)	12	26	24	25	26	21	17	16
Temps passé en observation (HH:MM')	6:30'	17:53'	20:33'	13:32'	13:21'	14:46'	11:40'	10:25'
Taux d'observation*	0,206	0,398	0,424	0,264	0,241	0,292	0,311	0,267
Nombre d'embarcations de plongée observées par sortie (moyenne ± e.s.)	2,9 ± 0,3	3,7 ± 0,3	3,3 ± 0,2	5,1 ± 0,3	3,4 ± 0,2	4,2 ± 0,4	3,7 ± 0,3	4,4 ± 0,4
Nombre de plongeurs observés par sortie (moyenne ± e.s.)	20,7 ± 2,5	25,7 ± 2,5	21,8 ± 1,9	40,0 ± 2,8	22,2 ± 1,6	32,7 ± 3,7	25,6 ± 2,6	33,0 ± 3,6
Nombre d'embarcations de dolphin-watch observées par sortie (moyenne ± e.s.)	0,6 ± 0,2	1,0 ± 0,2	1,0 ± 0,2	1,2 ± 0,2	0,9 ± 0,2	1,0 ± 0,3	0,8 ± 0,2	1,2 ± 0,3

*Proportion de temps passé à observer des dauphins / Temps total passé en effort.

Les sorties ont été effectuées par vent de Beaufort 1 à 5 (**figure III.1.**). La force du vent et l'état de la mer influencent en effet peu l'aspect de la passe, principalement modelé par le sens et la force du courant, la direction et l'amplitude de la houle ainsi que par le coefficient de marée.

Lors de la période 2015-2016, des grands dauphins ont été observés lors de deux sorties à terre sur trois ; cela représente 58 heures 28 minutes d'observations en 2015 et 50 heures 52 minutes d'observations en 2016, soit 30% du temps total d'échantillonnage à terre. On note cependant une variation du taux d'observation (temps passé en observation / temps total passé en effort) en fonction des périodes de collecte (cf. **tableau III.II**). Il est cependant difficile de noter une régularité ou une irrégularité mensuelle des observations sur la seule base de ces données et il serait intéressant de multiplier les périodes d'échantillonnage afin de permettre des comparaisons inter-mensuelles et interannuelles. La durée moyenne d'une observation à terre est de 24,2 minutes ($IC_{95\%} = [21,0 — 27,4]$; étendue = 1-90 ; n = 269).

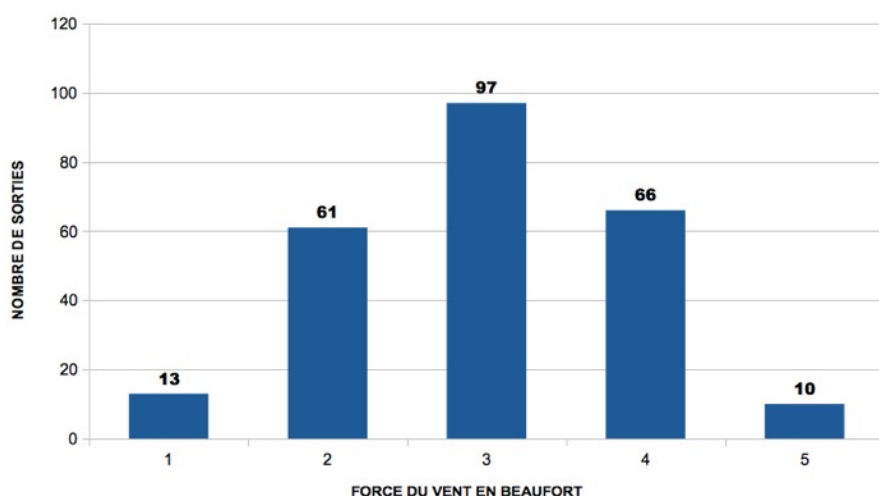


Fig. III.1. NOMBRE DE SORTIES EFFECTUÉES À TERRE EN FONCTION DE LA FORCE DU VENT.

La force du vent est mesurée en Beaufort (ici de 1 à 5). Le nombre de sorties est indiqué pour chaque catégorie au-dessus des barres.

L'hypothèse nulle d'indépendance entre le sens du courant dans la passe et la fréquence d'observations des dauphins a été testée et rejetée ($\chi^2 = 100,19$; 1 d.d.l., $P < 0,001$). Le nombre de sorties avec observations de dauphins est 7,6 fois plus important lorsque le courant est sortant que lorsque le courant est entrant. On note également une influence significative de l'état de la mer sur la présence des dauphins dans la passe par courant sortant ($\chi^2 = 11,86$; 1 d.d.l., $P < 0,001$) : les animaux ont en effet tendance à fréquenter le mascaret de manière plus soutenue lorsque la mer est calme ($98 \pm 1,9\%$ des sorties avec observation(s) ; n = 55) que lorsqu'elle est agitée à forte ($78 \pm 3,7\%$ des sorties avec observation(s) ; n = 126). La présence des dauphins dans la passe par courant sortant semble par contre être relativement indépendante de la force du courant ($\chi^2 = 0,92$; 2 d.d.l., $P < 0,5$).

La durée moyenne des observations de dauphins par courant entrant est de 3,0 minutes ($IC_{95\%} = [1,8 — 4,1$ minutes] ; n = 8) et l'activité des animaux lors de 100% de ces observations était le déplacement (transit lagon-océan / océan-lagon). La durée moyenne des observations de dauphins effectuées par courant sortant est de 25,1 minutes ($IC_{95\%} = [21,8 — 28,3$ minutes] ; n = 259) et l'activité des dauphins lors de 100% de ces observations était exprimée par des surfs et des sauts dans le mascaret (**figure III.2.**) ainsi que par des nages soutenues à l'étrave de gros navires de passage. Malgré un nombre restreint de données, on peut noter que des dauphins ont été observés lors de 50% des sorties effectuées à l'étale (n = 12).



Fig. III.2. ACTIVITÉ PRÉDOMINANTE DES DAUPHINS DANS LA PASSE PAR COURANT SORTANT.

Vue aérienne de grands dauphins surfant une vague du mascaret (A) : les distances interindividuelles et la nature des déplacements sont perceptibles. Saut synchronisé photographié depuis la berge (B). Photo (A) Fabien Robineau.

Le nombre moyen d'embarcations de plongée observé par sortie sur la période 2015-2016 est de 3,9, $IC_{95\%} = [3,6 - 4,1]$. Le nombre de plongeurs par embarcation est hétérogène (étendue = 2-17) et dépend du prestataire, de la saison et du créneau horaire journalier. Le nombre moyen de plongeurs observés par sortie sur la période est de 28,1, $IC_{95\%} = [26,0 - 30,1]$, avec un nombre particulièrement élevé de plongeurs observés en juillet 2015 (cf. **tableau III.II** et **figure III.3.**). Le nombre moyen \pm e.s. de bateaux de *dolphin watch* observés par sortie sur la période 2015-2016 ($1,0 \pm 0,07$) est constant au fil des mois de collecte (cf. **tableau III.II**). Il est enfin intéressant de noter que la « cité des dauphins » (site d'observation à terre) attire quotidiennement des observateurs « passifs » (max. 40 personnes comptées simultanément sur zone).

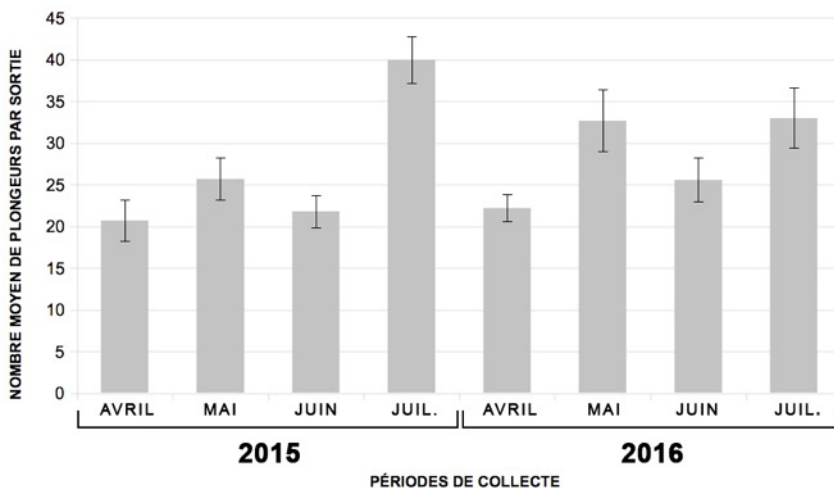


Fig. III.3. NOMBRE MOYEN DE PLONGEURS OBSERVÉS PAR SORTIE.

L'axe des abscisses représente les périodes de collecte mensuelles. Les barres d'erreur sont visibles pour chaque catégorie.

Sorties en plongée

235 plongées ont été effectuées sur les deux saisons de collecte : 119 en 2015 et 116 en 2016. Les plongées représentent un total de 217 heures et 28 minutes de terrain et de 210,4 kilomètres parcourus (~ 113 milles nautiques, **figure III.4.**). 131 sorties (= 120:28') ont été effectuées dans la tranche horaire 6h30-12h30 dont 74% entre 08h00 et 10h00. 104 sorties (= 97:00') ont été effectuées dans la tranche horaire 12h30-17h30 dont 81% entre 13h00 et 15h00, ceci afin de s'adapter aux horaires de plongée des centres-partenaires. 149 plongées (= 139:42') ont été effectuées sur la zone du tombant externe (TE) et 86 (= 77:46') sur la zone de la passe (P, cf. **figure II.1.**) ; 71 plongées (= 63:40') ont été effectuées par courant entrant, 31 (= 29:22') à l'étale et 133 (= 124:26') par courant sortant. 80% des plongées effectuées sur la zone TE l'ont été par courant sortant et 70% des plongées effectuées sur la zone P l'ont été par courant entrant (**figure III.5.**). Cette hétérogénéité reflète une fois encore les habitudes (parcours-types) des centres de plongée.



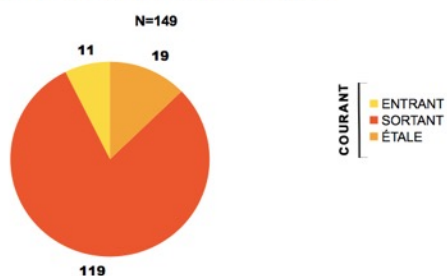
Fig. III.4. PARCOURS DES PLONGÉES EFFECTUÉES SUR LA ZONE D'ÉTUDE.

Le total des plongées est présenté en figure (A) ; les plongées avec observation(s) de dauphin(s) sont présentées en figure (B).

Photos©Google Earth.



A. PLATEAU ET TOMBANT EXTERNES



B. PASSE

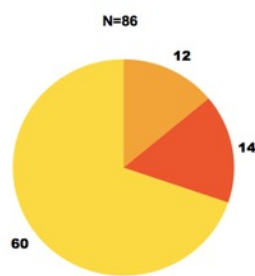


Fig. III.5. DISTRIBUTION DES PLONGÉES EN FONCTION DU COURANT SUR LE TOMBANT EXTERNE ET DANS LA PASSE.

Plongées effectuées sur le plateau et le tombant externes (A) ; plongées effectuées dans la passe (B). Le nombre de plongées est indiqué pour chaque catégorie.

La profondeur max. médiane des plongées est de 25 mètres avec 50% des plongées effectuées à une profondeur maximale de 22 à 33,9 mètres (étendue = 14-52 mètres). Les sorties en plongée ont été effectuées par vent de Beaufort 1 à 5 (**figure III.6.**). Les données générales concernant l'effort d'échantillonnage et les observations en plongée sont résumées dans le **tableau III.III.**

Lors de la période 2015-2016, un ou des grands dauphins ont été observés toutes les 2,3 plongées ; cela représente 02 heures 35 minutes d'observations en 2015 et 03 heures 31 minutes d'observations en 2016, soit 2,8% du temps total d'échantillonnage en plongée et 0,9 observation / kilomètre parcouru. Comme dans le cas des observations effectuées à terre, on note une variation du taux d'observation (temps passé en observation / temps total passé en effort) en fonction des périodes de collecte (*cf. tableau III.III et figure III.7.*). Il est cependant difficile de noter une régularité ou une irrégularité mensuelle des observations sur la seule base de ces données. La durée moyenne d'une observation effectuée en plongée est de 1,92 minute ($IC_{95\%} = [1,68 - 2,15]$; étendue = 1-10 ; n = 191). La profondeur médiane des observations de dauphins est de 15 mètres avec 50% des observations effectuées entre 7,5 et 18 mètres (étendue = 0-45 ; n = 191 ; **figure III.8.**).

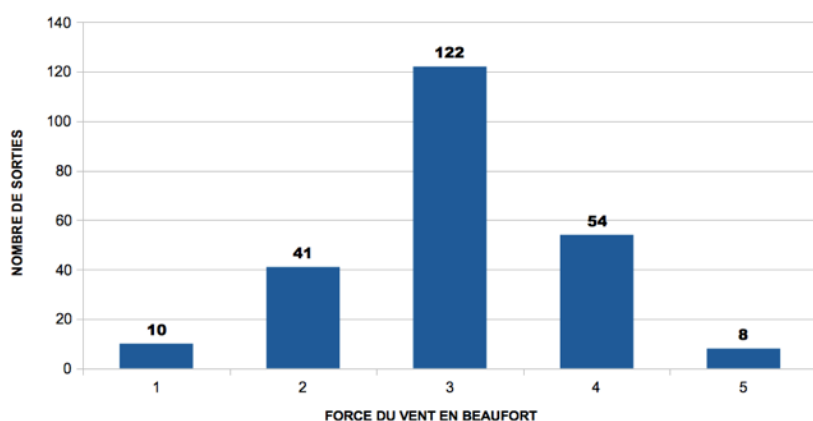


Fig. III.6. NOMBRE DE SORTIES EFFECTUÉES EN PLONGÉE EN FONCTION DE LA FORCE DU VENT.

La force du vent est mesurée en Beaufort (ici de 1 à 5). Le nombre de sorties est indiqué pour chaque catégorie au-dessus des barres.

Tableau III.III. DONNÉES GÉNÉRALES CONCERNANT L'EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE ET LES OBSERVATIONS EN PLONGÉE.

	2015				2016			
	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET
Nombre de sorties	25	25	34	35	23	27	29	37
Nombre de sorties effectuées entre 6h30 et 12h30	17	13	22	19	11	13	18	18
Temps passé sur le terrain entre 6h30 et 12h30 (HH:MM')	15:37'	11:01'	20:09'	17:50'	10:43'	12:12'	16:27'	16:29'
Nombre de sorties effectuées entre 12h30 et 17h30	8	12	12	16	12	14	11	19
Temps passé sur le terrain entre 12h30 et 17h30 (HH:MM')	7:29'	10:55'	11:07'	14:21'	12:11'	13:18'	10:21'	17:18'
Nombre de sorties effectuées par courant entrant	8	8	14	11	6	9	4	11
Cumul du temps passé sur le terrain par courant entrant	7:38'	7:03'	12:52'	9:30'	6:01'	8:24'	3:30'	9:12'
Nombre de sorties effectuées par courant sortant	12	14	15	22	14	13	20	23
Cumul du temps passé sur le terrain par courant sortant	11:44'	12:09'	13:53'	20:51'	13:44'	12:14'	18:42'	21:39'
Nombre de sorties effectuées à l'étable	5	3	5	2	3	5	5	3
Cumul du temps passé sur le terrain à l'étable	4:44'	2:44'	4:31'	1:50'	3:09'	4:52'	4:36'	2:56'
Profondeur des plongées (en mètres) <i>Calculée à partir de la profondeur max. atteinte lors de chaque plongée</i>	Médiane = 29 Étendue = 16-45	Médiane = 25 Étendue = 20-52	Médiane = 33 Étendue = 16-52	Médiane = 28 Étendue = 19-48	Médiane = 24 Étendue = 14-43	Médiane = 23 Étendue = 16-43	Médiane = 24 Étendue = 14-43	Médiane = 23 Étendue = 16-50
Distance totale parcourue en plongée (en kilomètres)	19,5	20,3	33,8	33,1	21,8	23,8	25,5	32,6
Visibilité médiane	3	3	3	3	3	3	3	3
Température médiane de l'eau en surface (en °C)	29	28	27	27	30	29	28	27
Nombre de plongées avec observation(s)	5	9	12	18	11	11	13	22
Temps passé en observation (HH:MM')	00:12'	00:13'	00:56'	01:14'	00:42'	00:35'	01:03'	01:11'
Taux d'observation*	0,009	0,009	0,029	0,038	0,030	0,023	0,039	0,035

* Proportion de temps passé à observer des dauphins / Temps total passé en effort.

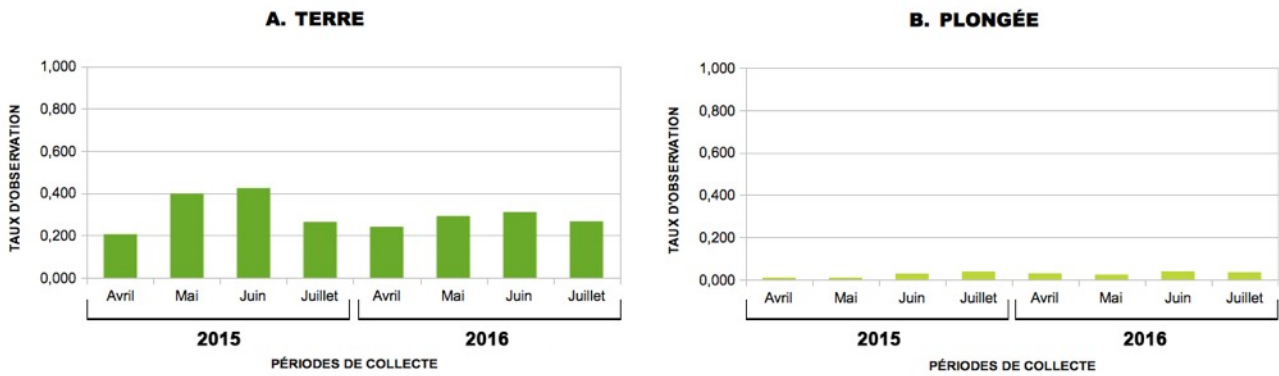


Fig. III.7. COMPARAISON DES TAUX D'OBSERVATION MENSUELS À TERRE ET EN PLONGÉE EN 2015-2016.

Proportion de temps passé à observer des grands dauphins à terre sur temps total passé en effort (A) ; proportion de temps passé à observer des grands dauphins en plongée sur temps total passé en effort (B).

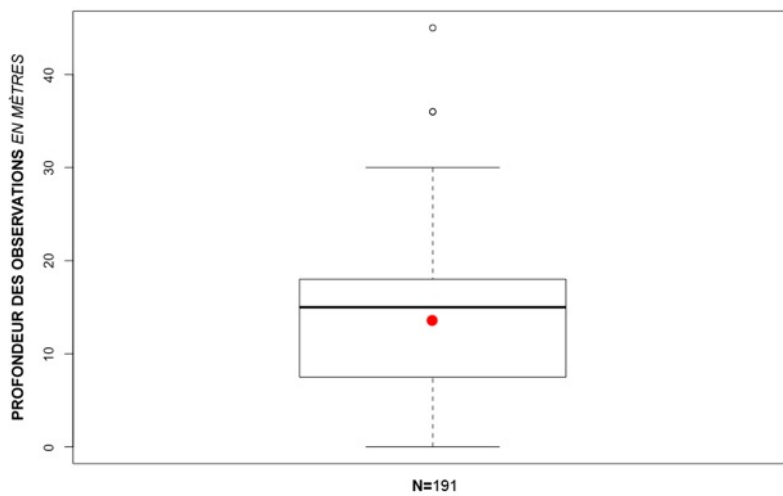


Fig. III.8. PROFONDEUR MÉDIANE DES OBSERVATIONS DE GRANDS DAUPHINS EN MÈTRES.

La médiane est représentée par une barre horizontale noire et la moyenne par un point rouge. Les valeurs extrêmes sont indiquées par un cercle noir.

Il est intéressant de noter que des émissions sonores variées ont été perçues lors de 44% des plongées où des dauphins n'ont pas été visuellement perceptibles, attestant la présence d'animaux sur zone et illustrant les contraintes d'observations liées à une visibilité limitée (entre 20 et 40 mètres en moyenne).

La fréquence des observations en fonction de la zone de plongée (P ou TE) a été observée. Le pourcentage de plongées avec observation de dauphin(s) est significativement supérieur pour les plongées effectuées sur le tombant externe que pour celles effectuées dans la passe ($\chi^2 = 7,58$; 1 d.d.l., $P < 0,01$). Cela ne signifie cependant pas que les grands dauphins fréquentent rarement la passe puisque, comme nous l'avons vu dans le cadre des observations effectuées depuis la terre, le nombre de sorties avec observations est relativement important lorsque le courant est sortant. Il s'agit seulement d'un artéfact dû au fait que la majorité des plongées effectuées dans la passe le sont par courant entrant, ce qui confirme une fois encore que la fréquentation de la passe par les dauphins est largement influencée par l'état du courant.

Lorsque l'on s'intéresse uniquement aux plongées effectuées sur le tombant externe, on remarque par contre que le courant n'y influence pas les observations de manière significative ($\chi^2 = 0,51$; 2 d.d.l., $P < 0,5$). Enfin, la période de plongée (matin / après-midi) semble également être indépendante de la fréquence des observations effectuées sur la zone du tombant externe ($\chi^2 = 1,98$; 1 d.d.l., $P < 0,1$).

Lorsque nous nous focalisons sur les observations de dauphins effectuées sur la zone TE (n = 184), nous pouvons calculer la fréquence des observations en fonction de l'habitat considéré (bleu / tombant / récif, **figure III.9.**). La **figure III.10.** montre que la majorité des observations sont effectuées dans le bleu ou sur le tombant, avec un nombre moindre d'observations effectuées sur le récif. Il faut cependant être prudent quant à l'interprétation de ce résultat car il peut être en partie biaisé par un effort d'observation moins soutenu au niveau du récif.



Fig. III.9. TROIS TYPES D'HABITATS FRÉQUENTÉS PAR LES DAUPHINS SUR LA ZONE « TE ».

Exemples d'une observation effectuée sur le récif (A), sur le tombant (B) et dans le bleu (C). Photo (B) Olivier Duguet.

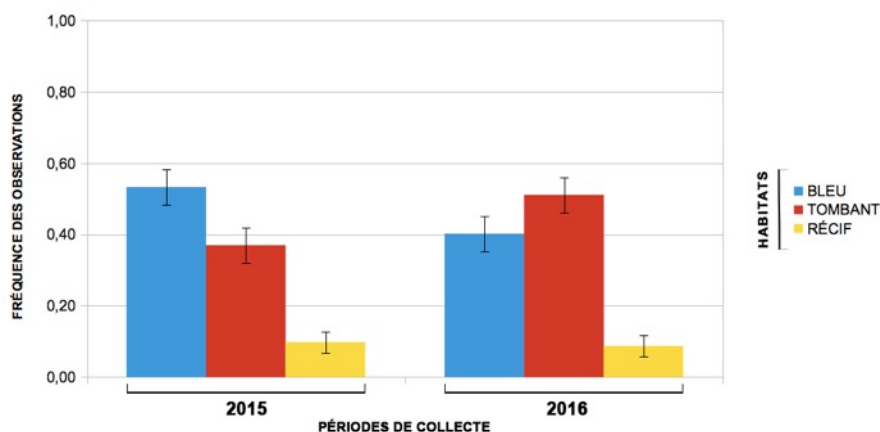


Fig. III.10. FRÉQUENCE DES OBSERVATIONS DE DAUPHINS SUR LA ZONE « TE » EN FONCTION DE L'HABITAT.

L'axe des abscisses représente les périodes de collecte annuelles et l'axe des ordonnées la fréquence des observations sur chacun des habitats. Les barres d'erreur sont visibles pour chaque catégorie.

$N_{2015} = N_{2016} = 92$ observations

L'activité prédominante des groupes de grands dauphins a été enregistrée lors de chaque observation effectuée en plongée. Afin d'éviter les pseudo-réplicats, la première observation effectuée lors des plongées où plusieurs observations ont eu lieu a été retenue afin de représenter la proportion d'observations en fonction de l'activité des animaux. Nous ne gardons ici que les observations ayant eu lieu sur la zone « TE » (n = 94). Le déplacement est l'activité la plus fréquemment observée (52,1% des observations, $IC_{95\%} = [42,0\% - 62,3\%]$) ; vient ensuite la socialisation (30,9% des observations, $IC_{95\%} = [21,5\% - 40,2\%]$) puis enfin le repos (17,0% des observations, $IC_{95\%} = [9,4\% - 24,7\%]$). Attention cependant à l'interprétation de ces résultats, qui peuvent être influencés par la présence des plongeurs, même si ceux-ci tentent de minimiser leur impact sur le comportement des animaux. Nous remarquons également que les intervalles de confiance sont très larges, illustrant la difficulté à estimer les fréquences avec précision, même avec un échantillon de taille respectable ; dans notre cas, les intervalles de l'activité « repos » et de l'activité

« socialisation » se chevauchent en partie. Il est cependant intéressant de noter qu'aucune activité de chasse n'a été observée lors des plongées.

Sorties en surface

30 sorties en bateau, dont 19 effectuées en 2015 et 11 en 2016, représentent 39 heures 05 minutes d'échantillonnage en surface. Ces sorties ont été menées de manière opportuniste, lorsque les conditions météorologiques le permettaient (vent ≤ 3 Beaufort, **figure III.11.**). Les données générales concernant l'effort d'échantillonnage et les observations en surface sont résumées dans le **tableau III.IV.** 18 sorties (= 24:45') ont été effectuées par courant entrant, 4 (= 4:45') à l'étale et 8 (= 9:35') par courant sortant. La différence entrant / sortant s'explique ici par la petite taille et la faible puissance du moteur de l'embarcation, favorisant les sorties par courant entrant (absence de mascaret). Par ailleurs, la mer aux abords extérieurs de la passe a tendance à être plus calme par courant entrant.

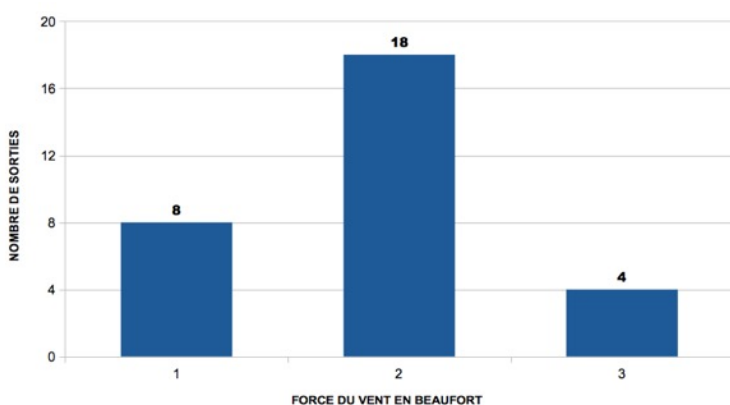


Fig. III.11. NOMBRE DE SORTIES EFFECTUÉES EN SURFACE EN FONCTION DE LA FORCE DU VENT.

La force du vent est mesurée en Beaufort (ici de 1 à 3). Le nombre de sorties est indiqué pour chaque catégorie au-dessus des barres.

Un ou des grands dauphins ont été observés lors de 100% des sorties en surface ; cela représente 20 heures 49 minutes d'observations en 2015 et 8 heures 40 minutes d'observations en 2016 soit 75% du temps total d'échantillonnage en surface. Aucun taux d'observation n'a été calculé pour les sorties en surface car, contrairement aux sorties à terre et en plongée, nous recherchons et maintenons activement un contact visuel avec les animaux.

Tableau III.IV. DONNÉES GÉNÉRALES CONCERNANT L'EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE ET LES OBSERVATIONS EN SURFACE.

	2015				2016			
	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET
Nombre de sorties	1	5	7	6	6	3	1	1
Temps passé sur le terrain (HH:MM')	1:36'	5:21'	10:52'	9:20'	6:06'	3:40'	1:10'	1:00'
Nombre de sorties effectuées par courant entrant	1	3	4	4	2	3	0	1
Cumul du temps passé sur le terrain par courant entrant	1:36'	4:03'	5:45'	6:39'	2:02'	3:40'	-	1:00'
Nombre de sorties effectuées par courant sortant	0	1	1	2	3	0	1	0
Cumul du temps passé sur le terrain par courant sortant	-	0:28'	2:31'	2:41'	2:45'	-	1:10'	-
Nombre de sorties effectuées à l'étales	0	1	2	0	1	0	0	0
Cumul du temps passé sur le terrain à l'étales	-	0:50'	2:36'	-	1:19'	-	-	-
Nombre de sorties avec observation(s)	1	5	7	6	6	3	1	1
Temps passé en observation (HH:MM')	1:23'	3:29'	8:39'	7:18'	4:55'	2:00'	1:00'	0:45'

II. PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

Abondance, disparitions et recrutement

Le nombre total de dauphins observés lors de la saison 2015 a été estimé à 1 690 parmi lesquels 82% (n = 1 390) ont été identifiés grâce à 3 347 photographies de qualité A à C et 74 séquences vidéos sous-marines exploitables. Ces dauphins ne représentent que 32 individus différents dont 29 avaient déjà été catalogués entre 2009 et 2014. Les trois nouveaux individus identifiés sont une femelle juvénile née en septembre 2014, une femelle nouvelle-née en avril 2015 et un dauphin d'Électre ou péponocéphale juvénile adopté par une femelle grand dauphin en novembre 2014. Lors de la saison 2016, un total estimé de 1 420 dauphins a été observé dont 92% (n = 1 309) ont été identifiés grâce à 1 721 photographies de qualité A à C et 123 séquences vidéos sous-marines exploitables. Ces dauphins représentent 29 individus différents dont 28 avaient déjà été catalogués entre 2009 et 2015. Le nouvel individu est une femelle nouvelle-née en avril 2016.

Les données concernant les deux saisons confondues sont résumées dans le **tableau III.V**. 34 individus différents (adultes, subadultes, juvéniles et nouveau-nés) ont été identifiés en 2015-2016, dont le jeune péponocéphale. Nous pouvons considérer que le taux d'identification des dauphins de la zone de Tiputa est complet sur la période 2015-2016 étant donné que plus de 80% des individus de la communauté ont été identifiés lors de chaque période d'échantillonnage. La taille estimée de la communauté sur la période 2015-2016 est de 32,3 individus, $IC_{95\%} = [30,5 - 33,0]$.

Tableau III.V. DONNÉES GÉNÉRALES D'IDENTIFICATION POUR LES ANNÉES 2015 ET 2016.

Nombre approximatif de dauphins observés	3 112
Nombre de dauphins identifiés [proportion en pourcentage de dauphins identifiés / nombre approximatif de dauphins observés]	2 699 [87]
Nombre d'individus identifiés	34
Proportion en pourcentage d'individus à la dorsale marquée	44,1
Proportion en pourcentage d'individus à la dorsale modérément marquée	26,5
Proportion en pourcentage d'individus à la dorsale non marquée	29,4
Nombre de nouveaux individus base 2014* [dont nouveaux-nés et juvéniles]	4 [4]
Nombre d'individus recapturés** entre 2015 et 2016	27
Morts suspectées*** entre 2015 et 2016	3
Nombre total de photographies	9 945
Proportion en pourcentage de photographies sélectionnées	51
Nombre total de séquences vidéos sous-marines	334
Proportion en pourcentage de séquences vidéos sous-marines sélectionnées	59

*Les individus identifiés et catalogués entre 2009 et 2014 et observés en 2015-2016 ne sont pas considérés comme étant nouveaux.

**Individus identifiés en 2015 et ré-identifiés en 2016.

***Les **morts suspectées** concernent une femelle adulte retrouvée très amaigrie et affaiblie dans le lagon en avril 2015 et deux juvéniles âgés de moins de deux ans ayant disparu entre 2015 et 2016.

Des courbes de découverte ont été représentées à partir des données de photo et vidéo-identification collectées et analysées depuis 2009 (**figure III.12.**). L'année 2009 correspond à une augmentation initiale rapide du nombre d'individus catalogués liée au début du travail d'identification ; les deux courbes excluant les dauphins nés entre 2009 et 2016 atteignent une asymptote à partir de 2010, indiquant que la majorité des individus fréquentant la zone a été identifiée lors de la première saison de collecte et que le taux d'immigration au sein de la communauté est faible. Ce taux n'a cependant pas pu être calculé en raison du manque de données concernant l'apparition à moyen ou long-terme de nouveaux individus marqués sur la zone d'étude.

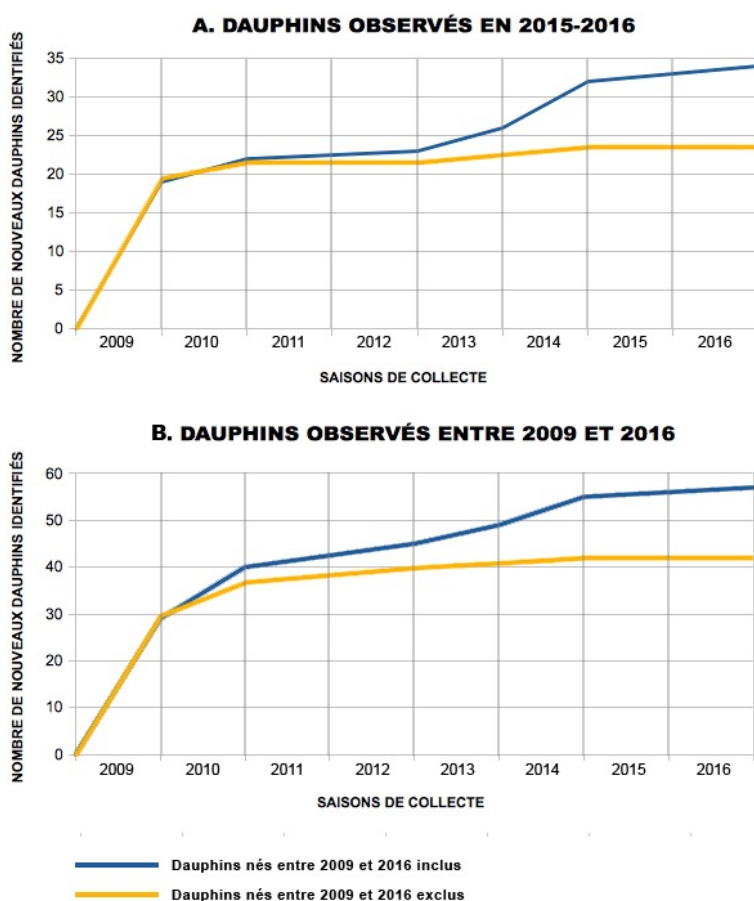


Fig. III.12. COURBES DE DÉCOUVERTE.

Nombre cumulé de nouveaux individus identifiés à chaque période d'échantillonnage (une période = une saison = une année). Le graphique (A) représente uniquement les dauphins identifiés lors des saisons de collecte 2015 et 2016, dont une partie avait déjà été identifiée entre 2009 et 2014. Le graphique (B) représente tous les dauphins identifiés sur la zone de Tiputa entre 2009 et 2016.

Les deux courbes comprenant les dauphins nés entre 2009 et 2016 illustrent un léger accroissement annuel ou biennuel lié aux naissances, principales sources de recrutement au sein de la communauté. La période 2011 à 2016 se rapproche probablement de la dynamique réelle de cette communauté bien que le taux de mortalité des jeunes n'y soit pas représenté, tout comme les disparitions liées à l'émigration ou à la mort d'individus adultes et subadultes.

Le taux de mortalité annuel n'a pu être calculé par manque de données concernant les causes exactes des disparitions. Cependant, le taux de pertes annuel brut calculé pour les années 2009 à 2015 a une valeur moyenne \pm e.s. de $0,10 \pm 0,01$ (**tableau III.VI**). Au total, 18 dauphins ont disparu entre 2009 et 2015 : trois mâles adultes relativement âgés (grande taille, forte corpulence et corps marqué), trois mâles subadultes, cinq femelles adultes (dont une observée très amaigrie et affaiblie), cinq femelles subadultes et deux femelles juvéniles.

Tableau III.VI. TAUX DE PERTES ANNUELS BRUTS ENREGISTRÉS POUR LES ANNÉES 2009 À 2015.

La disparition prématurée de nouveaux-nés n'est pas prise en compte. Aucun travail de collecte n'a été effectué en 2011.

2009	2010	2012	2013	2014	2015	Moyenne \pm e.s.
0,11	0,07	0,13	0,07	0,14	0,11	$0,10 \pm 0,01$

Le nombre de naissances annuelles varie d'une naissance enregistrée en 2012, 2015 et 2016 à quatre naissances enregistrées en 2014. Douze naissances ont été documentées sur la zone de Tiputa entre 2010 et 2016. Le taux annuel brut de naissances a une valeur moyenne \pm e.s. de $0,07 \pm 0,02$ (**tableau III.VII**). La valeur du taux annuel brut de recrutement est très variable en fonction des années, allant de 0,00 en 2015 à 0,11 en 2010 et 2014 (**tableau III.VII**).

Tableau III.VII. TAUX DE NAISSANCES ET DE RECRUTEMENT ANNUELS BRUTS ENREGISTRÉS POUR LES ANNÉES 2010 À 2016.

Les années 2009 et 2011 ne sont pas représentées par manque de données. La disparition prématurée de nouveaux-nés n'est pas prise en compte.

	2010	2012	2013	2014	2015	2016	Moyenne \pm e.s.
Taux de naissances	0,11	0,03	0,07	0,14	0,04	0,04	$0,07 \pm 0,02$
Taux de recrutement	0,11	0,03	0,07	0,11	0,00	-	$0,06 \pm 0,02$

Structure de la communauté

Le sex-ratio des individus adultes est de 0,5 mâle pour une femelle, soit 2:1 en faveur des femelles. Il est particulièrement déséquilibré chez les dauphins subadultes et juvéniles, où l'on compte 3,3 femelles pour un mâle (péponocéphale exclu). Cette tendance se confirme, bien que de manière moins prononcée, sur les données collectées lors des saisons 2009 à 2014 (**tableau III.VIII**). On y note cependant des fluctuations importantes, avec un sex-ratio particulièrement déséquilibré chez les dauphins subadultes et juvéniles sur la période 2014-2016. Cette chute du nombre de mâles s'explique de deux manières : **1.** Tous les nouveau-nés recensés depuis 2012 ($n = 9$) sont des femelles, avec un pic de naissances ($n = 4$) observé en 2014. **2.** Deux mâles subadultes ont quitté la communauté en 2014 et deux autres ont été recrutés parmi les individus adultes.

Tableau III.VIII. SEX-RATIO DES INDIVIDUS ADULTES ET SUBADULTES-JUVÉNILES ENREGISTRÉS POUR LES ANNÉES 2009 À 2016. *Aucun travail de collecte n'a été effectué en 2011.*

	2009	2010	2012	2013	2014	2015	2016
Sex-ratio adultes	0,7	0,8	0,5	0,6	0,6	0,5	0,5
Sex-ratio sub. + juv.	0,8	0,8	1,0	1,6	0,4	0,3	0,4

Parmi les 33 grands dauphins identifiés sur les saisons 2015 et 2016, nous comptons 20 adultes, 4 subadultes, 7 juvéniles et 2 nouveau-nés. La répartition en pourcentage des sexes et classes d'âge observés au sein de la communauté de Tiputa lors de chaque saison de collecte est présentée en **figure III. 13.**

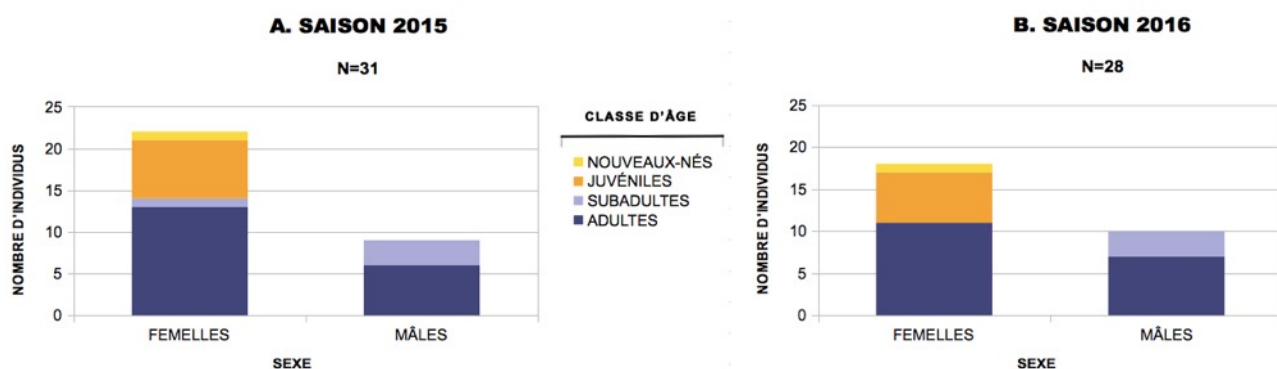


Fig. III.13. STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ.

Les saisons 2015 (A) et 2016 (B) sont représentées ainsi que le nombre de grands dauphins identifiés lors de chaque saison de collecte. Le sexe des animaux apparaît en abscisse et le nombre d'individus en ordonnée. Quatre classes d'âge sont représentées : adulte, subadulte, juvénile et nouveau-né. Le péponocéphale n'a pas été pris en compte dans cette représentation.

Quelques données sur la reproduction et l'espérance de vie

Les données photographiques et vidéos enregistrées depuis la terre et en plongée sous-marine ont permis l'observation de huit femelles gestantes entre 2009 et 2016. Parmi ces huit femelles, deux ont donné naissance à un petit identifié, deux ont disparu de la zone peu après la détection de leur gestation, trois ont été observées sans petit plusieurs mois après la détection de leur gestation et une était presque à terme à la fin de la dernière saison de collecte. Sur la période 2015-2016, neuf femelles allaitantes ont été identifiées.

Il ne semble pas y avoir de saison marquée pour la reproduction. Douze nouveau-nés ont été documentés entre 2010 et 2016 : les naissances se sont étalées entre mi-septembre et fin mai avec un maximum de trois nouveau-nés recensés en janvier (été austral) et trois en avril (automne austral). Aucune naissance n'a pour le moment été documentée pendant l'hiver austral.

Trois petits nés en 2010 ont été suivis jusqu'à l'âge du sevrage : une femelle sevrée à l'âge de 3-4 ans, une femelle sevrée à l'âge de 4-5 ans et un mâle sevré à l'âge de 3 ans. La séparation du couple mère-petit a,

dans chacun des cas, coïncidé avec la naissance d'un nouveau delphineau, situant l'intervalle inter-naissances entre 3 et 5 ans chez ces individus. Une femelle, née début 2012, accompagnait toujours sa mère, non-gestante, à l'âge de 5 ans.

Il semble y avoir une variation interindividuelle du succès reproductif chez les femelles : sur la période 2009-2016, quatre femelles ont élevé deux petits avec succès, deux en ont élevé un seul et une femelle, observée gestante en 2012, n'a été vue avec aucun petit par la suite. Il existe peut-être une sénescence reproductrice chez ces femelles grands dauphins mais les données disponibles sont pour le moment insuffisantes pour le démontrer.

Des archives photographiques concernant trois femelles primipares permettent d'estimer l'âge de leur maturité sexuelle à 9-10 ans. La maturité sexuelle des mâles, plus difficile à évaluer, semble être plus tardive.

Le taux annuel de fécondité est extrêmement variable en fonction des années, allant de 0,00 en 2015 à 0,27 en 2014 (moyenne \pm e.s. = $0,16 \pm 0,05$, **tableau III.IX**).

Notons enfin que l'âge de trois mâles et de deux femelles observés sur des archives photographiques de 1996, 1997 et 1998, où ils présentaient des caractéristiques morphologiques adultes, est estimé à plus de trente ans.

Tableau III.IX. TAUX DE FÉCONDITÉ ANNUELS ENREGISTRÉS POUR LES ANNÉES 2010 À 2015.

Les années 2009, 2011 et 2016 ne sont pas représentées par manque de données.

	2010	2012	2013	2014	2015	Moyenne \pm e.s.
Taux de fécondité	0,18	0,10	0,25	0,27	0,00	$0,16 \pm 0,05$

Fidélité des dauphins à la zone de Tiputa

Sur les 225 jours de collecte comptabilisés pour la période 2015-2016, le nombre de jours de recaptures s'étend de 1 à 138 en fonction des individus. 82% des individus identifiés ont été observés 14 jours différents ou plus.

Cinq des 34 dauphins identifiés sur les deux saisons de collecte n'ont pas été pris en compte dans les calculs suivants : une femelle adulte morte en avril 2015 et sa fille, une femelle juvénile non-sevrée ayant disparu entre les deux saisons de collecte et deux femelles nées respectivement en avril 2015 et en avril 2016. Le jeune péponocéphale a été conservé dans l'échantillon.

On note, sur les deux saisons confondues, la présence de 7 dauphins résidents, 13 dauphins semi-résidents et 10 dauphins occasionnels. La répartition, sur chacune des saisons, des individus en fonction de leur degré de résidence est donnée en **figure III.14**.

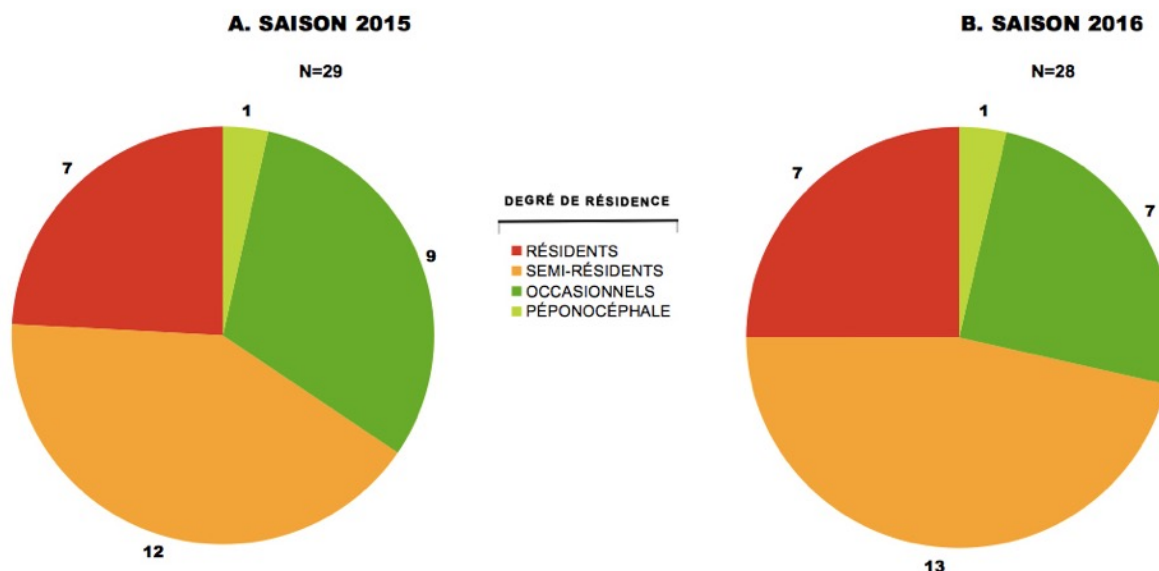


Fig. III.14. RÉPARTITION DES INDIVIDUS EN FONCTION DE LEUR DEGRÉ DE RÉSIDENCE.

Les saisons 2015 (A) et 2016 (B) sont représentées. Les entiers correspondent au nombre d'individus appartenant à chacune des catégories. Le péponocéphale appartient à la catégorie « occasionnels ». Deux grands dauphins disparus prématurément et les nouveaux-nés n'ont pas été pris en compte.

Le taux de fidélité de la plupart des individus est relativement constant au fil des périodes de collecte. Les profils de résidence de trois femelles adultes et de deux mâles adultes, déterminés à partir de la moyenne de leur taux de fidélité sur les deux saisons, sont représentés en **figure III.15**. Les jeunes non-sevrés ont un profil similaire à celui de leur mère (**figure III.16**).

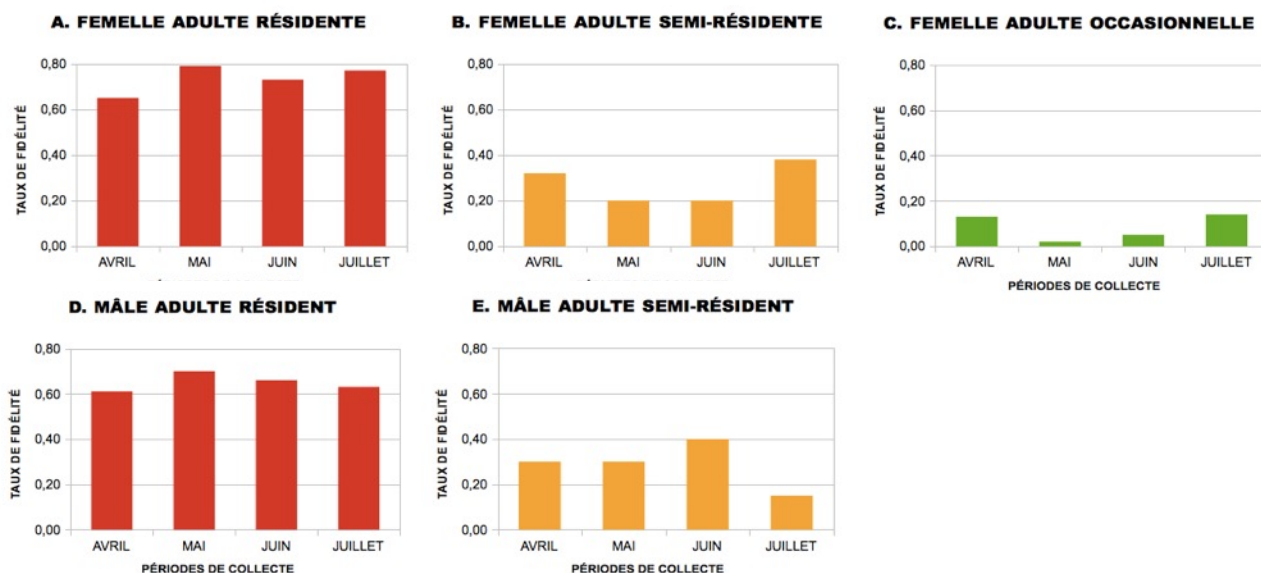


Fig. III.15. PROFILS DE TROIS FEMELLES ET DE DEUX MÂLES ADULTES EN FONCTION DE LEUR DEGRÉ DE RÉSIDENCE. Profils d'une femelle adulte « résidente » (A), d'une femelle adulte « semi-résidente » (B) d'une femelle adulte « occasionnelle » (C), d'un mâle adulte « résident » (D) et d'un mâle adulte « semi-résident » (E). L'axe des abscisses représente les périodes de collecte mensuelles pour les deux saisons cumulées et l'axe des ordonnées le taux de fidélité moyen sur les deux saisons.

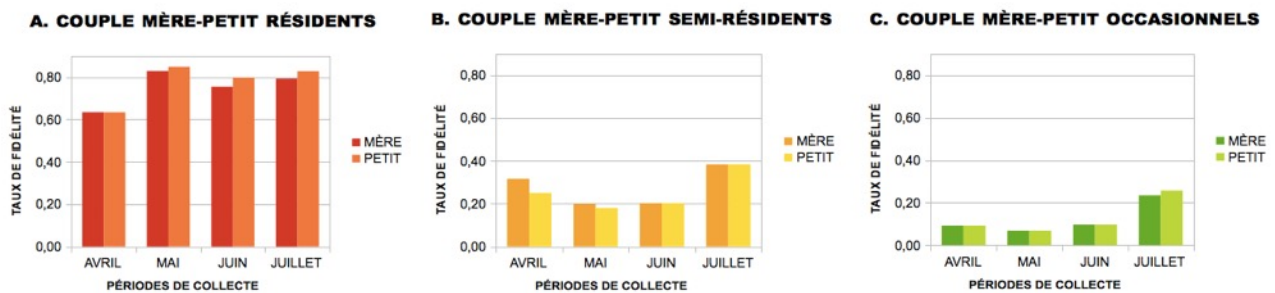


Fig. III.16. PROFILS DE TROIS COUPLES MÈRE-PETIT EN FONCTION DE LEUR DEGRÉ DE RÉSIDENCE.

Profils d'un couple « résident » (A), « semi-résident » (B) et « occasionnel » (C). L'axe des abscisses représente les périodes de collecte mensuelles pour les deux saisons cumulées et l'axe des ordonnées le taux de fidélité moyen des individus sur les deux saisons.

La relation entre le sexe des animaux et leur taux de fidélité sur la zone de Tiputa, nouveau-nés et juvéniles exclus, est présentée en **figure III.17**. Nous remarquons une nette majorité de femelles chez les dauphins occasionnels et une nette majorité de mâles chez les dauphins semi-résidents.



Fig. III.17. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES INDIVIDUS EN FONCTION DE LEUR SEXE.

Les femelles sont représentées en (A) et les mâles en (B). Les entiers correspondent au nombre d'individus appartenant à chacune des catégories. Les individus juvéniles et nouveaux-nés n'ont pas été pris en compte dans les calculs. $N_{Femelles} = 12$; $N_{Mâles} = 10$

Les dauphins semi-résidents sont observés sur la zone de Tiputa $5,8 \pm 0,4$ (e.s.) jours par mois en moyenne (étendue = 0-12) ; ils y restent de 1 à 5 jours d'affilée (mode = 1) puis quittent la zone pour des périodes de 1 à 34 jours (mode = 9).

Les dauphins occasionnels ont des profils beaucoup plus disparates : les « réguliers » sont observés sur la zone de Tiputa $2,4 \pm 0,3$ (e.s.) jours par mois en moyenne (étendue = 0-6) ; ils y restent de 1 à 3 jours (mode = 1) puis quittent la zone pour des périodes allant de 1 à 55 jours. Les « visiteurs » sont observés régulièrement sur une saison (e.g. un jour par mois) puis disparaissent lors de la saison suivante. Les « ponctuels » sont observés une à deux fois sur une ou plusieurs saisons.

L'observation des données collectées depuis 2009 et d'archives photographiques antérieures à cette date nous donnent une idée de la fidélité à long-terme des animaux au site de Tiputa. 82,6% (n = 19) des

individus adultes et subadultes identifiés en 2015 et 2016 ont été observés lors de chaque saison de collecte depuis 2009 ; 69,6% (n = 16) des individus bénéficient d'observations opportunistes antérieures à 2009 ; 21,7% (n = 5) des individus ont été photographiés en 1996-1997. Ces nombres indiquent une fidélité à long-terme et à l'année de la plupart des animaux au site de Tiputa.

Les données collectées depuis 2009 suggèrent enfin que les juvéniles quittent, au moins temporairement, leur communauté de naissance une fois sevrés, et ce quel que soit leur sexe. La plupart d'entre eux disparaissent de la zone à long-terme. Quelques-uns cependant, principalement des femelles, continuent à la parcourir de manière occasionnelle.

Mouvements, migrations

Quatre zones situées au-delà de la zone de Tiputa ont été parcourues de manière opportuniste entre 2009 et 2016 (**figure III.18.**) : la zone d'Avatoru, située à 6 milles nautiques à l'ouest de la zone de Tiputa, qui comprend la passe d'Avatoru ; le lagon de Rangiroa, qui communique directement avec l'océan *via* les passes d'Avatoru et de Tiputa ; la zone de Mahere Honae, située le long de la côte ouest-nord-ouest de l'atoll de Rangiroa, à environ 15 milles nautiques de la zone de Tiputa ; la zone de la passe de Tuheiava, située au sud-ouest de l'atoll de Tikehau, à 48 milles nautiques de la zone de Tiputa.

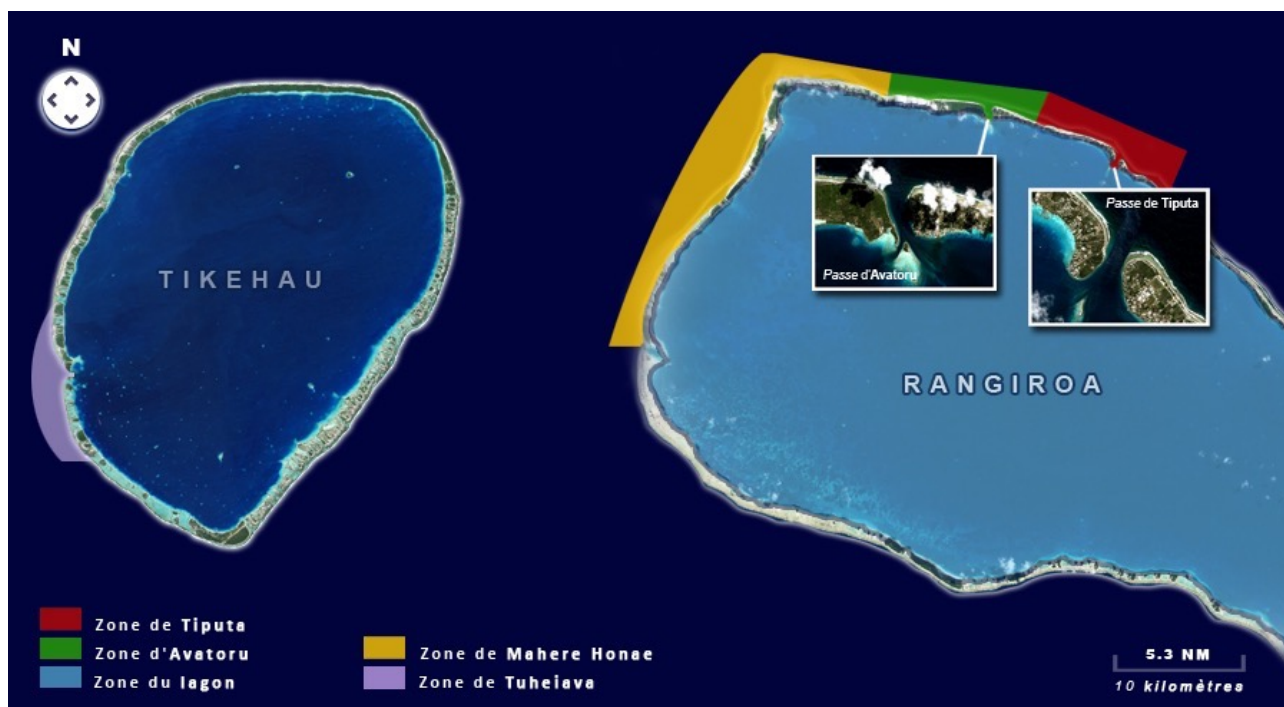


Fig. III.18. ZONES PARCOURUES DE MANIÈRE OPPORTUNISTE ENTRE 2009 ET 2016.

Des grands dauphins ont été observés sur les zones d'Avatoru, du lagon de Rangiroa, de Mahere Honae et de Tuheiava (sud-ouest de l'atoll de Tikehau). Les passes de Tiputa et Avatoru, situées au nord de l'atoll de Rangiroa, sont détaillées. Photos©Google Earth.

70 grands dauphins différents ont été identifiés sur une ou plusieurs de ces zones (*cf. annexe 5.*). Deux individus identifiés sur la zone d'Avatoru, onze sur la zone de Mahere Honae et un sur la zone de Tuheiava en 2009 n'ont jamais été identifiés sur la zone de Tiputa, malgré un effort d'observation important. Les autres

individus identifiés (n = 56) ont été observés au moins une fois sur la zone de Tiputa sur la période 2009-2016.

45 dauphins ont été identifiés comme étant membres de la communauté de Tiputa entre 2009 et 2016. Parmi ceux-ci, 19 ont été observés sur la zone proche d'Avatoru, 13 ont été observés dans le lagon de Rangiroa (dont 3 à plus de 15 milles nautiques de la zone de Tiputa), 4 ont été observés sur la zone de Mahere Honae et un individu a été observé sur la zone de Tuheiava (atoll de Tikehau).

III. ORGANISATION SOCIALE

Taille et composition des groupes

500 groupes de grands dauphins ont été observés sur les deux saisons de collecte : 262 en 2015 et 238 en 2016. Chaque groupe comporte un nombre d'individus estimé lors de la phase de collecte et un nombre d'individus identifiés lors de la phase de capture-recapture photographique ou *matching*. La **figure III.19.** illustre, en pourcentages, la proportion de groupes où 100% des individus ont été identifiés sur le nombre total de groupes observés (après filtration des pseudo-réplicats). Cette proportion est élevée pour les groupes observés depuis la surface (= 80%). Elle est plus faible pour les groupes observés depuis la terre et en plongée (respectivement 69% et 61%). Ceci s'explique principalement par l'éloignement de l'observateur et les mouvements erratiques des animaux dans la passe de Tiputa ainsi que par une visibilité plus réduite en plongée sous-marine, limitant l'identification des individus situés à 15 mètres ou plus de l'observateur. Les données concernant les groupes, classées par bases d'observation, sont résumées dans le **tableau III.X.**

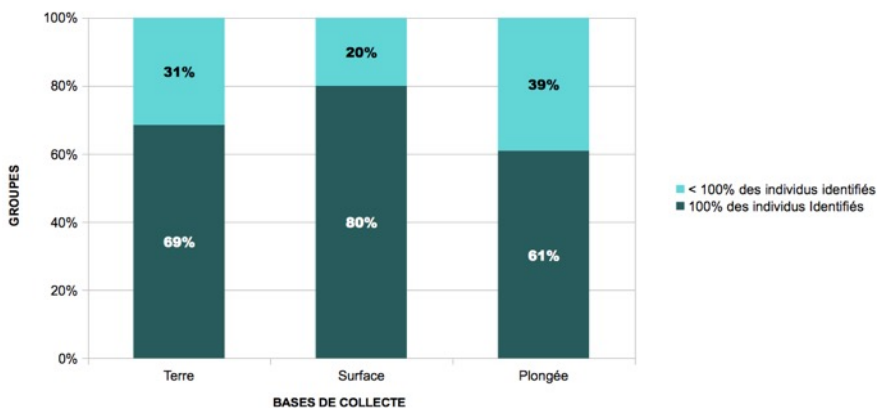


Fig. III.19. PROPORTION, EN POURCENTAGES, DE GROUPES OÙ 100% DES INDIVIDUS ONT ÉTÉ IDENTIFIÉS SUR LE NOMBRE TOTAL DE GROUPES OBSERVÉS EN 2015-2016.

Les pseudo-réplicats ont été éliminés. Les résultats sont présentés en fonction de la base de collecte.

$N_{\text{Terre}} = 232$ groupes ; $N_{\text{Surface}} = 40$ groupes ; $N_{\text{Plongée}} = 164$ groupes

La taille médiane et moyenne des groupes est plus élevée pour les groupes observés depuis la terre ($\text{méd.}_{\text{terre}} = 7$; $\text{moy.}_{\text{terre}} = 8,3$; $\text{IC}_{95\%} = [7,5 - 9,0]$; $n_{\text{terre}} = 159$) et depuis la surface ($\text{méd.}_{\text{surface}} = 7$; $\text{moy.}_{\text{surface}} = 7,7$; $\text{IC}_{95\%} = [6,1 - 9,2]$; $n_{\text{surface}} = 32$) que pour les groupes observés en plongée sous-marine ($\text{méd.}_{\text{plongée}} = 3$; $\text{moy.}_{\text{plongée}} = 4,1$; $\text{IC}_{95\%} = [3,6 - 4,7]$; $n_{\text{plongée}} = 100$; **figure III.20.**). Ceci peut être expliqué de plusieurs manières non-exclusives :

1. Les observations sous-marines sont plus restrictives, notamment en termes de distances.
2. Les résultats peuvent être biaisés par le conditionnement de certains dauphins (attraction) et la sensibilité de certains autres (évitement) à la présence de plongeurs.
3. Les dauphins isolés et les dyades sont plus difficiles à repérer depuis une embarcation, notamment lorsque la force du vent est ≥ 3 Beaufort et dans la passe de Tiputa lorsque le courant est sortant.

Tableau III.X. DONNÉES GÉNÉRALES CONCERNANT LES GROUPES.

Les calculs ont été effectués sur les groupes filtrés où 100% des individus ont été identifiés.

	2015 / 2016		
	TERRE	SURFACE	PLONGÉE
Nombre de groupes observés	269	40	191
Nombre de groupes observés après filtration des pseudo-réplicats	232	40	164
Nombre de groupes filtrés où 100% des individus ont été identifiés	159	32	100
Taille des groupes	Étendue = 1-25 Moyenne = 8,3 IC _{95%} = [7,5 – 9,0] Médiane = 7 Mode = 7	Étendue = 1-19 Moyenne = 7,7 IC _{95%} = [6,1 – 9,2] Médiane = 7 Mode = 7	Étendue = 1-13 Moyenne = 4,1 IC _{95%} = [3,6 – 4,7] Médiane = 3 Mode = 2
Taille des groupes ne contenant aucun nouveau-né ou juvénile(s)	Étendue = 1-7 Moyenne ± e.s. = 1,9 ± 0,4 Médiane = 1 Mode = 1	-	Étendue = 1-5 Moyenne ± e.s. = 1,6 ± 0,2 Médiane = 1 Mode = 1
Taille des groupes contenant un nouveau-né	Étendue = 9-25 Moyenne ± e.s. = 16,2 ± 0,9 Médiane = 17 Mode = 18	-	-
Taille des groupes contenant un ou des juvénile(s) <i>Groupes contenant un nouveau-né exclus</i>	Étendue = 1-23 Moyenne ± e.s. = 8,1 ± 0,4 Médiane = 8 Mode = 7	Étendue = 2-18 Moyenne ± e.s. = 7,5 ± 0,7 Médiane = 7 Mode = 7	Étendue = 2-11 Moyenne ± e.s. = 4,9 ± 0,3 Médiane = 4 Mode = 2
Taille des groupes ne contenant que des mâles	Étendue = 1-5 Moyenne ± e.s. = 1,6 ± 0,3 Médiane = 1 Mode = 1	-	Étendue = 1-5 Moyenne ± e.s. = 1,6 ± 0,2 Médiane = 1 Mode = 1
Taille des groupes ne contenant que des femelles <i>Le sexe des juvéniles et des nouveaux-nés n'est pas considéré</i>	Étendue = 1-6 Moyenne ± e.s. = 3,5 ± 0,4 Médiane = 3 Mode = 6	-	Étendue = 2-7 Moyenne ± e.s. = 2,8 ± 0,3 Médiane = 2 Mode = 2
Taille des groupes contenant les deux sexes	Étendue = 3-25 Moyenne ± e.s. = 10,1 ± 0,4 Médiane = 10 Mode = 7	Étendue = 3-19 Moyenne ± e.s. = 8,6 ± 0,8 Médiane = 7 Mode = 7	Étendue = 2-13 Moyenne ± e.s. = 6,4 ± 0,4 Médiane = 7 Mode = 7

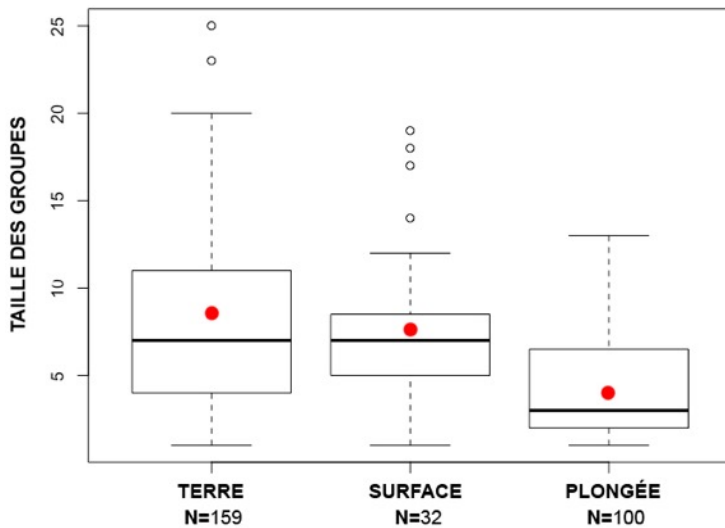


Fig. III.20. TAILLE MÉDIANE DES GROUPES OBSERVÉS EN 2015-2016 EN FONCTION DE LA BASE DE COLLECTE.

Groupes observés depuis la terre (gauche), depuis la surface (milieu) et en plongée (droite). Les pseudo-réplicats ont été éliminés et les calculs effectués sur les groupes où 100% des individus ont été identifiés. Le nombre de groupes est indiqué pour chaque base. La médiane est représentée par une barre horizontale noire et la moyenne par un point rouge. Les valeurs extrêmes sont indiquées par un cercle noir.

La valeur 7, qui caractérise la taille médiane et le mode des groupes observés depuis la terre et depuis la surface, correspond typiquement au groupe de dauphins « résidents » composé d'un mâle adulte, de trois femelles adultes et de leurs trois filles.

On note, comme dans la majorité des études, que les groupes contenant au moins un nouveau-né ont une taille plus importante ($\text{moy.}_{\text{terre}} \pm \text{e.s.} = 16,2 \pm 0,9$; $n_{\text{terre}} = 19$) que les groupes uniquement composés d'adultes et / ou de subadultes ($\text{moy.}_{\text{terre}} \pm \text{e.s.} = 1,9 \pm 0,4$; $n_{\text{terre}} = 21$). La taille des groupes comprenant un ou des juvéniles (groupes comprenant un ou des nouveau-nés exclus) se situe à mi-chemin entre ces deux valeurs ($\text{moy.}_{\text{terre}} \pm \text{e.s.} = 8,1 \pm 0,4$; $n_{\text{terre}} = 119$, **figure III.21.**). Le test de Kruskal-Wallis indique que cette différence de taille est hautement significative ($H = 71,9$; d.d.l. = 2 ; $P < 2,473\text{e-}16$). Il n'a pas été possible de comparer les effectifs pour les sorties effectuées en surface et en plongée par manque de données.

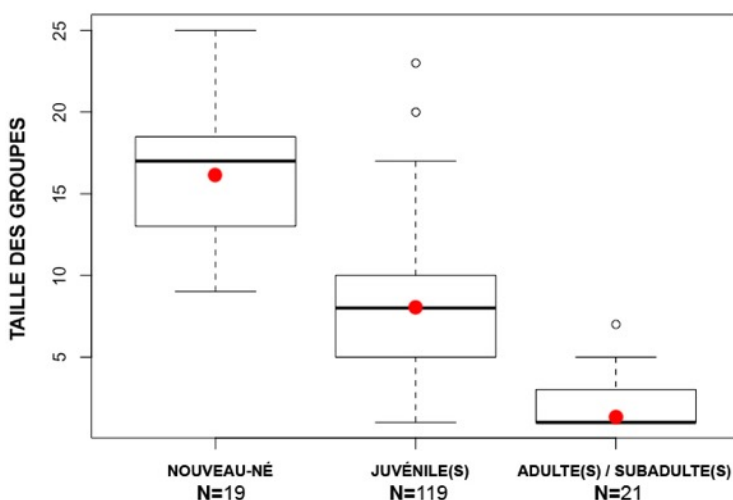


Fig. III.21. TAILLE MÉDIANE DES GROUPES OBSERVÉS DEPUIS LA TERRE EN 2015-2016 EN FONCTION DE LA PRÉSENCE DE CERTAINES CLASSES

D'ÂGE. Groupes comprenant un nouveau-né (gauche), un ou des juvéniles (groupes comprenant un nouveau-né exclus, milieu) et groupes uniquement constitués d'adultes et-ou de subadultes (droite). Les pseudo-réplicats ont été éliminés et les calculs effectués sur les groupes où 100% des individus ont été identifiés. Le nombre de groupes est indiqué pour chaque catégorie. La médiane est représentée par une barre horizontale noire et la moyenne par un point rouge. Les valeurs extrêmes sont indiquées par un cercle noir.

75% des groupes observés depuis la terre et 84% des groupes observés depuis la surface contiennent les deux sexes contre moins de 50% des groupes observés en plongée sous-marine (**figure III.22.**). Notons enfin que les groupes composés uniquement de mâles sont en moyenne plus petits ($\text{moy.}_{\text{terre}} \pm \text{e.s.} = 1,6 \pm 0,3$; $n_{\text{terre}} = 17$; $\text{moy.}_{\text{plongée}} \pm \text{e.s.} = 1,6 \pm 0,2$; $n_{\text{plongée}} = 27$) que les groupes uniquement composés de femelles ($\text{moy.}_{\text{terre}} \pm \text{e.s.} = 3,5 \pm 0,4$; $n_{\text{terre}} = 22$; $\text{moy.}_{\text{plongée}} \pm \text{e.s.} = 2,8 \pm 0,3$; $n_{\text{plongée}} = 27$), valeurs fortement influencées par le fait que 77% des femelles adultes observées en 2015-2016 étaient accompagnées d'un petit non-sevré sur l'une ou les deux saisons d'observation. Enfin, les groupes mixtes ont une taille plus importante que les groupes ne contenant qu'un seul sexe ($\text{moy.}_{\text{terre}} \pm \text{e.s.} = 10,1 \pm 0,4$; $n_{\text{terre}} = 120$; $\text{moy.}_{\text{plongée}} \pm \text{e.s.} = 6,4 \pm 0,4$; $n_{\text{plongée}} = 46$, **figures III.23.** et **III.24.**). Le test de Kruskal-Wallis indique une fois encore une différence de taille largement significative pour les groupes observés depuis la terre ($H = 77,2$; d.d.l. = 2 ; $P < 2,2\text{e-}16$) et en plongée sous-marine ($H = 65,1$; d.d.l. = 2 ; $P < 7,246\text{e-}15$). Il n'a pas été possible de comparer les effectifs pour les sorties effectuées en surface par manque de données.

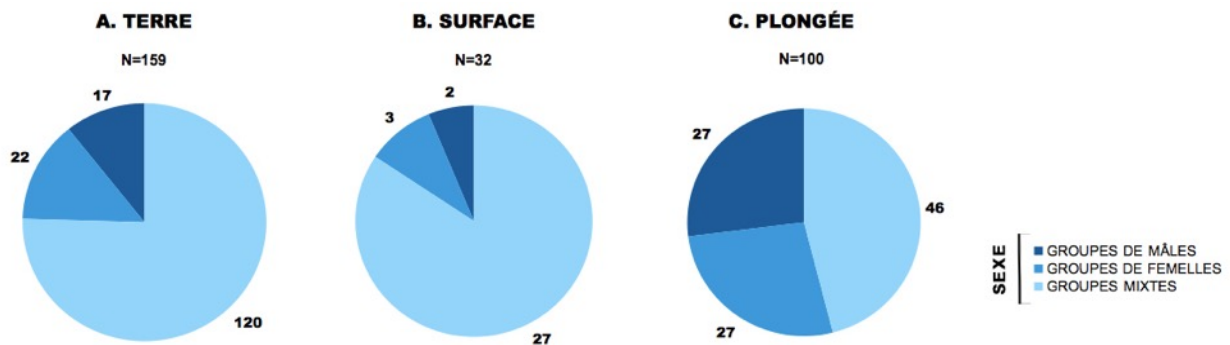


Fig. III.22. PROPORTION DE GROUPES NE CONTENANT QUE DES MÂLES, QUE DES FEMELLES ET DES GROUPES MIXTES EN FONCTION DES BASES DE COLLECTE.

Le nombre total de groupe est indiqué pour chaque base et pour chaque catégorie.

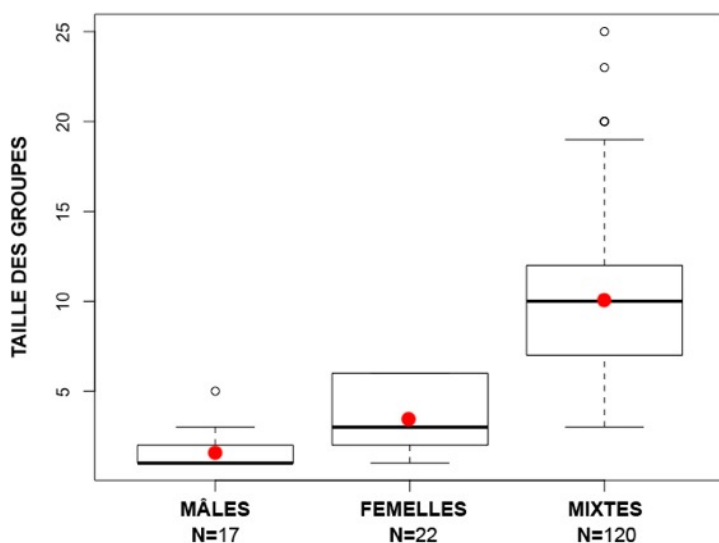


Fig. III.23. TAILLE MÉDIANE DES GROUPES OBSERVÉS DEPUIS LA TERRE EN 2015-2016 EN FONCTION DU SEXE DES INDIVIDUS. *Groupes uniquement composés de mâles (gauche), de femelles (centre) et groupes mixtes, (comprenant les deux sexes, droite). Les pseudo-réplicats ont été éliminés et les calculs effectués sur les groupes où 100% des individus ont été identifiés. Le nombre de groupes est indiqué pour chaque catégorie. La médiane est représentée par une barre horizontale noire et la moyenne par un point rouge. Les valeurs extrêmes sont indiquées par un cercle noir.*

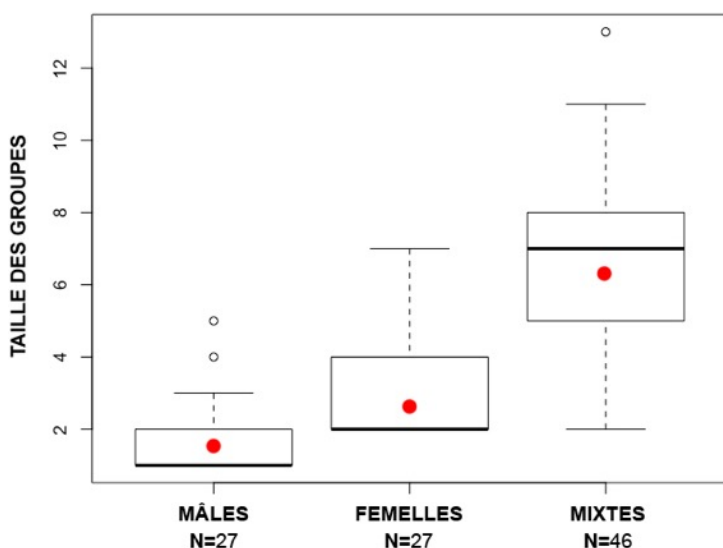


Fig. III.24. TAILLE MÉDIANE DES GROUPES OBSERVÉS EN PLONGÉE EN 2015-2016 EN FONCTION DU SEXE DES INDIVIDUS. *Groupes uniquement composés de mâles (gauche), de femelles (centre) et groupes mixtes, (comprenant les deux sexes, droite). Les pseudo-réplicats ont été éliminés et les calculs effectués sur les groupes où 100% des individus ont été identifiés. Le nombre de groupes est indiqué pour chaque catégorie. La médiane est représentée par une barre horizontale noire et la moyenne par un point rouge. Les valeurs extrêmes sont indiquées par un cercle noir.*

Organisation générale de la communauté, schémas associatifs à court et à long-terme

Analyse du jeu de données complet

288 groupes et 26 individus différents observés à terre, en surface et en plongée entre le 11 avril 2015 et le 31 juillet 2016 ont été retenus pour les analyses, représentant 150 périodes d'échantillonnage journalières et une moyenne de 8,93 individus identifiés par période d'échantillonnage.

Test de permutation des associations au sein des périodes d'échantillonnage. Pour 20 000 permutations et 1 000 *flips* par permutation, les SRI moyens des jeux permutés ont bien une valeur proche (= 0,241) de celle du jeu réel (= 0,243). Le coefficient de variation du SRI moyen est plus important dans le jeu de données réel (= 1,86) que dans les jeux de données permutés (= 1,83). On rejette donc l'hypothèse nulle d'absence d'associations préférentielles entre périodes d'échantillonnage au seuil $P < 0,0000$.

Test de grégarité. Dans le jeu de données réel, chaque individu possède en moyenne 1,07 associé. La moyenne calculée sur 20 000 jeux de données permutés est de 1,20. Dans 10 cas sur 20 000, la valeur de l'écart-type du SRI moyen du jeu de donnée permuté est moins élevée que la valeur de l'écart-type du SRI moyen du jeu réel. Sur la base de ces données, il n'existe donc pas de différence significative de grégarité en fonction des individus ($P < 0,01$).

La sociomatrice des SRI de chaque dyade et leurs erreurs standard sont disponibles en **annexe 6**. Les dyades dont l'indice d'association est au moins deux fois plus élevé que l'indice moyen (= 0,24 ; s.d. = 0,08) y sont représentées en gras et en couleur. L'indice des couples mère-petit (femelles allaitantes accompagnées de petits non-sevrés) a une valeur proche ou égale à 1. Par ailleurs, quatre dyades mâle-mâle (M-M), trois dyades mâle-femelle (M-F) et trois dyades femelle-femelle (F-F) ont un indice relativement élevé (étendue = 0,49-0,91). La distribution des indices de chaque dyade est illustrée par un diagramme en barres en fonction du sexe de ses membres (**figure III.25.**) et la liste des indices moyens, max. et de la somme des indices de chaque individu est disponible en **annexe 7**. Lorsque l'on exclut les juvéniles du jeu

de données ($n_{\text{adultes_subadultes}} = 19$ individus), le SRI moyen des femelles est égal à 0,21 (s.d. = 0,07) et celui des mâles est égal à 0,23 (s.d. = 0,04). Les dyades F-F ont un SRI moyen de 0,21 (s.d. = 0,07), les dyades M-F un SRI moyen de 0,21 (s.d. = 0,05) et les dyades M-M un SRI moyen de 0,26 (s.d. = 0,07). Le test de Mantel conserve l'hypothèse nulle selon laquelle il n'existe pas de différence significative entre les valeurs moyennes des SRI intra- et intersexes ($r = 0,06$; $P > 0,05$). L'indice moyen des dauphins résidents (cf. § **Paramètres démographiques**. Fidélité des dauphins à la zone de Tiputa) est un peu plus élevé (étendue = 0,28-0,31) que celui des autres membres de la communauté (étendue = 0,13-0,27). Ceci peut être en partie dû au fait que ces individus ont été particulièrement bien échantillonnés étant donné leur présence quasi-quotidienne sur la zone d'étude.

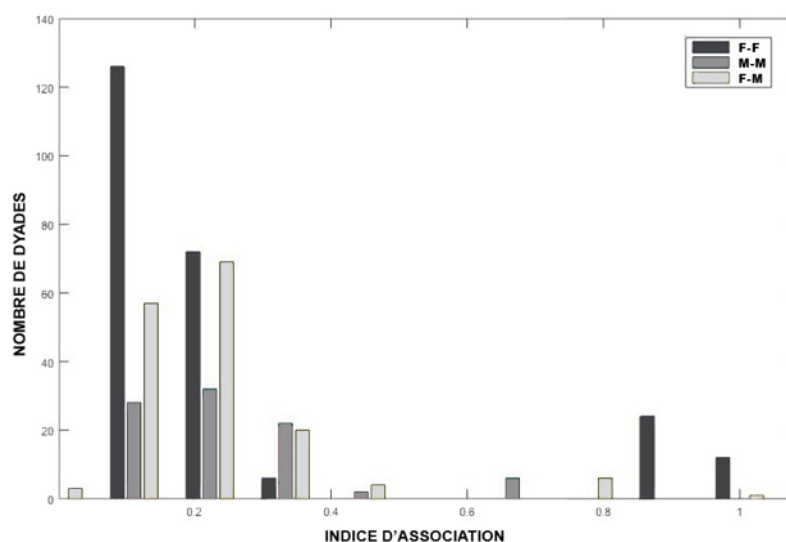


Fig. III.25. DISTRIBUTION DES INDICES (SRI) DE CHAQUE DYADE EN FONCTION DU SEXE DE SES MEMBRES (JEU COMPLET)

Les dyades femelle-femelle (F-F), mâle-mâle (M-M) et femelle-mâle (F-M) sont illustrées. L'axe des abscisses représente l'indice d'association et l'axe des ordonnées le nombre de dyades.

Test de permutation dyadique. 18 dyades ont un indice d'association statistiquement significatif au seuil $P < 0,05$. Elles sont repérées sur la matrice des SRI par un astérisque (cf. **annexe 6**). Sept sont des couples mère-petit, deux comprennent un juvénile (dont le SRI est dépendant de celui de sa mère) et sept autres dyades ne comprennent pas de petit non-sevré : parmi ces paires d'individus, la valeur la plus élevée concerne un duo de mâles subadultes (SRI = 0,70). Les autres valeurs concernent trois dyades F-F (étendue = 0,23-0,35) et trois dyades M-F (étendue = 0,17-0,43).

La valeur de S calculée sur ce jeu de données est égale à 1,128 (e.s. = 0,100) et correspond à une société hétérogène constituée de relations très fortes entre certains individus. r est égal à 0,982 (e.s. = 0,002), indiquant une excellente représentation sociale du jeu de données.

La communauté a été divisée en 4 classes par modularité. La valeur de Q est cependant faible (= 0,219), indiquant un classement incertain. Les valeurs des vecteurs propres de 7 individus, proches de 0, expliquent la difficulté à les assigner à une classe particulière. La matrice des SRI avec assignation des classes et des sexes a néanmoins été représentée par un diagramme en réseau avec arrangement en coordonnées principales (**figure III.26**.) afin de le comparer au diagramme issu du jeu de données « plongée ». On y remarque deux classes distinctes : la première comprend les dauphins résidents et la seconde des dauphins occasionnels. Les individus centraux sont, pour la plupart, des semi-résidents (cf. § **Paramètres démographiques**. Fidélité des dauphins à la zone de Tiputa). Le test de Mantel confirme cependant que les

indices d'associations sont plus élevés entre membres d'une même classe qu'entre dauphins de classes différentes ($r = 0,62$; $P < 0,000$). Le SRI moyen intra-classe est égal à 0,47 (s.d. = 0,22) tandis que le SRI moyen interclasses est égal à 0,16 (s.d. = 0,04).

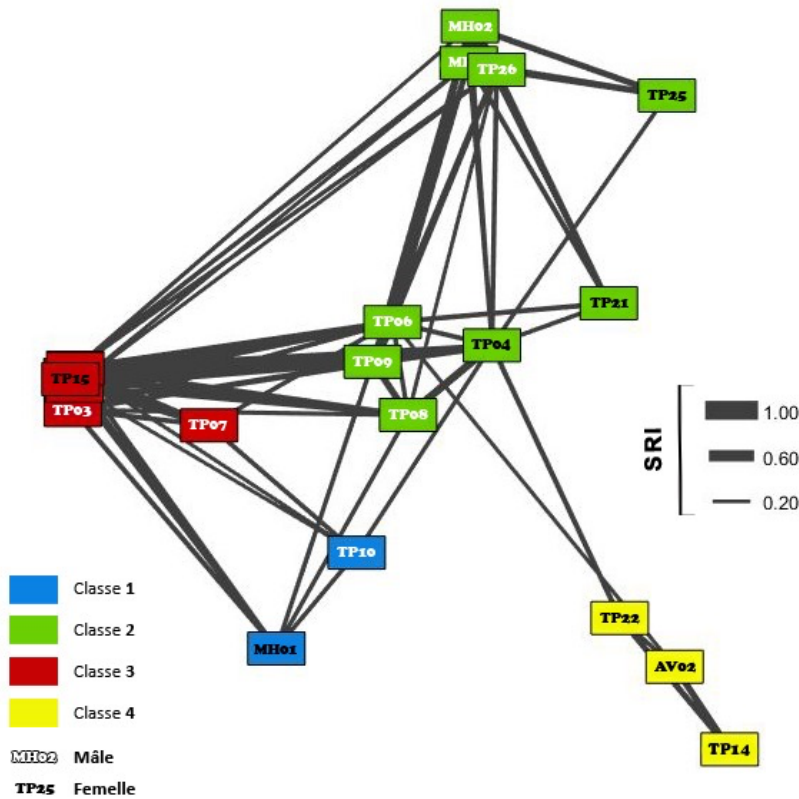


Fig. III.26. SOCIOGRAMME DE LA MATRICE DES SRI REPRÉSENTANT LE SEXE ET LA CLASSE ASSIGNÉE À CHAQUE INDIVIDU (JEU COMPLET)

Chaque classe est indiquée par une couleur. Les mâles sont représentés en blanc et les femelles en noir. La valeur du SRI est proportionnelle à l'épaisseur du lien entre individus. Les SRI inférieurs à 0,20 ne sont pas représentés. $Q = 0,219$, indiquant un classement incertain.

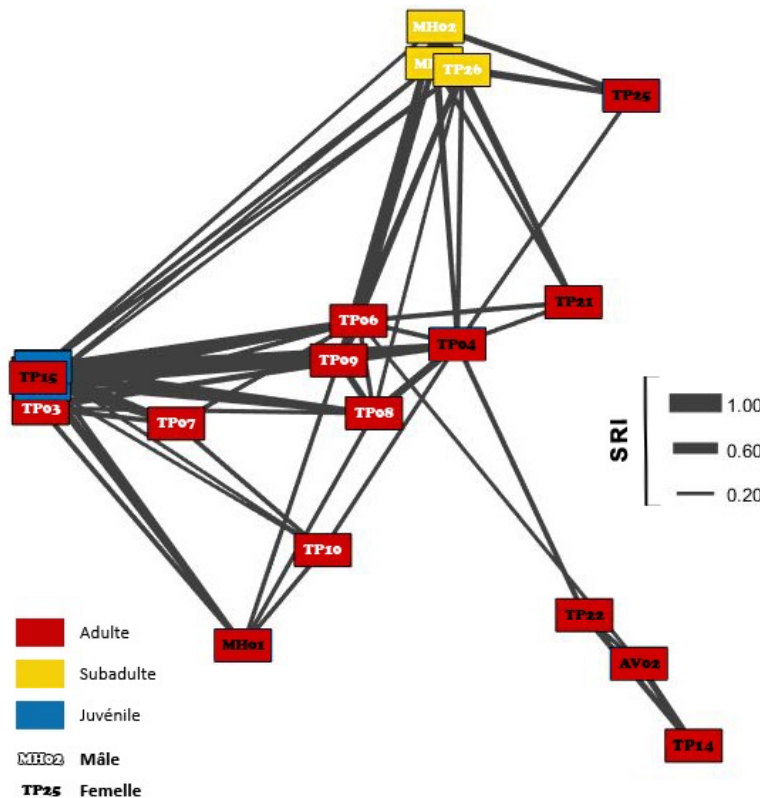


Fig. III.27. SOCIOGRAMME DE LA MATRICE DES SRI REPRÉSENTANT LE SEXE ET LA CLASSE D'ÂGE DE CHAQUE INDIVIDU (JEU COMPLET)

Chaque classe d'âge est indiquée par une couleur. Les mâles sont représentés en blanc et les femelles en noir. La valeur du SRI est proportionnelle à l'épaisseur du lien entre individus. Les SRI inférieurs à 0,20 ne sont pas représentés. $Q = 0,219$, indiquant un classement incertain.

Un autre diagramme met en évidence la classe d'âge et le sexe des individus (**figures III.27.**) ; ce dernier fait ressortir un trio relativement excentré de mâles subadultes proches. Des mesures statistiques (k_i , centralité, connexion indirecte, C , affinité) apportant des informations sur les propriétés de ces sociogrammes (caractéristiques de chaque individu au sein du réseau) ont été calculées et listées en **annexe 8**. On y remarque une fois encore que les valeurs des dauphins résidents sont plus élevées que celles des autres membres de la communauté.

Un dendrogramme a été construit (**figure III.28.A**). Son CCC est égal à 0,97, indiquant une bonne représentation du jeu de données. La modularité max. est cependant plus faible que la précédente, avec une valeur de 0,201 et une division en 8 classes (**figure III.28.B**). Dans ce cas également, le test de Mantel confirme que les indices d'associations sont plus élevés entre membres d'une même classe qu'entre dauphins de classes différentes ($r = 0,78$; $P < 0,000$). Le SRI moyen intra-classe est égal à 0,61 (s.d. = 0,21) tandis que le SRI moyen interclasses est égal à 0,17 (s.d. = 0,03).

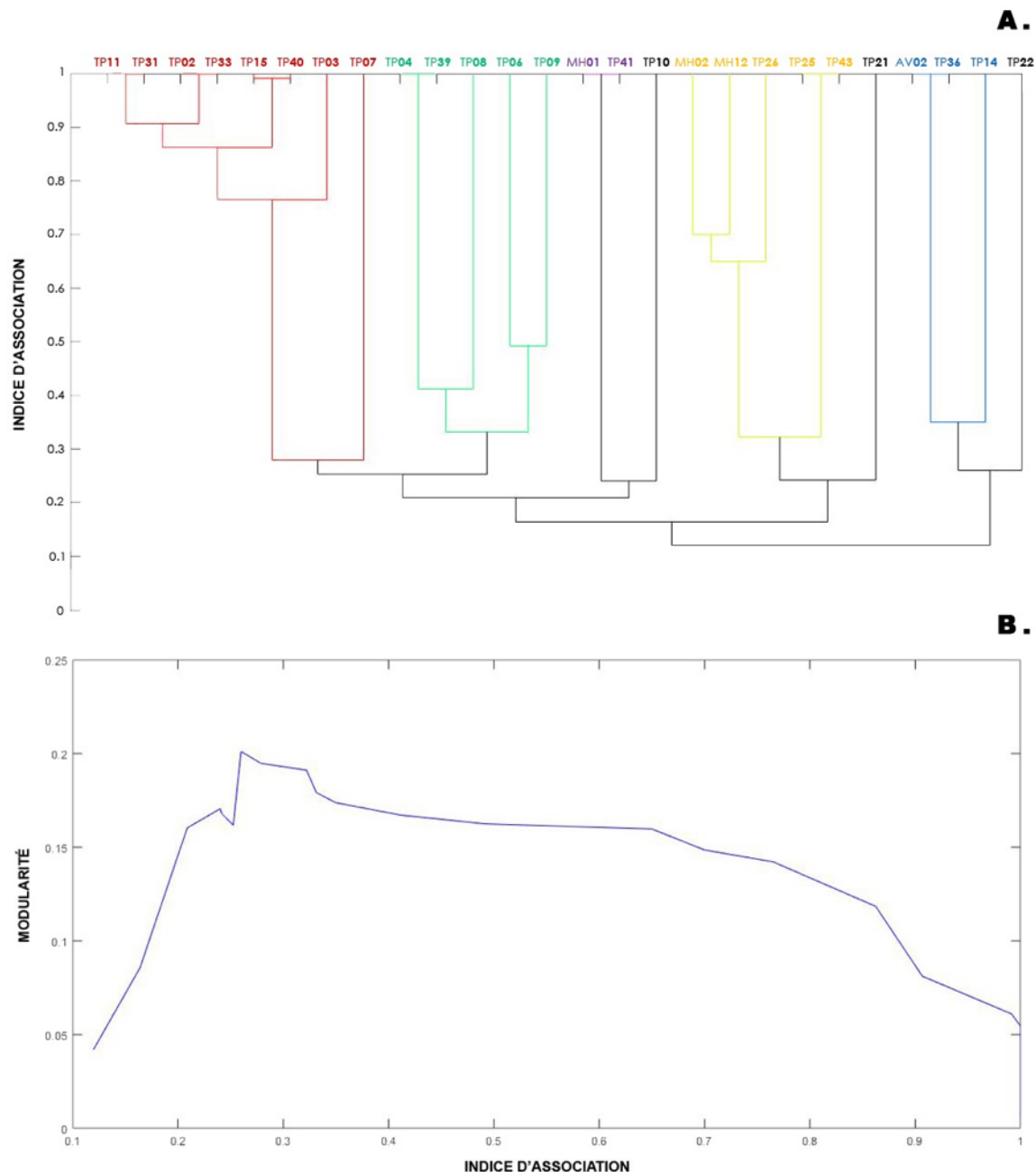


Fig. III.28. DENDROGRAMME DES ASSOCIATIONS ENTRE 26 INDIVIDUS APPARTENANT À LA COMMUNAUTÉ DE TIPUTA (JEU COMPLET) Représentation issue d'une classification ascendante hiérarchique effectuée avec la technique d'agglomération « average linkage » (A). Les individus sont représentés sur l'axe des abscisses et les indices d'associations (SRI) sur l'axe des ordonnées. CCC = 0,97, indiquant une bonne représentation du jeu de données. Chaque individu est assigné à une classe ; Q = 0,201, indiquant un classement incertain (B).

Le LAR est représenté en fonction des périodes d'échantillonnage sur la **figure III.29**. Le NAR et les barres d'erreur issues du *jackknife* ont été superposés au graphique. Dans notre cas, la représentation graphique suggère une société constituée de dissociations rapides à court-terme et d'associations privilégiées sur la période de temps considérée. Le LAR est constant et situé bien au-dessus du NAR, indiquant une fois de plus des associations non-aléatoires entre individus.

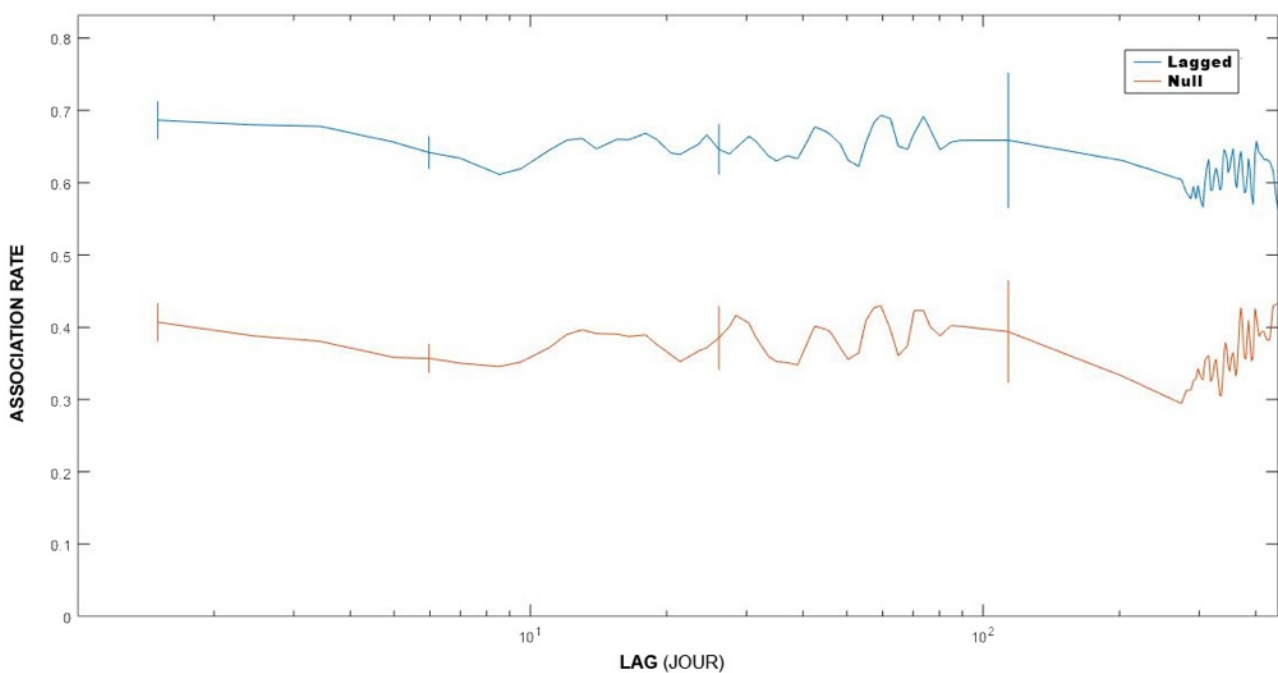


Fig. III.29. LAGGED ASSOCIATION RATE ET NULL ASSOCIATION RATE DE 26 INDIVIDUS APPARTENANT À LA COMMUNAUTÉ DE TIPUTA (JEU COMPLET) Les périodes d'échantillonnage (= 150) sont égales à une journée et représentées sur une échelle logarithmique (axe des abscisses). Le taux d'associations est représenté sur l'axe des ordonnées. Un « moving average » de 10 000 associations enregistrées a été choisi afin d'obtenir des courbes plus lisses. Les barres d'erreur issues d'un *jackknife* effectué sur des périodes de 30 jours sont intégrées aux courbes.

Analyses du jeu de données « plongée »

100 groupes et 26 individus différents observés en plongée entre le 20 avril 2015 et le 25 juillet 2016 ont été retenus pour les analyses, représentant 63 périodes d'échantillonnage journalières et une moyenne de 5,60 individus identifiés par période d'échantillonnage.

Test de permutation des associations au sein des périodes d'échantillonnage. Pour 20 000 permutations et 1 000 *flips* par permutation, les SRI moyens des jeux permutés ont bien une valeur proche (= 0,115) de celle du jeu réel (= 0,108). Le CV du SRI moyen est plus important dans le jeu de données réel (= 1,66) que dans

les jeux de données permutés (= 1,59). On rejette donc l'hypothèse nulle d'absence d'associations préférentielles entre périodes d'échantillonnage au seuil $P < 0,000$.

Test de grégarité. Dans le jeu de données réel, chaque individu possède en moyenne 1,49 associé. La moyenne calculée sur 20 000 jeux de données permutés est de 1,58. Dans 5 793 cas sur 20 000, la valeur de l'écart-type du SRI moyen du jeu de donnée permuté est cependant moins élevée que la valeur de l'écart-type du SRI moyen du jeu réel. Nos données ne nous permettent donc pas d'écarter l'hypothèse selon laquelle il existe une différence de grégarité en fonction des individus ($P > 0,05$). En conséquence, une correction liée à la grégarité a été apportée à la socio-matrice des SRI dans le cas des groupes observés en plongée.

La sociomatrice des SRIG (indices d'association incluant une correction liée à la différence de grégarité entre individus) et leurs erreurs standard sont disponibles en **annexe 9**. Les dyades dont l'indice d'association est au moins deux fois plus élevé que l'indice moyen (= 1,12 ; s.d. = 0,28) y sont représentées en gras et en couleur. Les SRIG ayant les valeurs les plus importantes sont, une fois encore, ceux de couples mère-petit (max. = 23,9). Par ailleurs, cinq dyades M-M, deux dyades M-F et quatre dyades F-F ont un indice relativement élevé (étendue = 4,18-9,54). Sur ce jeu de données, il est intéressant de noter le cas du mâle adulte semi-résident #TP07, qui n'entretient quasiment aucune relation avec les grands dauphins de la communauté excepté les résidents.

La distribution des indices de chaque dyade a été représentée par un diagramme en barres en fonction du sexe de ses membres (**figure III.30.**) et la liste des SRIG moyens, max. et de la somme des indices de chaque individu est visible en **annexe 10**. Les SRIG des grands dauphins résidents sont, cette fois-ci, moins élevés que ceux des autres membres de la communauté. En comparant ces données avec la liste des SRI du même jeu, on remarque que ceci est lié à la correction du *gregariousness*. Le SRIG moyen en fonction du sexe n'a pas été calculé étant donné la taille relativement réduite de l'échantillon impliquant des écarts-types élevés.

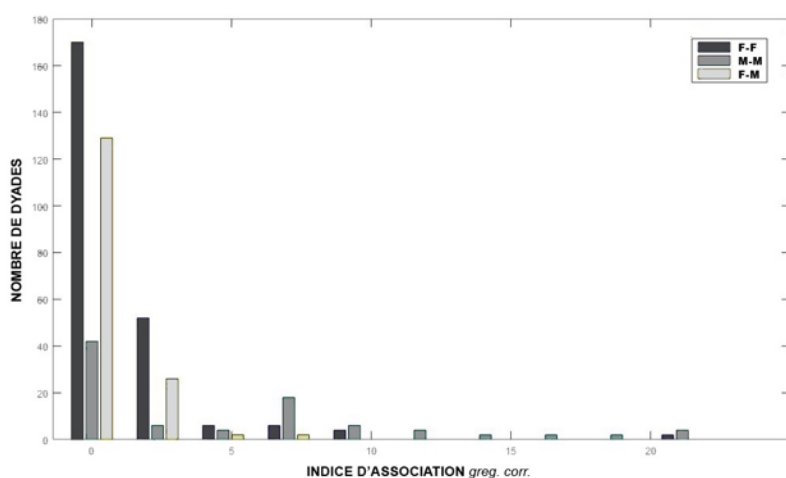


Fig. III.30. DISTRIBUTION DES INDICES (SRI *greg. corr.*) DE CHAQUE DYADE EN FONCTION DU SEXE DE SES MEMBRES (JEU « PLONGÉE »)

Les dyades femelle-femelle (F-F), mâle-mâle (M-M) et femelle-mâle (F-M) sont illustrées. L'axe des abscisses représente l'indice d'association et l'axe des ordonnées le nombre de dyades.

Test de permutation dyadique. 12 dyades, repérées sur la matrice des SRIG par un astérisque (cf. **annexe 9.**), ont un indice d'association statistiquement significatif au seuil $P < 0,05$. Cinq sont des couples mère-petit, deux comprennent un juvénile et cinq autres ne comprennent aucun petit non-sevré : parmi ces paires

d'individus, nous trouvons un duo de mâles subadultes (SRIG = 6,05), un duo de mâles « jeunes adultes » (SRIG = 5,26) et trois dyades F-F dont le SRIG se situe entre 6,40 et 9,54.

La valeur de S est égale à 1,993 (e.s. = 0,162) et correspond à une société très hétérogène. r est égal à 0,959 (e.s. = 0,007), indiquant une excellente représentation sociale de ce jeu de données.

La communauté a été divisée en 5 classes par modularité. $Q = 0,485$, indiquant un classement fiable. La matrice des SRIG avec assignation des classes et des sexes été représentée par un diagramme en réseau avec arrangement en coordonnées principales (**figure III.31.**). On y remarque trois classes périphériques et deux classes centrales. Le test de Mantel confirme que les indices d'associations sont plus élevés entre membres d'une même classe qu'entre dauphins de classes différentes ($r = 0,58$; $P < 0,000$). Le SRIG moyen intra-classe est égal à 4,64 (s.d. = 3,17) tandis que le SRI moyen interclasses est égal à 0,48 (s.d. = 0,28).

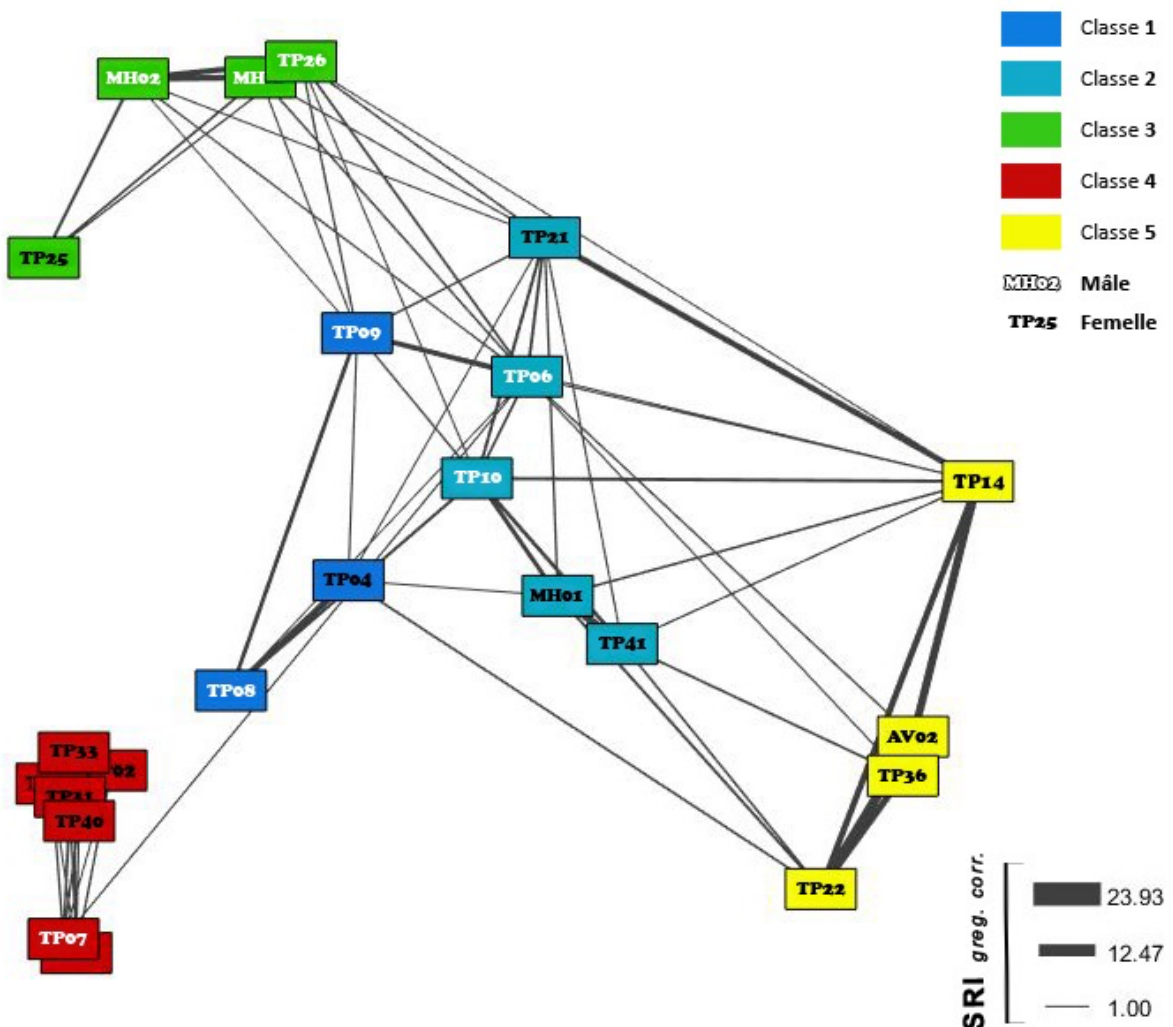


Fig. III.31. SOCIOGRAMME DE LA MATRICE DES SRIG *greg. corr.* REPRÉSENTANT LE SEXE ET LA CLASSE ASSIGNÉE À CHAQUE INDIVIDU (JEU « PLONGÉE ») Chaque classe est indiquée par une couleur. Les mâles sont représentés en blanc et les femelles en noir. La valeur du SRIG est proportionnelle à l'épaisseur du lien entre individus. Les SRIG inférieurs à 1,00 ne sont pas représentés. $Q = 0,485$, indiquant un classement fiable.

Un autre diagramme met en évidence la classe d'âge et le sexe des individus (**figures III.32.**) ; le trio relativement excentré de mâles subadultes proches y ressort une fois encore. Les valeurs statistiques apportant des informations sur les propriétés de ces sociogrammes sont plus élevées pour les dauphins résidents que pour les autres membres de la communauté (*cf. annexe 11*).

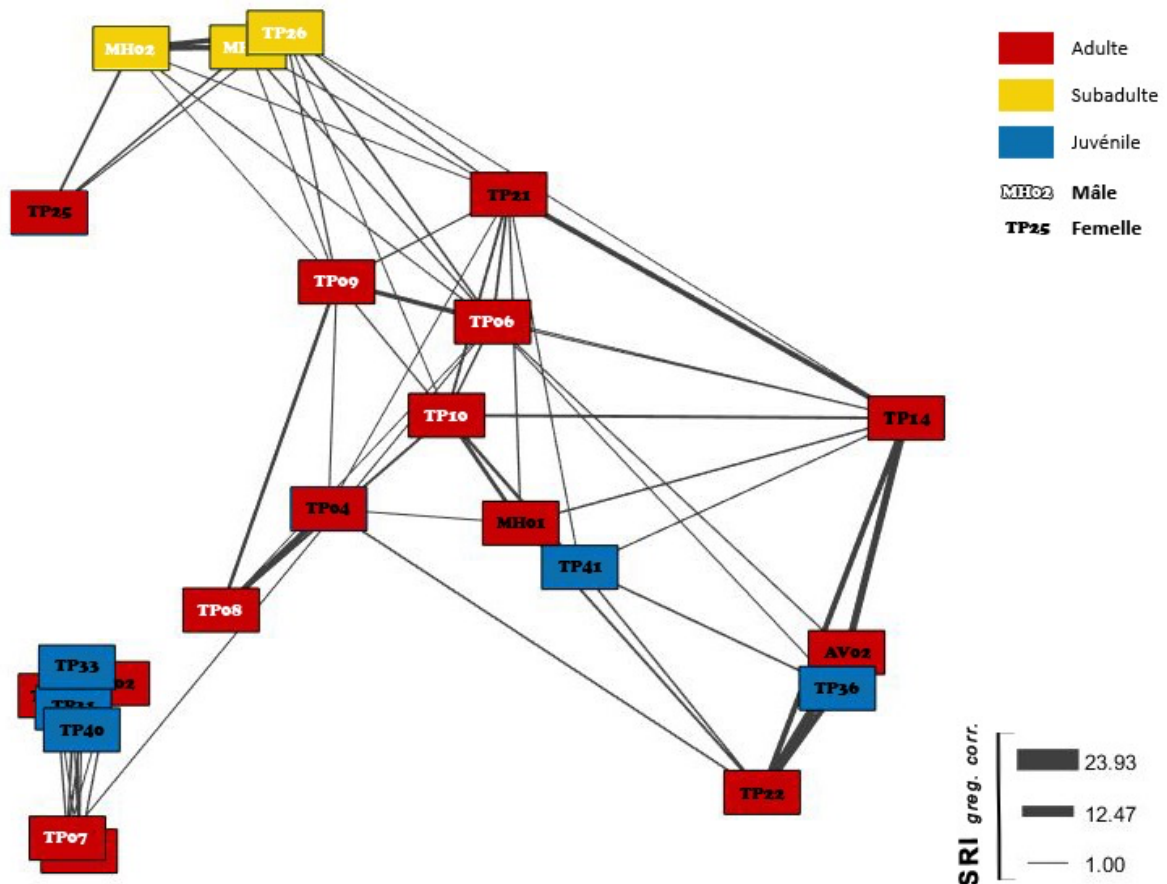


Fig. III.32. SOCIOGRAMME DE LA MATRICE DES SRI *greg. corr.* REPRÉSENTANT LE SEXE ET LA CLASSE D'ÂGE DE CHAQUE INDIVIDU (JEU « PLONGÉE ») Chaque classe d'âge est indiquée par une couleur. Les mâles sont représentés en blanc et les femelles en noir. La valeur du SRIG est proportionnelle à l'épaisseur du lien entre individus. Les SRIG inférieurs à 1,00 ne sont pas représentés. $Q = 0,485$, indiquant un classement fiable.

Un dendrogramme a été construit (**figure III.33.A**). Son CCC est égal à 0,95, indiquant une bonne représentation du jeu de données. La modularité max. a une valeur de 0,489, légèrement supérieure à la précédente, indiquant une division fiable en 5 classes (**figure III.33.B**). Ces classes sont quasi-similaires à celles proposées par la méthode ci-dessus excepté pour un individu (mâle adulte), assigné à une classe différente. Dans ce cas également, le test de Mantel confirme que les indices d'associations sont plus élevés entre membres d'une même classe qu'entre dauphins de classes différentes ($r = 0,57$; $P < 0,000$). Le SRIG moyen intra-classe est égal à 4,78 (s.d. = 3,33) tandis que le SRIG moyen interclasses est égal à 0,47 (s.d. = 0,26).

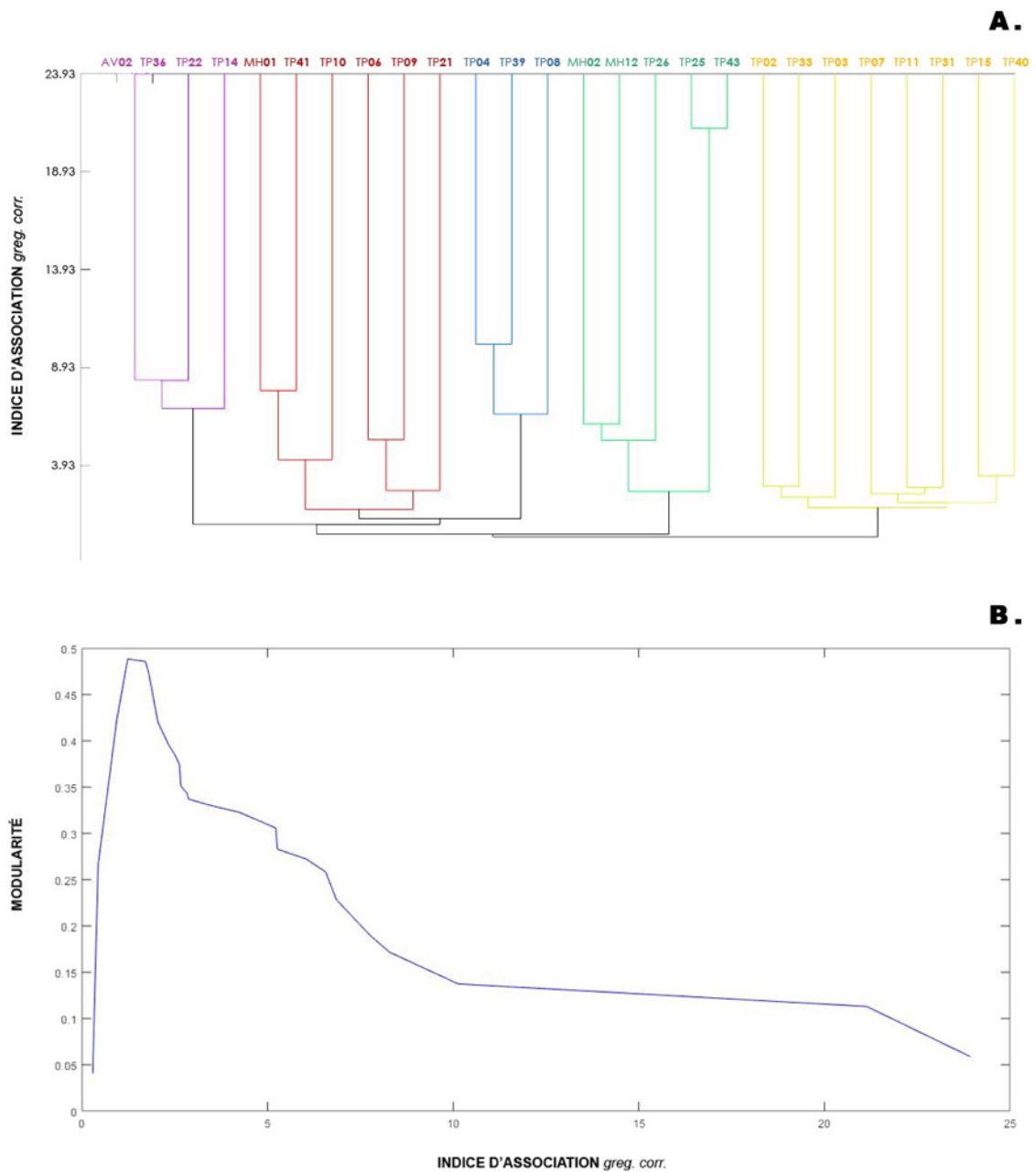


Fig. III.33. DENDROGRAMME DES ASSOCIATIONS ENTRE 26 INDIVIDUS APPARTENANT À LA COMMUNAUTÉ DE TIPUTA (JEU « PLONGÉE ») Représentation issue d'une classification ascendante hiérarchique effectuée avec la technique d'agglomération « average linkage » (A). Les individus sont représentés sur l'axe des abscisses et les indices d'associations (SRI greg. corr.) sur l'axe des ordonnées. CCC = 0,95, indiquant une bonne représentation du jeu de données. Chaque individu est assigné à une classe ; Q = 0,489, indiquant un classement fiable (B).

Le LAR est représenté en fonction des périodes d'échantillonnage sur la **figure III.34**. Le NAR et les barres d'erreur issues du *jackknife* ont été superposés au graphique. Dans ce cas également, la représentation graphique indique une société constituée de dissociations rapides à court-terme et d'associations privilégiées sur la période de temps considérée. Le LAR est constant et situé au-dessus du NAR, indiquant une fois de plus des associations non-aléatoires entre individus. Le LAR des individus résidents, plus élevé que celui de la communauté, a également été représenté (**figure III.35.**) et superposé au NAR. L'écart observé entre le LAR et le NAR y est plus important que dans le cas de la communauté.

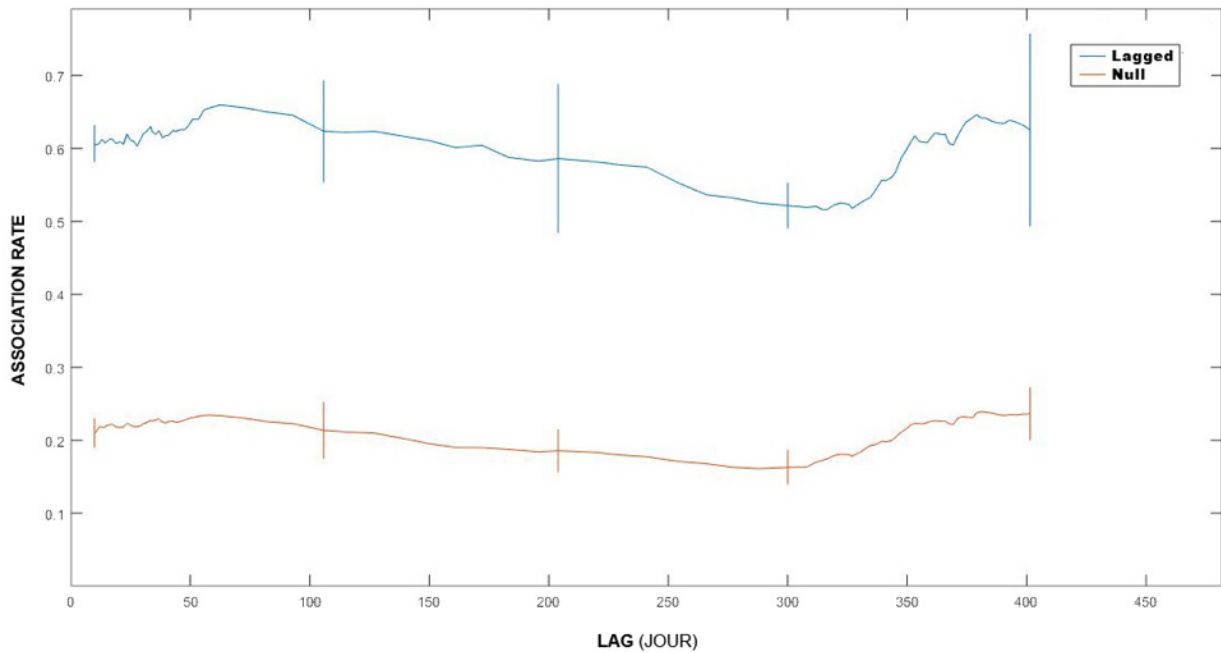


Fig. III.34. LAGGED ASSOCIATION RATE ET NULL ASSOCIATION RATE DE 26 INDIVIDUS APPARTENANT À LA COMMUNAUTÉ DE TIPUTA (JEU « PLONGÉE ») Les périodes d'échantillonnage ($n = 63$) sont égales à une journée et représentées sur l'axe des abscisses. Le taux d'associations est représenté sur l'axe des ordonnées. Un « moving average » de 4 000 associations enregistrées a été choisi afin d'obtenir des courbes plus lisses. Les barres d'erreur issues d'un jackknife effectué sur des périodes de 30 jours sont intégrées aux courbes.

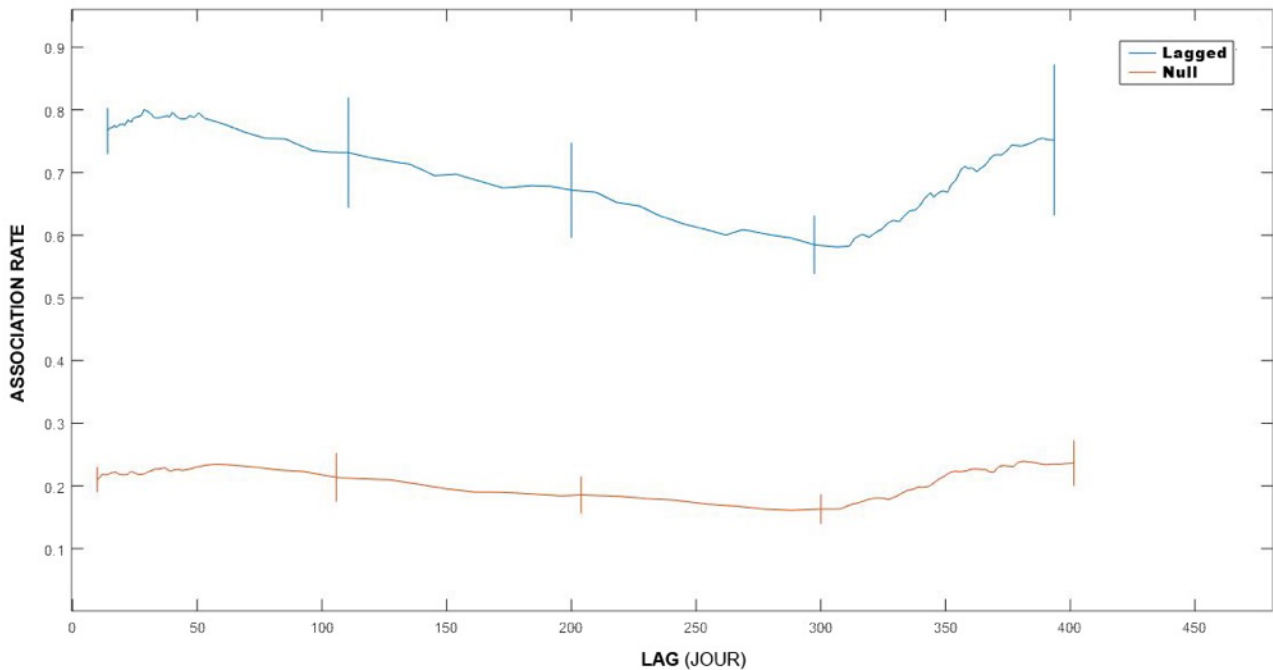


Fig. III.35. LAGGED ASSOCIATION RATE ET NULL ASSOCIATION RATE DE 8 INDIVIDUS ASSIGNÉS À LA CLASSE 4 (JEU « PLONGÉE ») Sept des huit dauphins assignés à cette classe sont résidents sur la zone de Tiputa. Les périodes d'échantillonnage ($n = 63$) sont égales à une journée et représentées sur l'axe des abscisses. Le taux d'associations est représenté sur l'axe des ordonnées. Un « moving average » de 4 000 associations enregistrées a été choisi afin d'obtenir des courbes plus lisses. Les barres d'erreur issues d'un jackknife effectué sur des périodes de 30 jours sont intégrées aux courbes.

Comparaison des résultats

Le jeu de données complet comporte 2,9 fois plus de groupes et 2,4 fois plus de périodes d'échantillonnage que le jeu de données « plongée ». Il implique en outre une définition du terme « groupe » (donc des associations) moins restrictive dans le cas des observations effectuées à terre et en surface. Les mêmes individus (n=26) ont néanmoins été conservés dans les deux jeux de données, permettant une comparaison des résultats observés.

Dans les deux cas, le test de permutation des associations au sein des périodes d'échantillonnage indique des associations non-aléatoires entre dauphins. Cependant, lorsque l'on compare les sociomatrices des deux jeux de données, on constate la présence d'indices nuls dans la matrice du jeu « plongée », contrairement à celle du jeu complet. Cela est certainement lié à la définition plus restrictive du « groupe » observé en plongée. Il est cependant intéressant d'envisager le fait que la passe de Tiputa puisse être une zone de socialisation privilégiée pour les grands dauphins, entraînant une mixité plus importante entre individus.

Quel que soit le jeu de données considéré, les indices les plus élevés sont ceux de couples mère-petit. Parmi les dyades ne comprenant pas de juvénile, certaines ont toutefois un indice deux fois plus élevé que l'indice moyen au sein des deux matrices : quatre dyades M-M (un trio de mâles subadultes et un duo de mâles adultes semi-résidents) et une dyade M-F (adultes résidents). Trois dyades F-F (adultes) et une dyade M-M (subadultes) ont un indice d'association statistiquement significatif dans les deux jeux de données. Par ailleurs, cette dyade M-M est la seule à avoir des indices à la fois élevés et significatifs dans les jeux « complet » et « plongée ».

S a une valeur 1,8 fois plus élevée dans le cas des observations effectuées en plongée que dans celui du jeu complet, indiquant la présence d'une société plus hétérogène dans le jeu « plongée ». r a néanmoins une valeur légèrement plus élevée dans le cas du jeu complet, indiquant une meilleure représentation sociale de ce dernier.

Tandis que Q indique un classement incertain dans le cas du jeu de données complet, la communauté « plongée » a été divisée en 5 classes de manière fiable. Les sociogrammes (**figures III.26., III.27., III.32. et III.33.**) montrent que les dauphins résidents, occasionnels et le trio de mâles subadultes semi-résidents forment trois entités périphériques contribuant probablement à la composante hétérogène de cette société. Les adultes semi-résidents, centraux, ont une distribution plus homogène. En outre, la position et les classes auxquelles ces individus ont été assignés diffèrent davantage en fonction du jeu de données.

Notons toutefois le cas d'une femelle grand dauphin primipare accompagnée d'un jeune péponocéphale adopté : dans les deux jeux de données, ce couple est excentré et associé plus étroitement au trio de mâles subadultes qu'aux autres dauphins de la communauté. Le mâle adulte semi-résident #TP07 maintient également un profil original dans les deux cas puisqu'il a été assigné à la classe des résidents. Dans les deux jeux de données, les mesures statistiques apportant des informations sur les propriétés des sociogrammes sont plus élevées pour les dauphins résidents que pour les autres membres de la

communauté, indiquant que ces individus (et / ou la zone sur laquelle ils vivent) jouent probablement un rôle important dans la cohésion de la communauté.

Un CCC élevé indique, dans les deux cas, une bonne représentation du dendrogramme. On trouve, dans les deux jeux de données, une classe comprenant les résidents et le semi-résident #TP07 et une classe comprenant le trio de mâles subadultes et le couple mère-péponocéphale. Le classement diffère par contre dans le cas des dauphins semi-résidents et des occasionnels.

Cependant, étant donné que la classification n'est fiable que dans le cas du jeu de données « plongée », nous retiendrons les cinq classes définies dans le dendrogramme **III.33.A**. Chacune compte de 3 à 8 individus, dont au moins un petit non-sevré et des adultes ou subadultes des deux sexes (excepté la classe des femelles occasionnelles). Dans chaque cas de division par modularité, l'hypothèse nulle selon laquelle il n'existe pas de différence significative entre les indices intra- et interclasses a été rejetée.

Dans le cas des deux jeux de données, le LAR indique une société constituée de dissociations rapides à court-terme et d'associations privilégiées sur la période de temps considérée. L'écart entre le LAR et le NAR est cependant plus important et la courbe moins brisée dans le cas du jeu « plongée ». Les différences observées entre ces deux représentations sont peut-être liées à l'observation plus fréquente de dauphins résidents en plongée (**figures III.35 et III.36**).

CHAPITRE IV . DISCUSSION

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.

CHAPITRE V . CONCLUSION

La zone de Tiputa possède de nombreux atouts permettant un suivi à long-terme du grand dauphin et de l'évolution de ses interactions avec les activités touristiques en milieu insulaire océanique. Bien que les grands dauphins de la zone de Tiputa partagent de nombreux traits de vie avec d'autres populations côtières et résidentes étudiées en milieu tropical, leurs relations sociales semblent être à mi-chemin entre celles observées chez ces communautés et celles décrites chez les grands dauphins du sud de la Nouvelle-Zélande et les dauphins à long bec de l'atoll de Midway (Hawaii), caractérisés par l'absence de ségrégation entre les sexes et une bonne stabilité des associations sur le long-terme. Ces points communs sont peut-être dus à des contraintes écologiques propres au site de Tiputa et à l'isolement relatif de cette petite communauté.

Nous espérons que ce travail constituera le fondement d'une aventure scientifique destinée à mieux connaître et protéger une espèce marine emblématique, plus-value touristique mais aussi et surtout élément à part entière d'un écosystème aujourd'hui vulnérable.

Perspectives

Cette étude a révélé un certain nombre de besoins et ouvre la possibilité d'améliorer notre compréhension :

1. Des intérêts écologiques motivant la sédentarisation de *Tursiops truncatus* sur un écosystème corallien dominé par une passe.
2. Du statut de cette petite communauté à l'échelle d'une population.
3. Du degré d'isolement géographique existant au sein et entre les archipels polynésiens.
4. Des caractéristiques sociales de la communauté, du point de vue écologique, éthologique et génétique.
5. Du comportement et des capacités cognitives de l'espèce en milieu naturel.
6. Des interactions sous-marines existant entre le grand dauphin et la faune locale.
7. De l'impact et de l'évolution potentielle d'un tourisme dépendant de la présence des dauphins.

RÉFÉRENCES

- Acevedo-Gutiérrez A.** 1997. Group feeding in bottlenose dolphins at Isla del Coco, Costa Rica: interactions with prey and other hunters. Ph.D. dissertation, Texas A&M University, College Station : 184 pp.
- Acevedo-Gutiérrez A.** 1999. Aerial behavior is not a social facilitator in bottlenose dolphins hunting in small groups. *Journal of Mammalogy* 80 : 768–776.
- Acevedo A. & Würsig B.** 1991. Preliminary observations on bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, at Isla del Coco, Costa Rica. *Aquatic Mammals* 17.3 : 148–151.
- Albert C.** 2005. Étude de la population des grands dauphins (*Tursiops truncatus*) en Corse. Thèse de doctorat, École vétérinaire de Lyon : 118 pp.
- Altmann J.** 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49 : 227-267.
- Analyse Éco-Régionale (AER) marine de Polynésie française.** 2010. Synthèses des connaissances Écosystèmes et Patrimoine Naturel, Composante I, Projet IAI : 68 pp.
- Augusto J.F., Rachinas-Lopes P. & dos Santos M.E.** 2011. Social structure of the declining resident community of the common bottlenose dolphins in the Sado Estuary, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92 : 1773-1782.
- Bacchet P., Zysman T. & Lefèvre Y.** 2006. Guide des poissons de Tahiti et ses îles. Éditions Au vent des îles. 614 pp.
- Baird R.W.** 2016. The lives of Hawai'i's dolphins and whales: natural history and conservation. University of Hawai'i Press. 342 pp.
- Baird R.W., Gorgone A.M., Ligon A.D. & Hooker S.K.** 2001. Mark-recapture abundance estimate of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) around Maui and Lana'i, Hawaii, during the winter of 2000/2001. Rapport #40JGNF0-00262, Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service : 14 pp.
- Baird R.W., Gorgone A.M. & Webster D.L.** 2002. An examination of movements of bottlenose dolphins between islands in the Hawaiian Island Chain. Rapport #40JGNF110270, Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service : 11 pp.
- Baird R.W., Gorgone A.M., McSweeney D.J., Ligon A.D., Deakos M.H., Webster D.L., Schorr G.S., Martien K.K., Salden D.R. & Mahaffy S.D.** 2009. Population structure of island-associated dolphins: evidence from photo-identification of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the main Hawaiian Islands. *Marine Mammal Science* 25.2 : 251-274.
- Ballance L.T.** 1990. Residence patterns, group organization, and surfacing associations of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 267-283.

- Baracho C., Cipolotti S., Marcovaldi E., Apolinário M. & Silva M.B.** 2007. The occurrence of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the biological reserve of Atol das Rocas in north-eastern Brazil. *Marine Biodiversity Journal* 1 : e75. <http://dx.doi.org/10.1017/S1755267207007920>
- Baril D., Beaubrun P., Bonsignori B., David L., Dhermain F., Roussel E., Ripoll T. & Trucchi R.** 2000. Évaluation des populations estivales de grands dauphins, *Tursiops truncatus*, le long des côtes françaises et italiennes. Cap Ligure, EPHE, WWF, GECEM.
- Barlow J.** 2006. Cetacean abundance in Hawaiian waters estimated from a summer/fall survey in 2002. *Marine Mammal Science* 22 : 446–464.
- Bearzi G., Notarbartolo di Sciara G. & Politi E.** 1997. Social ecology of bottlenose dolphins in the Kvarnerić (Northern Adriatic Sea). *Marine Mammal Science* 13 : 650-668.
- Bejder L., Fletcher D. & Bräger S.** 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* 56 : 719-725.
- Bejder L. & Samuels A.** 2003. Evaluating the effects of nature-based tourism on cetaceans. In *Marine Mammals: Fisheries, Tourism and Management Issues* (N. Gales, M. Hindell & R. Kirkwood R. eds.). CSIRO Publishing: Collingwood, Australia : pp. 229-256.
- Bel'kovich V.M., Ivanova E.E., Yefremenkova O.V., Kozarovitsky L.B. & Kharitonov S.P.** 1991. Searching and hunting behavior in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Black Sea. In *Dolphin Societies* (K. Pryor & K.S. Norris eds.). University of California Press, Berkeley & Los Angeles, CA : pp. 38-67.
- Blasi M.F. & Boitani L.** 2014. Complex social structure of an endangered population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Aeolian Archipelago (Italy). *PLOS ONE*, DOI:10.1371/journal.pone.0114849
- Bradford A.L., Forney K.A., Oleson E.M. & Barlow J.** 2017. Abundance estimates of cetaceans from a line-transect survey within the U.S. Hawaiian Islands Exclusive Economic Zone. *Fishery Bulletin* 115 : 129–142.
- Bräger S., Würsig B., Acevedo A. & Henningsen T.** 1994. Association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Galveston Bay, Texas. *Journal of Mammalogy* 75 : 431-437.
- Brasseur I., Gruselle M-Ch., Gannier A., Bordet C. & Rohde P.** 2002. New results on a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) community at Rangiroa Island (French Polynesia). Rapport d'exécution : 5 pp.
- Campbell G.S., Bilgre B.A. & Defran R.H.** 2002. Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Turneffe Atoll, Belize: occurrence, site fidelity, group size, and abundance. *Aquatic Mammals* 28.2 : 170-180.
- Carnabuci M., Schiavon G., Bellingeri M., Fossa F., Paoli C., Vassallo P. & Gnone G.** 2016. Connectivity in the network macrostructure of *Tursiops truncatus* in the Pelagos Sanctuary (NW Mediterranean Sea): does landscape matter? *Population Ecology*, DOI:10.1007/s10144-016-0540-7
- Carzon P., Dhermain F. & Louis M.** 2016. *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In *Atlas des mammifères sauvages de France, volume 1 : mammifères marins* (A. Savouré-Soubelet, S. Aulagnier, P. Haffner, F.

Moutou, O. Van Canneyt, J.-B. Charrassin & V. Ridoux coords.). Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, IRD, Marseille (Patrimoines Naturels, 74) : pp. 294-297.

Clua E. 2016. Mission internationale sur l'atoll de Clipperton (île de La Passion, France) et les îles Revillagigedo (Mexique) du 28 janvier au 11 février 2016. Rapport de mission. CRioBE USR3278 CnRS-EPHE-UPVd. RA231 : 62 pp.

Clutton-Brock T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 236 : 339-372.

Cockroft V.G., Cliff G. & Ross G.J.B. 1989. Shark predation on Indian Ocean bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* off Natal, South Africa. *South African Journal of Zoology* 24 : 305-310.

Colombey M., Dhermain F. & Tatin D. 2008. Contribution à l'étude des grands dauphins, *Tursiops truncatus*, sur les côtes provençales (secteur des îles d'Hyères). Rapport du GECEM : 33 pp.

Connor R.C., Mann J., Tyack P.L. & Whitehead H. 1998. Social evolution in toothed whales. *TREE* 13 : 228-232.

Connor R.C., Wells R.S., Mann J. & Read A.J. 2000. The bottlenose dolphin: Social relationships within a fission–fusion society. In *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*, (J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack & H. Whitehead eds.). The University of Chicago Press, Chicago & London : pp. 91-126.

Connor R.C., Smolker R. & Bejder L. 2006. Synchrony, social behaviour and alliance affiliation in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*. *Animal Behaviour* 72 : 1371-1378.

Connor R.C., Watson-Capps J.J., Sherwin W.B. & Krützen M. 2010. A new level of complexity in the male alliance networks of Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Biology Letters*, DOI:10.1098/rsbl.2010.0852

Connor R.C. & Krützen M. 2015. Male dolphin alliances in Shark Bay: changing perspectives in a 30-year study. *Animal Behaviour*, DOI:<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.019>

Constantine R. 2002. The behavioral ecology of the bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of Northeastern New Zealand: a population exposed to tourism. Ph.D. Thesis, University of Auckland, New Zealand : 233 pp.

Corkeron P.J., Morris R.J. & Bryden M.M. 1987. Interactions between bottlenose dolphins and sharks in Moreton Bay, Queensland. *Aquatic Mammals* 13 : 109-113.

Croft D.P., James R. & Krause J. 2008. Exploring animal social networks. Princeton University Press. 192 pp.

Cunningham-Smith P., Colbert D.E., Wells R.S. & Speakman T. 2006. Evaluation of human interactions with a provisioned wild bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) near Sarasota Bay, Florida, and efforts to curtail the interactions. *Aquatic Mammals* 32.3 : 346-356.

- Defran R.H. & Weller D.W.** 1999. Occurrence, distribution, site fidelity and school size of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off San Diego, California. *Marine Mammal Science* 15.2 : 366-380.
- Defran R.H., Weller D.W., Kelly D.L. & Espinosa M.A.** 1999. Range characteristics of Pacific coast bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southern California Bight. *Marine Mammal Science* 15 : 381–393.
- Dinis A., Alves F., Nicolau C., Ribeiro C., Kaufmann M., Cañadas A. & Freitas L.** 2016. Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* group dynamics, site fidelity, residence and movement patterns in the Madeira Archipelago (North-East Atlantic). *African Journal of Marine Science* 38.2 : 1-10.
- dos Santos M.E. & Lacerda M.** 1987. Preliminary observations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Sado estuary (Portugal). *Aquatic Mammals* 13.2 : 65-80.
- Duffield D.A. & Wells R.S.** 1986. Population structure of bottlenose dolphins: genetic studies of bottlenose dolphins along the central west coast of Florida. Rapport #45-WCNF-5-00366, National Marine Fisheries Service, Southeast Fisheries Center : 16 pp.
- Duffield D.A. & Wells R. S.** 1991. The combined application of chromosome, protein and molecular data for the investigation of social unit structure and dynamics in *Tursiops truncatus*. *Reports of the International Whaling Commission*, Special Issue 13 : 155–169.
- Duffield D. A., Wells R. S., Scott M. D., Chamberlin-Lea J. & Sheehy R.R.** 1991. Paternity in a free-ranging bottlenose dolphin society. *Ninth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*. December 5–9, 1991. Chicago, U.S.A. : 19.
- Eierman L.E. & Connor R.C.** 2014. Foraging behavior, prey distribution, and microhabitat use by bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in a tropical atoll. *Marine Ecology Progress Series* 503 : 279-288.
- Eisfeld S.M.** 2003. The social affiliation and group composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the outer southern Moray Firth, NE Scotland. M.Sc. Thesis, University of Wales, Bangor : 92 pp.
- Félix F.** 1997. Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf de Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Mammals* 23.1 : 1-16.
- Ferrey M., Collet A & Guinet C.** 1993. Statut et comportement social du grand dauphin *Tursiops truncatus*, Montagu 1821, dans le bassin d'Arcachon. *Revue Écologie, Terre & Vie* 48 : 257-278.
- Ford J.K.B.** 1989. Acoustic behaviour of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 67.3 : 727-745.
- Fruet P.F., Genoves R.C., Möller L.M., Botta S. & Secchi E.R.** 2015. Using mark-recapture and stranding data to estimate reproductive traits in female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology*, DOI:10.1007/s00227-015-2613-0
- Gannier A.** 1999. Détermination du peuplement de cétacés des îles Marquises (Polynésie française). Rapport d'exécution : 46 pp.

- Gannier A.** 2002. Cetaceans of the Marquesas Islands (French Polynesia): distribution and relative abundance as obtained from a small boat dedicated survey. *Aquatic Mammals* 28.2 : 198-210.
- Gannier A.** 2009. Comparison of odontocete populations of the Marquesas and Society Islands (French Polynesia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89.5 : 931-941.
- García-Vital M., Morteo E., Martínez-Serrano I., Delgado-Estrella A. & Bazúa-Durán C.** 2015. Inter-individual association levels correlate to behavioral diversity in coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Southwestern Gulf of Mexico. *Therya* 6.2 : 337-350.
- Garrigue C. & Poupon M.** 2013. Mammifères marins de Nouvelle-Calédonie. Éditions Opération-Cétacés. 127 pp.
- Gibson Q.A.** 2006. Non-lethal shark attack on a bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) calf. *Marine Mammal Science* 22.1 : 190-197.
- Giraldeau L.-A. & Dubois F.** 2009. Le comportement animal. Éditions DUNOD : 260 pp.
- Gladilina E., Shpak O., Serbin V., Kryukova A., Glazov D. & Gol'din P.** 2016. Individual movements between local coastal populations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Northern and Eastern Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* : doi:10.1017/S0025315416001296
- Godde S., Humbert L., Côté S.D., Réale D. & Whitehead H.** 2013. Correcting for the impact of gregariousness in social network analyses. *Animal Behaviour* 85 : 553-558.
- Gol'din P. & Gladilina E.** 2015. Small dolphins in a small sea: age, growth and life-history aspects of the Black Sea common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Aquatic Biology* 23 : 159-166.
- Gonzalvo J., Lauriano G., Hammond P.S., Viaud-Martinez K.A., Fossi M.C., Natoli A. & Marsili L.** 2016. The Gulf of Ambracia's Common Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*: a highly dense and yet threatened population. *Advances in Marine Biology*, <http://dx.doi.org/10.1016/bs.amb.2016.07.002>
- Gorgone A.M., Baird R.W. & Webster D.L.** 2003. Only 50 Kms apart, yet bottlenose dolphins do not move between islands in the main Hawaiian Island chain. Abstract submitted to the 15th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Greensboro, NC, December 2003.
- Gowans S., Würsig B. & Karczmarski L.** 2008. The social structure and strategies of delphinids: predictions based on an ecological framework. *Advances in Marine Biology* vol. 53, DOI:10.1016/S0065-2881(07)53003-8
- Grellier K., Hammond P.S., Wilson B., Sanders-Reed C.A. & Thompson P.M.** 2003. Use of photo-identification data to quantify mother-calf association patterns in bottlenose dolphins. *Canadian Journal of Zoology* 81 : 1421-1427.
- Gubbins C.** 2002. Use of home ranges by resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a South Carolina estuary. *Aquatic Mammals* 83 : 178-187.

- Hammond P.S., Mizroch S.A. & Donovan G.P** (eds.). 1990. Individual recognition of cetaceans: use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters. *Reports of the International Whaling Commission*, special issue 12 : 448 pp.
- Hammond P.S., Bearzi G., Bjorge A., Forney K.A., Karczmarski L., Kasuya T., Perrin W.F., Scott M.D., Wang J.Y. , Wells R.S. & Wilson B.** 2012. *Tursiops truncatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012 : e.T22563A17347397.
- Hansen L.J.** 1990. California coastal bottlenose dolphins. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 403-420.
- Hanson M.T. & Defran R.H.** 1993. The behavior and feeding ecology of the Pacific coast bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* 19.3 : 127-142.
- Harvey B.S., Dudzinski K.M. & Kuczaj S.A.** 2017. Associations and the role of affiliative, agonistic and socio-sexual behaviors among common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Behavioural Processes* 135 : 145-156.
- Heithaus M.R.** 2001. Shark attacks on bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in Shark Bay, Western Australia: attack rate, bite scar frequencies, and attack seasonality. *Marine Mammal Science* 17 : 526-593.
- Heithaus M.R. & Dill L.M.** 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83 : 480-491.
- Henderson S.D.** 2012. Habitat use, reproduction and survival: a comparative study of bottlenose dolphins in Doubtful Sound and Dusky Sound. M.Sc. Thesis, University of Otago, Dunedin, Nouvelle-Zélande : 182 pp.
- Henderson S.D., Dawson S.M., Currey J.C., Lusseau D. & Schneider K.** 2014. Reproduction, birth seasonality, and calf survival of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand. *Marine Mammal Science*, DOI:10.1111/mms.12109
- Hersh S.L., Odell D.K. & Asper E.D.** 1990. Bottlenose dolphin mortality patterns in the Indian/Banana River System of Florida. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 155-164.
- Hoelzel A.R., Potter C.W. & Best P.B.** 1998. Genetic differentiation between parametric 'nearshore' and 'offshore' populations of the bottlenose dolphin. *Proceedings of the Royal Society of London* 265 : 1177-1183.
- Hohn A.A., Scott M.D., Wells R.S., Sweeney J.C. & Irvine A.B.** 1989. Growth layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science* 5 : 315-342.
- Irvine A.B., Scott M.D., Wells R.S. & Kaufmann J.H.** 1981. Movements and activities of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, near Sarasota, Florida. *Fishery Bulletin*, 79 : 671-678.
- Irwin L.J. & Würsig B.** 2004. A small resident community of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Texas: monitoring recommendations. *Gulf of Mexico Science* 22.1 : 13-21.

- Karczmarski L., Würsig B., Gailey G., Larson K.W. & Vanderlip C.** 2005. Spinner dolphins in a remote Hawaiian atoll: social grouping and population structure. *Behavioral Ecology*, DOI:10.1093/beheco/ari028
- Kenney R.D.** 1990. Bottlenose dolphins off the Northeastern United States. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 369-386.
- Kent E.E., Mazzoil M., McCulloch S.D. & Defran R.H.** 2008. Group characteristics and social affiliation patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Indian River Lagoon, Florida. *Florida Scientist*, 71.2 : 149-168.
- Klatsky L.J., Wells R.S. & Sweeney J.C.** 2007. Offshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): movement and dive behavior near the Bermuda Pedestal. *Journal of Mammalogy* 88 : 59–66.
- Kogi K., Hishii T., Imamura A., Iwatani T. & Dudzinski K.M.** 2004. Demographic parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura Island, Japan. *Marine Mammal Science* 20 : 510-526.
- Lagouy E.** 2016. L'écotourisme animalier en Polynésie française. Rapport final. Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement, Ministère du Tourisme, Polynésie française : 100 pp.
- Laran S., Van Canneyt O., Dorémus G., Mannocci L., Ridoux V. & Watremez P.** 2012. Distribution et abondance de la mégafaune marine dans le sud-ouest de l'océan Indien tropical. REMMOA-Océan Indien. Rapport final pour l'Agence des Aires Marines Protégées : 170 pp.
- Laran S., Van Canneyt O., Dorémus G., Massart W., Ridoux V. & Watremez, P.** 2012. Distribution et abondance de la mégafaune marine en Polynésie française. REMMOA-Polynésie. Rapport final pour l'Agence des Aires Marines Protégées : 127 pp.
- Liret C.** 1993. Aspects de l'écologie alimentaire du grand dauphin, *Tursiops truncatus*, autour de l'île de Sein. Mémoire de DEA, Laboratoire des Mammifères Marins d'Océanopolis : 26 pp.
- Lockyer C.** 1990. Review of incidents involving wild, sociable dolphins worldwide. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 337-353.
- Lorenz K.** 1978. Les fondements de l'éthologie. Troisième édition, Flammarion, Champs Sciences. 514 pp.
- Louis M., Gally F., Barbraud C., Béseau J., Tixier P., Simon-Bouhet B., Le Rest K. & Guinet C.** 2015. Social structure and abundance of coastal bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf, English Channel. *Journal of Mammalogy* 96.3 : 481-493.
- Lusseau D., Schneider C., Boisseau O.J., Haase P., Sloaten E. & Dawson S.M.** 2003. The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations. Can geographic isolation explain this unique trait? *Behavioral Ecology & Sociobiology* 54 : 396-405.
- Lusseau D. & Newman M.E.J.** 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Biology Letters* 271 : 477-481.

Lusseau D., Wilson B., Hammond P.S., Grellier K., Durban J.W., Parsons K.M., Barton T.R. & Thompson P.M. 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology* 75 : 14-24.

Lynn S.K. 1995. Movements, site fidelity, and surfacing patterns of bottlenose dolphins on the central Texas coast. M.Sc. thesis, Texas A&M University.

MacLeod C.D. & Bennet E. 2007. Pan-tropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*) and other cetacean around St Helena in the tropical south-eastern Atlantic. *Journal of Marine Biology Association* 87 : 339–344.

Manly B.F.J. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology* 76 : 1109-1115.

Mann J. 2000. Unraveling the dynamics of social life: long-term study and observational methods. In *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*, (J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack & H. Whitehead eds.). The University of Chicago Press, Chicago & London : pp. 45-64.

Mann J. & Smuts B.B. 1998. Natal attraction: allomaternal care and mother-infant separations in wild bottlenose dolphins. *Animal Behavior* 55 : 1097-1113.

Mann J. & Barnett H. 1999. Lethal tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) attack on bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) calf: defense and reactions by the mother. *Marine Mammal Science* 15 : 568-574.

Mann J., Connor R., Barre L.M., Heithaus L.M. 2000. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning and group-size effects. *Behavioral Ecology* 11.2 : 210-219.

Mann J., Stanton M.A., Patterson E.M., Bienenstock E.J. & Singh L.O. 2012. Social networks reveal cultural behaviour in tool-using dolphins. *Nature Communications*, DOI:10.1038/ncomms1983

Martien K.K., Baird R.W., Hedrick N.M., Gorgone A.M., Thieleking J.L., McSweeney D.J., Robertson K.M. & Webster D.L. 2011. Population structure of island-associated dolphins: evidence from mitochondrial and microsatellite markers for common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) around the main Hawaiian Islands. *Marine Mammal Science*, DOI: 10.1111/j.1748-7692.2011.00506.x

Martinho F., Pereira A., Brito C., Gaspar R. & Carvalho I. 2014. Structure and abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in coastal Setúbal Bay, Portugal. *Marine Biology Research*, <http://dx.doi.org/10.1080/17451000.2014.894244>

Mazzoil M., Reif J.S., Youngbluth M., Murdoch M.E., Bechdel S.E., Howells E., McCulloch S.D., Hansen L.J. & Bossart G.D. 2008. Home ranges of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Indian River Lagoon, Florida: environmental correlates and implications for management strategies. *EcoHealth* 5 : 278-288.

Mead J.G. & Potter C.W. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 165-195.

- Milmann L.C., Danilewicz D., Baumgarten J. & Ott P.H.** 2016. Temporal-spatial distribution of an island-based offshore population of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the equatorial Atlantic. *Marine Mammal Science*, DOI:10.1111/mms.12380
- Mitani J.C.** 2009. Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour* 77.3 : 633-640. DOI:http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.021
- Mitcheson H.** 2008. Inter-birth interval estimation for a population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): accounting for the effects of individual variation and changes over time. M.Sc. Thesis, University of St. Andrews, Scotland : 66 pp.
- Möller L.M., Beheregaray L.B., Harcourt R.G. & Krützen M.** 2001. Alliance membership and kinship in wild male bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 268 : 1941-1947.
- Möller L.M. & Harcourt R.G.** 2008. Shared reproductive state enhances female associations in dolphins. *Research Letters in Ecology*, DOI:10.1155/2008/498390
- Morteo E., Rocha-Olivares A. & Abarca-Arenas L.G.** 2014. Sexual segregation of coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southwestern Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals* 40.4 : 375-385.
- Mourier J., Vercelloni J & Planes S.** 2012. Evidence of social communities in a spatially structured network of a free-ranging shark species. *Animal Behaviour* 83 : 389-401.
- Müller M.** 1998. La place des dauphins solitaires et familiaux dans la socio-écologie des grands dauphins (*Tursiops truncatus*). Thèse de doctorat, Université Paris 6 : 437 pp.
- Newman M. E. J.** 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review E* 70 : 056-131.
- Norris K.S. & Dohl T.P.** 1980. The structure and function of cetacean schools. In *Cetacean Behavior: mechanisms and functions* (L.M. Herman ed.). Robert E. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida : pp. 211-262.
- ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération).** 1993. Atlas de la Polynésie française. Éditions de l'ORSTOM, Paris. 272 pp.
- Parsons K.M., Durban J.W., Claridge D.E., Balcomb K.C., Noble L.R. & Thompson P.M.** 2003. Kinship as a basis for alliance formation between male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas. *Animal Behaviour* 66 : 185-194.
- Pearson H.C.** 2011. Sociability of female bottlenose dolphins (*Tursiops* spp.) and chimpanzees (*Pan troglodytes*): understanding evolutionary pathways toward social convergence. *Evolutionary Anthropology* 20 : 85-95.
- Pereira A., Martinho F., Brito C. & Carvalho I.** 2013. Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* at São Tomé Island (São Tomé and Príncipe) — relative abundance, site fidelity and social structure. *African Journal of Marine Science* 35.4 : 501-510.

Quérrouil S., Silva M.A., Freitas L., Prieto R., Magalhães S., Dinis A., Alves F., Matos J.A., Mendonça D., Hammond P.S. & Santos R.S. 2007. High gene flow in oceanic bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of the North Atlantic. *Conservation Genetics* 8 : 1405–1419.

Quintana-Rizzo E. & Wells R.S. 2001. Resighting and association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Cedar Keys, Florida: insights into social organization. *Canadian Journal of Zoology* 79 : 447-456.

R Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. **URL** <https://www.R-project.org/>

Read A.J., Wells R.S., Hohn A.A. & Scott M.D. 1993. Patterns of growth in wild bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Zoology*, London, 231 : 107-123.

Richards A.F. 1996. Life history and behavior of female dolphins in Shark Bay, Western Australia. Ph.D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor.

Rogers C.A., Brunnick B.J., Herzing D.L. & Baldwin J.D. 2004. The social structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas. *Marine Mammal Science* 20.4 : 688-708.

Rougerie F. & Rancher J. 1994. The Polynesian South ocean: features and circulation. *Marine Pollution Bulletin* 29 : 14-25.

Samuels A., Bejder L. & Heinrich S. 2000. A review of the literature pertaining to swimming with wild dolphins. *Marine Mammal Commission*, Bethesda, MD : 58 pp.

Samuels A. & Bejder L. 2004. Chronic interaction between humans and free-ranging bottlenose dolphins near Panama City, Florida, USA. *Journal of Cetacean Research & Management* 6.1 : 69-77.

Scott M.D. & Chivers S.J. 1990. Distribution and herd structure of bottlenose dolphins in the Eastern Tropical Pacific Ocean. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 387-402.

Scott M.D., Wells R.S. & Irvine A.B. 1990. A long-term study of bottlenose dolphins on the West coast of Florida. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 235-244.

Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM). 1999. *Instructions nautiques*. Îles de l'océan Pacifique (partie centrale), île Clipperton. 252 pp.

Shane S. 1990a. Comparison of bottlenose dolphin behaviour in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behaviour. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 541-558.

Shane S. 1990b. Behaviour and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 245-265.

- Shane S.H., Wells R.S. & Würsig B.** 1986. Ecology, behaviour and social organization of the bottlenose dolphin: a review. *Marine Mammal Science* 2: 34-63.
- Silber G.K., Newcomer M.W., Silber P.C., Pérez-Cortés H.M. & Ellis G.M.** 1994. Cetaceans of the northern Gulf of California: distribution, occurrence, and relative abundance. *Marine Mammal Science* 10.3 : 283-298.
- Silva M.A., Prieto R., Magalhães S., Seabra M.I., Santos R.S. & Hammond P.S.** 2009. Ranging patterns of bottlenose dolphins living in oceanic waters: Implications for population structure. *Marine Biology* 156 : 179-192.
- Smith D.S. & Whitehead H.** 1999 Distribution of dolphins in Galápagos waters. *Marine Mammals Science* 15 : 550–555.
- Smolker R.A., Richards A.F., Connor R.C. & Pepper J.W.** 1992. Sex differences in patterns of association among Indian Ocean bottlenose dolphins. *Behaviour* 123 : 38-69.
- Smolker R.A., Richards A.F., Connor R.C., Mann J. & Berggren P.** 1997. Sponge-carrying by Indian Ocean bottlenose dolphins: possible tool-use by a delphinid. *Ethology* 103 : 454-465.
- Steiner A. & Bossley M.** 2008. Some reproductive parameters of an estuarine population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Aquatic Mammals* 34 : 84-92.
- Urian K.W., Duffield D.A., Read A.J., Wells R.S. & Shell E.D.** 1996. Seasonality of reproduction in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Mammalogy* 77 : 394– 403.
- Vail C.S.** 2016. An overview of increasing incidents of bottlenose dolphin harassment in the Gulf of Mexico and possible solutions. *Frontiers in Marine Science* 3 : 110. DOI:10.3389/fmars.2016.00110
- Van Waerebeek K., Reyes J.C., Read R.J. & McKinnon J.S.** 1990. Preliminary observations of bottlenose dolphins from the Pacific coast of South America. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 143-154.
- Verborgh P., Tiscar S.G., de Stephanis R., Gauffier P., Esteban R., Chico C. et al.** 2011. Ecology of bottlenose dolphins in the South of the Iberian Peninsula. Abstract, European Cetacean Society Conference, Cadiz, Spain, 21–23 March 2011.
- Vermeulen E., Holsbeek L. & Das K.** 2015. Diurnal and seasonal variation in the behavior of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquatic Mammals* 41.3 : 272-283.
- Walker W.A.** 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphins (*Tursiops*) in the eastern North Pacific. National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Center Administrative, Report no. LJ-81-03c.
- Weigle B.** 1990. Abundance, distribution and movements of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Lower Tampa Bay, Florida. In *Individual recognition of cetaceans: use of photo-identification an other techniques to estimate population parameters*, (P.S. Hammond, S.A. Mizroch & G.P. Donovan eds.). Reports

of the International Whaling Commission, special issue 12. Cambridge, International Whaling Commission : pp. 195-201.

Weller D.W. 1991. The social ecology of Pacific Coast bottlenose dolphins. M.Sc. Thesis, San Diego State University : 93 pp.

Wells R.S. 1991. The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. In *Dolphin Societies* (K. Pryor & K.S. Norris eds.). University of California Press, Berkeley & Los Angeles, CA : pp. 199-225.

Wells R.S. 1993. Parental investment patterns of wild bottlenose dolphins. In *Proceedings of the Eighteenth International Marine Animal Trainers Association Conference* (N.F. Becker ed.). Chicago.

Wells R.S., Scott M.D. & Irvine A.B. 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. *Current Mammalogy*, Vol. 1 : pp. 247-305.

Wells R.S. & Scott M.D. 1990. Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. In *Individual recognition of cetaceans: use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters*, (P.S. Hammond, S.A. Mizroch & G.P. Donovan eds.). Reports of the International Whaling Commission, special issue 12. Cambridge, International Whaling Commission : pp. 407-416.

Wells R.S. & Scott M.D. 1998. Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In « Handbook of Marine Mammals: Volume 6 », (S.H. Ridgway & R. Harrison eds.), Academic Press, New York : 137-182.

Wells R.S., Rhinehart H.L., Cunningham P., Whaley J., Baran M., Koberna C. & Costa D.P. 1999. Long distance offshore movements of bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science* 15 : 1098-1114.

Whitehead H. 1995. Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behavioral Ecology* 6 : 199-208.

Whitehead H. 2008. Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis. University of Chicago Press. 320 pp.

Whitehead H. 2009. SOCPROG programs: analyzing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63 : 765-778.

Whitehead H. & Dufault S. 1999. Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: review and recommendations. *Advances in the Study of Behavior* 28 : 33-74.

Whitehead H., Christal J. & Tyack P.L. 2000. Studying cetacean social structure in space and time: innovative techniques. In *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*, (J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack & H. Whitehead eds.). The University of Chicago Press, Chicago & London : pp. 65-85.

Wilke M., Bossley M. & Doak W. 2005. Managing human interactions with solitary dolphins. *Aquatic Mammals* 31.4 : 427-433.

Wilson B. 1995. The ecology of bottlenose dolphins in the Moray Firth, Scotland: a population at the Northern extreme of the species' range. Ph.D. Thesis, University of Aberdeen, Scotland : 201 pp.

Wilson B., Thompson P.M. & Hammond P.S. 1997. Habitat-use by bottlenose dolphins: seasonal distribution and stratified movement patterns in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Applied Ecology* 34 : 1365-1374.

Wilson B., Hammond P.S. & Thompson P.M. 1999. Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological Applications* 9.1 : 288-300.

Wiszniewski J., Allen S.J. & Möller L.M. 2009. Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Animal Behavior* 77 : 1449-1457.

Würsig B. & Würsig M. 1977. The photographic determination of group size, composition, and stability of coastal porpoises (*Tursiops truncatus*). *Science* 198 : 755-756.

Würsig B. & Würsig M. 1979. Behaviour and ecology of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in the South Atlantic. *Fishery Bulletin* 77.2 : 399-412.

Würsig B. & Harris G. 1990. Site and association fidelity in bottlenose dolphins off Argentina. In *The Bottlenose Dolphin* (S. Leatherwood & R.R. Reeves eds.). Academic Press, San Diego, CA : pp. 361-365.

Zysman T. 2011. Tohora : baleines de Polynésie. Thétys Éditions. 168 pp.

ANNEXES

ANNEXE 1. § Introduction. Caractéristiques démographiques du grand dauphin.

Abondance estimée des populations ou communautés de grands dauphins communs en fonction des zones d'études.

ZONE	EFFECTIFS	COMMENTAIRES	SOURCES
NE Mer Noire	76 (± 9) à 174 (± 76) individus marqués dans chacune des 6 communautés.	Présents tout-au-long de l'année.	Gladilina <i>et al.</i> , 2016
Golfe d'Ambracia NO Grèce	134 individus sur 405 km ² .	Seule espèce de cétacé de la zone.	Gonzalvo <i>et al.</i> , 2016
Îles de Kres et de Losinj Nord Adriatique	Max. 140 individus sur 800 km ² .	Zone d'étude représentant une fraction du <i>home range</i> des dauphins identifiés. Max. de 55 individus différents photo-identifiés / mois.	Bearzi <i>et al.</i> , 1997
Île Filicudi Archipel des Éoliennes SE Mer Tyrrhénienne	34 individus (sans les petits) sur 280 km ² .		Blasi & Boitani, 2014
Corse Méditerranée occidentale	12,6 individus / 100 kilomètres.	Présents tout-au-long de l'année.	Albert, 2005
Côtes françaises méditerranéennes	500 à 600 individus.	Présents tout-au-long de l'année.	Baril <i>et al.</i> , 2000
Sanctuaire Pelagos Méditerranée occidentale	954 (± 70) individus sur 87 500 km ² .		Carnabuci <i>et al.</i> , 2016
Golfe de Cadix SE Espagne	347 individus.		Verborgh <i>et al.</i> , 2011
Détroit de Gibraltar	297 individus.		Verborgh <i>et al.</i> , 2011
Moray Firth NE de l'Écosse	129 (± 15) individus sur 5230 km ² .	Présents tout-au-long de l'année.	Wilson <i>et al.</i> , 1999
Golfe Normand-Breton Nord de la France	420 individus (2010).	Présents tout-au-long de l'année.	Louis <i>et al.</i> , 2015
Île de Sein NO France	15 individus.	Présents tout-au-long de l'année.	Liret, 1993
Bassin d'Arcachon Ouest de la France	6 individus.	Présents tout-au-long de l'année.	Ferrey <i>et al.</i> , 1993
Estuaire du Sado Ouest du Portugal	26 individus identifiés, une quarantaine estimés (1987) ; 24 individus (2011).	Présents tout-au-long de l'année.	dos Santos & Lacerda, 1987 Augusto <i>et al.</i> , 2011
Baie de Setúbal Ouest du Portugal	106 individus estimés entre 1998 et 2001 ; 108 individus estimés entre 2007 et 2011.	Population fermée entre 1998 et 2001. Population ouverte entre 2007 et 2011. Aucun dauphin de 1998-2001 recapturé en 2007-2011.	Martinho <i>et al.</i> , 2014
Île de São Tomé São Tomé et Príncipe Golfe de Guinée	37 individus minimum (2012).	Présents tout-au-long de l'année.	Pereira <i>et al.</i> , 2013

<i>du cap Hatteras à la Nouvelle-Écosse</i> NO Atlantique	10 000 à 12 000 individus.		Kenney, 1990
<i>Est et sud de Great Abaco Island</i> Bahamas	107 ($\pm 36,2$) individus.	Fort taux de fidélité sur les sites d'observation.	Parsons <i>et al.</i> , 2003
<i>Indian / Banana River</i> Est de la Floride	211 individus.		Hersh <i>et al.</i> , 1990
<i>Sarasota Bay</i> Ouest de la Floride	105 individus sur 85 km ² .	Présents tout-au-long de l'année.	Wells, 1991
<i>Sanibel Island</i> Ouest de la Floride	126 individus.	Dauphins relativement <i>transients</i> .	Shane, 1990a
<i>Aransas Pass</i> Texas	20 individus.	Présents tout-au-long de l'année.	Shane, 1990a
<i>Alvarado</i> SO golfe du Mexique	232 individus.	8 dauphins résidents.	García-Vital <i>et al.</i> , 2015
<i>Patos Lagoon Estuary</i> Brésil	83 (± 3) individus.		Fruet <i>et al.</i> , 2015
<i>Saint-Pierre et Saint-Paul</i> Brésil	23 individus.	Présents tout-au-long de l'année.	Milman <i>et al.</i> , 2016
<i>Large de San Diego</i> Southern California Bight	173-240 individus.	La population étudiée vit sur 155 kilomètres de zone côtière.	Hansen, 1990
<i>Kino Bay</i> <i>Golfe de Californie</i> Mexique	155 individus identifiés.		Ballance, 1990
<i>Île Cocos</i> Costa Rica	765 individus sur 250 km ² .	La plupart des individus n'ont été identifiés qu'une seule fois.	Acevedo-Gutierrez, 1999
<i>Golfe de Guayaquil</i> Équateur	2500 individus sur 715 km ² ; 56 à 160 individus dans chacune des communautés.	Présence de communautés résidentes à l'année et de communautés saisonnières.	Félix, 1997
<i>Îles Maui et Lana'i</i> Hawaii	134 individus.		Baird <i>et al.</i> , 2001
<i>ZEE</i> Hawaii	3 215 individus sur 2,4 millions de km ² .	Petites populations isolées.	Barlow, 2006
<i>Bay of Islands</i> NE Nouvelle-Zélande	446 individus dont 59 résidents ; 529 individus en comptant les dauphins non-marqués.		Constantine, 2002
<i>Doubtful Sound</i> SO Nouvelle-Zélande	60-65 individus.		Lusseau <i>et al.</i> , 2003

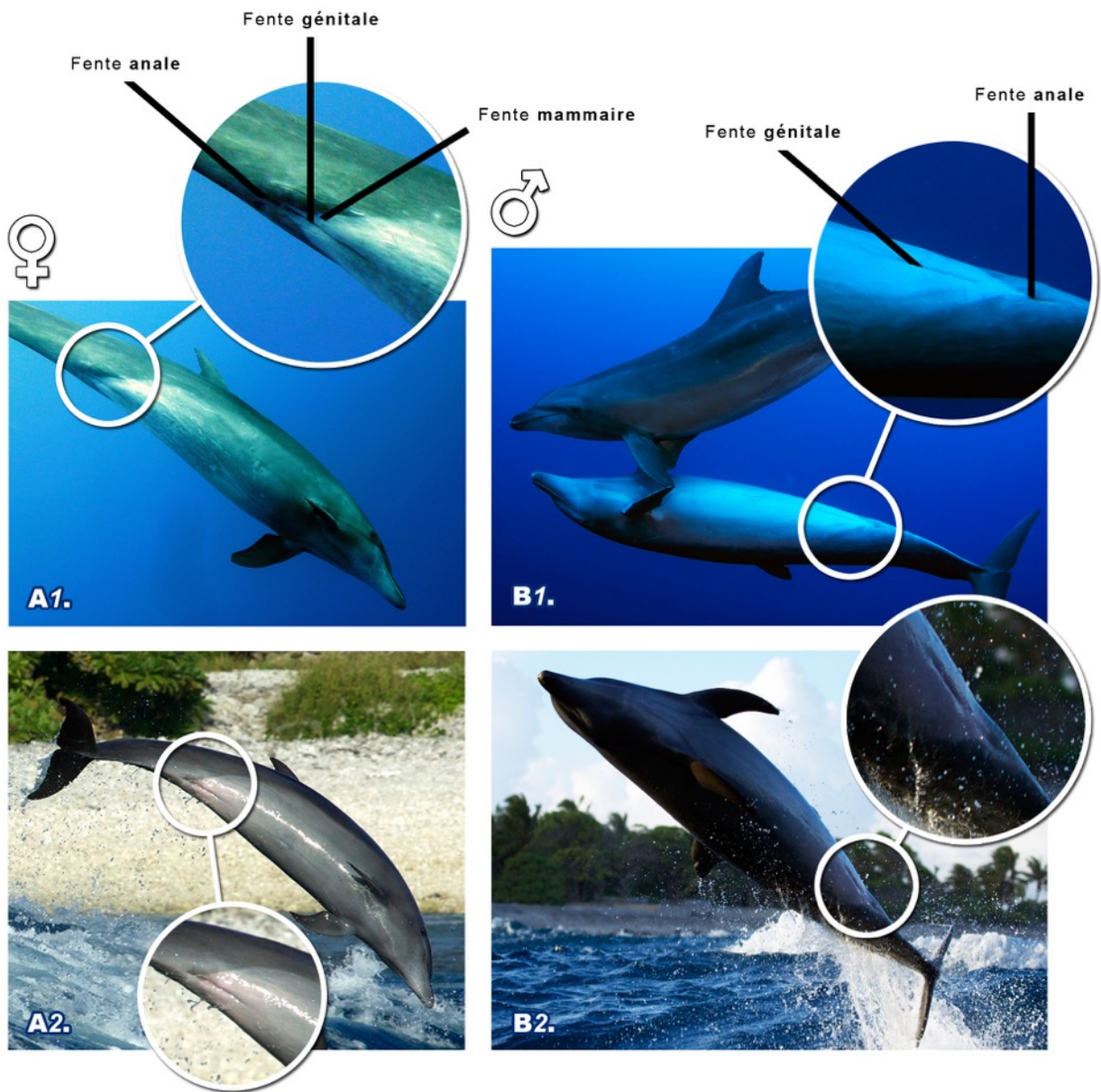
ANNEXE 2. § Introduction. Caractéristiques démographiques du grand dauphin.

Taille estimée des groupes de grands dauphins communs en fonction des zones d'études.

ZONE	EFFECTIFS	COMMENTAIRES	SOURCES
Îles de Cres et de Losinj Nord Adriatique	Moyenne = 7,4	90% des groupes contiennent < 15 individus.	Bearzi <i>et al.</i> , 1997
Île Filicudi Archipel des Éoliennes SE mer Tyrrhénienne	3 à 18 Moyenne = 7,91 avec petits ($\pm 3,75$) 1 à 12 Moyenne = 3,8 sans petits ($\pm 3,1$)	1 à 3 petits par groupe avec une moyenne de $1,2 \pm 0,8$ petits.	Blasi & Boitani, 2014
Corse Méditerranée occidentale	1 à 25 Moyenne = 8,65		Albert, 2005
Îles d'Hyères Méditerranée occidentale	Une dizaine.		Colombey <i>et al.</i> , 2008
Inner Moray Firth NE de l'Écosse	1 à 46 Moyenne = 6,4 Médiane = 4,5		Wilson, 1995
Outer Moray Firth NE de l'Écosse	1 à 44 Moyenne = 11,07 ($\pm 7,93$) Médiane = 9		Eisfeld, 2003
Aberdeenshire NE de l'Écosse	1 à 60 Moyenne = 8 Médiane = 6		Eisfeld, 2003
Cardigan Bay Ouest du Pays de Galles	6 à 26 Moyenne = 3,39 ($\pm 0,20$) en été Moyenne = 4,59 ($\pm 0,47$) en hiver		Eisfeld, 2003
Shannon Estuary Ouest de l'Irlande	2 à 20 Moyenne = 6,54 ($\pm 3,03$) Médiane = 6		Eisfeld, 2003
Golfe Normand-Breton Nord de la France	1 à 100 Moyenne = 26		Louis <i>et al.</i> , 2015
Estuaire du Sado Ouest du Portugal	1 à 40 Moyenne = 13,7 ($\pm 9,2$)		dos Santos & Lacerda, 1987
Île de São Tomé São Tomé et Príncipe Golfe de Guinée	3 à 200 Moyenne = 44,7 Médiane = 35		Pereira <i>et al.</i> , 2013
du cap Hatteras à la Nouvelle-Écosse NO Atlantique	1 à 350 Moyenne = 15,4 ($\pm 0,7$)	Population migratrice saisonnière	Kenney, 1990
Little Bahama Bank Nord des Bahamas	1 à 22 Moyenne = 3,45 ($\pm 3,65$)	59% des groupes contient de 1 à 2 individus.	Rogers <i>et al.</i> , 2004
Indian River Lagoon Est de la Floride	1 à 40 Moyenne = 4,1 ($\pm 3,43$) Médiane = 3		Kent <i>et al.</i> , 2008
Lower Tampa Bay Ouest de la Floride	1 à 40 Moyenne = 5,0 ($\pm 4,9$)		Weigle, 1990

<i>Sarasota Bay</i> Ouest de la Floride	1 à 39 Moyenne = 7,04 ($\pm 6,0$)		<i>Wells et al., 1987</i>
<i>Galveston Bay</i> Texas	Moyenne = 4,4		<i>Bräger et al., 1994</i>
<i>Alvarado</i> SO golfe du Mexique	1 à 100 Moyenne = 9,72 (2006-2008) Moyenne = 8,5 (2002-2009)	Variable en fonction des saisons. La majorité des groupes contient de 1 à 2 individus.	<i>Morteo et al., 2014</i> <i>García-Vital et al., 2015</i>
<i>Atoll de Turneffe</i> Belize	Moyenne = 2,8 ($\pm 3,2$) en 2003 Moyenne = 3,2 ($\pm 3,0$) en 2004		<i>Eierman & Connor, 2014</i>
<i>Golfe San José</i> <i>Péninsule Valdés</i> Argentine	8 à 22 Moyenne = 15 ($\pm 3,28$)		<i>Würsig & Würsig, 1977</i>
<i>Bahía San Antonio</i> <i>NE de la Patagonie</i> Argentine	1 à 50 Médiane = 4	Taille des groupes plus importante en hiver.	<i>Vermeulen et al., 2015</i>
<i>Large de San Diego</i> Est du Pacifique	1 à 139 Moyenne = 18 (1990) Moyenne = 35 (1993)	La plupart des groupes contiennent < 15 individus.	<i>Hansen, 1990</i> <i>Hanson & Defran, 1993</i>
<i>Southern California Bight</i> Est du Pacifique	2 à 20 Moyenne = 19,8 ($\pm 18,4$)	Variation de la taille des groupes en fonction des saisons et des années.	<i>Weller, 1991</i>
Nord du golfe de Californie	1 à 60 Moyenne = 10,1		<i>Silber et al., 1994</i>
<i>Kino Bay</i> <i>Golfe de Californie</i> Mexique	1 à 125 Moyenne = 15		<i>Ballance, 1990</i>
<i>Île Cocos</i> Costa Rica	Moyenne = 10 Médiane = 8		<i>Acevedo-Gutierrez, 1999</i>
<i>Golfe de Guayaquil</i> Équateur	Moyenne = 25,4 ($\pm 15,3$) avec les petits Moyenne = 2,29 ($\pm 1,26$) pour les groupes de subadultes Moyenne = 2,62 ($\pm 1,56$) pour les groupes d'adultes		<i>Félix, 1997</i>
Est Pacifique tropical	1 à 10 000 Moyenne = 57 Médiane = 10	Populations pélagiques	<i>Scott & Chivers, 1990</i>
<i>Îles de Maui et Lana'i</i> Hawaii	1 à 16 Moyenne = 6,3 ($\pm 4,5$) Médiane = 6		<i>Baird et al., 2001</i>
<i>Bay of Islands</i> NE Nouvelle-Zélande	2 à 50	80% des groupes contiennent de 2 à 20 individus.	<i>Constantine, 2002</i>
<i>Doubtful Sound</i> SO Nouvelle-Zélande	Moyenne = 17,2 Médiane = 14		<i>Lusseau et al., 2003</i>

ANNEXE 3. § Le recueil et l'archivage des données. Identification, sexage et assignation des dauphins à des classes d'âge. DÉTERMINATION PHOTOGRAPHIQUE DU SEXE DES INDIVIDUS. *Exemple d'une femelle sexée en plongée (A1) et depuis la terre (A2) et d'un mâle sexé en plongée (B1) et depuis une embarcation dans la passe de Tiputa (B2).*
Photo (B1) Olivier Duguet.



ANNEXE 4. § Le traitement statistique. Paramètres démographiques.

DÉTECTION PHOTOGRAPHIQUE DE TRAITS LIÉS À LA REPRODUCTION. Exemples d'une femelle en fin de gestation (A) et d'un nouveau-né (B) sautant dans la passe de Tiputa ; nouveau-né photographié en plongée sous-marine (C) et femelle allaitante présentant des glandes mammaires gonflées (D). Photo (B) Laura Antalovsky. Photo (C) Karl Hollandt.



ANNEXE 5. § Paramètres démographiques. Mouvements, migrations.

ZONES DE CAPTURE ET RECAPTURE(S) DES GRANDS DAUPHINS SUR LA PÉRIODE 2009-2016. *Les individus sont en ligne et les zones en colonne. La présence d'une croix indique l'identification du dauphin sur la zone.*

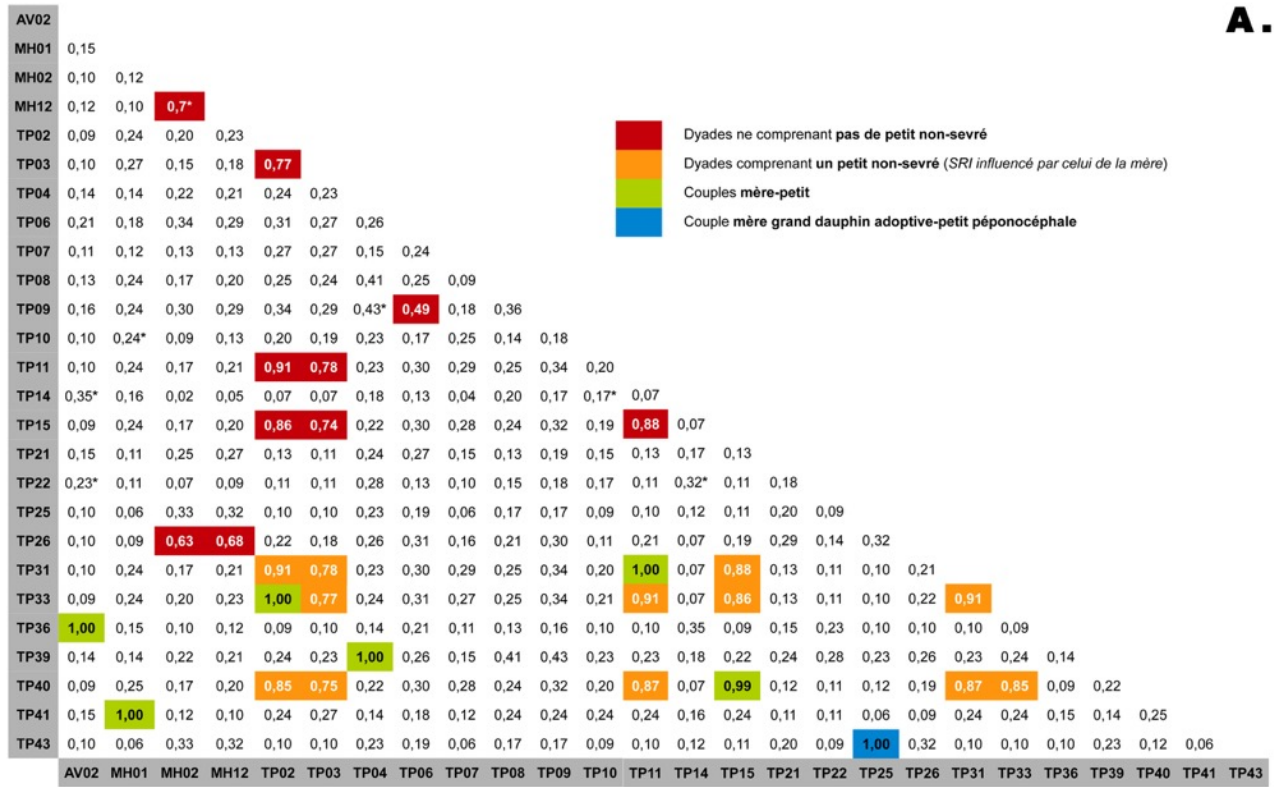
	RANGIROA				TIKEHAU
	TIPUTA	AVATORU	LAGON	MAHERE HONAE	TUHEIAVA
TP01	X				
TP02	X				
TP03	X				
TP04	X	X	X		
TP05	X				
TP06	X	X	X		
TP07	X	X			
TP08	X				
TP09	X	X	X		
TP10	X				
TP11	X				
TP12	X				
TP13	X				
TP14	X	X			
TP15	X				
TP16	X				
TP17	X		X		
TP18	X				
TP19	X				
TP20	X				
TP21	X	X	X		
TP22	X	X			
TP23	X	X	X		
TP24	X				
TP25	X	X	X		
TP26	X	X	X		X
TP27	X		X		
TP28	X		X		
TP30	X				
TP31	X				
TP32	X				
TP33	X				
TP34	X				
TP35	X	X			

TP36	X	X			
TP37	X				
TP38	X				
TP39	X	X			
TP40	X				
TP41	X	X		X	
TP42	X				
TP44	X				
TP45	X				
TP47	X				
AV01	X	X			
AV02	X	X			
AV03	X	X		X	
AV04		X		X	
AV05	X	X		X	
AV06		X			
MH01	X	X		X	
MH02	X	X	X	X	
MH03	X			X	
MH04				X	
MH05				X	
MH06				X	X
MH07				X	
MH08				X	
MH09				X	
MH10		X		X	
MH11	X			X	
MH12	X	X	X	X	
MH13				X	
MH14				X	
MH15				X	
MH16				X	
MH17	X			X	X
MH18	X			X	
TK01	X				X
TK02					X

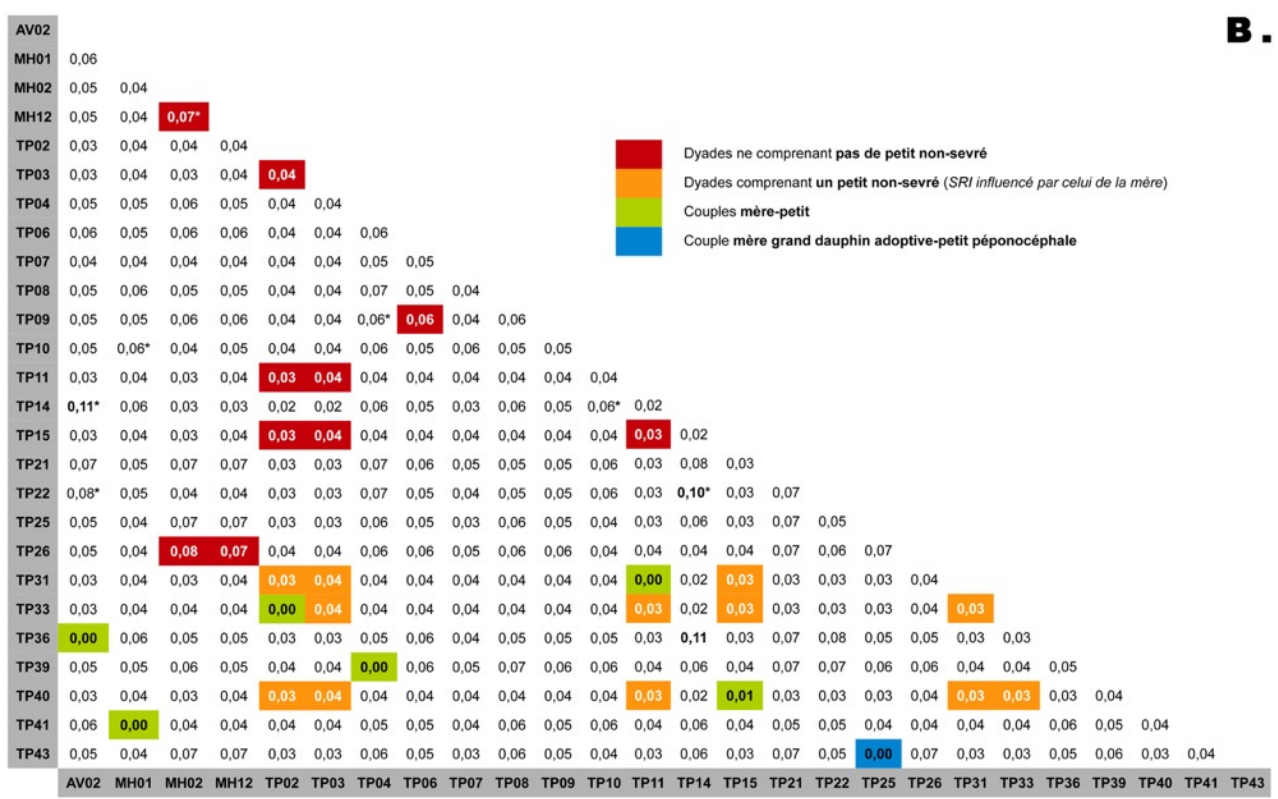
ANNEXE 6. § Organisation sociale. Organisation générale de la communauté...

SOCIOMATRICE DES SRI DE CHAQUE DYADE DU JEU DE DONNÉES COMPLET (A). Les cellules des dyades dont le SRI est au moins deux fois plus élevé que l'indice moyen sont en couleur. Les dyades dont le SRI est statistiquement significatif au seuil $P < 0,05$ (excepté les couples mère-petit) sont repérées par un astérisque. La sociomatrice des erreurs standards est visible en (B).

A.



B.



ANNEXE 7. § Organisation sociale. Organisation générale de la communauté...

LISTE DES INDICES MOYENS, MAX. ET DE LA SOMME DES INDICES DE CHAQUE INDIVIDU (JEU DE DONNÉES COMPLET). Les trois premières colonnes donnent les valeurs en incluant les juvéniles. Les deux dernières colonnes donnent les valeurs moyennes et max. en excluant les juvéniles. Les cellules des couples mère-petit apparaissent en gris dans la colonne « SRI max. ». Les cellules des individus ayant un indice max. au moins deux fois plus élevé que l'indice total moyen apparaissent en rouge dans les colonnes « SRI max. ».

	SRI moyen	SRI max.	Somme des SRI	SRI moyen (juvéniles exclus)	SRI max. (juvéniles exclus)
AV02	0,17	1,00	5,17	0,14	0,35
MH01	0,21	1,00	6,13	0,17	0,27
MH02	0,22	0,70	6,48	0,23	0,70
MH12	0,23	0,70	6,75	0,24	0,70
TP02	0,36	1,00	9,94	0,31	0,91
TP03	0,32	0,78	9,05	0,28	0,78
TP04	0,26	1,00	7,49	0,24	0,43
TP06	0,26	0,49	7,39	0,26	0,49
TP07	0,17	0,29	5,29	0,17	0,29
TP08	0,22	0,41	6,50	0,21	0,41
TP09	0,28	0,49	7,92	0,27	0,49
TP10	0,17	0,25	5,26	0,17	0,25
TP11	0,36	1,00	9,97	0,31	0,91
TP14	0,14	0,35	4,42	0,13	0,35
TP15	0,35	0,99	9,72	0,29	0,88
TP21	0,17	0,29	5,31	0,18	0,29
TP22	0,15	0,32	4,74	0,15	0,32
TP25	0,18	1,00	5,58	0,16	0,33
TP26	0,23	0,68	6,82	0,25	0,68
TP31	0,36	1,00	9,97	-	-
TP33	0,36	1,00	9,95	-	-
TP36	0,17	1,00	5,17	-	-
TP39	0,26	1,00	7,49	-	-
TP40	0,35	0,99	9,72	-	-
TP41	0,21	1,00	6,13	-	-
TP43	0,18	1,00	5,58	-	-
TOTAL ± s.d.	0,24 ± 0,08	0,76 ± 0,29	7,88 ± 1,88	0,22 ± 0,06	0,52 ± 0,23

ANNEXE 8. § Organisation sociale. Organisation générale de la communauté...

CARACTÉRISTIQUES DE CHAQUE INDIVIDU AU SEIN DU RÉSEAU SOCIAL (JEU DE DONNÉES COMPLET). *Les erreurs standard, calculées avec un bootstrap de 1000 réplicats, sont indiquées entre crochets.*

	Strength k_i	Eigenvector centrality	Reach	Clustering coefficient C	Affinity
AV02	4,17 [0,72]	0,09 [0,02]	22,66 [5,95]	0,20 [0,03]	5,43 [0,56]
MH01	5,13 [0,61]	0,14 [0,02]	32,65 [5,69]	0,27 [0,02]	6,37 [0,42]
MH02	5,48 [0,71]	0,14 [0,02]	34,11 [6,81]	0,27 [0,02]	6,22 [0,48]
MH12	5,75 [0,67]	0,15 [0,02]	35,87 [6,65]	0,27 [0,02]	6,23 [0,47]
TP02	8,94 [0,40]	0,31 [0,01]	66,05 [5,81]	0,42 [0,01]	7,39 [0,33]
TP03	8,05 [0,46]	0,28 [0,01]	59,32 [5,74]	0,42 [0,01]	7,37 [0,33]
TP04	6,49 [0,68]	0,17 [0,02]	40,42 [6,97]	0,25 [0,02]	6,22 [0,45]
TP06	6,39 [0,69]	0,18 [0,02]	41,01 [6,74]	0,27 [0,02]	6,41 [0,42]
TP07	4,29 [0,62]	0,13 [0,02]	29,54 [5,10]	0,33 [0,03]	6,89 [0,40]
TP08	5,50 [0,74]	0,15 [0,02]	35,63 [6,52]	0,28 [0,02]	6,48 [0,42]
TP09	6,92 [0,67]	0,19 [0,01]	44,68 [6,87]	0,28 [0,02]	6,46 [0,43]
TP10	4,26 [0,65]	0,12 [0,02]	27,15 [5,12]	0,27 [0,02]	6,37 [0,42]
TP11	8,97 [0,39]	0,31 [0,01]	66,28 [5,78]	0,42 [0,01]	7,39 [0,33]
TP14	3,42 [0,78]	0,08 [0,02]	18,83 [5,72]	0,22 [0,02]	5,51 [0,51]
TP15	8,72 [0,40]	0,30 [0,01]	64,60 [5,73]	0,43 [0,01]	7,41 [0,33]
TP21	4,31 [0,88]	0,11 [0,02]	25,85 [6,89]	0,24 [0,02]	6,00 [0,47]
TP22	3,74 [0,70]	0,09 [0,02]	21,99 [5,30]	0,23 [0,02]	5,88 [0,48]
TP25	4,58 [0,75]	0,11 [0,02]	26,59 [6,66]	0,24 [0,03]	5,80 [0,55]
TP26	5,82 [0,69]	0,15 [0,02]	35,99 [6,79]	0,26 [0,02]	6,19 [0,47]
TP31	8,97 [0,39]	0,31 [0,01]	66,28 [5,78]	0,42 [0,01]	7,39 [0,33]
TP33	8,95 [0,40]	0,31 [0,01]	66,08 [5,82]	0,42 [0,01]	7,38 [0,33]
TP36	4,17 [0,72]	0,09 [0,02]	22,66 [5,95]	0,20 [0,03]	5,43 [0,56]
TP39	6,49 [0,68]	0,17 [0,02]	40,42 [6,97]	0,25 [0,02]	6,22 [0,45]
TP40	8,72 [0,40]	0,30 [0,01]	64,50 [5,75]	0,42 [0,01]	7,40 [0,33]
TP41	5,13 [0,61]	0,14 [0,02]	32,65 [5,69]	0,27 [0,02]	6,37 [0,42]
TP43	4,58 [0,75]	0,11 [0,02]	26,59 [6,66]	0,24 [0,03]	5,80 [0,55]
TOTAL	6,08 [0,42]	0,18 [0,00]	40,32 [5,06]	0,30 [0,01]	6,46 [0,40]

ANNEXE 10. § Organisation sociale. Organisation générale de la communauté...

LISTE DES SRIG MOYENS, MAX. ET DE LA SOMME DES INDICES DE CHAQUE INDIVIDU (JEU DE DONNÉES COMPLET). Les trois premières colonnes donnent les valeurs en incluant les juvéniles. Les deux dernières colonnes donnent les valeurs moyennes et max. en excluant les juvéniles. Les cellules des couples mère-petit apparaissent en gris dans la colonne « SRIG max. ». Les cellules des individus ayant un indice max. au moins deux fois plus élevé que l'indice total moyen apparaissent en rouge dans les colonnes « SRIG max. ».

	SRIG moyen	SRIG max.	Somme des SRIG	SRIG moyen (juvéniles exclus)	SRIG max. (juvéniles exclus)
AV02	1,75	23,93	43,73	1,27	12,43
MH01	1,15	7,76	28,63	1,11	4,58
MH02	1,08	6,05	26,92	0,95	4,43
MH12	1,13	6,05	28,33	1,00	3,99
TP02	0,80	2,87	20,06	0,96	3,67
TP03	0,77	2,34	19,22	0,95	3,67
TP04	1,22	10,13	30,48	1,27	8,66
TP06	1,28	5,26	32,02	1,11	3,38
TP07	0,66	2,49	16,62	0,76	3,52
TP08	1,05	6,56	26,16	1,08	8,66
TP09	1,16	5,26	29,06	1,05	3,56
TP10	1,14	4,53	28,47	1,06	4,58
TP11	0,82	2,83	20,48	1,02	3,52
TP14	1,57	8,15	39,25	1,43	8,34
TP15	0,82	3,42	20,58	1,03	3,49
TP21	1,16	6,06	29,07	0,99	4,00
TP22	1,41	9,54	35,23	1,46	12,43
TP25	1,26	21,14	31,52	0,75	4,43
TP26	1,12	5,85	28,06	0,96	3,71
TP31	0,82	2,83	20,48	-	-
TP33	0,80	2,87	19,89	-	-
TP36	1,68	23,93	42,12	-	-
TP39	1,22	10,13	30,48	-	-
TP40	0,83	3,42	20,76	-	-
TP41	1,17	7,76	29,16	-	-
TP43	1,26	21,14	31,52	-	-
TOTAL ± s.d.	1,12 ± 0,28	8,17 ± 6,69	28,01 ± 7,05	1,06 ± 0,19	5,53 ± 3,01

ANNEXE 11. § Organisation sociale. Organisation générale de la communauté...

CARACTÉRISTIQUES DE CHAQUE INDIVIDU AU SEIN DU RÉSEAU SOCIAL (JEU DE DONNÉES « PLONGÉE »).

Les erreurs standard, calculées avec un bootstrap de 1000 répliqués, sont indiquées entre crochets.

	Strength k_i	Eigenvector centrality	Reach	Clustering coefficient C	Affinity
AV02	1,43 [0,52]	0,01 [0,01]	2,54 [1,68]	0,23 [0,20]	1,77 [0,41]
MH01	2,77 [0,83]	0,09 [0,04]	8,14 [3,63]	0,13 [0,05]	2,94 [0,48]
MH02	2,80 [0,52]	0,08 [0,04]	8,50 [2,47]	0,21 [0,05]	3,04 [0,41]
MH12	3,31 [0,52]	0,10 [0,04]	9,59 [2,64]	0,17 [0,04]	2,89 [0,35]
TP02	5,04 [0,44]	0,37 [0,01]	21,38 [3,34]	0,38 [0,05]	4,25 [0,31]
TP03	4,02 [0,52]	0,32 [0,03]	17,99 [3,36]	0,46 [0,05]	4,47 [0,31]
TP04	2,72 [0,56]	0,08 [0,04]	7,67 [2,99]	0,13 [0,04]	2,82 [0,47]
TP06	2,47 [0,60]	0,07 [0,04]	6,64 [2,88]	0,13 [0,05]	2,69 [0,46]
TP07	1,13 [0,41]	0,10 [0,04]	5,27 [2,04]	0,56 [0,09]	4,66 [0,41]
TP08	1,26 [0,47]	0,05 [0,03]	3,98 [1,90]	0,25 [0,14]	3,16 [0,61]
TP09	2,37 [0,61]	0,08 [0,03]	6,96 [2,77]	0,14 [0,04]	2,94 [0,41]
TP10	1,71 [0,76]	0,06 [0,03]	5,07 [2,93]	0,16 [0,09]	2,97 [0,57]
TP11	5,14 [0,40]	0,39 [0,01]	21,83 [3,27]	0,39 [0,04]	4,25 [0,32]
TP14	2,14 [0,69]	0,03 [0,03]	4,37 [2,68]	0,13 [0,20]	2,04 [0,44]
TP15	4,59 [0,43]	0,35 [0,02]	19,56 [3,25]	0,39 [0,05]	4,26 [0,32]
TP21	1,93 [0,90]	0,04 [0,04]	5,27 [3,45]	0,14 [0,06]	2,73 [0,41]
TP22	1,83 [0,61]	0,04 [0,03]	4,48 [2,44]	0,16 [0,19]	2,45 [0,58]
TP25	1,88 [0,35]	0,05 [0,03]	5,02 [1,70]	0,20 [0,09]	2,67 [0,47]
TP26	2,81 [0,61]	0,08 [0,04]	8,11 [2,85]	0,19 [0,04]	2,88 [0,39]
TP31	5,14 [0,40]	0,39 [0,01]	21,83 [3,27]	0,39 [0,04]	4,25 [0,32]
TP33	5,03 [0,45]	0,37 [0,01]	21,46 [3,36]	0,38 [0,05]	4,27 [0,30]
TP36	1,46 [0,46]	0,02 [0,01]	2,83 [1,47]	0,20 [0,20]	1,95 [0,37]
TP39	2,72 [0,56]	0,08 [0,04]	7,67 [2,99]	0,13 [0,04]	2,82 [0,47]
TP40	4,51 [0,43]	0,34 [0,02]	19,16 [3,23]	0,39 [0,05]	4,24 [0,33]
TP41	2,79 [0,76]	0,10 [0,04]	8,19 [3,46]	0,13 [0,05]	2,94 [0,48]
TP43	1,88 [0,35]	0,05 [0,03]	5,02 [1,70]	0,20 [0,09]	2,67 [0,47]
TOTAL	2,88 [0,23]	0,14 [0,01]	9,94 [1,55]	0,25 [0,04]	3,19 [0,25]

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES ET ORGANISATION SOCIALE D'UNE COMMUNAUTÉ DE GRANDS DAUPHINS, *TURSIOPS TRUNCATUS*, EXPOSÉE AU TOURISME DANS L'ARCHIPEL DES TUAMOTU

Carzon Pamela

Date de soutenance

RÉSUMÉ

Bien que la présence du grand dauphin commun ait été attestée autour de nombreuses îles océaniques, la plupart des informations disponibles sur *Tursiops truncatus* ont été recueillies dans le cadre de travaux menés sur des populations continentales côtières. Le site de la passe de Tiputa, situé au nord de l'atoll de Rangiroa dans l'archipel des Tuamotu, offre des conditions d'observation exceptionnelles qui le rendent particulièrement adapté au suivi de l'espèce en milieu insulaire océanique tropical. Des données ont été collectées en 2015-2016 et complétées par des informations acquises dans le cadre d'un travail pluriannuel mené depuis 2009. Ces données ont servi à décrire des paramètres démographiques et l'organisation sociale des grands dauphins de la zone de Tiputa afin de fournir une base descriptive concernant cette espèce, emblématique du tourisme-plongée en Polynésie française.

Les données, recueillies à terre, en plongée sous-marine et depuis une embarcation en surface, font état d'une petite communauté de 32,3 individus, $IC_{95\%} = [30,5 - 33,0]$ dont certains membres sont fidèles, depuis plus de 20 ans, à une zone de moins de 2 km². La passe de Tiputa représente un micro-habitat dédié au surf dont la fréquentation est largement influencée par l'état du courant. Malgré l'existence d'une pression touristique soutenue, l'observation en plongée est un atout majeur du site et permet une description fine des associations et des comportements, dont certains n'ont jamais été enregistrés auparavant chez l'espèce. Les grands dauphins entretiennent des relations privilégiées et stables sur le long-terme et leur organisation sociale se situe à mi-chemin entre celle observée chez les communautés continentales étudiées en milieux tropicaux et certaines populations géographiquement isolées, suggérant l'existence de contraintes écologiques propres au site de Tiputa.

MOTS-CLÉS

grand dauphin, milieu océanique tropical, atoll, passe, organisation et structure sociale, paramètres démographiques, pression touristique