



HAL
open science

Comparaison de l'habitat estival de quatre cétacés teuthophages préférentiels en Méditerranée nord-occidentale

Alexandre Gannier

► **To cite this version:**

Alexandre Gannier. Comparaison de l'habitat estival de quatre cétacés teuthophages préférentiels en Méditerranée nord-occidentale. *Revue d'Écologie*, 2018, 73 (4), pp.582-602. hal-03532608

HAL Id: hal-03532608

<https://hal.science/hal-03532608>

Submitted on 18 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.

COMPARAISON DE L'HABITAT ESTIVAL DE QUATRE CÉTACÉS TEUTHOPHAGES PRÉFÉRENTIELS EN MÉDITERRANÉE NORD-OCCIDENTALE

Alexandre GANNIER¹

¹Groupe de Recherche sur les Cétacés, BP715. F-06633 Antibes cedex. E-mail: a_o.gannier@sfr.fr

SUMMARY.— *Comparison of the summer habitat of four preferential teuthophagous cetaceans in north-western Mediterranean Sea.*— More than 50 squid species inhabit the Mediterranean Sea and four of the common cetacean species are preferential squid eaters. This suggests that teuthophagous cetaceans might be in competition for food and suitable habitats. Descriptive and multivariate analyses were carried out from long term dedicated survey data (1988-2012) in the north-western Mediterranean, including the northern Tyrrhenian Sea. A total of 298 on-effort sightings were obtained between 1988 and 2012, including 202 on effective effort: 157 observations of Sperm whale, 39 of Cuvier's beaked whale, 49 of Long-finned pilot whale and 53 of Risso's dolphin. Five environmental variables (depth, slope, distance-to-200m-isobath (D200), monthly chlorophyll concentration and SST) were defined for every 3x3 km cell in the western basin, as well as summer sighting rates using Pennington estimators for each individual species. Based on Kruskal-Wallis test, the observed habitats were not homogeneous for all species, excepted for SST: preferred depth was significantly distinct for each species. D200 was also distinct, with the exception of the pair Cuvier's beaked whale/pilot whale. Based on a discriminant analysis (stepwise ascending mode), four variables contributed significantly (Wilk's lambda = 0.49) to habitat description of the four species, the most important of them being the depth. Discriminant function was highly efficient to classify Cuvier's beaked whale and pilot whale habitats (respectively 84.6 % and 83.7 % success rate), but sperm whale was poorly discriminated from other species (29.6 % correct prediction). Cuvier's beaked whale and pilot whale habitats were well separated, when those of sperm whale and Risso's dolphin largely overlapped. From available results from different regions worldwide, it seems that Risso's dolphins and pilot whales are rarely abundant together in a given area, which raises the question of a possible competition between these teuthophagous delphinids. Based on published literature, these findings are correlated with known diet preferences, even if sperm whale preys are still poorly documented in the Mediterranean.

RÉSUMÉ.— Quatre des huit espèces de cétacés communes en Méditerranée occidentale sont considérées comme des teuthophages quasi-exclusifs ou préférentiels: le Dauphin de Risso, le Globicéphale noir, le Ziphius de Cuvier et le Cachalot. Ces quatre cétacés pourraient être en concurrence pour les proies ou l'occupation d'habitats favorables. On connaît peu de choses sur les céphalopodes que ces odontocètes consomment, car ce sont en majorité des espèces océaniques ou pélagiques non commerciales, mais ils fréquentent tous le bassin nord-occidental en été. Nous avons utilisé des données de prospection obtenues sur le long terme (1988 à 2012) pour décrire l'habitat estival de ces quatre espèces en considérant cinq variables topographiques et hydrologiques, à l'aide de méthodes uni- ou multivariées (analyse discriminante). Les analyses ont été conduites sur des données de présence seule ou des données de présence-absence. Les variables « profondeur » et « distance à l'isobathe 200 m » sont celles qui discriminent le mieux les quatre espèces, qui n'occupent pas les mêmes habitats, le Cachalot étant le cétacé le moins sélectif et le Globicéphale l'espèce la plus sélective. L'analyse discriminante permet une très bonne classification du Ziphius (84,6 %) et du Globicéphale (83,7 %), une classification moyenne du Dauphin de Risso (66,0 %), et médiocre du Cachalot (29,6 %). À l'instar d'autres régions du monde, le Globicéphale et le Dauphin de Risso ne partagent pas les mêmes habitats estivaux en Méditerranée. Les habitats préférés des quatre espèces déterminent les régions où elles sont abondantes en été en Méditerranée nord-occidentale, le Globicéphale noir étant absent de mer Tyrrhénienne nord, et le Ziphius rare en zone provençale. La description des régimes alimentaires permet de distinguer deux espèces généralistes, le Dauphin de Risso et le Globicéphale, qui se nourrissent de calmars benthiques ou pélagiques, et une espèce sélective, le Ziphius. La faible connaissance du régime alimentaire du Cachalot dans la région étudiée est un frein à une meilleure compréhension de l'écologie locale de cette espèce.

Les odontocètes sont des prédateurs qui dépendent de la diversité et de l'abondance de leurs proies pour assurer leurs besoins vitaux tout au long de l'année. Certains se nourrissent préférentiellement de céphalopodes de différentes familles, à l'instar des physeteridés, des ziphiidés ou de certains delphinidés. Parmi les huit espèces de cétacés résidentes en Méditerranée occidentale (Duguy *et al.*, 1983), quatre sont généralement désignées comme des teuthophages

préférentiels : le Cachalot (*Physeter macrocephalus*), le Ziphius de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), appelé Ziphius dans la suite du texte, par commodité, le Globicéphale noir (*Globicephala melas*) et le Dauphin de Risso (*Grampus griseus*). De l'été à l'automne, le nord du bassin constitue une zone de concentration et d'alimentation majeure pour le Cachalot (Gannier *et al.*, 2002 ; Drouot *et al.*, 2004), alors que le Ziphius est présent surtout en mer Ligure et en mer Tyrrhénienne (Gannier & Epinat, 2008). Le Globicéphale noir et le Dauphin de Risso sont présents de manière équivalente dans le bassin nord-occidental en été, mais le Globicéphale ne fréquente pratiquement pas la mer Tyrrhénienne, au contraire du Dauphin de Risso (Gannier, 2005). L'abondance de ces espèces n'est pas connue précisément car aucune d'entre elles n'est observée en grand nombre lors d'une prospection en transect linéaire (Gannier, 2006). Cependant, la population de Cachalots en Méditerranée occidentale a été évaluée entre 200 et 1000 individus, par photo-identification (Rendell *et al.*, 2014) et celle de Ziphius se chiffre au moins en centaines d'individus, d'après des résultats de photo-identification (Rosso *et al.*, 2007) et de prospections visuelles (Gannier, 2011 ; Gannier & Gannier, 2017). Quant aux abondances estivales du Globicéphale et du Dauphin de Risso, elles ont été estimées respectivement à 650 individus (CV = 82 %) et à 1412 individus (CV = 53 %) à la suite de prospections aériennes dans une grande partie du bassin nord-occidental (Laran *et al.*, 2017).

Le régime alimentaire des teuthophages préférentiels en Méditerranée est connu principalement sur la base de contenus stomacaux (Astruc, 2005). L'auteure a exprimé l'importance de chaque espèce-proie dans le régime alimentaire de chacun des cétacés, en utilisant entre autres le pourcentage de masse ingérée, M%, de chaque proie. En résumant les résultats d'Astruc (2005) pour les proies principales (Tab. I), nous avons précisé les caractères écologiques de chacune des espèces (Jereb *et al.*, 2005, 2010, 2016). Les résultats d'Astruc (2005) montrent des tendances assez claires pour plusieurs teuthophages (Tab. I). En premier lieu, le Dauphin de Risso est remarquable par le nombre d'espèces consommées de manière significative (M% > 0,5 %) et le fait que plusieurs d'entre elles se localisent sur le talus supérieur et le plateau. Dans son régime alimentaire, la dominance de l'espèce pélagique *Histioteuthis reversa* n'est que relative, avec un M% de 37,1 %. Le Globicéphale montre lui aussi une grande diversité de proies (six espèces avec un M% > 0,5 %), et diffère sensiblement du précédent par la dominance d'un calmar de la famille des ommastrephidés, *Todarodes sagittatus* (Tab. I). Selon son âge, ce calmar est présent dans différents milieux et à différentes profondeurs, les plus âgés se trouvant dans les eaux les plus profondes (Quetglas *et al.*, 1998). Les deux delphinidés consomment également des poissons (Tab. I). Le régime alimentaire du Ziphius comprend sept espèces significatives : deux espèces d'histioteuthidés méso- et bathypélagiques sont dominantes. Les histioteuthidés sont des espèces ammoniacales, nageant lentement et moins calorifiques que les calmars musculaires (Clarke *et al.*, 1993 ; Jereb *et al.*, 2010). Pour le Cachalot, le régime alimentaire semble de faible diversité, avec la très forte dominance de *Histioteuthis bonnellii* (Tab. I). Cependant, le nombre restreint de proies décrites est potentiellement lié au petit nombre de contenus stomacaux examinés (trois) pour cette espèce (Astruc, 2005).

Les céphalopodes comptent parmi les organismes les moins étudiés de la faune marine, à l'exception de quelques espèces commerciales (Jereb *et al.*, 2015) ; ce constat s'applique *a fortiori* aux espèces océaniques. Ce déficit de connaissances pose un problème de conservation, à la fois pour les céphalopodes et pour les espèces qui les consomment, dont les cétacés. En effet, avec la surexploitation de nombreux stocks de poissons, l'industrie de la pêche se tourne de plus en plus vers les céphalopodes (Jereb *et al.*, 2005). Certaines des espèces-proies favorites des cétacés, comme le calmar *T. sagittatus*, subissent déjà une exploitation importante dans certaines régions de Méditerranée (Battaglia *et al.*, 2010), alors que leur biomasse disponible est inconnue (Jereb *et al.*, 2015). D'autres calmars, à l'instar des histioteuthidés, sont intensivement consommés par les cétacés et encore non exploités commercialement, compte-tenu de la nature assez gélatineuse de leurs tissus ; leurs caractères écologiques demeurent largement inconnus. Leur présence dans les

contenus stomacaux de cétacés teuthophages constitue parfois une des seules sources d'information sur leur habitat et leur distribution (Clarke *et al.*, 1993 ; Spitz *et al.*, 2011). La connaissance des habitats des cétacés teuthophages de Méditerranée et de leurs régimes alimentaires constitue donc un éclairage précieux sur l'écologie de cette mer, en particulier pour ce qui est du talus continental et du domaine océanique.

TABLEAU I

Synthèse des proies consommées par les quatre espèces (adapté de Astruc, 2005). Pourcentage de masse ingérée en % pour les familles, genres ou espèces principales. Les céphalopodes d'une même famille sont regroupés, le cas échéant. L'espèce proie principale pour chaque cétacé est en gras. Seuls les taxons présentant un pourcentage de masse > 0,5 % pour au moins une espèce ont été listés

Famille ou espèce	Taille et habitat	G.g. N = 10	G.m. N = 5	Z.c. N = 9	P.m. N = 3
Ommastrephidae	musculaires et rapides	0,7	2,1	0,2	
<i>Illex coindetii</i>	25 cm; néritique et talus, benthique avec migration nycthémerale	5,5			
<i>Todarodes sagittatus</i>	40-50 cm; néritique et océanique, migration ontogénique, vers le plateau en automne	19,3	43,9	9,6	
<i>Loligo vulgaris</i>	40 cm; néritique et talus, benthique et pélagique, reproduction côtière	1,2			
<i>Onychoteuthis banksii</i>	< 30 cm; océanique, épi- et mésopélagique, grégaire	0,5	0,2	0,2	0,5
<i>Ancistroteuthis lichtensteini</i>	< 30 cm; benthique (talus) et épi- à mésopélagique	4,1	0,7	1,8	0,2
<i>Ancistroteuthis lesueurii</i>	< 40 cm; océanique, méso- à bathypélagique, benthique, monts sous-marins, migrateur vertical			0,1	0,5
Histioteuthidae	ammoniacaux et pélagiques	8,0	5,1		
<i>Histioteuthis bonnellii</i>	30 cm; océanique, pélagique 500-1500 m	8,3	32,6	77,7	95,1
<i>Histioteuthis reversa</i>	15-20 cm; océanique, pélagique 0-1000 m, migration nycthémerale	37,1	10,9	5,8	1,4
Cranchiidae	ammoniacaux et pélagiques	1,1	0,2		
<i>Galiteuthis armata</i>	< 60 cm; adulte bathypélagique > 1300m, migration ontogénique			0,5	
<i>Chiroteuthis veranii</i>	10-20 cm; méso- à bathypélagique grégaire, migration ontogénique	5,2	1,5 *	0,7	0,1
<i>Octopoteuthis sicula</i>	> 20 cm; semi-gélatineux, méso- à bathypélagique, migrateur vertical		0,1 *	3,2	2,3
<i>Ocythoe tuberculata</i>	< 30 cm; néritique, épipélagique	1,2			
<i>Argonauta argo</i>	> 10 cm; musculaire à coquille, peu profond ?	2,8			
Sepiidae, Sepiolidae, Octopodidae	musculaires, surtout néritiques	1,1			
Poissons		3,8	2,7		

G.g. = *Grampus griseus* ; G.m. = *Globicephala melas* ; Z.c. = *Ziphius cavirostris* ; P.m. = *Physeter macrocephalus*.

Les quatre espèces de cétacés étudiées ont accès aux céphalopodes des profondeurs de jour et/ou de nuit, en fonction de la migration nycthémerale qui amène certaines espèces de calmars dans les eaux superficielles (Clarke *et al.*, 1993). Leur capacité de prédation profonde est suggérée par les immersions atteintes lors d'expériences de balisage (Baird *et al.*, 2002 ; Tyack *et al.*, 2006 ; Watwood *et al.*, 2006 ; Southall *et al.*, 2012). Le Globicéphale noir et le Dauphin de Risso ne sont probablement pas capables d'atteindre les céphalopodes qui se trouvent au-delà de 1000 m d'immersion, que ce soit durant la période diurne, ou à un stade biologique durant lequel ces espèces-proies séjournent à grande profondeur. Baird *et al.* (2002) ont mesuré les profondeurs de sonde de quatre Globicéphales en zone océanique : pour deux individus taggés de jour, il n'y a pas de sonde, alors que pour les deux individus taggés en fin de journée et début de nuit, les immersions enregistrées atteignent 360 m et 648 m, signalant un comportement de prédation nocturne, également suggéré par De Stephanis *et al.* (2008). Pour ce qui est du Dauphin de Risso, des balises ont été posées au large de la Californie, au cours du projet SOCAL-11 (Southall *et al.*, 2012) : une des expériences a permis de mesurer une immersion de plus de 500 m, en fin d'après-midi. Le Ziphius et le Cachalot ont par contre des capacités de plongée profonde leur permettant d'atteindre les calmars durant la journée, au moins sur une partie du domaine. Watwood *et al.* (2006) présentent la synthèse des sondes de 11 Cachalots équipés d'enregistreurs de plongée, en Méditerranée : ceux-ci ont évolué à une immersion maximale de 827 m en moyenne (SD = 62 m). Tyack *et al.* (2006) indiquent que l'immersion moyenne de sept Ziphius étudiés en mer Ligure est de 870 m, avec un maximum de 1888 m. Pour ce qui est des très grandes profondeurs du domaine

océanique (> 2500 m), aucune des quatre espèces ne semble les atteindre de manière routinière, ce qui rend probablement peu exploitables les céphalopodes qui séjournent près des fonds abyssaux (voir cependant Woodside *et al.*, 2006 et Schorr *et al.*, 2014). Les teuthophages peuvent s'orienter vers des calmars qui sont mésopélagiques, bathypélagiques ou même benthiques lorsque ces espèces sont disponibles dans les couches supérieures de la colonne d'eau, en fonction de leurs migrations nycthémerales, souvent mal connues (Jereb *et al.*, 2010). L'ensemble de ces éléments permet de séparer les quatre espèces de teuthophages en deux catégories : d'une part les plongeurs profonds (Ziphius et Cachalot), qui chassent pendant le jour et la nuit, et d'autre part les delphinidés plongeurs intermédiaires (Globicéphale noir et Dauphin de Risso), qui auraient une tendance à la prédation nocturne, du moins en été. La prise en compte de l'activité diurne des cétacés pourra renseigner sur la compétition potentielle de teuthophages qui se nourriraient de proies similaires, mais pas à la même période du cycle nycthémeral.

Le but de cette étude est de comparer les habitats estivaux des quatre odontocètes teuthophages de Méditerranée nord-occidentale, puis de juxtaposer ce résultat aux connaissances disponibles sur leurs régimes alimentaires. Nous obtiendrons les images des habitats en traitant des données d'échantillonnage en bateau collectées durant la période 1988-2012, en relation avec les données environnementales de nature topographique ou hydrologique, ces dernières étant issues de la télémétrie satellitaire. L'ensemble de ces éléments permettra de discuter des possibilités de compétition entre les différentes espèces de cétacés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MÉTHODES DE PROSPECTION

Entre 1988 et 2012, des prospections estivales ont eu lieu chaque année en Méditerranée nord-occidentale (Fig. 1), en utilisant un voilier motorisé (9 mètres de 1988 à 1994 et 12 mètres ensuite) avec à bord une équipe de 3 à 7 observateurs entraînés. Le protocole d'observation a été décrit en détail par Gannier (2005) : deux (1988 et 1989) puis trois observateurs étaient à poste en permanence de l'aube au crépuscule, lorsque les conditions météorologiques étaient favorables à la prospection (vent inférieur ou égal à Beaufort 3, bonne lumière, peu de houle). La recherche visuelle des cétacés s'effectuait à l'oeil nu, des jumelles étant employées pour la vérification et l'identification lointaine. Les données consistaient en un relevé régulier des variables environnementales (vent, houle, nébulosité) et d'un indice empirique de détectabilité des cétacés variant de 0, nul, à 6, optimal (Tab. II). La périodicité du relevé a été de 20 minutes environ jusqu'en 2008, puis de 5 minutes à partir de 2009. Pour chaque groupe de cétacés observé, on relevait au minimum les paramètres de détection, la taille estimée du groupe, ainsi que la position Loran-C (jusqu'en 1994), puis GPS. Après une détection, on s'approchait si nécessaire pour lever un doute sur l'identification. L'observation d'un groupe de cétacés durait en moyenne 17 minutes, un temps suffisant pour collecter les variables sur la composition du groupe et son activité. Deux évolutions méthodologiques ont ponctué la période d'étude : l'adoption à partir de 1994 d'un protocole intégrant l'écoute sous-marine systématique grâce à un hydrophone remorqué, et la transition vers un conditionnement numérique en temps réel des données de prospection, en 2009 (Fusaro *et al.*, 2010). Concernant les écoutes sous-marines, elles ont consisté en une minute d'écoute toutes les 20 minutes à partir de 1994, complétée par des écoutes lors des observations prolongées, d'abord avec un matériel d'écoute (MAGREC HP-30ST) et d'enregistrement (DAT Sony) adapté aux moyennes fréquences (bande 0,2 à 22 kHz), puis à partir de 2009 avec un système basé sur un hydrophone à quatre voies (Ecologic) et une carte convertisseur Fireface 400, permettant d'enregistrer les hautes fréquences jusqu'à au moins 48 kHz (Fusaro *et al.*, 2010). Dans le cadre de cette étude, la fonction de ces écoutes a été de vérifier l'occurrence de clics d'écholocalisation.

Si les prospections ont été réalisées de manière standardisée pour la détection visuelle des cétacés, les trajets du bateau n'étaient pas précisément définis à l'avance : au cours des étés successifs, les secteurs étudiés ont englobé une grande partie du bassin occidental selon une stratégie d'exploration progressive des différentes zones (détails dans Gannier, 2017). Toutefois, le talus et le domaine océanique proche de la région liguro-provençale ont bénéficié d'une intensité de prospection plus dense que les autres régions. Dans la mesure du possible et en fonction de l'état de la mer, des zigzags ou des segments de lignes droites étaient réalisés dans les secteurs étudiés (Fig. 2). En général, les prospections se focalisaient sur des zones de profondeur supérieure à 200 mètres, l'hydrophone étant remorqué avec un câble de 100 m de longueur.

Les prospections estivales ont été organisées sans favoriser une espèce particulière, à l'exception de deux périodes. De 1998 à 2003, le Cachalot a été une espèce focale avec des observations de longue durée, parfois plus d'une heure, pour étudier acoustiquement la prédation de cette espèce (Drouot *et al.*, 2004 ; Gannier *et al.*, 2012). De 2010 à 2012, le Ziphius a été une espèce focale, avec des prospections centrées sur l'est du bassin, en particulier la mer Tyrrhénienne, afin d'étudier le comportement de cette espèce (Gannier, 2015). Dans les deux cas, les prospections ont été menées sur un mode multi-spécifique, comme précédemment, mais en favorisant un domaine favorable à l'espèce focale durant une partie des

prospections estivales. La principale spécificité de ces prospections résidait dans le temps passé à l'observation visuelle et acoustique d'un groupe de cétacés, après sa détection initiale.

TABLEAU II

Conditions de détectabilité et variables environnementales (Gannier, 2005)

Vitesse du vent en noeuds	0 - 1	2 - 5	6 - 10	11 - 16	16 - 25	25 - 35	> 35
Force du vent en Beaufort	0	1 à 2	2 à 3	4	5 à 6	7 à 8	> 8
Indice de détectabilité avec houle < 0,5 m et bonne luminosité	6	5	4	3	2	1	1
Indice de détectabilité avec houle < 0,5 m et faible luminosité	5	5	4	2	2	1	0
Indice de détectabilité avec houle > 0,5 m et bonne luminosité	5	4	3	3	2	1	1
Indice de détectabilité avec houle > 0,5 m et faible luminosité	5	4	3	2	2	1	0

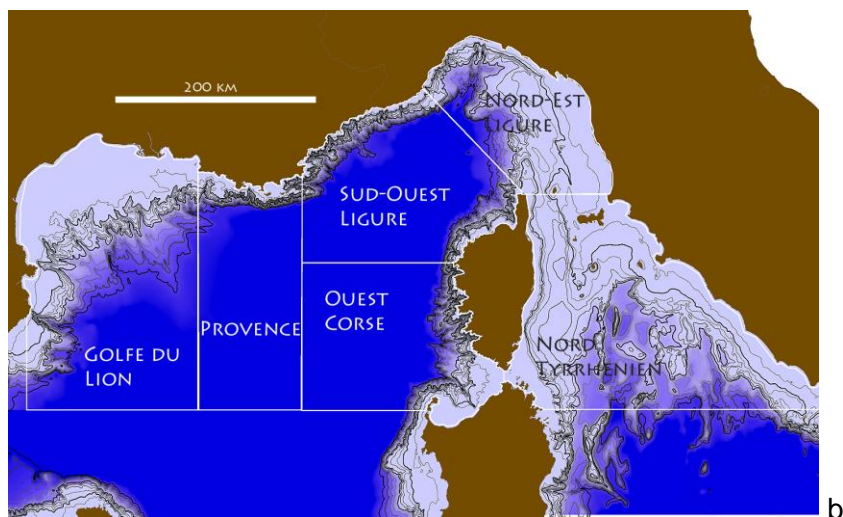
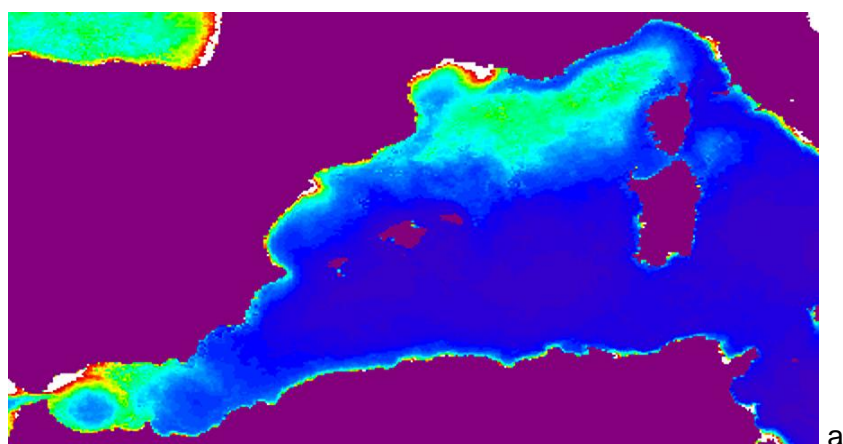


Figure 1a (en haut).— Image composite montrant la concentration de chlorophylle-a superficielle (mg/m^3) moyennée sur 6 années (2003 à 2008) et sur 7 mois (mars à septembre). Fichiers d'origine Modis Aqua (<https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov>) – traités avec WIMSoft (Kahru, 2007).

Figure 1b (en bas).— Le secteur étudié, divisé en régions, montrant la topographie. Les isobathes 200 m, 1000 m et 2000 m sont en traits épais.

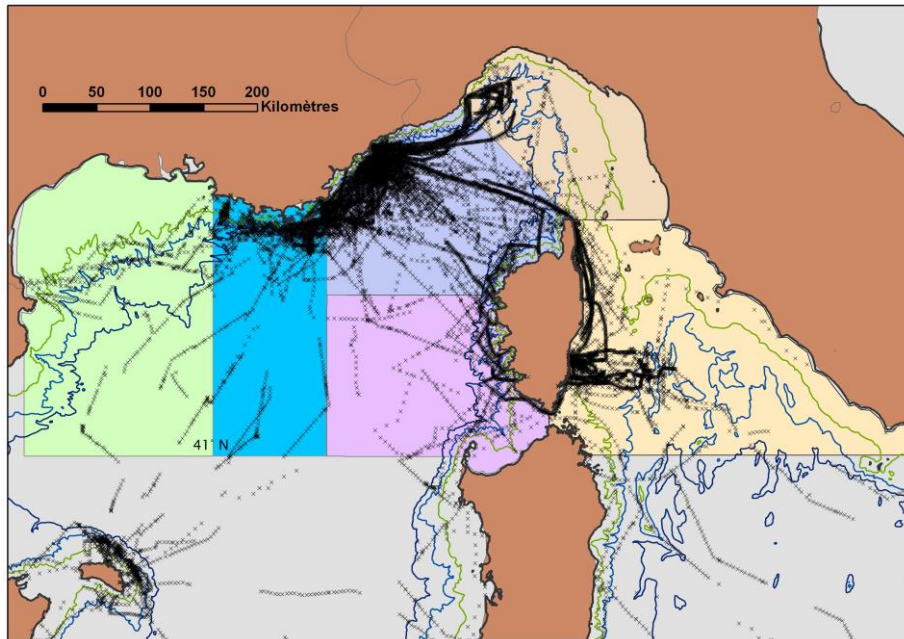


Figure 2.— La zone d'étude, avec le découpage en régions et l'échantillonnage de 1988 à 2012.

ZONES GÉOGRAPHIQUES

La Méditerranée n'est pas une mer uniforme pour ce qui est de son potentiel trophique : l'ensemble nord-occidental bénéficie de plus fortes productions phytoplanctoniques que le reste de l'aire, à l'exception de la mer d'Alboran (Bosc *et al.*, 2004). Dans le bassin principal et en mer Tyrrhénienne, le 41° parallèle permet de distinguer de manière adéquate la zone nord-occidentale ; il situe approximativement la position moyenne du front Nord-Baléares et la limite sud de la zone d'influence des Bouches de Bonifacio (Fig. 1a).

Cette étude s'est focalisée sur la Méditerranée nord-occidentale, qui a été subdivisée en six régions : la zone nord Tyrrhénienne, au nord du 41°N et à l'est de 11°E, et cinq zones dans l'ensemble corso-liguro-provençal : les régions Lion, Provence, ouest Corse, nord-est Ligure et sud-ouest Ligure. Ces régions se caractérisent par une production primaire décroissante du golfe du Lion vers la mer Tyrrhénienne (Bosc *et al.*, 2004), et possèdent toutes des caractères topographiques particuliers (Fig. 1b) :

- le golfe du Lion se caractérise par son plateau étendu, son talus peu abrupt entrecoupé de canyons, l'embouchure du Rhône et l'ouverture au Mistral et à la Tramontane ;
- la zone Provence se distingue par un plateau peu étendu, un talus extrêmement abrupt, une orientation est-ouest quasiment rectiligne ;
- la région sud-ouest Ligure, avec un plateau extrêmement étroit, un talus assez abrupt ;
- la région nord-est Ligure, avec un plateau plus étendu, un talus peu abrupt et un grand canyon ;
- la région ouest Corse, avec un talus de pente élevée au nord et modérée au sud ;
- et la région nord Tyrrhénienne, qui se distingue par une topographie très accidentée en vallées et rides sous-marines, avec des profondeurs en général inférieures à 2000 m.

DOMAINES BATHYMÉTRIQUES CHOISIS

Dans l'ensemble de l'aire d'étude, nous avons déterminé l'affinité de chaque espèce pour trois domaines basés sur la bathymétrie, qui sont susceptibles de discriminer les quatre espèces d'odontocètes en fonction de l'accessibilité de leurs proies : le talus supérieur (zone où la profondeur est comprise entre 200 et 1000 m), le talus profond (profondeurs comprises entre 1000 et 2000 m), et le domaine océanique (profondeurs supérieures à 2000 m). Le domaine néritique n'a pas été pris en compte, car il est peu fréquenté par les teuthophages en Méditerranée occidentale (Gannier, 2005).

DONNÉES DE PROSPECTION ET D'OBSERVATION UTILISÉES

L'affinité des quatre espèces pour les trois domaines choisis a été évaluée sur la base de taux d'observation d'individus (TOI), exprimés en individus/100 kilomètres. Les données de présence-absence collectées dans des conditions de détection favorables, c'est-à-dire avec un indice de détectabilité supérieur à 4 (vent inférieur ou égal à Beaufort 3, bonne

luminosité et hauteur de houle inférieure à 0,5 m, Tab. II) constituent l'effort de prospection compatible avec l'estimation des TOI (Gannier, 2005).

Pour comparer les habitats des quatre espèces, nous avons également réalisé des analyses basées sur les données de présence seule, en utilisant les variables correspondant à la position des observations des cétacés. Ces analyses ont utilisé des données d'observation obtenues dans des conditions de détection moyennes à excellentes, *i.e.* nous avons aussi intégré des observations effectuées avec un indice de détectabilité égal à 3 (Tab. II). Ces données ont été obtenues lors des prospections décrites plus haut, mais elles ne peuvent pas être l'objet d'une exploitation de type « abondance relative » car les conditions de détection moyennes ne permettent pas de garantir la fiabilité des données « absence de cétacés ». De plus, dans les conditions médiocres, l'estimation de la taille du groupe, nécessaire pour évaluer une abondance relative, n'est pas fiable, du moins en observant depuis un petit voilier.

DONNÉES ENVIRONNEMENTALES

Cinq variables environnementales géoréférencées ont été rassemblées pour chaque observation. Trois de ces variables sont topographiques, elles ont été extraites grâce à des grilles de 3 x 3 km issues de la bathymétrie GEBCO (IOC-IHO-BODC, 2003) : la profondeur, la pente du fond, et la distance à l'isobathe 200 m (D200). La résolution de cette grille peut générer des imprécisions dans les zones à fort gradient topographique. Les deux autres variables sont de nature hydrologique et caractérisent d'une part la température mesurée en surface (SST), et d'autre part la concentration en chlorophylle-a (Chl-a), représentative de la biomasse phytoplanctonique (Bosc *et al.*, 2004). Elles sont issues de télémessures satellitaires. Pour la SST, le capteur *Pathfinder* a fourni des données nocturnes avec une définition de 4 km de 1988 à 2002, et le capteur *MODIS*, des données de 2003 à 2012 (même résolution). En ce qui concerne la chlorophylle-a, les données de 1998 à 2003 ont été fournies par le capteur *SeaWiFS*, avec une définition de 9 km, et les données de 2004 à 2012 par le capteur *MODIS*, avec une définition de 4 km. Pour ces deux variables, des moyennes mensuelles de chaque année ont été utilisées : elles décrivent l'état superficiel moyen de la masse d'eau à la position des cétacés. Entre 1988 et 1997, le capteur *SeaWiFS* n'était pas en service ; pour disposer quand même d'une approximation de la concentration en Chl-a à la position des cétacés, nous avons utilisé une moyenne compilée pour chacun des mois considérés à partir des données disponibles entre 1998 et 2002, période médiane de notre étude. Cette compilation a été réalisée avec le logiciel WIMSoft (Kahru, 2007).

DONNÉES SUR L'ACTIVITÉ DES CÉTACÉS

L'activité des groupes observés a été évaluée afin de déterminer si, durant le jour, les cétacés étaient en phase de prédation, ou si leur activité était autre (repos, socialisation, voyage, indéterminée). Le mode d'utilisation d'un habitat exploité par plusieurs prédateurs peut en effet différer selon les espèces : la prédation peut être uniquement nocturne, éventuellement seulement diurne, se dérouler jour et nuit, ou bien encore préférentiellement à l'aube et au crépuscule. La prédation par chacune des espèces étudiées n'est possible que si les céphalopodes évoluent à une profondeur compatible avec ses capacités de plongée. Pour caractériser l'activité de prédation, on a utilisé un ensemble de critères issus des données d'observation en mer, comprenant des variables comportementales observées visuellement, et des variables acoustiques (Tab. III).

TABLEAU III

*Comportements permettant de diagnostiquer l'activité de prédation.
Éléments non publiés issus d'observations visuelles et acoustiques*

Espèce	Comportements observés en surface	Signaux acoustiques
Dauphin de Risso	La vitesse de déplacement est supérieure à 1,5 m/s, la direction est variable, des individus disparaissent plusieurs minutes, les souffles sont audibles ou visibles.	Clics rapides émis « en concert », entrecoupés de 'bourdonnements' de moindre intensité.
Globicéphale noir	La structure est en sous-groupes ou étalée, la vitesse de déplacement est supérieure à 1,5 m/s, des individus disparaissent plus de trois minutes et peuvent ne plus être revus, les souffles sont audibles ou visibles.	Clics à bande large émis 'en concert' et entrecoupés de 'buzz' de moindre intensité.
Ziphius de Cuvier	La certitude de prédation n'est obtenue que par très bonne visibilité. Les individus disparaissent pendant plus de 15 minutes, après une série d'au moins 5 respirations.	Clics à haute fréquence d'intensité assez faible et émis de manière non régulière.
Cachalot	L'individu plonge en exposant sa caudale, après avoir respiré régulièrement au moins 30 fois pendant au moins 7 minutes. Il ne réapparaît pas pendant au moins 30 minutes.	Clics de forte intensité émis à un rythme régulier et entrecoupés de courts silences ou d'impulsions peu intenses.

Pour les premières, les comportements de prédation se traduisent dans la durée des sondes (périodes prolongées durant lesquelles un individu ou un groupe d'individus disparaît complètement de la surface), dans le rythme et la puissance des souffles, ou enfin dans la vitesse et la directionnalité de déplacement en surface. Pour ce qui est de l'acoustique, les clics d'écholocation permettent de savoir si des individus sont en phase de recherche de proies ou non. La portée de détection de ces clics est en général supérieure à la distance d'observation, à l'exception de ceux du Ziphius pour lesquels une portée utile de 500 m, avec notre équipement, a été estimée (Gannier, 2015). L'activité « prédation » ayant été déterminée en mer,

ces données d'observation ont permis de quantifier pour chaque espèce l'importance de cette activité dans la journée. Une extraction de données a été réalisée avec des critères de filtrage permettant une bonne fiabilité des observations de comportement, soit (1) des conditions d'observation bonnes à excellentes, (2) une distance d'observation inférieure à 500 mètres, (3) une durée d'observation supérieure à 15 minutes et (4), une plage horaire de 7h00 à 21h00 locales en été.

TAUX D'OBSERVATION D'INDIVIDUS

Les taux d'observation d'individus (TOI) ont été calculés en individu par 100 kilomètres d'effort sur la grille 3 x 3 km à partir des données de présence-absence pour chaque espèce. Compte-tenu des données sélectionnées et du fait qu'elles ont été obtenues avec des plates-formes similaires (voilier de 9 m et 12 m), ces TOI constituent des indices d'abondance relative pour chacune des espèces prises isolément. Par contre, les TOI ne sont pas utilisables pour des comparaisons interspécifiques d'abondance relative. En effet, chaque espèce se caractérise par une détectabilité visuelle dépendant de la proportion de temps passée en surface et de caractéristiques propres (détectabilité intrinsèque d'un individu, taille des groupes, activité en surface, etc). Par exemple, le Cachalot et le Ziphius passent une grande proportion de leur temps en sonde, leur disponibilité pour la détection visuelle en surface est donc faible, seulement 20-22 % pour le Cachalot (Drouot *et al.*, 2004 ; Watwood *et al.*, 2006) et 8-9 % pour le Ziphius (Gannier, 2015). D'autre part, le Cachalot est plus gros que le Ziphius, et il est visible à longue distance grâce à ses souffles et à l'exposition de sa caudale quand il sonde. La comparaison des TOI des deux espèces ne sera donc pas une indication de leurs abondances respectives, mais les TOI permettront de déterminer l'affinité relative de chaque espèce pour les différents domaines, géographiques ou topographiques.

En raison de la nature particulière des données de présence-absence, comportant de nombreux zéros dans les cellules 3 x 3 km, les moyennes et écart-types ont été estimés avec la méthode de Pennington (1983). Les estimateurs de Pennington ont été obtenus grâce à un programme écrit sous Matlab (voir Gannier, 2017).

ANALYSE DE L'HABITAT

Les données de présence des espèces et les variables environnementales ont permis d'effectuer deux analyses : d'une part, une analyse *descriptive* des caractéristiques de l'habitat de chaque espèce, et d'autre part une analyse *discriminante* des habitats des quatre espèces. L'analyse descriptive a consisté à estimer les moyennes arithmétiques et les écarts-types des cinq variables choisies (profondeur et pente du fond, D200, Chl-a et SST) mesurées à la position des observations. Du fait que les observations des quatre espèces sont toutes issues d'un même effort de prospection, la comparaison statistique des valeurs pour chaque variable est intéressante. L'analyse discriminante permet, elle, de proposer un modèle de classification des habitats fondé sur la meilleure combinaison linéaire des cinq descripteurs écologiques disponibles (Legendre & Legendre, 1998). Elle a été conduite avec le logiciel Statistica 6.1 (Statsoft, 2005). Ce type d'analyse ne requiert pas de condition de normalité pour les variables employées, cependant il est recommandé de réduire leur dissymétrie (Legendre & Legendre, 1998). L'analyse discriminante a été de type ascendante pas-à-pas, avec inclusion ou rejet de chaque variable sur la base d'un test F. Le lambda de Wilks (λ) a été utilisé pour mesurer l'efficacité de la fonction discriminante à chaque pas :

$$F = [(n - p - q) / (q - 1)] \times [(1 - \lambda_p) / \lambda_p]$$

où n est le nombre d'échantillons, p le nombre de variables, q le nombre de groupes (q = 4), et λ_p est l'augmentation relative de lambda due à l'inclusion de la variable candidate. Les valeurs du test F ont été fixées à 2,0 pour l'inclusion et 0,5 pour son exclusion. Une variable candidate qui est testée comme fortement corrélée avec une variable déjà incluse dans le modèle ($R^2 > 95\%$) n'est pas retenue. La fonction discriminante finale est caractérisée par son lambda de Wilks global, dont la valeur peut varier théoriquement entre 0 (discrimination parfaite) et 1 (aucune discrimination).

RÉSULTATS

On compte un total utilisable de 53 observations de Dauphin de Risso réalisées dans la zone d'étude durant les prospections estivales de 1988 à 2012, dont 47 en bonnes conditions. Les groupes étaient d'assez faible taille (Tab. IV). Ces observations sont réparties dans l'ensemble de la zone d'étude, en majorité sur le talus continental (Fig. 3a). Nous avons 49 observations de Globicéphale noir, dont 39 dans de bonnes conditions (Tab. IV). Il n'y a aucune observation en mer Tyrrhénienne (Fig. 3b). Le Ziphius a été observé à 39 reprises au total, dont 18 observations dans de bonnes conditions, en petits groupes (Tab. IV). La plupart des observations sont localisées en mer Tyrrhénienne et en mer Ligurie nord-est (Fig. 3c). Le Cachalot a été observé à 157 reprises dont 98 dans de bonnes conditions, en petits groupes (Tab. IV). Les observations sont réparties dans toute la zone d'étude, à l'exception de la région nord-est Ligurie, où l'espèce a cependant été plusieurs fois entendue à l'hydrophone (Fig. 3d).

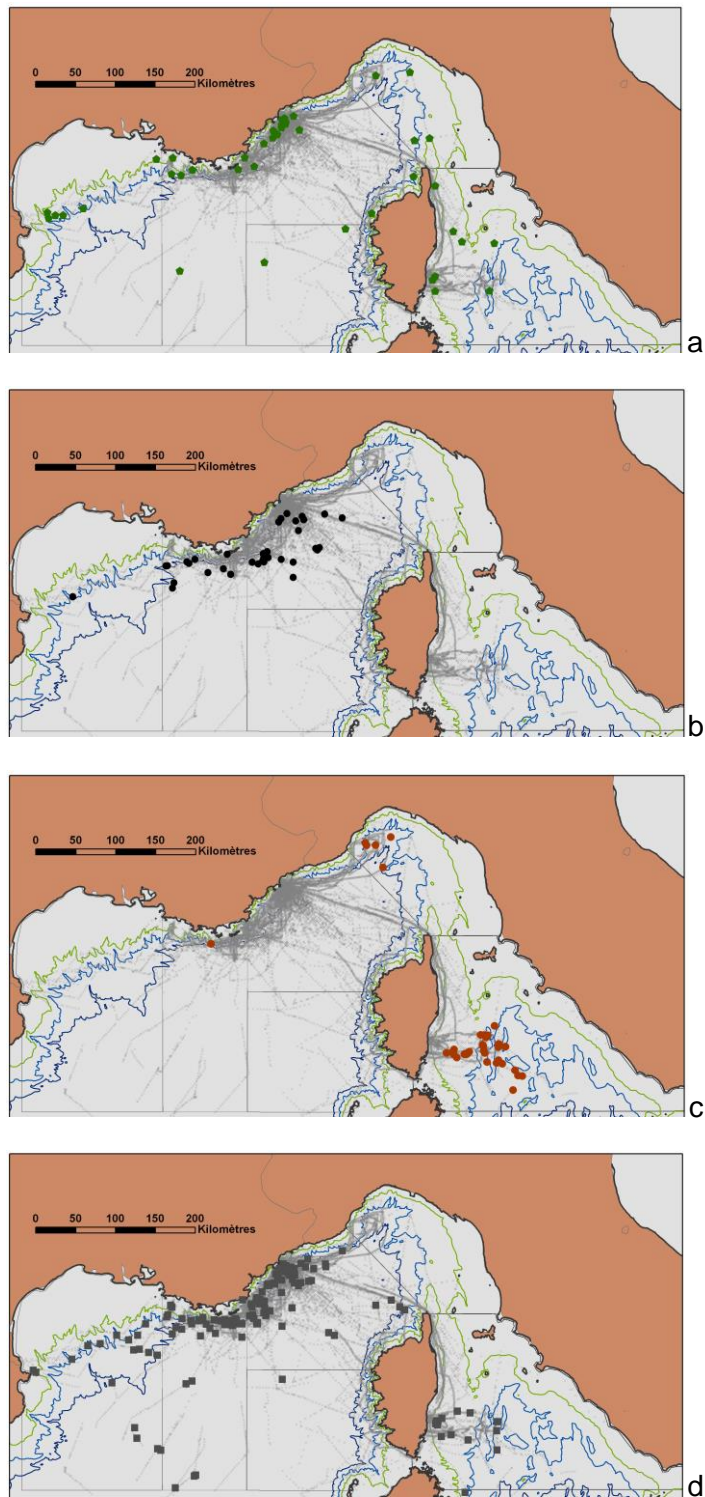


Figure 3.— Les observations de cétacés teuthophages préférentiels (1988-2012). De haut en bas (a) Dauphin de Risso ; (b) Globicéphale noir ; (c) Ziphius de Cuvier ; (d) Cachalot.

TABLEAU IV

Statistiques de base des observations (taille de groupe, présence de nourrissons ou juvéniles)

	Dauphin de Risso	Globicéphale	Ziphius	Cachalot
Nombre total d'observations	53	49	39	157
Observations effectives	47	39	18	98
Taille moyenne de groupe (+/- SD)	11,3 (+/-8,8)	24,7 (+/-27,5)	3,4 (+/-3,4)	1,9 (+/-1,2)

UTILISATION DE L'HABITAT

L'activité des cétacés n'a pas été définie dans tous les cas : le Dauphin de Risso a été reconnu en prédation dans 4 cas sur 36 déterminés, soit 11,1 %. Pour ce qui est du Globicéphale, l'activité de prédation a été observée dans 4 cas sur 29, soit 13,8 %. Au contraire, dans la journée, le Ziphius a été observé majoritairement en activité de prédation (14 cas sur 16 observations de référence, soit 87 %), de même que le Cachalot (96 cas de prédation sur 98, soit 98 %). Les deux plongeurs profonds s'alimentent donc durant la journée, c'est-à-dire lorsque les calmars sont dans la phase profonde de leur éventuel cycle nyctéméral. Par comparaison, les deux delphinidés semblent être des prédateurs surtout nocturnes.

ABONDANCES RELATIVES RÉGIONALES

L'estimation des TOI régionaux révèle quelques tendances remarquables, comme l'existence d'un gradient est-ouest pour l'abondance relative du Cachalot et un TOI de plus de 9 individus/100 km dans la région Provence pour le Globicéphale (Fig. 4 et Tab. V). Malgré les écarts-types élevés des estimations, on remarque que le Dauphin de Risso est la seule espèce à être présente partout, avec des TOI voisins de 2 individus/100 km, à l'exception du sud-ouest Ligurie et de l'ouest Corse où il a été moins rencontré (Fig. 4). Quant au Ziphius, sa présence a été plus localisée, avec une abondance relative élevée dans le nord Tyrrhénien, plus faible dans la région nord-est Ligurie, et nulle ou négligeable ailleurs.

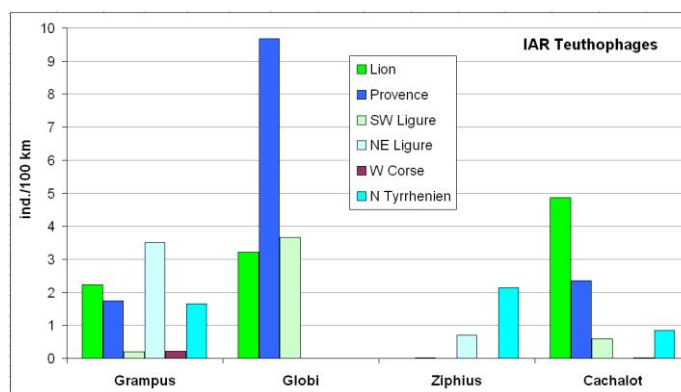


Figure 4.— Taux d'observation d'individus par région pour les quatre espèces (1988-2012). Estimateurs de Pennington exprimés à partir de données de présence-absence dans les régions indiquées.

Malgré une nette disparité dans l'effort de prospection, qui est plus faible dans le golfe du Lion et en zone nord-est Ligurie (Tab. V), plusieurs tendances claires se dessinent. Aucune des six régions étudiées ne voit un taux de rencontre élevé des quatre teuthophages : elles se caractérisent par l'abondance relative nulle ou quasi-nulle d'au moins une des espèces. La région ouest Corse se singularise par des TOI faibles pour les quatre espèces. Au contraire, la région Lion se signale par des taux de rencontre élevés pour trois des espèces, le Dauphin de Risso, le Globicéphale et le Cachalot (Tab. V).

TABLEAU V

Taux d'observation d'individus régionaux (en ind./100 km) pour les quatre espèces (1988-2012).
Moyennes et écart-types sont estimés par la méthode de Pennington

	Dauphin de Risso	Globicéphale	Ziphius	Cachalot	Effort de prospection
Lion	2,23 (1,26)	3,21 (3,20)	0,00 (-)	4,86 (1,68)	1840 km
Provence	1,74 (1,08)	9,67 (6,32)	0,01 (0,01)	2,36 (0,58)	6410 km
Ligure sud-ouest	0,20 (0,10)	3,66 (1,77)	0,00 (-)	0,59 (0,13)	27 557 km
Ligure nord-est	3,50 (2,12)	0,00 (-)	0,69 (0,40)	0,00 (-)	1723 km
Ouest Corse	0,21 (0,17)	0,00 (-)	0,00 (-)	0,02 (0,02)	3448 km
Nord Tyrrhénien	1,65 (0,92)	0,00 (-)	2,14 (0,69)	0,84 (0,32)	6627 km

TAUX DE RENCONTRE PAR STRATE BATHYMÉTRIQUE

L'estimation des TOI pour chacun des trois domaines bathymétriques indique que le talus supérieur est la strate la plus favorable au Dauphin de Risso (4,06 individus/100 km), alors que le talus profond est très favorable au Ziphius et au Cachalot (avec respectivement 1,58 et 1,87 ind./100 km), quoique bien fréquenté par l'ensemble des espèces (Tab. VI).

TABLEAU VI

Taux d'observation d'individus par domaine bathymétrique.
Estimateurs de Pennington (moyenne et écart-type) en ind./100 km

	Dauphin de Risso	Globicéphale	Ziphius	Cachalot
Talus supérieur (prof. de 200 à 1000 m)	4,06 (1,82)	1,26 (1,26)	0,42 (0,18)	1,53 (0,53)
Talus profond (prof. de 1000 à 2000 m)	1,80 (1,22)	2,54 (1,71)	1,58 (0,57)	1,87 (0,64)
Zone océanique (prof. > 2000 m)	0,09 (0,06)	4,73 (2,04)	0,0 (0,0)	1,11 (0,24)

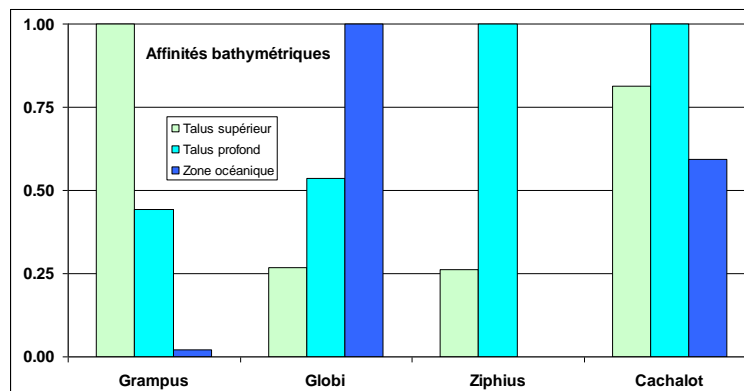


Figure 5.— Indices d'affinité bathymétrique normalisés à 1 pour chaque espèce.

Pour chaque espèce, les indices d'abondance relative sont exprimés en valeur relative par rapport au domaine bathymétrique le plus favorisé.

Au contraire des autres espèces, le Globicéphale noir a été observé avec la fréquence la plus forte dans le domaine océanique (4,73 ind./100 km). Pour le Cachalot, compte-tenu des écarts-types élevés, les TOI sur les talus supérieur et profond ne peuvent pas être considérés comme différents. Par contre, le Ziphius est clairement plus abondant sur le talus profond que dans les autres strates. Le Dauphin de Risso a montré un taux d'observation décroissant avec la

bathymétrie, au contraire du Globicéphale noir (Fig. 5). On n'observe pas la même opposition entre le Ziphius et le Cachalot (Fig. 5).

HABITATS PRÉFÉRENTIELS DES ESPÈCES

La comparaison des cinq variables environnementales à la position des observations des cétacés permet de donner une image de leurs habitats préférentiels respectifs. Sur la base d'un test de rang de Kruskal-Wallis, quatre variables, la profondeur, la pente, la distance à l'isobathe 200 m et la concentration superficielle de chlorophylle diffèrent significativement pour les quatre espèces ($p < 0,001$). Par contre, pour la température superficielle, l'hypothèse nulle d'homogénéité pour les quatre espèces n'est pas rejetée ($p = 0,76$). Les comparaisons pour les espèces prises 2 à 2 indiquent que la profondeur est significativement différente pour toutes les espèces, sauf la paire Dauphin de Risso - Ziphius. La pente diffère significativement pour les paires Grampus - Globicéphale et Cachalot - Globicéphale, et la distance D200 diffère pour toutes les espèces sauf pour la paire Ziphius - Globicéphale. En ce qui concerne les deux variables hydrologiques, la chlorophylle-a diffère pour chaque espèce comparée au Globicéphale, tandis que la température de surface ne différencie aucun couple d'espèces (Tab. VII).

TABLEAU VII

Analyse descriptive des variables environnementales pour les 4 espèces

Espèce	Profondeur (m)	Pente (%)	Distance à l'isobathe 200 m (km)	Chlorophylle a (mg/m ³)	Température superficielle (°C)
Dauphin de Risso (n = 53)	1037 (697)	7,6 (6,0)	15,6 (24,5)	0,154 (0,036)	23,0 (1,6)
Globicéphale noir (n = 49)	2317 (386)	2,9 (4,6)	32,7 (23,2)	0,174 (0,034)	23,3 (1,6)
Ziphius de Cuvier (n = 39)	1106 (300)	4,7 (5,4)	32,4 (12,6)	0,144 (0,034)	23,0 (1,3)
Cachalot (n = 157)	1586 (727)	8,2 (7,6)	24,5 (33,1)	0,154 (0,047)	23,2 (1,8)

Le Globicéphale se distingue des trois autres espèces par sa fréquentation des eaux plus profondes (moyenne de 2317 m), le Cachalot occupant des profondeurs intermédiaires (1586 m), tandis que le Dauphin de Risso et le Ziphius ont des préférendums moins profonds et semblables (1037 m et 1106 m). Une faible pente du fond distingue le Globicéphale (2,9 %), les autres espèces étant caractérisées par des pentes moyennes comprises entre 4,7 % (Ziphius) et 8,2 % (Cachalot). Pour la distance D200, le Dauphin de Risso se rencontre beaucoup plus près du talus continental que les autres espèces, 15,6 km en moyenne, contre 32,7 km et 32,4 km pour le Globicéphale et le Ziphius (Tab. VII). Les faibles écarts de SST moyenne, entre 23,0 et 23,4 °C, traduisent une certaine homogénéité aux échelles de temps et d'espace choisies.

L'analyse discriminante a été réalisée sur des variables transformées pour ce qui est de la pente, de la distance à l'isobathe 200, de la chlorophylle et de la température superficielle. Des fonctions puissances positives ont permis de redresser les distributions (Tab. VIII).

TABLEAU VIII

Variables environnementales retenues par l'analyse discriminante

Variable	Profondeur	D200	Pente	Chlorophylle	SST
Transformation appliquée	néant	^(0,3)	^(0,5)	^(0,8)	^(2,0)
Lambda de Wilk partiel (contribution à la discrimination)	0,608	0,765	0,959	0,969	non retenu
Redondance (R ²)	0,505	0,540	0,161	0,004	-

L'analyse a sélectionné quatre variables significatives pour la fonction discriminante, qui sont les trois variables topographiques et la concentration superficielle de chlorophylle. Un lambda de Wilk de 0,489 indique une discrimination moyenne des quatre espèces, permise par la profondeur

et la distance D200. Les deux autres variables ont un pouvoir discriminant faible, avec un lambda partiel de plus de 0,9 (Tab. VIII).

La fonction discriminante classe correctement 52,3 % des observations (Tab. IX) : pour quatre espèces, un taux de succès de 25 % serait obtenu par une classification au hasard. Mais sa performance est variable, avec une très bonne classification pour le Ziphius (84,6 %) et pour le Globicéphale (83,7 % de succès) et un bon succès pour le Dauphin de Risso (66,0 %). Par contre, la fonction est peu performante pour le Cachalot, avec 29,6 % de succès. Les observations de Cachalot sont souvent classées en Globicéphale, en Dauphin de Risso, voire en Ziphius. Inversement, une faible proportion (7 à 12 %) des observations des trois autres espèces sont classées *a posteriori* dans la catégorie Cachalot. Une proportion notable (34 %) d'observations de Dauphin de Risso est classée *a posteriori* en Ziphius, en Globicéphale ou en Cachalot. Selon la fonction discriminante, l'habitat estival du Cachalot est donc le moins spécifique des quatre espèces, alors que ceux du Ziphius et du Globicéphale sont très spécifiques.

TABLEAU IX

Matrice de confusion (taux de classification obtenus par la fonction discriminante)

Espèce	Taux de classification correcte	Classé en Dauphin de Risso	Classé en Globicéphale	Classé en Ziphius	Classé en Cachalot
Dauphin de Risso (n = 53)	66,0 %	35	7	6	5
Globicéphale noir (n = 49)	83,7 %	0	41	2	6
Ziphius de Cuvier (n = 39)	84,6 %	3	0	33	3
Cachalot (n = 157)	29,6 %	41	50	21	47

TABLEAU X

Coefficients centrés réduits des trois racines déterminant les axes de l'analyse discriminante (les variables les plus importantes sont en gras).

	% de la variance expliquée	Profondeur	T(D200)	T(pente)	T(chloro)
Racine 1	70,1	1,385	-0,955	-0,004	0,222
Racine 2	14,3	-0,085	1,004	-0,113	0,055
Racine 3	5,1	-0,184	-0,406	-0,978	0,452

La projection des observations sur les plans des axes canoniques de l'analyse discriminante donne une traduction graphique des résultats. Les trois racines représentent chacune principalement les variables topographiques, la première étant formée majoritairement par la profondeur, la seconde par la distance D200, et la troisième par la pente du fond (Tab. X). Sur le plan défini par les racines 1 et 2, qui représentent respectivement 70,1 % et 14,3 % de la variance expliquée, on constate que le centre de gravité des observations de Cachalot occupe une position centrale (Fig. 6a), tandis que les centres de gravité des observations de Globicéphale et de Ziphius sont très éloignés sur l'axe de la racine 1, et que le point moyen des observations de Grampus est déporté vers les valeurs négatives des racines 1 et 2 (profondeur et D200 assez faibles). En comparant sur ce plan, les observations des deux delphinidés (Fig. 6b), on remarque que le Globicéphale est plus sélectif pour son habitat que le Dauphin de Risso, lequel a ses observations réparties dans les quatre quadrants du plan, mais surtout dans le troisième quadrant, à l'inverse du Globicéphale (premier quadrant). On a une situation un peu analogue pour le couple de plongeurs profonds (Fig. 6c), avec cette fois le nuage des données « Ziphius » assez concentré dans le quatrième quadrant du plan, vers les profondeurs relativement faibles, tandis que les points « Cachalot » sont répartis dans tout le plan, confirmant que cette espèce est peu sélective pour son habitat estival en Méditerranée. On ne trouve pas d'information complémentaire sur le plan défini par les racines 1 et 3, qui n'est pas présenté ici.

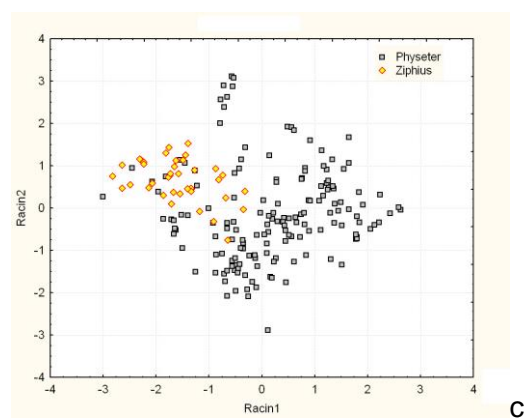
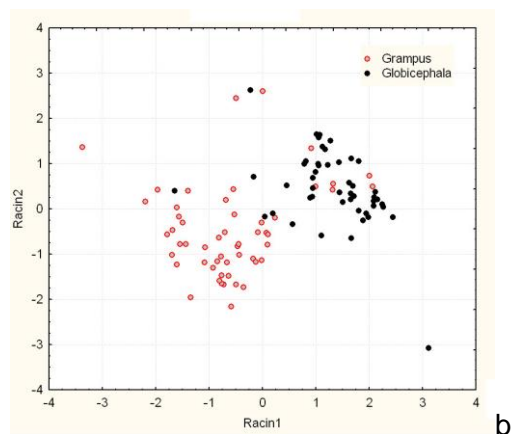
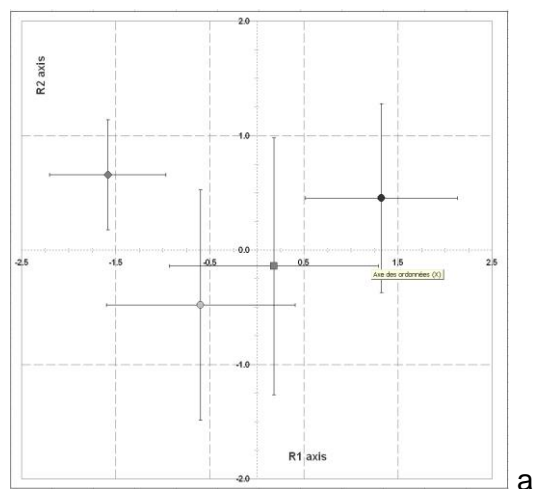


Figure 6a.— Représentation des centroïdes des observations dans un plan composé des deux premières racines de l'analyse discriminante (positions moyennes et barres d'erreur). Cachalot (carré gris) – Ziphius (losange gris) – Globicéphale noir (disque noir) – Dauphin de Risso (disque gris)
 b.— Représentation des observations de Dauphin de Risso (ronds rouges à fond gris) et de Globicéphale noir (disques noirs) dans un plan composé des deux premières racines de l'analyse discriminante.
 c.— Représentation des observations de Ziphius (losanges rouges à fond jaune) et de Cachalot (carrés gris) dans un plan composé des deux premières racines de l'analyse discriminante.

Les quatre espèces peuvent donc être caractérisées par les caractères topographiques de leurs habitats, notamment avec le couple profondeur - D200. La pente du fond joue aussi un rôle, une valeur faible caractérisant l'habitat du Globicéphale. Le tracé des observations dans le plan des deux premières racines canoniques confirme que le Globicéphale et le Ziphius sont groupés chacun dans des zones relativement séparées, le premier dans un secteur océanique (grande profondeur), le second dans un domaine de profondeurs intermédiaires. Le Cachalot occupe clairement l'ensemble du domaine, tandis que le Dauphin de Risso est également assez étalé dans le plan, mais plutôt groupé vers les profondeurs modérées ou faibles. Le fait que la profondeur, soit la variable qui discrimine le mieux les espèces justifie *a posteriori* l'analyse d'abondance relative réalisée selon les trois strates de profondeur, 200-1000 m, 1000-2000 m, et plus de 2000 m. L'analyse discriminante livre un résultat concordant avec celui de l'analyse des TOI : absence ou rareté du Ziphius et du Grampus dans la partie la plus profonde de Méditerranée nord-occidentale, occurrence modérée du Globicéphale dans la partie supérieure du talus, et présence équilibrée du Cachalot dans les trois domaines. Le Ziphius se rencontre souvent loin du talus continental, mais sur des zones de monts ou de reliefs sous-marins.

DISCUSSION

Nos résultats mettent en évidence une différenciation partielle des habitats des quatre teuthophages en Méditerranée nord-occidentale, qui avait déjà été étudiée dans des régions restreintes comme la mer Ligure (Moulins *et al.*, 2007 ; Azzellino *et al.*, 2008), ou sur des secteurs plus étendus, comme le bassin liguro-provençal (Praca & Gannier, 2008 ; Praca *et al.*, 2009).

Concernant les delphinidés, Azzellino *et al.* (2008) indiquaient que le Dauphin de Risso est rencontré dans des eaux assez peu profondes, en mer Ligure (822 m en moyenne), par comparaison au Cachalot et au Ziphius, et classaient le Grampus en espèce du talus supérieur. En mer Ligure centrale, 19 radiales « pures » effectuées en saison chaude entre le continent et la Corse, de 2001 à 2003, suggéraient un peuplement estival de teuthophages dominé par le Cachalot (19 observations), avec une occurrence régulière du Globicéphale (6 obs.) et du Dauphin de Risso (4 obs.), mais sans aucun Ziphius détecté (Laran, 2005 ; Laran *et al.*, 2009). Les profondeurs moyennes d'observation relevées lors de cette étude étaient plus faibles pour le Grampus que pour le Globicéphale (Laran, 2005). Dans une région plus étendue, Praca & Gannier (2008) ont modélisé les habitats préférentiels de trois espèces grâce à une méthode ENFA (*Ecological Niche Factor Analysis*), utilisant des données de présence, et une analyse discriminante. Ces analyses montraient une bonne discrimination du Dauphin de Risso et du Globicéphale noir, sur la base d'habitats favorisant respectivement le haut du talus et le domaine océanique, aux eaux plus froides et plus riches en phytoplancton.

Pour la partie occidentale du bassin (golfe du Lion, Provence), les prospections aériennes du programme SAMM (mai à août 2012) étaient propices à l'observation du Dauphin de Risso et du Globicéphale. Dans la partie du bassin située au nord de 41°N et à l'ouest de 6°E, Laran *et al.* (2017) ont observé cinq groupes de Dauphins de Risso, dont un seul sur le talus, et un seul groupe de Globicéphales, sur le talus profond. Ces résultats ne correspondent pas à l'affinité du Grampus pour le talus supérieur que nous avons mise en évidence. Plusieurs raisons pourraient expliquer ces différences : en premier lieu, les prospections SAMM offrent un échantillonnage systématique alors que nos prospections couvrent davantage le domaine du talus que celui du grand large. Toutefois, les TOI présentés (Tab. VI) sont corrigés de l'effort d'échantillonnage et indiquent bien une préférence du Dauphin de Risso pour le talus supérieur, et du Globicéphale noir pour le domaine océanique. En second lieu, on peut observer que la majorité des observations de Grampus obtenues au large par Laran *et al.* (2017) se situent à la fin du mois de mai, donc correspondent à une situation plus printanière qu'estivale. Pour le Globicéphale noir, Laran *et al.* (2017) indiquent seulement trois observations en effort pour la totalité du bassin, un nombre beaucoup plus faible,

en valeur relative par rapport aux observations de Grampus, que celui issu de notre étude. La différence entre nos résultats et ceux de la prospection aérienne SAMM pourrait signifier soit que l'année 2012 était atypique pour l'espèce, soit que le Globicéphale noir est devenu plus rare dans le bassin nord-occidental que ce qui est indiqué par les données à long terme de notre étude.

Les différences méthodologiques entre les différentes prospections rendent les comparaisons risquées, mais il n'est pas impossible que l'habitat estival des deux delphinidés ait changé durant les trois dernières décennies.

Concernant les deux plongeurs profonds, Moulins *et al.* (2007) indiquaient que le Ziphius fréquentait le talus supérieur et profond et les zones de pente moyenne, dans le nord de la mer Ligure, alors que Azzellino *et al.* (2008) ont rencontré le Ziphius sur des profondeurs nettement plus importantes (2013 m en moyenne) que le Cachalot (1735 m), toujours en mer Ligure. L'étude présente indique que le Ziphius préfère un habitat moins profond, similaire à celui de mer Tyrrhénienne nord (Gannier, 2011), ce qui est corroboré par sa grande rareté dans les régions les plus profondes du bassin nord-occidental, que nous avons également prospectées. Quant au Cachalot, il a été observé par les différents auteurs dans toutes les régions de notre secteur d'étude, et dans des habitats variés (à l'exception du plateau continental) : lors des prospections aériennes SAMM, les cinq observations étaient localisées sur les trois domaines bathymétriques du bassin liguro-provençal (Laran *et al.*, 2017). En mer Tyrrhénienne centrale, Marini *et al.* (1996) ont observé le Cachalot à une seule reprise lors de 84 traversées estivales en ferry, et le Ziphius sept fois, un résultat sensiblement confirmé par Arcangeli *et al.* (2012), qui ont renouvelé entre 2007 et 2009 l'expérience de Marini *et al.* (1996). Par contraste avec ces auteurs, nos prospections ont révélé une plus forte abondance relative du Cachalot. Cette différence pour une espèce sondant longuement, mais très audible, peut s'expliquer par le mode de prospection, en voilier motorisé avec une recherche assistée par hydrophone dans notre cas, en ferry rapide sur une radiale fixe dans le cas des auteurs cités.

Ces comparaisons pour les plongeurs profonds mettent en lumière l'influence du mode de prospection sur les données obtenues et donc les résultats d'une étude d'habitat : le type de plateforme, bateau ou avion, sa vitesse, la présence éventuelle d'un équipement de détection acoustique peuvent entraîner des variations importantes de détection pour le Ziphius et le Cachalot (Gannier & Gannier, 2014). L'analyse des données d'habitat doit de préférence reposer sur plusieurs techniques (descriptives, corrigées du biais d'effort de prospection, multivariées) pour fournir une indication robuste. De plus, une analyse restreinte à une région particulière ne peut être transposée à une zone plus vaste, car les odontocètes se caractérisent par une grande plasticité écologique.

RÉGIMES ALIMENTAIRES

Sur toutes les espèces de céphalopodes citées par Astruc (2005), trois ont une importance majeure pour les teuthophages, avec une somme élevée des indices de masses ingérées (Tab. I) : en premier lieu *H. bonnellii* ($\Sigma M\% = 213,7\%$), puis le calmar musculaire *T. sagittatus* ($\Sigma M\% = 72,8\%$), et enfin *H. reversa* ($\Sigma M\% = 55,2\%$). Par contre, huit espèces ne sont consommées que par un seul cétacé, dont cinq uniquement par le Dauphin de Risso. Enfin, une espèce (*Ancistrocheirus lesueurii*) n'est consommée que par les deux « plongeurs profonds ». Le Dauphin de Risso est l'espèce dont les proies sont les plus consommées par les autres teuthophages. Prises deux par deux, les espèces qui ont les régimes les plus voisins sont d'une part le couple Dauphin de Risso / Globicéphale, et d'autre part le couple Dauphin de Risso / Ziphius (Tab. I). Le Globicéphale noir partage plusieurs proies communes avec les autres espèces, bien qu'il occupe un habitat distinct en termes de profondeur et de distance à la côte (Fig. 6). Le régime alimentaire du Globicéphale en Atlantique nord-est montre certaines caractéristiques similaires, puisque Spitz *et al.* (2011) ont identifié les trois mêmes proies principales qu'Astruc (2005), *T. sagittatus*, *H. reversa* et *H. bonnellii*, même si le régime y est plus diversifié qu'en Méditerranée.

Le Cachalot serait assez exclusif au niveau de ses proies en Méditerranée (Tab. I), avec une très grande préférence pour le calmar *H. bonnellii*, bien qu'il fréquente équitablement les trois habitats (Fig. 5 et Tab. VII). Le Ziphius semble avoir un régime alimentaire plus varié que celui du Cachalot, avec un apport plus important du calmar *H. reversa*, espèce qui fréquente des eaux moins profondes que *H. bonnellii* (Jereb *et al.*, 2010), et qui est aussi très consommée par le Dauphin de Risso. D'après les résultats exposés par Astruc (2005), le Cachalot et le Ziphius ont des régimes alimentaires dissemblables (Tab. I), et nos résultats indiquent qu'ils fréquentent un habitat partiellement distinct, le Ziphius étant quasiment absent du domaine océanique. Cependant, les deux espèces ont une affinité commune pour le talus profond (Tab. VI), ce qui apparaît également lorsque l'on observe leurs abondances relatives dans la région nord-tyrrhénienne (Tab. V). Il serait intéressant de disposer d'une meilleure description du régime alimentaire du Cachalot en Méditerranée afin de mieux évaluer la possibilité de compétition alimentaire entre les deux plongeurs profonds. Aux Açores, où les deux espèces sont fréquentes (Silva *et al.*, 2014), le Cachalot a un régime alimentaire très varié, où le calmar *H. bonnellii* arrive cependant au premier rang des proies consommées (Clarke *et al.*, 1993). Aux Bahamas, Hickmott (2005) a comparé les régimes alimentaires des deux espèces sur la base de plusieurs contenus stomacaux et échantillons de fécès : le Cachalot présentait une plus grande diversité de proies que le Ziphius et le recouvrement de leurs régimes alimentaires n'était que de 34 %. En Atlantique nord-est, Santos *et al.* (2001) ont décrit un régime alimentaire teuthophage très varié pour le Ziphius, et dépendant de l'abondance locale de ses proies, ce qui est confirmé par Spitz *et al.* (2011), qui ont trouvé que cette espèce ingérait en proportion significative ($M\% > 5\%$) au moins six espèces de céphalopodes. Les mêmes auteurs relèvent cinq espèces importantes ($M\% > 5\%$) dans le régime alimentaire du Cachalot, en général des céphalopodes de très grande taille, musculaires ou gélatineux ; *H. bonnellii* figure au premier rang des espèces consommées. L'ensemble de ces éléments suggère que les deux plongeurs profonds ont des régimes plus ou moins diversifiés selon les régions considérées, et n'entrent pas nécessairement en compétition.

L'étude par isotopes stables des régimes alimentaires du Dauphin de Risso, du Globicéphale noir et du Cachalot (Praca *et al.*, 2011) suggère que les deux premières espèces se nourrissent de proies assez distinctes : le $\delta^{15}\text{N}$ de l'azote présente des valeurs plus élevées pour le Grampus, en relation sans doute avec une contribution plus importante de la famille des histioteuthidés à son régime alimentaire (Astruc, 2005). Le Dauphin de Risso et le Globicéphale noir ont donc des régimes alimentaires qui ne se chevauchent que partiellement, avec des habitats estivaux distincts (Tab. VI et Figs 4 & 5). Certaines régions voient une prédominance nette du Globicéphale en été, la Provence et le sud-ouest Ligure, tandis que d'autres présentent une situation contraire, le Grampus étant très dominant dans l'aire nord-est Ligure et nord Tyrrhénien. Pour éclaircir la question d'une compétition potentielle entre les deux delphinidés, nous avons synthétisé la fréquence relative du Dauphin de Risso et de l'une ou l'autre des deux espèces du genre *Globicephala* à partir de la littérature. Sur la base de prospections en bateau, dans la plupart des régions tropicales, sub-tropicales ou tempérées, l'une des deux espèces surpasse nettement l'autre en fréquence d'observation (Tab. XI). Le Dauphin de Risso est très dominant dans l'archipel des Açores, dans le golfe du Mexique, au large de la Californie, tandis que le Globicéphale, tropical ou noir, est très dominant dans les archipels de la Société, des Marquises, d'Hawaii, ou dans le golfe de Gascogne. Pour l'archipel des Galapagos ou le large atlantique des États-Unis (partie centrale), les deux espèces ont des fréquences d'observation équivalentes, à l'avantage du Grampus. La recherche des raisons écologiques qui tendent à favoriser le Dauphin de Risso plutôt que le genre Globicéphale, ou inversement, dépasse le cadre de cette étude, mais cette relation de symétrie dans leur présence mutuelle est bien visible à petite échelle dans les régions de Méditerranée (Tab. V). Les résultats sur l'habitat estival, sur les fréquences d'observation et sur les régimes alimentaires suggèrent donc qu'une compétition partielle existe entre le Grampus et le Globicéphale noir en Méditerranée nord-occidentale.

TABLEAU XI

Comparaison des fréquences d'observations du Dauphin de Risso, et du genre *Globicephala* dans diverses régions, à partir de la littérature.

	Marquises	Société	Galapagos	Hawaii	Açores	G. du Mexique	G. de Gascogne	B. de Californie	NW Atlantic
Nombre d'observations	153	137	165	456	125	272	781	701	254
Dauphin de Risso	0,7 %	0,7 %	15,8 %	0,4 %	12,8 %	14,0 %	1,8 %	10,7 %	29,5 %
Globicéphale spp	2,0 %	3,6 %	10,9 %	17,5 %	2,4 %	2,2 %	17,1 %	0,3 %	12,2 %
Référence	(1)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)

Références: (1) Gannier (2009), (2) Smith & Whitehead (1999), (3) Baird *et al.* (2005), (4) Silva *et al.* (2014), (5) Mullin & Fulling (2004), (6) Kiszka *et al.* (2007), (7) Barlow & Forney (2007), (8) Palka (2006).

La comparaison de notre étude avec des résultats récents à l'échelle de la Méditerranée nord-occidentale (Laran *et al.*, 2017) pourrait témoigner d'un changement en cours de l'écologie du peuplement d'odontocètes. Une cause potentielle de variation d'habitat et de distribution chez les teuthophages méditerranéens pourrait être la remontée de l'abondance du Cachalot après l'épisode de mortalité massive, due aux filets dérivants, survenu à la fin du XXe siècle (Notarbartolo di Sciara *et al.*, 2004). On constate, depuis deux décennies, une évolution de la fréquence d'observation du Cachalot, dont la population serait actuellement comprise entre 200 et 1000 individus en Méditerranée occidentale (Rendell *et al.*, 2014). Ainsi, seulement 4 % des écoutes acoustiques signalaient le Cachalot au cours de prospections conduites conjointement dans le bassin liguro-provençal en 1994 par l'*International Fund for Animal Welfare*, le Groupe de Recherche sur les Cétacés et l'Institut Tethys (Gordon *et al.*, 2000), tandis que de 2003 à 2010, cette proportion s'élevait à 20 %, pour une zone d'étude favorisant le talus (données personnelles, rapport non publié <https://www.cetaces.org/publications/>). Une forte remontée du nombre de Cachalots dans notre zone d'étude pourrait entraîner une évolution de l'écologie des trois autres teuthophages à l'échelle du bassin, même si cette hypothèse est difficile à étayer. Le réchauffement climatique en cours est également susceptible de provoquer des changements à moyen terme dans la distribution ou l'habitat des espèces étudiées (Gambaiani *et al.*, 2009). Il est possible que ceux-ci aient commencé à se manifester au cours de notre période d'étude, entre 1988 et 2012. Leur mise en évidence est difficile en raison des caractéristiques des jeux de données à long terme, tels que celui utilisé dans cette étude. Enfin, les évolutions de la population de Dauphin bleu et blanc, un delphinidé océanique prédateur généraliste, peuvent également impacter l'écologie des odontocètes spécialistes, ce dauphin partageant un grand nombre d'espèces-proies avec les teuthophages préférentiels (Astruc, 2005).

CONCLUSION

Cette étude met en lumière un partage relatif des habitats par les quatre cétacés teuthophages de Méditerranée nord-occidentale, les variables topographiques étant les descripteurs les plus discriminants de leurs domaines préférentiels. Deux espèces ciblent des habitats relativement spécifiques, le Globicéphale noir chez les delphinidés, et le *Ziphius* chez les plongeurs profonds, tandis que le Dauphin de Risso et le Cachalot paraissent s'adapter aux trois domaines définis dans l'étude, le talus supérieur, le talus profond et la zone océanique. Ces affinités correspondent assez bien aux régimes alimentaires décrits dans la littérature, même si la description des proies repose sur trop peu d'individus concernant le Cachalot. L'insuffisance des connaissances sur l'écologie des céphalopodes de Méditerranée entrave la compréhension fine de l'écologie des quatre teuthophages préférentiels. La comparaison de nos résultats, obtenus à partir de données à long terme, et de résultats très récents laisse à penser que des changements seraient en cours dans la distribution et l'habitat estival des quatre espèces étudiées. Dans le bassin liguro-provençal, région où les données de prospection ont été collectées le plus régulièrement depuis 1988, il sera

intéressant d'étudier spécifiquement si les abondances relatives des quatre teuthophages ont varié au cours des dernières décennies.

REMERCIEMENTS

Un grand merci aux membres du GREC et nombreux observateurs bénévoles qui ont participé aux prospections en Méditerranée, particulièrement : Stéphane Bourreau, Violaine Drouot-Dulau, Odile et Adrien Gannier, Sophie Laran. Le Sanctuaire PELAGOS a contribué au financement de plusieurs projets durant la période de collecte des données utilisées pour cette étude. Merci à Adrien Gannier pour sa relecture attentive des manuscrits. Je remercie sincèrement quatre relecteurs et l'éditeur, qui m'ont permis d'améliorer la première version de cette étude grâce à leurs suggestions et commentaires avisés.

RÉFÉRENCES

- ARCANGELI, A., MARINI, L. & CROSTI, R. (2012).— Changes in cetacean presence, relative abundance and distribution over 20 years along a trans-regional fixed line transect in the Central Tyrrhenian Sea. *Marine Ecol.*: 1-12.
- ASTRUC, G. (2005).— *Exploitation des chaînes trophiques marines de Méditerranée par les cétacés*. Mémoire de l'École Pratique des Hautes Études, Montpellier.
- AZZELLINO, A., GASPARI, S., AIROLDI, S. & NANI, B. (2008).— Habitat use and preferences of cetaceans along the continental slope and the adjacent pelagic waters in the western Ligurian Sea. *Deep-Sea Res.*, 1, 55: 296-323.
- BAIRD, R.W., BORSANI, J.F.M., HANSON, B. & TYACK, P.L. (2002).— Diving and night-time behavior of long-finned pilot whales in the Ligurian Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 237: 301-305.
- BAIRD, R.W., WEBSTER, D.L. & MCSWEENEY, D.J. (2005).— *Biases and data limitations of odontocete cetacean sighting data from small-boat based surveys around the main Hawaiian Islands*. Report prepared under Purchase Order No. N62742-05-P-1880 from the NAVFAC Pacific, Pearl Harbor, HI. [disponible à www.cascadia.org]
- BARLOW, J. & FORNEY, K.A. (2007).— Abundance and population density of cetaceans in the California Current ecosystem. *Fish. Bull.*, 105: 509-526.
- BATTAGLIA, P., ROMEO, T., CONSOLI, P., SCOTTI, G. & ANDALORO, F. (2010).— Characterization of the artisanal fishery and its socio-economic aspects in the central Mediterranean Sea (Aeolian Islands, Italy). *Fish. Res.*, 102: 87-97.
- BOSC, E., BRICAUD, A. & ANTOINE, D. (2004).— Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from four years of SeaWiFS observations. *Glob. Biogeochem. Cycl.*, 18, GB1005, doi:10.1029/2003GB002034.
- CLARKE, M.R., MARTINS, H.R. & PASCOE, P. (1993).— The diet of sperm whales (*Physeter macrocephalus* Linnaeus 1758) off the Azores. *Phil. Trans. Biol. Sci.*, 339 (1287): 67-82.
- DE STEPHANIS, R., CORNULIER, T., VERBORGH, P., SIERRA, J.S., GIMENO, N.P. & GUINET, C. (2008).— Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 353: 275-288.
- DROUOT, V., GANNIER, A. & GOOLD, J.C. (2004).— Diving and feeding behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the western Mediterranean Sea. *Aquat. Mamm.*, 30: 419-426.
- DUGUY, R., CASINOS, A., DI NATALE, A., FILELLA, S., KTARI-CHAKROUN, F., LLOZE, R. & MARCHESSAUX, D. (1983).— Répartition et fréquence des mammifères marins en Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (5): 223-230.
- FUSARO, D. & GANNIER, A. (2010).— A system for monitoring acoustic emissions of cetaceans. *24th Conference of the ECS (Stralsund 22-24 March 2010)*. Abstract book: 131.
- GAMBAIANI, D., MAYOL, P., ISAAC, S.J. & SIMMONDS, M.P. (2009).— Potential impacts of climate change and greenhouse gas emissions on Mediterranean marine ecosystems and cetaceans. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 89: 179-201.
- GANNIER, A. (2005).— Summer Distribution and relative abundance of delphinids in the Mediterranean Sea. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 60: 223-238.
- GANNIER, A. (2006).— Le peuplement estival de cétacés dans le Sanctuaire Marin Pelagos (Méditerranée nord-occidentale): distribution et abondance. *Mammalia*, 70: 17-27.
- GANNIER, A. (2009).— Comparison of odontocete populations of the Marquesas and Society Islands (French Polynesia). *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 89: 931-941.
- GANNIER, A. (2011).— Using existing data and focused surveys to highlight Cuvier's beaked whales favourable areas: a case study in the central Tyrrhenian Sea. *Mar. Poll. Bull.*, 63: 10-17.
- GANNIER, A. (2015).— Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) diving behavior as obtained by visual observation methods and consequences in terms of visual detection during surveys. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 29: 127-134.

- GANNIER, A. (2017).— Distribution comparée du Dauphin commun (*Delphinus delphis*) et du Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) en Méditerranée occidentale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 72: 335-352.
- GANNIER, A., DROUOT, V. & GOOLD, J.C. (2002).— Distribution and relative abundance of the sperm whale in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 243: 281-293.
- GANNIER, A. & EPINAT, J. (2008).— Cuvier's beaked whale distribution in the Mediterranean Sea: results from small boat surveys 1996-2007. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 88: 1145-1151.
- GANNIER, A., PETIAU, E., DULAU, V. & RENDELL, L. (2012).— Foraging dives of sperm whales in the northwestern Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 92: 1799-1808.
- GANNIER, A.C. & GANNIER, A.J. (2014).— Simulating deep-divers visual detection rates. *ESOMM 2014 – 5th International Meeting on the Effects of Sound in the Ocean on Marine Mammals (Amsterdam 7-12 September 2014)*. Abstract book: 26.
- GANNIER, A.C. & GANNIER, A.J. (2017).— Using distance sampling to estimate Cuvier's beaked whale abundance in the northern Tyrrhenian Sea. *31th Conference of the ECS (Middlefart, Denmark, 1-3 May 2017)*. Abstract book: poster ABU31.
- GORDON, J.C.D., MATTHEWS, J.N., PANIGADA, S., GANNIER, A., BORSANI, J.F. & NOTARBARTOLO DI SCIARA, G. (2000).— Distribution and relative abundance of striped dolphins, and distribution of sperm whales in the Ligurian Sea cetacean sanctuary: results from a collaboration using acoustic monitoring techniques. *J. Cetac. Res. & Manage.*, 2: 27-36.
- IOC-IHO-BODC (2003).— *Centenary edition of the GEBCO digital atlas*. The Intergovernmental Oceanographic Commission, the International Hydrographic Organization and the British Oceanographic Data Centre, Liverpool, UK.
- HICKMOTT, L.S. (2005).— *Diving behaviour and foraging ecology of Blainville's and Cuvier's beaked whales in the Northern Bahamas*. Ma Sc dissertation, University of St Andrews (Scotland).
- JEREB, P., ALLCOCK, A.L., LEFKADITOU, E., PIATKOWSKI, U., HASTIE, L.C. & PIERCE, G.J. (eds) (2015).— Cephalopod biology and fisheries in Europe: II. Species Accounts. *ICES Cooperative Research Report*, 325: 1-360.
- JEREB, P. & ROPER, C.F.E. (eds) (2005).— Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiariidae, Idiosepiidae and Spirulidae). *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, Rome, FAO*, (4) 1: 1-262.
- JEREB, P. & ROPER, C.F.E. (eds) (2010).— Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, Rome, FAO*, (4) 2: 1-605.
- JEREB, P., ROPER, C.F.E., NORMAN, M.D. & FINN, J.K. (eds) (2016).— Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, Rome, FAO* (4) 3 : 1-370.
- KAHRU, M. (2007).— *Windows Image Manager* 6.41.
- KISZKA, J., MACLEOD, K., VAN CANNEYT, O., WALKER, D. & RIDOUX, V. (2007).— Distribution, encounter rates, and habitat characteristics of toothed cetaceans in the Bay of Biscay and adjacent waters from platform-of-opportunity data. *ICES J. Mar. Sci.*: 1033-1043.
- LARAN, S. (2005).— *Variations spatio-temporelles du peuplement de cétacés en Mer Ligure (Méditerranée nord-occidentale) et relations avec les conditions environnementales*. PhD thesis, Free University of Brussels.
- LARAN, S., JOIRIS, C., GANNIER, A. & KENNEY, R.D. (2009).— Seasonal estimates of densities and predation rates of cetaceans in the Ligurian Sea, northwestern Mediterranean Sea. *J. Cetac. Res. & Manage.*, 11: 31-40.
- LARAN, S., PETTEX, E., AUTHIER, M., BLANCK, A., DAVID, L., DORÉMUS, G., FALCHETTO, H., MONESTIEZ, P., VAN CANNEYT, O. & RIDOUX, V. (2017).— Seasonal distribution and abundance of cetaceans within French waters-Part I: the North-Western Mediterranean, including the Pelagos sanctuary. *Deep-Sea Res. Part II*, 141: 20-30.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (1998).— *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier (Amsterdam).
- MARINI, L., CONSIGLIO, C., ANGRADI, A.M., CATALANO, B., FINOIA, M.G., VILLETTI, G. & SANNA, A. (1996).— Distribution and seasonality of cetaceans sighted during scheduled ferry transects in Central Tyrrhenian Sea: 1989-1992. *Ital. J. Zool.*, 63: 381-388.
- MOULINS, A., ROSSO, M., NANI, B. & WÜRTZ, M. (2007).— Aspects of the distribution of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in relation to topographic features in the Pelagos Sanctuary (north-western Mediterranean Sea). *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 87: 177-186.
- MULLIN, K.D. & FULLING, G.L. (2004).— Abundance of cetaceans in the oceanic northern Gulf of Mexico, 1996–2001. *Mar. Mamm. Sci.*, 20: 787-807.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA, G., BEARZI, G., CAÑADAS, A. & FRANTZIS, A. (2004).— *High mortality of sperm whales in the north-western Mediterranean, 1971-2003*. SC/56/BC, 10.
- PALKA, D.L. (2006).— *Summer abundance estimates of cetaceans in US North Atlantic Navy operating areas*. Northeast Fisheries Science Center, reference document 06-03.

- PENNINGTON, M. (1983).— Efficient estimators of abundance for fish and plankton surveys. *Biometrics*, 39: 281-286.
- PRACA, E. & GANNIER, A. (2008).— Ecological niche of three teuthophagous odontocetes in the northwestern Mediterranean Sea. *Ocean Sci.*, 4: 49-59.
- PRACA, E., GANNIER, A., DAS, K. & LARAN, S. (2009).— Modelling the habitat suitability of cetaceans: example of the sperm whale in the northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Res. I*, 56: 648-657.
- PRACA, E., LARAN, S., LEPOINT, G., THOMÉ, J.-P., QUETGLAS, A., BELCARI, P., SARTOR, P., DHERMAIN, F., ODY, D., TAPIE, N., BUDZINSKI, H. & DAS, K. (2011).— Toothed whales in the northwestern Mediterranean: Insight into their feeding ecology using chemical tracers. *Mar. Poll. Bull.*, 62:1058-1065.
- QUETGLAS, A., ALEMANY, F., CARBONELL, A., MERELLA, P. & SANCHEZ, P. (1998).— Some aspects of the biology of *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Balearic Sea (western Mediterranean). *Scient. Mar.*, 62: 73-82.
- RENDELL, L., SIMIÃO, S., BROTONS, J.M., AIROLDI, S., FASANO, D. & GANNIER, A. (2014).— Abundance and movements of sperm whales in the western Mediterranean basin. *Aquat. Conserv.: Mar. & Freshw. Ecosyst.*, 24 (S1): 31-40.
- ROSSO, M., MOULINS, A., BALLARDINI, M., GELSOMINO, F. & WÜRTZ, M. (2007).— Preliminary estimation of the population size of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in the northern Ligurian Sea. *21st Conference of the European Cetacean Society (San Sebastian, April 2007)*. Abstract book: poster p109.
- SANTOS, M.B., PIERCE, G.J., HERMAN, J., LOPEZ, J. & GUERRA, A. (2001).— Review of feeding ecology of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) with new information on diet of this species in the NE Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 81: 687-694.
- SCHORR, G.S., FALCONE, E.A., MORETTI, D.J. & ANDREWS, R.D. (2014).— First long-term behavioral records from Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) reveal record-breaking dives. *PLoS ONE* 9(3): e92633. doi:10.1371/journal.pone.0092633
- SILVA, M.A., PRIETO, R., CASCÃO, I., SEABRA, M.I., MACHETE, M., BAUMGARTNER, M.F. & SANTOS, R.S. (2014).— Spatial and temporal distribution of cetaceans in the mid-Atlantic waters around the Azores. *Mar. Biol. Res.*, 10: 123-137.
- SMITH, D.S. & WHITEHEAD, H. (1999).— Distribution of dolphins in Galapagos waters. *Mar. Mamm. Sci.*, 15: 550-555.
- SOUTHALL, B., CALAMBOKIDIS, J., TYACK, P., MORETTI, D., FRIEDLAENDER, A., DERUITER, S., GOLDBOGEN, J., FALCONE, E., SCHORR, G., DOUGLAS, A., STIMPERT, A., HILDEBRAND, J., KYBURG, C., CARLSON, R., YACK, T. & BARLOW, J. (2012).— *Biological and behavioral response studies of marine mammals in Southern California, 2011. (SOCAL-11)*. Final Project Report.
- SPLITZ, J., CHÉREL, Y., BERTIN, S., KISZKA, J., DEWEZ, A. & RIDOUX, V. (2011).— Prey preferences among the community of deep-diving odontocetes from the Bay of Biscay, Northeast Atlantic. *Deep-Sea Res. I*, 58: 273-282.
- TYACK, P.L., JOHNSON, M., AGUILAR DE SOTO, N., STURLESE, A. & MADSEN, P.T. (2006).— Extreme diving of beaked whales. *J. Exp. Biol.*, 209: 4238-4253.
- WATWOOD, S., MILLER, P., JOHNSON, M. & MADSEN, P. (2006).— Foraging behavior in deep-diving sperm whales. *J. Anim. Ecol.*, 75: 814-825.
- WOODSIDE, J.M., DAVID, L., FRANTZIS, A. & HOOKER, S.K. (2006).— Gouge marks on deep-sea mud volcanoes in the eastern Mediterranean: caused by Cuvier's beaked whales ? *Deep-Sea Res. I*, 53: 1762-1771.



Caudale de Cachalot 2018-030 observé le 30 juin 2018 à 10h44 en (43°29,85 N, 07°14,12 E).
Profondeur = 890 m, pente = 10,1 %, D200 = 7,4 km, SST = 23,5°C.

