



HAL
open science

Statut et comportement social du Grand Dauphin *Tursiops truncatus* Mont. 1821 dans le Bassin d’Arcachon

Marc Ferrey, Anne Collet, Christophe Guinet

► **To cite this version:**

Marc Ferrey, Anne Collet, Christophe Guinet. Statut et comportement social du Grand Dauphin *Tursiops truncatus* Mont. 1821 dans le Bassin d’Arcachon. *Revue d’Écologie*, 1993, 48 (3), pp.257-278. hal-03529015

HAL Id: hal-03529015

<https://hal.science/hal-03529015>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

STATUT ET COMPORTEMENT SOCIAL DU GRAND DAUPHIN *TURSIOPS TRUNCATUS* MONT. 1821 DANS LE BASSIN D'ARCACHON

Marc FERREY*, Anne COLLET** et Christophe GUINET***

Le Grand dauphin (*Tursiops truncatus*) peut être observé dans toutes les eaux chaudes et tempérées de la planète, aussi bien près des côtes qu'au large (Marcussi et Pilleri, 1971 ; Mitchell, 1975). En Atlantique Nord-Est, la population côtière semble se répartir en groupes fréquentant des sites distincts, depuis l'Ecosse jusqu'au Portugal (Fraser, 1974 ; Teixeira et Duguy, 1981 ; McBrearty *et al.*, 1986, Evans, 1987). Dans cette même région, le Grand dauphin peut être également observé à plusieurs centaines de kilomètres des côtes (Duguy et Aloncle, 1974 ; McBrearty *et al.*, 1986).

Cette distribution pourrait être due à la présence de deux écotypes, comme cela a pu être montré dans l'Ouest Atlantique où deux catégories de Grands dauphins, l'un côtier et l'autre hauturier, ont été différenciées non seulement morphologiquement, mais aussi génétiquement (Hersh et Duffield, 1990).

Le long des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, le Grand dauphin fréquente cinq sites principaux : Le golfe Normano-Breton, l'Iroise, la Bretagne sud, les Pertuis Rochelais et le Bassin d'Arcachon (Hussenot, 1980 ; Duguy et Hussenot, 1980 ; G.M.N., 1988 ; Duguy, 1990 ; Saint Girons, Bertrand et Duguy, 1991). L'objectif de notre étude était de préciser le statut de la population de Grands dauphins fréquentant le bassin d'Arcachon. La présence de l'espèce en cet endroit a été remarquée dès le siècle dernier par des scientifiques (Fisher, 1881 ; Granger, 1906). Bien que 64 observations aient été faites d'avril 1973 à décembre 1987 par le Centre National d'Etude des Mammifères Marins de la Rochelle (CNEMM), cette population de *Tursiops truncatus* était encore mal connue. Dans le cadre de l'étude des mammifères marins poursuivie par le Groupe de Recherches et d'Etudes des Mammifères Marins (G.R.E.M.M.S.) depuis 1988, notre premier objectif a donc consisté à définir les modalités de la fréquentation de ce site par le Grand dauphin et la taille du groupe, puis de commencer l'étude de son comportement social dans ce milieu particulier qu'est le Bassin d'Arcachon.

* M. Ferrey, 13, av. E. Zola, F-31520 Ramonville.

** A. Collet, Centre National d'Etude des Mammifères Marins, Port des Minimes, F-17000 La Rochelle.

*** C. Guinet, Océanopolis, F-29275 Brest Cedex. Adresse actuelle : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, C.N.R.S. F-79360 Villiers-en-Bois.

MÉTHODES

I Zone d'étude

Le bassin d'Arcachon dessine un triangle de 20 km de côté, seule ouverture importante dans les 200 km de côtes rectilignes des Landes, à mi-chemin entre Adour et Gironde. Sur cet espace de hauts-fonds sableux, protégé des grandes houles de l'Atlantique, mais en communication avec lui par l'intermédiaire de plusieurs chenaux de moins de 500 m de large, la marée est le phénomène quotidien le plus important : la surface recouverte peut passer de 50 km² à 150 km² en 6 heures, avec un transfert de 130 millions de m³ en mortes eaux, à 370 millions de m³ en vives eaux. Ceci entraîne des courants parfois violents qui modifient chenaux et bancs de sable, lesquels forment un véritable labyrinthe en

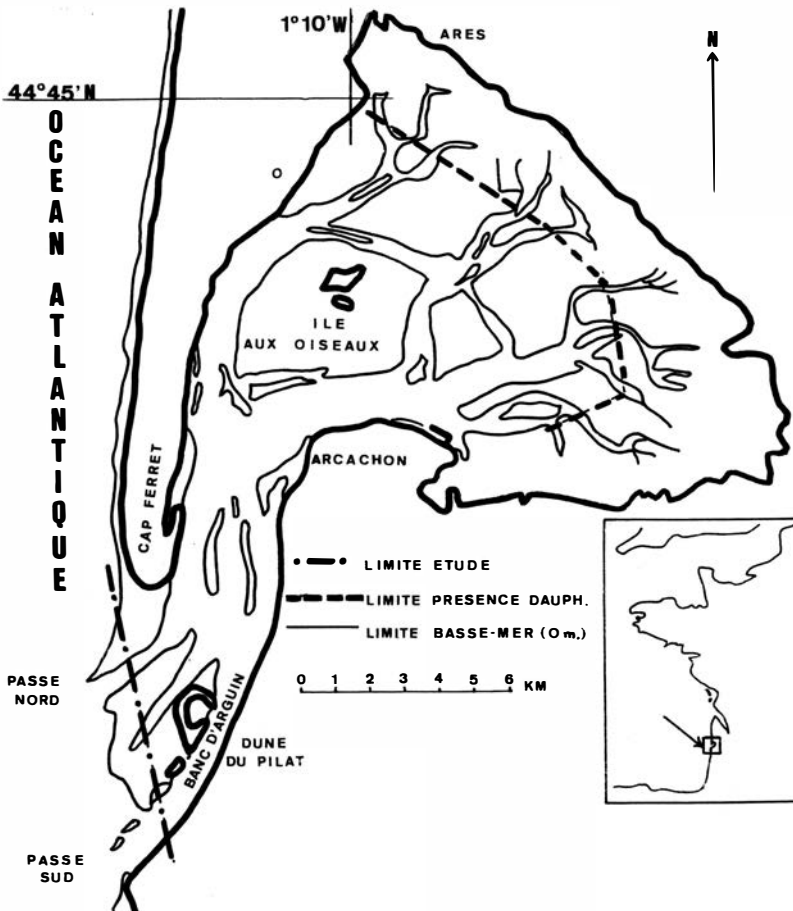


Figure 1. — Carte du site d'étude.

transformation continue (Gassiat, 1989) (Fig. 1). Les profondeurs ne dépassent pas 20 m au milieu des grands chenaux et s'étagent le plus souvent de 0 à 15 m. Les écarts de température et de salinité entre l'océan et le bassin, qui sont soumis à des alternances saisonnières (Robert *et al.*, 1987) et le rythme des marées, jouent un rôle important dans la pénétration et présence des espèces à l'intérieur du bassin. En 1988, le Mulet (*Mugil sp.*) y fut l'espèce la plus pêchée, puis venaient la Sole (*Solea solea*), la Seiche (*Sepia officinalis*), la Crevette (*Palaemon sp.*), le Bar (*Dicentrarchus labrax*), le Rouget (*Mullus surmuletus*), l'Anguille (*Belone belone* et *Anguilla anguilla*) (Labouré, 1991). Toutes ces espèces peuvent faire partie du régime alimentaire très opportuniste de *Tursiops truncatus* (Leatherwood, 1975 ; Desportes, 1985).

Ce milieu est soumis à une très forte pression d'occupation humaine : plus de 20 000 bateaux y sont recensés et 50 km² de parcs à huîtres forment des pièges aussi dangereux que les multiples filets en travers des chenaux à toutes profondeurs. Mais l'Homme a cessé d'être un prédateur actif des dauphins dans le bassin d'Arcachon vers la fin des années 60. Les petits Cétacés y avaient été capturés pour la consommation depuis le Moyen-Age, et ils étaient encore tués à la carabine en 1960 (Amanieu et Cazaux, 1960). Cette pratique semble avoir complètement cessé quand la loi a interdit de « détruire, poursuivre et capturer les delphinidés » (J.O. No 10205 du 4 nov. 1970).

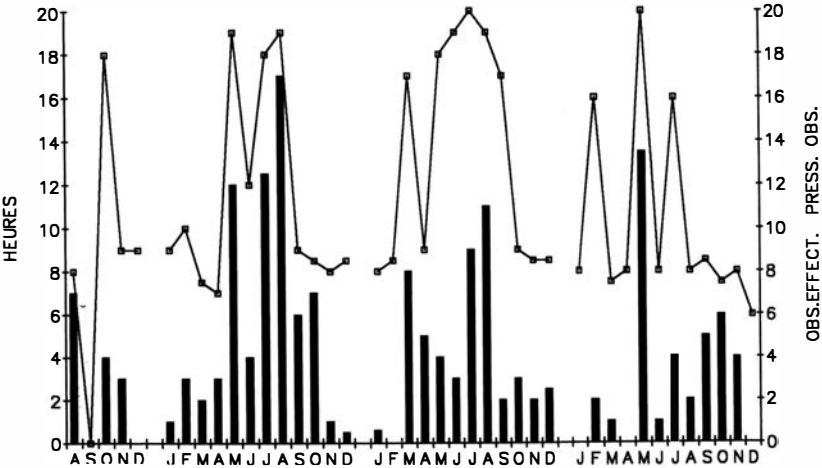


Figure 2. — Répartition du nombre d'heures d'observation et des efforts d'observation sur la zone d'étude, entre le mois d'août 1988 et le mois de décembre 1991. Les barres verticales représentent le nombre d'heures d'observation réalisées, et la courbe la pression d'observation en heures.

II *Recueil des données*

Depuis 1988, des sorties mensuelles ou bi-mensuelles en mer, effectuées sur les bateaux de la SEPANSO (1), une vedette de 6,3 m ou une pinasse de 11 m, ont permis de réaliser le suivi régulier de la population de dauphins. La zone d'observation a couvert l'ensemble des chenaux du bassin d'Arcachon dont la profondeur atteint au moins 4-5 m à marée haute. (Fig. 1).

Entre août 1988 et décembre 1991, 60 sorties ont été effectuées et ont représenté un effort d'observation de 479 heures (Fig. 2). Durant les rencontres avec les dauphins et quand les conditions le permettaient, chaque individu était « photo-identifié », à partir de marques naturelles comme la forme de l'aileron et les entailles sur son bord de fuite, les flammes latérales et les cicatrices profondes. (Würsig & Würsig, 1977 ; Würsig et Jefferson, 1990) (Fig. 3).

La détermination du sexe est difficile chez les Grands dauphins en raison du manque de dimorphisme sexuel de l'espèce (Hersh *et al.*, 1990). A défaut de photographie nette de la partie ventrale postérieure, elle n'est possible que pour les femelles accompagnées de petits, grâce aux comportements maternels ou allomaternels caractéristiques de ces delphinidés (Tavolga, 1966 ; Shane *et al.*, 1986).

La plupart des photos exploitables ont été prises alors que les dauphins nageaient dans une direction perpendiculaire à l'axe de prise de vue, à une distance généralement comprise entre 40 et 80 m, ce qui correspondait à la limite d'approche acceptée par ce groupe sans perturbation notable du comportement.

Les clichés ont été réalisés au moyen d'un appareil reflex 24 × 36 autofocus, avec un moteur permettant 3 prises de vue par seconde. Cet appareil, chargé en film noir et blanc 400/800 ISO, était muni d'un dos dateur précis à la minute et équipé d'un objectif zoom 100/300 mm. Les prises de vue ont été effectuées au 1/1 000 de seconde avec une sensibilité réglée sur 800 ISO. Chaque négatif photo a été examiné à la loupe (grossissement 20), afin de dresser un catalogue chronologique d'identifications, d'ordres de nage, et d'associations d'émergence à la surface.

Les ordres de nage correspondent à l'ordre dans la formation de nage en surface d'individus séparés par moins de trois longueurs de corps les uns des autres.

Les associations d'émergence à la surface ont été définies comme toute apparition simultanée, à moins d'une longueur de corps les uns des autres, d'individus identifiés et permettant de définir les duos (associations deux par deux) et les trios (associations trois par trois).

Pour éviter de compter plusieurs fois la même émergence quand elle était photographiée au rythme de plusieurs images/seconde, chaque événement d'association ou d'ordre de nage a été déterminé à partir d'une série de photographies séparée des autres séries par un intervalle d'au moins une minute, relevé par le dos dateur de l'appareil.

III *Analyse des données*

Les associations d'émergence à la surface, en duos et en trios, et l'ordre de nage ont d'abord été analysés à l'aide d'un logiciel de traitement statistique des

(1) Fédération des Sociétés pour l'Etude, la Protection et l'Aménagement de la Nature dans le Sud-Ouest.



Figure 3. — En haut : une association caractéristique entre trois dauphins dont les ailerons sont remarquables par leurs différences : le juvénile A6 nage entre sa mère A5 (à gauche) et l'« accompagnatrice » A3 (cliché mai 1990, M. Ferrey). En bas : un comportement typique du dauphin « familier » A1, photographié à quelques mètres du bateau d'observation, alors qu'il utilise l'accélération apportée par la vague du sillage. Les dimensions, la disposition et l'intensité des bandes rayées verticales sur le melon, sont propres à chaque individu (cliché octobre 1990, J.J. Boubert).

données (S.D.T. ; I.S.T., Toulouse). Ce logiciel, après avoir compté et trié les différentes associations par années et sur l'ensemble de la période, a également relevé les évolutions annuelles des données statistiquement significatives. Trois catégories d'indices d'association ont ensuite été calculées :

(1) L'Indice de Participation des individus aux Associations, ou « sociabilité » (IPA), qui correspond au nombre de photos où un dauphin est associé divisé par le nombre total de photos d'associations.

(2) L'Indice d'Association des duos (IA2), (Dice, 1945) :

$$IA2 = 2 \times S/a + b, \text{ où :}$$

S = nombre total d'associations entre les dauphins A et B pour la période,
a = nombre total d'apparitions du dauphin A en association pour la période, et
b = nombre total d'apparitions du dauphin B en association pour la période.

IA2 = 1 si les dauphins A et B sont associés l'un à l'autre lors de toutes leurs apparitions.

(3) L'Indice d'Association des trios (IA3) :

$$IA3 = 3 \times T/a + b + c, \text{ où :}$$

T = nombre total d'associations entre les dauphins A, B et C.

Les associations retenues pour la discussion, ou « associations significatives », sont celles dont la probabilité d'apparition par pur hasard est inférieure ou égale à 0,05 (1), ou dont le Chi 2 d'évolution d'une année à l'autre est supérieur à 6, soit $P < 0.02$.

(1) Dans un groupe de E éléments, le nombre C de combinaisons possibles entre q éléments peut être calculé comme suit :

$$C = E!/q!(E-q)!$$

La probabilité p d'apparition au hasard d'une combinaison est donc :

$$p = q!(E-q)!/E!$$

Si n est le nombre total d'associations de toutes les paires pour une période, l'intervalle de confiance à 95 % du nombre S d'associations entre A et B sera compris entre :

$$pn - 1,96 \sqrt{p(1-p)n} \text{ et } pn + 1,96 \sqrt{p(1-p)n}$$

S suit en effet une loi binominale de paramètre p et n, qu'il est possible d'approximer dans ce cas par une loi normale de moyenne :

$$M = pn \text{ et de variance : } VAR = \sigma^2 = p(1-p)n$$

L'intervalle de confiance à 95 % de l'indice d'association sera compris entre :

$$2((pn-1,96 \sqrt{p(1-p)n})/(a+b)) \text{ et } 2((pn+1,96 \sqrt{p(1-p)n})/(a+b))$$

La même méthode sera appliquée aux trios et aux ordres de nage, en tenant compte, dans ce dernier cas, d'un nombre n de regroupements de nage observés et de la probabilité p d'apparition d'un individu en tête de formation, qui est l'inverse du nombre d'individus disponibles pour cette place.

RÉSULTATS

I Identifications

Le nombre de photo-identifications exploitables réalisées lors de 53 rencontres de dauphins espacées régulièrement d'août 1988 à décembre 1991 s'élève à 3 292 (Fig. 3). Des identifications ont pu être effectuées à tous les mois de l'année, sauf en décembre 1988, février 1990, janvier, avril et décembre 1991. Les photographies concernent six *Tursiops truncatus*, baptisés respectivement A1 (« François/e »), A2 (« Omega »), A3 (« Vire »), A4 (« Grande Faucille »), A5 (« Egoïne »), A6 (« Petite Faucille »), surnoms destinés à favoriser la reconnaissance sur le terrain.

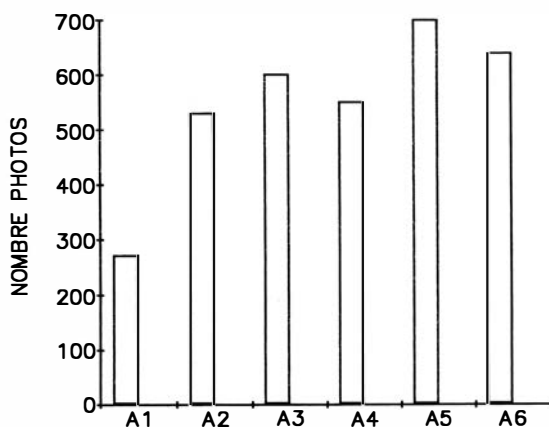


Figure 4. — Nombre de photographies permettant l'identification de chaque Grand dauphin du Bassin d'Arcachon.

Lors de 28 rencontres sur les 30 où tous les dauphins présents ont été identifiés ($P < 0.05$: plus de quatre identifications exploitables par dauphin : Würsig & Jefferson, 1990), le groupe était formé des 5 mêmes individus, soit A2, A3 A4, A5 et A6.

Le dauphin A1 n'a été photographié avec ses congénères que lors de 12 rencontres sur les 30 où tous les individus présents ont été identifiés.

II Associations d'émergence à la surface

A) Indice de participation aux associations ou « sociabilité » de chaque individu (IPA)

Du début de 1989 à la fin de 1991, il a été réalisé 1 215 séries de photo-identifications de dauphins en association. La « sociabilité » (IPA) de

chaque individu pour la période entière est représentée sur la figure 5, où il est possible de distinguer trois catégories : sociabilité forte pour les individus A5 et A6, moyenne pour A3 et A4, faible pour A2 et A1. L'évolution de la sociabilité durant les trois années est représentée sur la figure 6. Deux individus ont des indices qui ont évolué de façon continue entre 1988 et 1991 : A2, dont la sociabilité a augmenté de 9 % et A4 dont la sociabilité a diminué de 7 %.

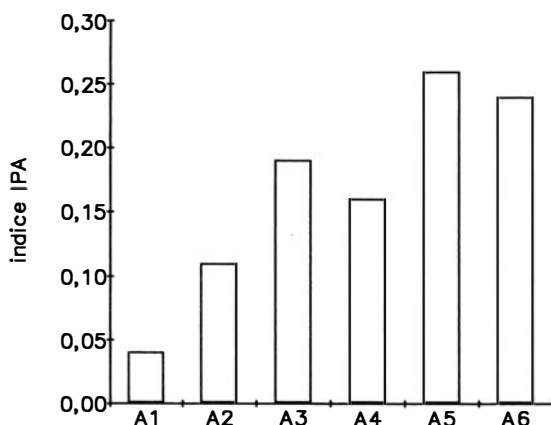


Figure 5. — Indice de participation aux associations des six dauphins du Bassin d'Arcachon (indice IPA).

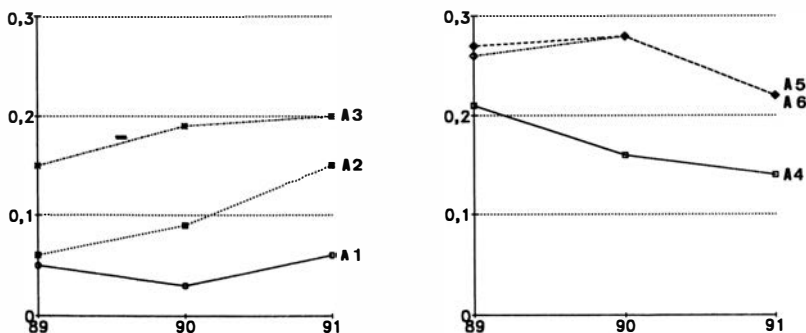


Figure 6. — Evolution, sur trois années, de l'indice de participation aux associations des six dauphins du Bassin d'Arcachon (indice IPA).

B) Indice d'Associations à deux (IA2)

Sept cent quarante cinq séries d'associations d'émergence à la surface de deux dauphins (IA2) ont été photographiées (Fig. 7). Les associations significatives ($p < 0.05$: cf. « Méthodes ») dépassent la limite supérieure de l'intervalle de confiance.

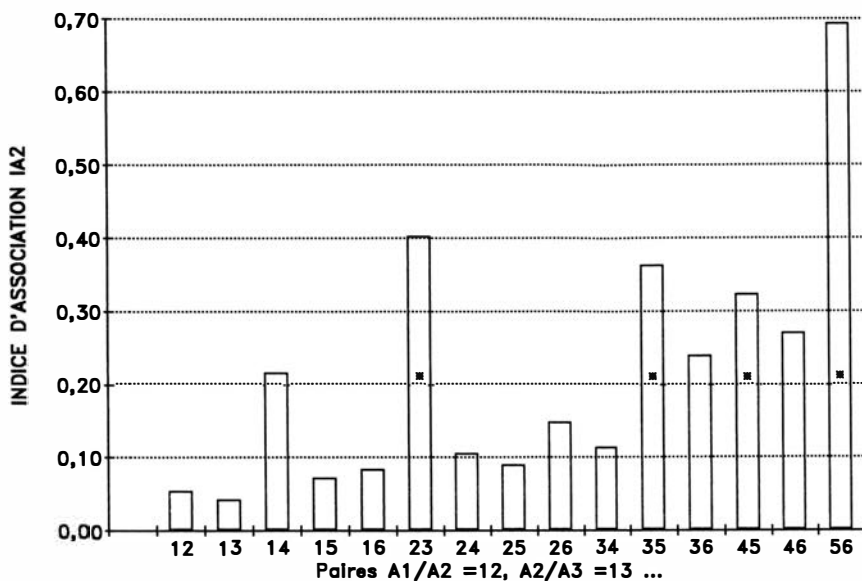


Figure 7. — Indices d'association (IA2) entre les six dauphins pris deux à deux ; les astérisques indiquent les paires pour lesquelles l'indice d'association est statistiquement significatif ($p < 0,05$, voir note et tableau III).

TABLEAU I

Effectifs et indices d'associations des paires.

Paire	1989				1990				1991			
	S	a	b	IA2	S	a	b	IA2	S	a	b	IA2
12	1	8	10	0,11	0	15	49	0,00	4	29	75	0,08
13	3	8	23	0,19	1	15	108	0,02	2	29	103	0,03
14	4	8	32	0,20	3	15	91	0,06	19	29	71	0,38
15	2	8	41	0,08	9	15	157	0,10	2	29	114	0,03
16	5	8	40	0,21	6	15	137	0,08	3	29	112	0,04
23	3	10	23	0,18	22	49	108	0,28	49	75	103	0,55
24	4	10	32	0,19	9	49	91	0,13	4	75	71	0,05
25	5	10	41	0,20	11	49	157	0,11	4	75	114	0,04
26	2	10	40	0,08	11	49	137	0,12	18	75	112	0,19
34	3	23	32	0,11	13	108	91	0,13	8	103	71	0,09
35	10	23	41	0,31	48	108	157	0,36	41	103	114	0,38
36	9	23	40	0,29	35	108	137	0,29	18	103	112	0,17
45	16	32	41	0,44	45	91	157	0,36	20	71	114	0,22
46	12	32	40	0,33	29	91	137	0,25	25	71	112	0,27
56	27	41	40	0,67	101	157	137	0,69	79	114	112	0,70
TOT	106				343				296			

S = nombre d'assoc. par paire ; a = nombre de photos du 1^{er} en assoc. ; b = nombre de photos du 2^e en assoc. ; IA2 : indice d'ass. à deux

L'association entre A5 et A6 ressort fortement au-dessus des autres avec un indice de 0.69 ; A5 forme aussi des associations significatives avec A3 et A4 ; et enfin A2 s'associe avec A3, surtout en 1991 (Tab. I).

L'évolution des associations significatives à deux est représentée sur la figure 8. Trois types d'évolution peuvent être distingués : très faible pour le couple A5/A6 ; moyenne, en croissance continue pour A3/A5 et en diminution continue pour A4/A5 ; forte pour ; A2/A3 et A1/A4 entre 1990 et 1991.

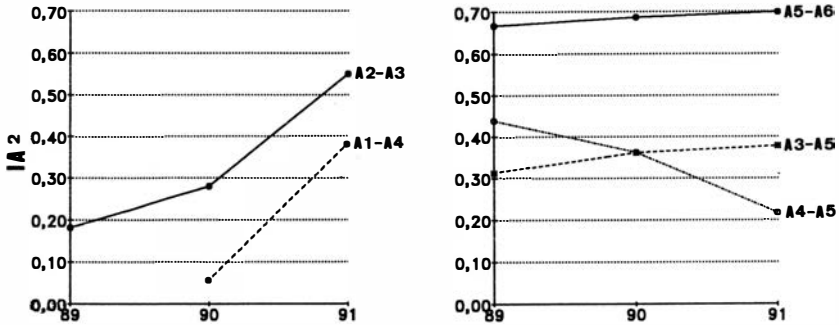


Figure 8. — Evolution, sur trois années, des indices d'association pour les quatre paires dont l'indice est statistiquement significatif (fig. 7) et évolution, de 1990 à 1991, de la paire A1/A4 dont le khi2 d'évolution est élevé pour cette période (voir méthodes et tableau III).

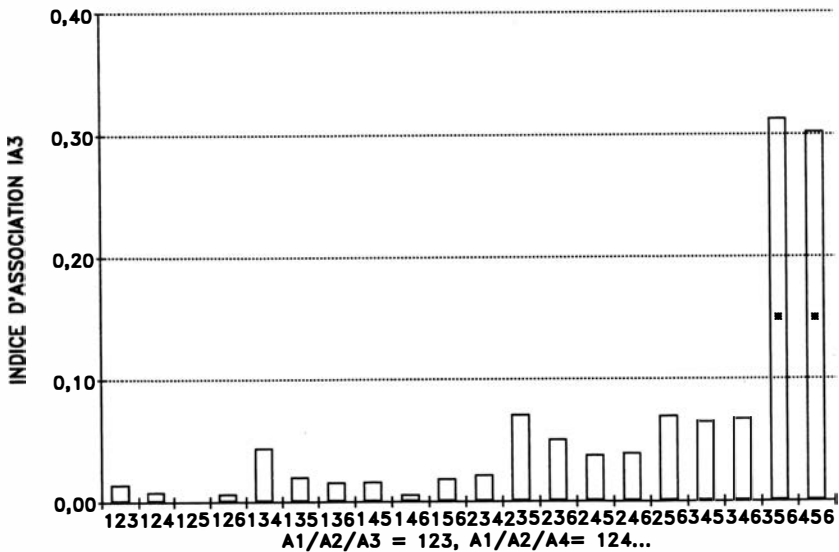


Figure 9. — Indices d'association (IA3) entre les six dauphins pris trois à trois ; les astérisques indiquent les trios dont l'indice d'association est statistiquement significatif ($p < 0,05$, voir note et tableau III).

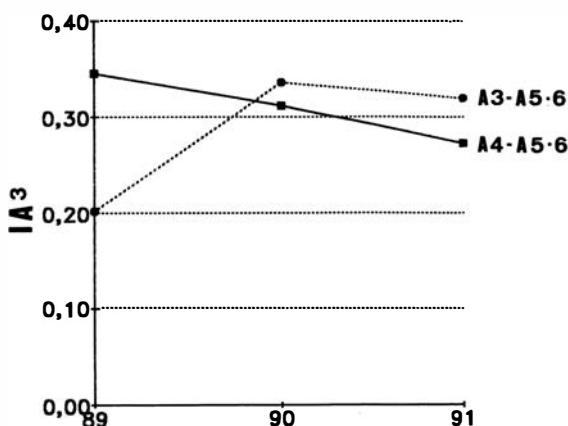


Figure 10. — Evolution, sur trois années (1989 à 1991), des indices d'association des deux trios A3/A5/A6 et A4/A5/A6 dont l'indice est statistiquement significatif (fig. 9).

C) Indice d'association à trois (IA3)

Deux cent quatre vingt neuf séries de photos d'association à trois (IA3) ont été réalisées (Fig. 9). Sur 19 types de trios photographiés durant cette période, seuls 2 trios A4/A5/A6 et A3/A5/A6 ont des indices d'association significatifs et de loin supérieurs à tous les autres. Ces 2 trios comprenant chacun la paire A5/A6, tout se passe comme si les dauphins A3 et A4 s'associaient chacun à un « individu » formé par le duo A5/A6. L'évolution des associations significatives à trois est représentée sur la figure 10. La décroissance nette et régulière du trio A4/A5/A6 correspond à celle de la paire A4/A5. En revanche, de 1989 à 1990, la croissance du trio A3/A5/A6 est plus clairement indiquée que celle de la paire A3/A5 ; la légère décroissance de l'indice de ce trio de 1990 à 1991 ne contredit pas l'augmentation de l'indice de la paire A3/A5 qui est compensé par une forte diminution de la relation A3/A6 pour cette période (Tab. I).

III Evolutions annuelles des données entre 1989 et 1991

Seules les données fortement significatives ($\text{khi}^2 > 6$, $p < 0.02$) sont représentées dans le tableau III(2).

La présence de A2 et de A1 sur les photos d'identification s'est très nettement accentuée en 1991, ce qui est confirmé par l'augmentation des associations A2/A3 et A1/A4, particulièrement remarquable cette année (Fig. 8), alors que l'association A4/A5 diminuait notablement à cette même période.

IV Formations de nage (Fig. 11)

Cent vingt quatre séries de photos de groupes de 4 à 6 dauphins ont été utilisées pour déterminer quels étaient les individus nageant en tête ou en queue de

TABLEAU II

Effectifs et indices d'association des trios.

Trios	1989					1990					1991				
	T	a	b	c	IA3	T	a	b	c	IA3	T	a	b	c	IA3
123	0	8	10	23	0,00	1	15	49	108	0,02	1	29	75	103	0,01
124	0	8	10	32	0,00	0	15	49	91	0,00	1	29	75	71	0,02
125	0	8	10	41	0,00	0	15	49	157	0,00	0	29	75	114	0,00
126	0	8	10	40	0,00	0	15	49	137	0,00	1	29	75	112	0,01
134	2	8	23	32	0,10	1	15	108	91	0,01	4	29	103	71	0,06
135	0	8	23	41	0,00	1	15	108	157	0,01	3	29	103	114	0,04
136	1	8	23	40	0,04	0	15	108	137	0,00	2	29	103	112	0,02
145	0	8	32	41	0,00	1	15	91	157	0,01	2	29	71	114	0,03
146	0	8	32	40	0,00	0	15	91	137	0,00	1	29	71	112	0,01
156	0	8	41	40	0,00	4	15	157	137	0,04	0	29	114	112	0,00
234	0	10	23	32	0,00	2	49	108	91	0,02	2	75	103	71	0,02
235	1	10	23	41	0,04	5	49	108	157	0,05	10	75	103	114	0,10
236	0	10	23	40	0,00	2	49	108	137	0,02	9	75	103	112	0,09
245	2	10	32	41	0,07	3	49	91	157	0,03	3	75	71	114	0,03
246	0	10	32	40	0,00	3	49	91	137	0,03	5	75	71	112	0,06
256	5	10	41	40	0,16	4	49	157	137	0,03	8	75	114	112	0,08
345	2	23	32	41	0,06	6	108	91	157	0,05	8	103	71	114	0,08
346	3	23	32	40	0,09	7	108	91	137	0,06	6	103	71	112	0,06
356	7	23	41	40	0,20	45	108	157	137	0,34	35	103	114	112	0,32
456	13	32	41	40	0,35	40	91	157	137	0,31	27	71	114	112	0,27
TOT :	36					125					128				

T = nb. d'ass. trio ; a = nb. phot. 1^{er} en ass. ; b = nb. phot. 2^e en ass. c = nb. phot. 3^e en ass. ; IA3 = indice d'association à trois.

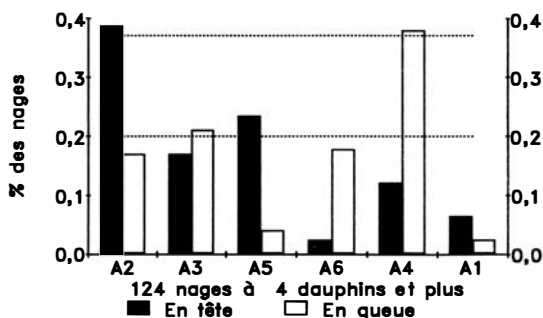


Figure 11. — Ordres de nage, donnés en pourcentage du total des formations de nage photographiées quand au moins quatre dauphins sont présents ; l'intervalle de confiance à 95 % est compris entre les lignes pointillées (voir note, page 262). Les dauphins dont le pourcentage de nage est supérieur à l'intervalle de confiance nagent significativement ($p < 0,05$) plus en tête ou en queue du groupe. Les dauphins dont le pourcentage de nage est inférieur à l'intervalle de confiance nagent significativement ($p < 0,05$) moins en tête ou en queue du groupe.

TABLEAU III

1) Intervalles de confiance à 95 % des données 1989/1991.

Paire	Intervalles de Confiance à 95 %	Trio	Intervalles de Confiance à 95 %
		123	0,05 à 0,16
		124	0,06 à 0,17
		125	0,04 à 0,13
		126	0,05 à 0,14
		134	0,05 à 0,14
12	0,39 à 0,68	135	0,04 à 0,11
13	0,26 à 0,44	136	0,04 à 0,11
14	0,30 à 0,52	145	0,04 à 0,12
15	0,20 à 0,35	146	0,04 à 0,12
16	0,22 à 0,37	156	0,03 à 0,10
23	0,20 à 0,34	234	0,04 à 0,12
24	0,22 à 0,39	235	0,03 à 0,10
25	0,16 à 0,28	236	0,03 à 0,10
26	0,17 à 0,30	245	0,03 à 0,10
34	0,17 à 0,30	246	0,04 à 0,11
35	0,13 à 0,23	256	0,03 à 0,09
36	0,14 à 0,24	345	0,03 à 0,09
45	0,14 à 0,25	346	0,03 à 0,09
46	0,15 à 0,27	356	0,03 à 0,08
56	0,12 à 0,21	456	0,03 à 0,08

2) Evolution significative des données 1989/1991.

	1989		1990		1991	
	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
A2 absent	7	0,01	10	0,002		
A2 présent					22	0,000
A1 absent			7	0,01		
A1 présent					6	0,02
A2/A3 : non	6	0,02	11	0,001		
A2/A3 : oui					23	0,000
A1/A4 : non			14	0,000		
A1/A4 : oui					13	0,000
A4/A5 : non					9	0,01

ces formations de nage ; deux dauphins occupent des positions préférentielles statistiquement significatives (supérieures à l'intervalle de confiance calculé, donc $p < 0,05$) : A2 en tête et A4 en queue. Il est possible d'en conclure que les dauphins A3, A5 et A6 et A1, qui n'occupent pas les positions extrêmes, sont encadrés dans la formation de nage ; ce qui est d'ailleurs confirmé par les pourcentages inférieurs à l'intervalle de confiance. Notons que la trop faible participation d'A1 aux associations, ne permet pas de lui attribuer une position bien établie.

DISCUSSION

I Fréquentation du Bassin d'Arcachon par le Grand dauphin

Les photo-identifications réalisées durant ces trois ans ont permis de montrer qu'un groupe de six Grands dauphins pouvait être observé tout au long de l'année sur le site étudié, ce qui permet de qualifier ces animaux de « résidents » du Bassin d'Arcachon.

La diminution des observations obtenues au cours des séances régulières du G.R.E.M.M.S. entre novembre et mars, ainsi que le nombre de celles collectées durant ces mêmes mois auprès d'observateurs « opportunistes » par le C.N.E.M.M. de la Rochelle entre 1973 et 1987, semblent montrer une baisse sensible de la fréquentation de ce site en hiver. Mais ceci pourrait d'abord refléter une dégradation des conditions d'observation à cette saison : durée du jour plus courte, eaux plus agitées et plus faible densité des bateaux d'observateurs occasionnels. En outre, les rencontres de dauphins effectuées par le G.R.E.M.M.S. entre décembre et février ont toutes eu lieu dans ou à proximité des passes d'entrée du bassin, dans une zone mal protégée de l'influence de l'océan et souvent inaccessible par mauvais temps. Cette fréquentation préférentielle des passes en hiver est analogue à ce qui a été observé en Floride dans la baie de Sarasota (Irvine *et al.*, 1981). L'absence d'observation de tout autre Grand dauphin dans ce secteur, malgré un effort d'observation de 479 heures réparties régulièrement sur ces trois années, suggère que les dauphins résidents d'Arcachon sont seuls sur ce site. La présence éventuelle d'autres dauphins ne pourrait qu'être rare.

Les groupes de Grands dauphins côtiers les plus proches de celui du Bassin d'Arcachon se trouvent à 200 km au Nord, dans les Pertuis Charentais (Duguay et Hussenot, 1980 ; Saint Girons *et al.*, 1991), et à 400 km au Sud, le long de la côte Cantabrique, dans la région de Santander où cette espèce est régulièrement observée (Garcia-Castrillo *et al.*, 1988 et 1990). Enfin, sur les 7 échouages de Grands dauphins recensés le long des côtes Landaises par le C.N.E.M.M. entre 1973 et 1990, 5 ont eu lieu dans, ou à proximité immédiate, du Bassin d'Arcachon.

Les recherches poursuivies sur *Tursiops truncatus* dans d'autres sites côtiers ont montré que des groupes, comptant en général moins d'une quinzaine de dauphins fréquemment associés, constituent des « groupes primaires », eux-mêmes éléments d'une « communauté » ou « troupeau » qui peut rassembler de 30 à plus de 100 individus, au sein d'un domaine marin bien défini (Würsig, 1978 ; Hussenot, 1980 ; Dos Santos et Lacerda, 1987 ; Scott *et al.*, 1990). Un « groupe primaire » a été défini par Wells *et al.* (1980) « comme la plus petite unité de dauphins étroitement associés et engagés dans les mêmes activités pour des périodes qui peuvent aller d'une journée à plusieurs semaines ». Toutefois des échanges sociaux peuvent avoir lieu aussi bien entre les groupes primaires d'une même communauté qu'entre des dauphins appartenant à des communautés voisines (Duffield et Wells, 1991).

Par ailleurs, la densité de Grands dauphins apparaît beaucoup plus faible dans le Bassin d'Arcachon qu'ailleurs : on y trouve 6 dauphins pour un territoire minimum de 50 km² à marée basse (0,1 dauphin/km²), contre 0,4 dauphins/km² au Portugal (Dos Santos et Lacerda, 1987) ou 1,3 dauphin/km² en Floride (Irvine *et al.*, 1981). Cette situation particulière permet d'étudier le comportement social

des Grands dauphins dans des conditions différentes de celles existant sur les autres sites de fréquentation connus. L'effectif stable et limité de cette communauté offre de plus la possibilité de recueillir un grand nombre de photos d'associations, ce qui permet d'obtenir une bonne précision dans l'analyse de la dynamique sociale du groupe.

II Statut et rôle social de chaque dauphin

Les études à long terme poursuivies sur les orques de Colombie Britannique et sur les Grands dauphins de Floride ont montré que l'émergence simultanée et rapprochée des cétacés à la surface peut indiquer une parenté, confirmée par les analyses génétiques (Bigg *et al.*, 1990 ; Scott *et al.*, 1990 ; Duffield et Wells, 1991). Il est donc possible de considérer que les associations d'émergence à la surface reflètent des relations sociales privilégiées.

Les cinq dauphins A2, A3, A4, A5 et A6 constituent, au sens strict de la définition de Wells (Wells *et al.*, 1980), un « groupe primaire », stable de 1989 à 1991, puisque ils ont été observés durant cette période en association étroite et partageant la même activité dans 93 % des rencontres où tous les dauphins présents ont été identifiés.

Le sixième dauphin, A1, qui a été vu avec les autres durant 40 % de ces rencontres peut être considéré comme un animal périphérique de ce groupe primaire.

L'analyse des associations de nage montre que les rôles sociaux des dauphins d'Arcachon peuvent être définis de la façon suivante :

1 Une paire « Mère-petit » (A5-A6)

« Egoïne » A5 et « Petite Faucille » A6 ont un indice d'association de loin supérieur à celui de toutes les autres paires ; A5 a également la « sociabilité » la plus élevée du groupe.

En août 1988, A5 était de dimensions comparables aux plus grands animaux présents et A6, d'une teinte plus claire que celles des autres dauphins, mesurait les 2/3 de la taille de A5 auprès duquel il nageait en permanence — ce qui a permis d'évaluer sa longueur à 2 m environ. Les estimations d'âge de *Tursiops truncatus* échoués effectuées au C.N.E.M.M. lui donneraient donc un âge compris entre un et deux ans à cette époque (A. Collet, inédit). Cette association étroite et durable entre un adulte et un juvénile est caractéristique de celle qui unit, chez tous les Cétacés, une mère et son petit (Caldwell et Caldwell, 1966). A5 serait donc une femelle reproductrice accompagnée de son dernier né A6.

L'attachement mère-juvénile chez les Grands dauphins observés en liberté dure en moyenne de 3 à 6 ans (Gawain, 1984 ; Shane *et al.*, 1986 ; Wells, 1991). En captivité, le relâchement progressif de ce lien peut se produire dès l'âge de 1 an (Chirighin, 1987).

La durée de la relation A5/A6, soit 4 à 5 ans fin 1991, est comparable à ce qui a été observé chez des dauphins sauvages ; en revanche la stabilité de leur indice d'association, qui n'a pas varié de plus de 2 % entre 1989 et 1991, est remarquable. Il est intéressant de remarquer ici que des couples mère-petit peuvent se reformer lors de situations de stress, alors que l'enfant est devenu un adulte

(Norris et Dolh, 1980). L'étude de l'ordre de nage en formation montre qu'A5 et A6 sont les dauphins qui sont les moins souvent en tête ou en queue d'un groupe de plus de 3, ce qui indique qu'ils occupent une position centrale dans le groupe. Les mammifères sociaux comme les babouins (Hall et De Vore, 1965) ou les éléphants (Moss, 1988) peuvent utiliser ce type de position protectrice pour les mères et leurs petits durant les déplacements. Elle a été remarquée chez des Grands dauphins fuyant les requins dans le golfe du Mexique (Leatherwood, 1977 in Shane *et al.*, 1986).

2 Deux « accompagnateurs » (A3 et A4) de la paire « mère-petit »

L'examen des autres associations par paires et des deux seuls trios significatifs, comprenant chacun le couple mère-petit (A5-A6), montre qu'ils ont été accompagnés préférentiellement, soit par le dauphin « Grande Faucille » A4, soit par le dauphin « Vire » A3 (Fig. 9). Cet accompagnement a surtout été réalisé en début de période d'étude par A4, et en fin de période par A3, qui ont ainsi alterné leur présence auprès du couple A5-A6 (Fig. 10).

Ce comportement d'accompagnement, de type alloparental, a souvent été observé chez de nombreux Cétacés et en particulier chez les Grands dauphins captifs ou en liberté :

a) Dans les zoos marins, la femelle qui met bas peut être assistée par d'autres femelles qui continuent à l'accompagner après la naissance, et le petit est pris en charge par l'une d'entre elles quand sa mère s'éloigne pour se nourrir (Tavolga et Essapian, 1957 ; Tavolga, 1966).

b) Dans l'océan Indien, les petits *Tursiops aduncus* peuvent être laissés en compagnie d'autres dauphins quand les mères vont s'alimenter dans la zone de surf (Tayler et Saayman, 1972). Toutes les études citées ici montrent que chez les Grands dauphins les animaux accompagnant sur de longues périodes les couples mère-petit sont des femelles. On peut donc supposer que les dauphins A3 et A4, « aides maternelles » (Aunties ou « baby-sitters » dans la littérature anglo-saxonne) sont des femelles. A3 est aussi le seul dauphin qui ait été identifié sans ambiguïté sur une photo d'archives prise dans le Bassin, alors qu'il avait déjà une taille d'adulte (août 1978, P. Petit, *comm. pers.*), ce qui lui donnerait un âge supérieur à vingt ans en 1991.

3 Un « pilote » (A2)

Les initiatives de déplacement du groupe semblent reposer sur « Omega » A2 : cet animal prend significativement la tête du groupe dans les formations de nage à plus de trois (Fig. 11), et il peut aussi être le dernier à plonger après avoir jeté un coup d'œil caractéristique dans la direction d'un danger potentiel. C'est également ce dauphin qui manifeste la plus grande vigilance apparente, parfois agressive, envers les menaces éventuelles. Son faible indice de participation aux associations (Fig. 5), alors qu'il a été identifié en même temps que les autres dauphins dans 29 rencontres sur 30, montre qu'il est très souvent photographié seul, alors qu'il « patrouille » aux alentours du groupe quand celui-ci ne se déplace pas. Un film vidéo du G.R.E.M.M.S. montre A2 lors d'une « charge » manifeste du bateau d'observation alors que celui-ci se trouvait à une distance (10 m) bien inférieure à celle acceptée habituellement par le groupe (40 m) ; enfin, une série de

photos le montre claquant du bec après le passage à grande vitesse d'une vedette à proximité immédiate des dauphins. Ces deux types de comportement, souvent observés chez les animaux dominants dans les zoos marins, peuvent être considérés comme des attitudes d'intimidation (Tavolga, 1966).

L'augmentation continue de sa sociabilité (Fig. 6 et Tab. III), entre 1989 et 1991, pourrait correspondre à une diminution du temps de « patrouille ». Une hypothèse proposée pour expliquer cette évolution serait que la maturation du juvénile A6 rend le groupe moins vulnérable et justifie moins cette « surveillance » périphérique.

Le sexe de A2 ne peut être déterminé avec certitude, mais ce dauphin est photographié à proximité des 3 autres animaux adultes et du juvénile de ce groupe primaire dans 98 % des rencontres entre 1989 et 1991. Comme il l'a été remarqué plus haut, les comportements maternels ou allomaternels de ces trois adultes, A5, A3 et A4, permettent de dire qu'elles sont des femelles. Or, dans les zoos marins, les femelles nagent la plus grande partie du temps avec leurs petits et entre elles, en dehors de brèves périodes de « cour » auprès d'un mâle (Tavolga et Essapian, 1957 ; Tavolga, 1966). A Sarasota, les principaux groupes primaires sont formés par des associations stables de 3 à 14 femelles (« female bands »). Les mâles adultes, qui nagent souvent en solitaires ou en petits groupes stables de 2 ou 3, ne se mêlent que par moments aux groupes primaires de femelles, qu'ils visitent tour à tour ; ils peuvent même disparaître occasionnellement du site (Wells, 1991).

Ces diverses constatations favoriseraient plutôt l'hypothèse qu'A2 est une femelle, « matriarche » d'une petite bande de *Tursiops truncatus*. Cette organisation sociale de type matriarcal a été bien démontrée chez un autre Delphinidé, l'Orque (*Orcinus orca*) : en Colombie Britannique, les « petites bandes » (pods) d'orques « résidentes » adoptent une formation de nage caractéristique, dont la tête est souvent prise par une grand-mère, suivie de ses enfants adultes puis des petits-enfants issus de ses filles (Bigg *et al.*, 1990). Mais quelque soit son sexe, le rôle de « pilote et gardien » du groupe rempli par A2, semble particulièrement se justifier au sein d'un milieu comme celui d'Arcachon. Le Bassin offre un environnement complexe et dangereux pour des Cétacés, et un « guide » expérimenté procure sans doute de meilleures chances de survie à tous les individus qui le suivent. Si A2 est une femelle expérimentée et relativement âgée, elle pourrait être comparée à la « matriarche » qui est responsable des déplacements et de la sécurité d'un groupe de femelles d'Eléphant d'Afrique accompagnées de leurs petits (Moss et Poole, 1983 ; Moss, 1988).

4 Un « périphérique » (A1)

« François(e) » A1, est un dauphin souvent solitaire ; son indice de participation aux associations est le plus faible de tous les dauphins d'Arcachon (Fig. 5), et il n'a été vu avec ses congénères que lors de 40 % des séances d'observation. En août 1992, une photo sous-marine a révélé que ce dauphin était une femelle. Celle-ci est devenue, au cours de ces 3 ans, de plus en plus familière et démonstrative avec l'Homme. Alors qu'entre 1972 et 1987, les observations de dauphins solitaires dans le Bassin d'Arcachon ne représentaient que 7 % des fiches d'observateurs opportunistes (données C.N.E.M.M.), leur nombre a dépassé 50 % du total des observations entre 1988 et 1992 (données G.R.E.M.M.S.). Ce comportement, qui ne s'est donc manifesté que récemment, est comparable à celui de tous les Grands dauphins « solitaires » connus pour

leurs interactions rapprochées avec les humains : familiarisation progressive, jeux à l'étrave et dans le sillage des bateaux, nage avec des plongeurs, etc... (Lockyer, 1990). Comme beaucoup de dauphins solitaires qui entrent en relation avec l'Homme, A1 exprime sans doute à travers cette attitude la forte tendance à la socialisation des Delphinidés.

Un certain nombre d'observations semblent indiquer qu'A1 est une sub-adulte : en 1989, elle mesurait seulement 2,8 m (mesure photogrammétrique G.R.E.M.M.S.) et son aileron, contrairement à celui de tous les autres dauphins adultes du groupe primaire d'Arcachon, n'a pas porté d'entaille jusqu'au début de 1992. Il a été remarqué que chez les Grands dauphins, les sub-adultes forment des groupes bien distincts, souvent observés en périphérie de la communauté (Leatherwood, 1977, in Shane *et al.*, 1986 ; Scott *et al.*, 1990). Par ailleurs, comme beaucoup de jeunes mammifères, A1 fait preuve de capacités d'adaptation comportementale rapide — ceci aussi bien dans l'évolution de ses relations avec l'Homme que dans l'utilisation de nouvelles méthodes de pêche. En 1991, elle fut le seul dauphin remarqué dans les remous créés par la drague d'un bateau qui utilise pour la première fois cette technique de récolte des huîtres sauvages. Ceci se rapproche d'un comportement remarqué ailleurs, en particulier dans le golfe du Mexique, où les grands dauphins ont appris à pêcher dans les remous créés par les chaluts à crevettes (Leatherwood, 1975).

Contrairement à tous les autres dauphins « solitaires » cités par Lockyer (1990), A1 peut être observée avec ses congénères. Elle se montre alors beaucoup plus discrète, au point de n'être parfois reconnue qu'après l'examen des photos d'identification. Son indice de participation aux associations est le moins élevé de tous, en raison de sa présence épisodique, et ses associations sont fluctuantes : les χ^2 calculés sur les variations annuelles de ses indices d'association par paire sont élevés (Tab. III). Elle s'est associée brièvement en 1989 avec le juvénile du groupe A6, qu'elle était seule à entraîner jouer à l'étrave des bateaux. En 1991, son indice de participation aux associations a augmenté et son association avec A4, l'animal le plus souvent en queue de groupe, a montré une croissance fortement significative.

Les variations rapides et importantes du comportement social de A1 pourraient s'expliquer par sa situation de sub-adulte : seule dans cette classe d'âge, elle ne peut rencontrer dans la région d'autres sub-adultes auxquels elle pourrait se joindre. Elle semble hésiter entre la tendance, typique de son âge, à s'éloigner du groupe des adultes et la tendance au grégairisme des femelles de son espèce. L'augmentation de son indice de participation aux associations du groupe primaire en 1991 pourrait, s'il continue à croître les années suivantes, indiquer son retour dans celui-ci, comme cela a été constaté chez les jeunes femelles de Floride qui peuvent réintégrer leur groupe maternel à l'âge adulte (Wells, 1991).

III Influence du milieu et de son histoire

La petite communauté de Grands dauphins d'Arcachon doit vivre en permanence dans un environnement difficile. Dans ce labyrinthe changeant de bancs de sable, de parcs à huîtres et de filets, ces animaux devaient affronter, il y a à peine 30 ans, le plus mortel de leurs prédateurs, l'Homme. L'examen des données suivantes tend à montrer que ce danger est encore perçu par les *Tursiops* du Bassin.

Formation de nage. Dans la majorité des déplacements à plus de trois, la femelle A5 et son juvénile A6 sont encadrés à l'intérieur d'une formation dont le « pilote » A2 a pris la tête (Fig. 13) et A4 la queue. D'après Würsig (1979) et Leatherwood, 1977, in Shane *et al.*, 1986), cette disposition est adoptée lorsque les dauphins se sentent en danger. Quand le groupe est stationnaire sur une zone de pêche, A2 patrouille aux alentours, comme l'indique son indice d'association plus faible. Il remplirait ainsi une fonction de « gardien ».

Stabilité du lien mère-juvénile : Il a été remarqué que ce type d'association peut se prolonger en cas de danger ou se reformer dans des situations de stress, bien après que le sevrage soit terminé (Norris et Dolh, 1980). La stabilité quasi absolue de la relation A5-A6, démontrée précédemment pour les trois années d'étude, tend donc à renforcer l'idée de la nécessité de cohésion sociale au sein du groupe d'Arcachon.

La stabilité et la cohérence de cette structure sociale les aideraient à adopter une attitude collective de vigilance défensive, adaptée à la survie dans un milieu dangereux. Ce comportement permettrait à chaque individu de profiter des capacités sensorielles de tous, en bénéficiant de l'expérience accumulée par les plus âgés. L'histoire propre de chaque dauphin a dû jouer ici un rôle important ; il est possible que les individus les plus vieux, en particulier le « pilote-gardien » A2, adoptent toujours le comportement acquis lors de leur maturation, quand l'Homme chassait les Delphinidés. En revanche, l'histoire des relations du sub-adulte A1, de plus en plus familier avec les humains, ne comporterait pas d'expérience traumatisante, car sa naissance est postérieure à l'activité prédatrice humaine. La différence remarquable entre ces deux attitudes face à l'Homme semble montrer, comme le suggère Campan (1980), que l'ontogénèse du comportement d'un individu dépend de la relation dialectique qu'il entretient avec son univers.

CONCLUSION

Le comportement collectif du groupe de Grands dauphins d'Arcachon peut paraître craintif. Néanmoins, le bilan en août 1992, de quatre années sans aucune perte d'effectif, montre qu'il est bien adapté à un environnement où une erreur de navigation dans le dédale de hauts fonds et de parcs à huîtres, comme la détection tardive de filets, peuvent se révéler mortelles. Ainsi l'étude de ce groupe semble confirmer les hypothèses de Wrangham et Rubenstein (1986), d'après lesquels l'organisation sociale est la conséquence, à la fois de la pression immédiate du milieu et d'une culture faite de traditions sociales, modelées par l'histoire locale et phylogénétique.

Nous concluons en citant J.Y. Gautier (1982) : « L'adaptation aujourd'hui observée est le résultat d'un passé en même temps que la promesse d'un futur. »

SUMMARY

A sedentary group of six bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) has been photoidentified in the Bassin d'Arcachon, S.W. France. The social structure of this group has been determined from statistical analysis of swimming associations,

as shown on pictures taken monthly from January 1989 to December 1991. The group includes a mother-infant pair, two females escorting the pair, and a pilot-watcher whose sex remains unknown. The sixth dolphin is a young solitary female which sometimes joins the group, while becoming increasingly familiar towards humans when alone.

The shyness of the oldest dolphins could be explained by their past experiences with humans (dolphins were still hunted in this area in the sixties!). However their cautious behaviour seems also to be well adapted to their difficult environment, a semi-closed bay, with shallow waters and numerous oysterfarms.

REMERCIEMENTS

Notre gratitude s'adresse d'abord à tous les membres du G.R.E.M.M.S. qui ont supporté les intempéries en toutes saisons, les embruns et parfois le mal de mer, pour réaliser ce travail d'équipe qu'est le recueil des données. Nous mentionnons tout particulièrement J.J. Boubert, animateur de la Réserve naturelle du Banc d'Arguin, qui a assumé sans relâche son rôle de pilote dans la recherche des dauphins. Merci à J. Pourreau, du G.M.N., pour nous avoir initié à l'observation des *Tursiops* dans la baie du Mont St. Michel. Nous remercions également toutes les personnes qui nous ont accueilli et aidé au sein du C.N.E.M.M. à La Rochelle, de l'I.R.G.M. à Toulouse, et d'Océanopolis à Brest. Toute notre reconnaissance va également à V. Font et M. Grossetti, qui ont bien voulu nous guider dans les difficiles arcanes de l'analyse statistique des données.

Enfin, cette recherche n'aurait pu se poursuivre sans l'aide de la S.E.P.A.N.S.O., qui nous a offert les moyens de naviguer sur le Bassin, un ou deux jours par mois, depuis août 1988.

RÉFÉRENCES

- AMANIEU, M. & CAZAUX, C. (1960). — Animaux rares ou curieux observés dans la région d'Arcachon en 1959/60. *P.V. Soc. Linn. Bordeaux*, 88 : 148-151.
- BIGG, M.A., OLESIUKE, P.F. & ELLIS, G.M. (1990). — Social organisation and genealogy of resident Killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Rep. Int. Whal. Comm., Special Issue*, 12 : 383-406.
- CALDWELL, M.C. & CALDWELL D.K. (1966). — Epimeletic (care giving behavior) in Cetacea. In : *Whales, Dolphins and Porpoises*. K.S. Norris (ed.), pp. 755-789. University of California Press, Berkeley.
- CAMPAN, R. (1980). — *L'animal et son univers*. Privat, Toulouse.
- CHIRIGHIN, L. (1987). — Mother-calf relationships and calf development in the captive Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals*, 13 : 5-15.
- DESPORTES, G. (1985). — *La nutrition des Odontocètes en Atlantique Nord-Est (côtes françaises, îles Féroës)*. Thèse, Université de Poitiers.
- DICE, L.R. (1945). — Measures of the amount of ecological associations between species. *Ecology*, 26 : 297-302.
- DOS SANTOS, M.E. & LACERDA, M. (1987). Preliminary observations of the Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Sado estuary (Portugal). *Aquatic Mammals*, 13 : 65-80.
- DUFFIELD, D.A. & WELLS, R.S. (1991). — Application for *Tursiops truncatus*. *Rep. Int. Whal. Comm., Special Issue*, 13 : 156-169.
- DUGUY, R. (1990). — Variations de fréquence chez les Cétacés échoués sur les côtes de France au cours des dix dernières années (1980-1989). *C.I.E.M. Comité des Mammifères Marins*, N : 3, 1-5.
- DUGUY, R. & ALONCLE, H. (1974). — Note préliminaire à l'étude des Cétacés du Nord-Est Atlantique (secteur compris entre les latitudes 39 et 50 N., des côtes d'Europe à 30 W.). *C.I.E.M. Comité des Mammifères Marins*, N : 4.
- DUGUY, R. & HUSSENOT, E. (1980). — Nouvelles données sur *Tursiops truncatus*. *C.I.E.M. Comité des Mammifères Marins*, N : 4.

- EVANS, P.G.H. (1987). — *The Natural History of Whales and Dolphins*. Christopher Helm, London.
- FISHER, P. (1881). — Cétacés du Sud-Ouest de la France. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 35 : 153-154.
- FRAZER, F.C. (1974). — Report on Cetacea stranded on the British coasts from 1948 to 1966. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)* 14 : 65 pp.
- GARCIA-CASTRILLO, R., CENDRERO, O., PEREZ, C. & NORES, C. (1988). — Les mammifères marins du nord de l'Espagne en 1987. *C.I.E.M. Comité des Mammifères Marins*, N : 4.
- GARCIA-CASTRILLO, R., CENDRERO, O., PEREZ, C. & NORES, C. (1990). — Les mammifères marins du nord de l'Espagne en 1989. *C.I.E.M. Comité des Mammifères Marins*, N : 9.
- GASSIAT, L. (1989). — *Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret*. Thèse, Université de Bordeaux I.
- GAUTIER, J.Y. (1982). *Socioécologie : l'animal social et son univers*. Privat, Toulouse.
- GAWAIN, E. (1984). — Observation of a dolphin watcher. *Whale Watcher*, 18 (3) : 3-6.
- GRANGER, A. (1906). — Catalogue des mammifères sauvages et marins. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 61 : 205-216.
- G.M.N. (1988). — *Les mammifères sauvages de Normandie : statut et répartition*. Groupe Mammalogique Normand (ed.).
- HALL, K.R.L. & DEVORE, I. (1965). — Baboon social behavior. In DeVore, (ed.), *Primate Behavior*, pp. 59-110. Holt, Rhinehart & Winston, New York.
- HERSH, S.L. & DUFFIELD, D.A. (1990). — Distinction between Northwest Atlantic offshore and coastal Bottlenose dolphin based on hemoglobin profile and morphometry. pp. 129-142. In : *The Bottlenose Dolphin*. Leatherwood, S. & Reeves, R.R. (eds.). Academic Press, San Diego.
- HERSH, S.L., ODELL, D.K. & ASPER, E.A. (1990). — Sexual dimorphism in bottlenose dolphins from the east coast of Florida. *Marine Mammal Science*, 6 : 305-315.
- HUSSENOT, E. (1980). — Le Grand dauphin en Bretagne. *Penn ar Bed*, 12 : 355-380.
- 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. *Fish. Bull.*, 79 : 671-688.
- LABOURE, B. (1991). — Arcachon : la pêche dans le Bassin. *La pêche maritime*, No 1349, janv. 1991.
- LEATHERWOOD, S. (1975). — Some observations of feeding behavior of Bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*) in the northern gulf of Mexico and (*Tursiops* cf. *T. gilli*) off southern California, Baja California and Nayarit, Mexico. *Marine Fisheries Service Review*, 37 (9) : 10-16.
- LOCKYER, C. (1990). — Review of incidents involving wild, sociable dolphins, worldwide. pp. 337-353 in : *The Bottlenose Dolphin*. Leatherwood, S. & Reeves, R.R. (eds.). Academic Press, San Diego.
- MAC BREARTY, D.A., MESSAGE, M.A. & KING, G.A. (1986). — Observations on small cetaceans in the North East Atlantic ocean and the Mediterranean sea : 1978-82. In : *Research on Dolphins*, M.M. Bryden & R. Harrison (ed.), pp. 225-248. Clarendon Press, Oxford.
- MARCUZZI, G. & PILLERI, G. (1971). — On the zoogeography of the Cetacea. In : G. Pilleri (Ed.). *Investigations on Cetacea*. Vol. 3, pp. 101-170.
- MITCHELL, E.D. (1975). — Review of the biology and fisheries for smaller Cetaceans. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 : 875-1143.
- MOSS, C.J. (1988). — *Elephant Memories, Thirteen Years in the Life of an Elephant Family*, W. Morrow, New York.
- MOSS, C.J. & POOLE, J.H. (1983). — Relationships and social structure of african elephants. pp. 315-325. In : *Primate Social Relationships* (R. Hinde (ed.)), Blackwell Scientific Publications, 315-325).
- NORRIS, K.S. & DOHL, T.P. (1980). — The structure and function of Cetacean schools, pp. 211-261 in : *Cetacean Behavior : Mechanism and Functions*. L. Herman, (ed.). Wiley, New York.
- ROBERT, R., GUILLOCHEAU, N. & COLLOS, Y. (1987). Hydrological parameters during an annual cycle in the Arcachon Basin. *Marine Biology*, 95, 631-640.
- SAINT GIRONS, M.C., BERTRAND, A. & DUGUY, R. (1991). — Atlas des mammifères de Charente Maritime. *Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris. *Collection Patrimoine Naturel*, 6 : 84-86.
- SCOTT, M.D., WELLS, R.S. & IRVINE, A.B. (1990). — A long term study of Bottlenose dolphins on the West coast of Florida. pp. 235-244. In : *The Bottlenose Dolphin*. Leatherwood, S. & Reeves, R.R. (eds.). Academic Press, San Diego.

- SHANE, S.H. (1990). — Comparison of Bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behavior. pp. 541-558. In : *The Bottlenose Dolphin*. Leatherwood, S.R. et Reeves, R.R. (eds.). Academic Press San Diego.
- SHANE, S.H., WELLS, R.S. & WÜRSIG, B. (1986). — Ecology, behavior and social organisation of the Bottlenose dolphin : a review. *Marine Mammal Science*, 2 : 34-63.
- TAVOLGA, M.C. (1966). — Behavior of the Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) : social interactions in a captive colony. In : *Whales, Dolphins and Porpoises*. Norris, K.S. (ed.). University of California Press, Berkeley.
- TAVOLGA, M.C. & ESSAPIAN, F.S. (1957). — The behavior of Bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*) : mating, pregnancy, parturition, and mother-infant behavior. *Zoologica*, 42 : 11-31.
- TAYLER, C.K. & SAAYMAN, G.S. (1972). — The social organisation and behaviour of dolphins (*Tursiops aduncus*) and baboons (*Papio ursinus*) : some comparisons and assessments. *Annals of the Cape Provincial Museum of Natural History*, 9 : 11-49.
- TEIXEIRA, A.M. & DUGUY, R. (1981). — Observations de Delphinidés dans les eaux côtières portugaises. *Relat. Activ. Aquario Vasco de Gama*, 9 : 1-9.
- WELLS, R.S. (1991). — The role of long term study in understanding the social structure of a Bottlenose dolphin community, pp. 199-225 in : *Dolphins Societies, Discoveries and Puzzles*. K. Pryor and S. Norris, (eds.), pp. 199-225. University of California Press, Berkeley.
- WELLS, R.S., IRVINE, A.B. & SCOTT, M.D. (1980). — The social ecology of inshore odontocetes, pp. 263-317 in : *Cetacean Behavior : Mechanisms and Functions*. L. Herman, (ed.). Wiley, New York.
- WRANGHAM, R.W. & RUBENSTEIN, D.J. (1986). — Social Evolution in Birds and Mammals. In : *Ecological Aspects of Social Evolution*. D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham (eds.). Princeton University Press, Princeton.
- WÜRSIG, B. (1978). — Occurrence and group organization of Atlantic Bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biol. Bull.*, 154 : 348-359.
- WÜRSIG, B. (1979). — Behavior and ecology of Bottlenose porpoises, *Tursiops truncatus* in the south Atlantic. *Fish. Bull.*, 77 : 399-442.
- WÜRSIG, B. & JEFFERSON, T.A. (1990). — Methods of Photo-Identification for small Cetaceans. *Rep. Int. Whal. Commn., Special Issue*, 12 : 43-52.
- WÜRSIG, B. & WÜRSIG, M. (1977). The photographic determination of group size, composition and stability of coastal porpoises (*Tursiops truncatus*) : *Science*, 198 : 755-756.