



HAL
open science

VARIATION SAISONNIÈRE DE L’AFFINITÉ BATHYMÉTRIQUE DES CÉTACÉS DANS LE BASSIN LIGURO-PROVENÇAL (MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE)

A Gannier

► **To cite this version:**

A Gannier. VARIATION SAISONNIÈRE DE L’AFFINITÉ BATHYMÉTRIQUE DES CÉTACÉS
DANS LE BASSIN LIGURO-PROVENÇAL (MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE). Vie et Milieu /
Life & Environment, 1998, pp.25-34. hal-03172819

HAL Id: hal-03172819

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03172819v1>

Submitted on 18 Mar 2021

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.

VARIATION SAISONNIÈRE DE L’AFFINITÉ BATHYMÉTRIQUE DES CÉTACÉS DANS LE BASSIN LIGURO-PROVENÇAL (MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE)

*Seasonal variation of the bathymetric distribution of cetaceans in the
Liguro-Provençal basin (Western Mediterranean)*

A. GANNIER

*Groupe de Recherche sur les Cétacés, 741, chemin des Moyennes Bréguières, Aurélia 13, 06600 Antibes
actuellement : Laboratoire d’Ecologie Marine, Université Française du Pacifique, BP 6570 FAAA Aéroport, Tahiti*

CÉTACÉS
OBSERVATIONS
MÉDITERRANÉE
BATHYMÉTRIE
ALIMENTATION

RÉSUMÉ. – Le bassin liguro-provençal est un des secteurs les plus attractifs pour les Cétacés de mer Méditerranée. Nous réunissons ici les données de 7 années de recherche sur le terrain pour proposer une étude sur la répartition des Cétacés en fonction de la bathymétrie, aussi bien en été que pendant les autres saisons. Grâce à un effort de recherche de plus de 11 000 km, 850 observations ont été effectuées sur un total de 7 221 Cétacés. Six espèces ont été observées régulièrement au large en période estivale, alors que seulement 3 espèces ont été vues durant les 3 autres saisons (le Dauphin bleu et blanc, le Dauphin de Risso et le Rorqual commun). Nous avons divisé le secteur d’étude en 4 strates bathymétriques dans lesquelles nous évaluons la densité relative des différentes espèces. En été, le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun occupent la totalité du domaine, bien que le premier soit plus fréquent que le second dans les eaux peu profondes. Le Dauphin de Risso marque une nette préférence pour le domaine du talus continental, entre 500 et 2 000 m de profondeur. Le Globicéphale noir est davantage présent dans les eaux profondes du talus et celles du large, tandis que le Cachalot commun semble exclusivement fréquenter les eaux de profondeur supérieure à 2 000 m. Une variation saisonnière de l’affinité bathymétrique est observée pour les premières espèces : elles favorisent généralement les eaux peu profondes de l’automne à l’hiver et semblent fréquenter davantage le domaine du talus continental, au printemps. Les affinités bathymétriques sont mises en relation avec le régime alimentaire de chaque espèce, tel qu’il a été décrit dans la littérature grâce à l’étude des contenus stomacaux. Ainsi pour le Rorqual commun, la distribution bathymétrique apparaît bien en rapport avec l’écologie du krill consommé. Pour les Dauphins teuthophages, la relation ne peut être établie aussi précisément, les Céphalopodes océaniques étant des organismes mal connus. La complexité est encore plus prononcée pour le Dauphin bleu et blanc, qui s’alimente de manière opportuniste aussi bien de Poissons que de Calmars, voire même de Crustacés. Cette recherche met en évidence l’intérêt qu’il y aurait à mener des études inter-disciplinaires focalisées sur les Cétacés, prédateurs de haut niveau au sein de l’écosystème pélagique.

CETACEANS
SIGHTINGS
MEDITERRANEAN SEA
BATHYMETRIC DISTRIBUTION
FEEDING

ABSTRACT. – The Liguro-provençal basin is one of the most attractive areas for cetaceans in the Mediterranean Sea. During the summer season, high levels of abundance have been estimated in the area. But the cetaceans’ status during the other seasons remains comparatively unknown, we pooled the data of seven years of sampling to get a first description of the seasonal variation of the bathymetric affinities. The sampling was performed on a 30 feet sailboat, cruising at 5 knots on diesel propulsion and concerns the central portion of the Liguro-provençal basin. The total effective effort in the area amounts to 11,000 km. 850 observations of six species were made during the four seasons and three species were also observed throughout the different seasons : the striped dolphin, Risso’s dolphin and the fin whale. Four bathymetric strata were defined between the coastline, the 500 m depth line, the 1,000 m depth line and the 2,000 m depth line. We called bathymetric affinity a distribution indicator corrected for sampling heterogeneities. In summer, the striped dolphin and the fin whale are distributed in all strata, with increasing preferences for deeper areas, whereas Risso’s dolphin

clearly favours the continental slope, particularly the upper part of it. The pilot whale and the spermwhale are markedly more frequent in the deep slope stratum and in the open sea stratum. For the three species present all year round, we observe an increasing affinity for the deeper strata in autumn and winter, while the continental slope seems to be favoured in spring. From an ecological point of view, our results on the seasonal variation of abundance make sense for the fin whale, whose population can feed on euphausiid swarms as soon as February-March. The striped dolphin feeds on a high diversity of prey items, hence its wide range in the area. Risso's dolphin relies mainly on various families of cephalopods, for which the continental slope is a very favourable stratum. More information on the biology of the preys is needed before a more precise diagnostic of the delphinids' habits can be made in this very interesting area of the Mediterranean sea.

INTRODUCTION

Le bassin liguro-provençal est situé au nord-est de la Méditerranée occidentale entre la France continentale, l'Italie et la Corse et son étendue avoisine 50 000 km² (Fig. 1). Il forme une entité écologique bien définie, dont le cycle hydrobiologique a été particulièrement bien étudié durant les trois décennies écoulées. Une zone frontale est associée au courant ligure qui parcourt le bassin dans le sens cyclonique; elle est localisée au voisinage de l'isobathe 2 000 m (Béthoux et Prieur 1983). Cela explique que la production primaire du secteur liguro-provençal soit supérieure à la moyenne du bassin occidental. Mais cette richesse phytoplanctonique subit de très grandes variations au cours de l'année, avec un minimum absolu au

début de l'hiver et un maximum de la fin de l'hiver au milieu du printemps (Morel et André 1991). La température de l'eau superficielle évolue entre 13 °C à la fin de l'hiver et 26-28 °C au milieu de l'été.

Cette évolution saisonnière des conditions physiques et trophiques dans le bassin entraîne une variation importante du peuplement de Cétacés pélagiques. Le peuplement n'est pas très diversifié, avec seulement six espèces que l'on peut considérer comme communes au large (Gannier 1995). Des estimations d'abondance estivale ont été produites dans ce secteur pour deux espèces principales, le Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833) et le Rorqual commun (*Balaenoptera physalus* Linné, 1758). Les évaluations de densité dans le bassin liguro-provençal

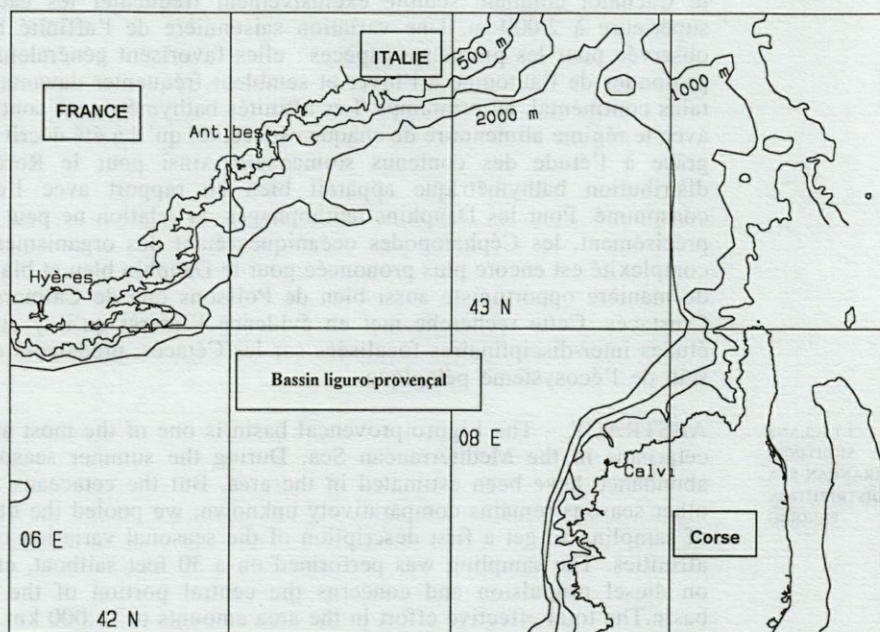


Fig. 1. Le bassin liguro-provençal et les isobathes 500 m, 1 000 m et 2 000 m, qui délimitent les différentes strates bathymétriques de l'étude.

The Liguro-provençal basin with the 500 m, 1,000 m and 2,000 m depth lines limiting the bathymetric strata of this study.

Tabl. I. En haut, répartition dans le temps et longueur approximative (en milles nautiques) des échantillonnages réalisés en automne, en hiver et au printemps. En bas, nombre d'observations des différentes espèces dans le bassin liguro-provençal entre 1988 et 1994 (réalisées avec un vent Beaufort 3).

Above, description of the sampling effort (in nautical milles) for the autumn, the winter and the spring. Below, number of sightings recorded in the liguro-provençal basin between 1988 and 1994, with a wind speed less than 3 Beaufort).

période	longueur du segment	période	longueur du segment	période	longueur du segment
oct/nov 1988	40	mars 1992	55	novemb. 1993	70
oct/nov 1989	160	avril 1992	75	décemb. 1993	60
fevrier. 1990	160	décemb. 1992	40	janvier 1994	50
mars 1991	25	janvier 1993	40	février 1994	75
décemb. 1991	125	février 1993	50	avril 1994	70
janvier 1992	75	avril 1993	110	octobre 1994	40

saison	Dauphin bleu et blanc	Globicéphale noir	Rorqual commun	Dauphin de Risso	Dauphin commun	Cachalot
été	366	14	132	10	2	8
automne	45	1	4	2	0	0
hiver	57	0	5	5	0	0
printemps	55	0	11	6	0	0

varient de 0,30 individu par km² (Forcada *et al.*, 1994), à 0,43 individu par km² (Notarbartolo di Sciara *et al.* 1993) ou à 0,55 individu par km² (Gannier 1997a) pour le Dauphin bleu et blanc. Pour le Rorqual commun, les estimations disponibles sont plus rapprochées, avec 0,0173 ind. par km² (Notarbartolo di Sciara *et al.* 1993) et 0,0162 ind. par km² (Gannier 1997a). Pour deux espèces moins abondantes, le Dauphin de Risso (*Grampus griseus* Cuvier, 1812) et le Globicéphale noir (*Globicephala melas* Trail, 1809), seuls des ordres de grandeurs des densités estivales sont disponibles, avec 0,021 ind. par km² pour le premier et 0,028 ind. par km² pour le second (Gannier 1995). L'évolution saisonnière de l'abondance des Cétacés pélagiques commence à être mieux connue (Gannier et Gannier 1990, 1992, 1993). Parmi les Cétacés les plus communs dans le bassin liguro-provençal, nous avons trois espèces migratrices dont l'abondance est maximale en été (Fig. 2) : d'abord le Globicéphale noir, présent dans le bassin principalement de l'été à l'automne, ensuite le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun, dont la densité baisse significativement de l'automne au printemps (Gannier 1995; Gannier et Gannier 1997). Pour le Dauphin de Risso, nous n'avons pu mettre en évidence aucune variation saisonnière d'abondance.

A l'instar de l'évolution saisonnière de l'abondance, la distribution spatiale des Cétacés a été peu étudiée, faute de données adéquates. Grâce aux données d'observations collectées lors de différentes saisons nous allons caractériser l'affinité des animaux pour différentes strates bathymétriques. Nous mettrons ensuite ces résultats en relation avec les connaissances disponibles sur le régime alimentaire de chaque espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons obtenu nos données entre 1988 et 1994 grâce à des échantillonnages en mer réalisés avec un bateau à propulsion mixte de 9,50 m de longueur. Nous ne retenons ici que les segments réalisés avec un vent inférieur ou égal à 3 Beaufort et un ciel dégagé. Les campagnes d'été se déroulent entre le 25 juin et le 10 septembre de chaque année. Pour les autres saisons, les regroupements sont effectués comme suit : les échantillons réalisés entre le 25 octobre et le 30 novembre sont affectés à l'automne, ceux réalisés entre le 20 décembre et le 29 février sont affectés à l'hiver et ceux effectués entre le 1^{er} mars et le 5 mai sont affectés au printemps (Tabl. I). Cet ensemble d'échantillons (appelé effort de recherche effectif) totalise 6 206 milles nautiques dans le bassin liguro-provençal, dont 434 en automne, 672 en hiver et 786 au printemps. Nous re-

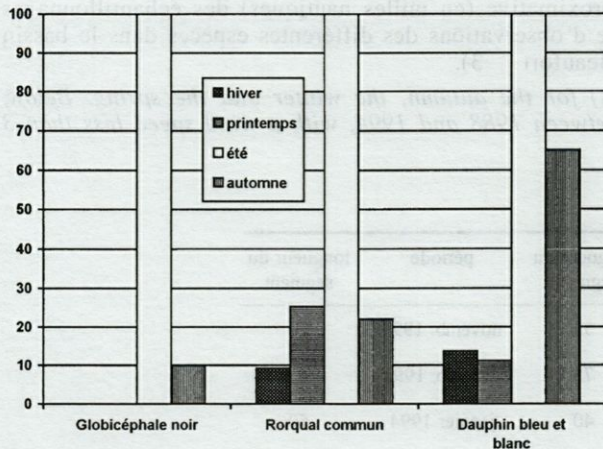


Fig. 2. Variation de l'abondance relative avec la saison pour 3 espèces migratrices (en %, 100% en été) (d'après Gannier and Gannier 1997).

Seasonal variation of the relative abundance for 3 migrating species (in per cent, 100% in summer) (after Gannier and Gannier 1997).

marquons sur les cartes que l'échantillonnage estival couvre la majeure partie du bassin liguro-provençal, alors que durant les autres saisons nous avons couvert une aire plus restreinte (Fig. 3).

Pendant l'échantillonnage, le bateau se déplace au moteur à une vitesse de croisière de 5 nœuds. La taille modeste du bateau empêche de réaliser des segments en dents de scie, en raison de la forte sensibilité à l'état de la mer. Cependant, les échantillons sont réalisés de manière aléatoire (sans lien de causalité entre la présence des Cétacés et la disposition des segments) et dans un ordre dépendant des conditions météorologiques. Deux à quatre observateurs sont à poste, avec les yeux à 3 m d'altitude et se partagent les 180° du secteur avant. La détection des Cétacés s'effectue à l'œil nu, des jumelles étant utilisées pour la confirmation de l'identification et la collecte des données de l'observation. Lorsqu'un groupe de Cétacés est détecté, les paramètres de navigation et la position relative des animaux par rapport au bateau sont notés. Les Cétacés sont ensuite généralement approchés afin de recueillir des informations complémentaires, tels que l'effectif et la composition du groupe ou son activité apparente.

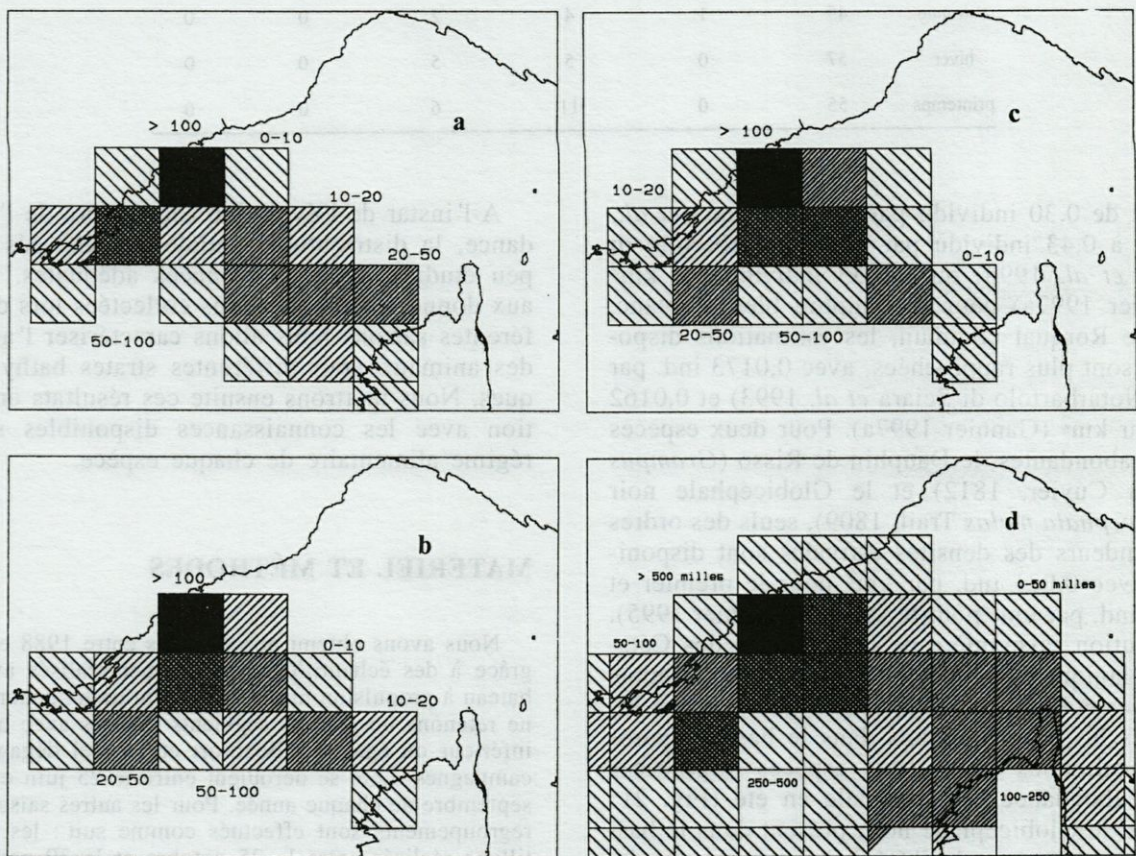


Fig. 3. Couverture du secteur en fonction de la saison (a) automne (b) hiver (c) printemps (d) été. L'effort effectif est indiqué pour des carrés de 20 milles de côté (l'échelle des couvertures est indiquée sur les cartes en « milles d'effort effectif »).

Sampling effort coverage during the different seasons (a) autumn (b) winter (c) spring (d) summer. The effort level is given on a 20 × 20 milles grid with a 5 level scale.

Après un arrêt d'une durée de 5 à 10 minutes, la route initiale est rejointe grâce à un trajet convergent et les observateurs reprennent leur activité de recherche.

Le travail d'analyse est facilité par l'utilisation intensive de bases de données. D'une part, toutes les informations recueillies sur les Cétacés observés sont consignées dans une base « observations » comprenant 54 champs, utilisable pour la quête de tout paramètre concernant les animaux. D'autre part, les informations concernant la localisation des segments, les conditions de navigation et de visibilité et les Cétacés détectés sont enregistrées dans une base « route » à raison d'un point par demi-heure. Cette dernière base nous permet d'obtenir les informations quantitatives sur les peuplements, par filtrage sur des strates géographiques ou saisonnières en liaison avec le logiciel géographique *Oedipe-Karto* d'IFREMER (Massé et Cadiou 1993).

Nous avons divisé le domaine du bassin liguro-provençal en 4 strates bathymétriques : la zone comprise entre 0 et 500 m de profondeur est appelée strate « côtière », la zone comprise entre 500 et 1 000 m est appelée « talus supérieur », la zone comprise entre 1 000 et 2 000 m est appelée « talus profond », et la zone située au-delà de l'isobathe 2 000 m définit la strate « large ». Dans le secteur étudié, l'isobathe 500 m est souvent à moins de 2 ou 3 milles des côtes, alors que l'isobathe 2 000 m est rarement au delà de 10 milles du rivage.

La façon la plus simple d'obtenir la distribution bathymétrique des Cétacés est de calculer la proportion des animaux observés dans chaque strate : $f_i = N_i/N_T$. Mais ce descripteur est potentiellement biaisé si l'observateur n'échantillonne pas toutes les strates bathymétriques de manière égale. Aussi n'est-il pas adéquat pour notre étude. Nous avons développé un indicateur qui corrige ces écarts d'échantillonnages (Gannier 1995 ; 1997b) en partant de la définition de la densité donnée par Buckland *et al.* (1993) : $D = (n/L) \times (1/2.esw) \times S$ où n est le nombre d'observations, S est l'estimateur de l'effectif de groupe moyen, L est l'effort d'échantillonnage et esw est la demi-largeur effective de recherche.

Cette relation peut être écrite pour la strate i si nous entrons la fréquence d'observation f_i et l'effort d'échantillonnage relatif e_i , défini comme le rapport de l'effort dans la strate i à l'effort total (soit $e_i = L_i/L_T$) :

$$D_i = (1/2.esw) \times (N_T/L_T) \times (f_i/e_i)$$

En supposant que le terme $1/2.esw$ ne dépend pas d'une strate particulière, nous définissons la densité relative d'une strate par rapport à l'autre :

$$D_i/D_j = (f_i/f_j) \times (e_j/e_i)$$

Par exemple, nous calculons la densité relative du Dauphin bleu et blanc de la strate « 0-500 m » ($i = 1$) à la strate « + de 2 000 m » ($i = 4$) :

$$D_1/D_4 = 0,053/0,688 \times 0,535/0,168 = 0,245$$

Au lieu de choisir une strate particulière pour établir ces densités relatives, nous pouvons aussi les établir par rapport à la somme des densités de toutes les strates, D_T , ce qui a pour conséquence de normaliser à l'unité la densité relative D_i/D_T :

$$\text{par ex., pour } i = 1 :$$

$$D_1/D_T = (1 + D_2/D_1 + D_3/D_1 + D_4/D_1)^{-1}$$

Tabl. II. Affinités bathymétriques estivales pour les espèces les plus communes (en %)

Summer bathymetric affinities for the most common species (in %).

strate	0 - 500 m	500 - 1000	1000 - 2000	+de 2000 m
Dauphin bleu et blanc	9,7	22,4	28,4	39,3
Dauphin de Risso	0	66,6	33,0	0,3
Globicéphale noir	1,1	0	24,9	73,9
Rorqual commun	1,0	11,9	22,1	65,0

Nous appelons ce descripteur « affinité bathymétrique ». L'ensemble des calculs est facile à exécuter en rangeant les données en tableaux où les colonnes sont les strates bathymétriques et les lignes sont les espèces (tableau d'observation) ou les efforts (tableau d'échantillonnage). On aboutit à un tableau d'affinité bathymétrique pour chaque saison ou, éventuellement, pour chaque espèce : en prenant 2 éléments d'une même ligne, une valeur d'affinité plus forte indique bien que l'espèce considérée est plus abondante dans la strate en question, quel que soit l'effort d'échantillonnage.

RÉSULTATS

Un total de 850 observations de Cétacés a été obtenu dans le secteur d'étude entre 1988 et 1994 (Tabl. I). Sept espèces ont été observées au total, y compris le Grand Dauphin (*Tursiops truncatus*) dont nous ne traiterons pas ici, car il est exclusivement côtier. Parmi les 6 espèces pélagiques, 3 ont été vues durant les 4 saisons : le Dauphin bleu et blanc, le Dauphin de Risso et le Rorqual commun, 2 espèces n'ont été observées qu'en été : le Dauphin commun (*Delphinus delphis* Linné, 1758) et le Cachalot (*Physeter macrocephalus* Linné, 1758) et le Globicéphale n'a été vu qu'en été et en automne. Parmi les 7221 Cétacés vus au large en été, le Dauphin bleu et blanc est le plus abondant avec une fréquence de plus de 91,5 % des animaux observés. Viennent ensuite dans l'ordre des fréquences décroissantes le Globicéphale noir (3,8 %), le Rorqual commun (3,6 %) et le Dauphin de Risso (1 % des Cétacés). Le Cachalot et le Dauphin commun ont une importance numérique secondaire, avec moins de 1 % du peuplement observé.

Si nous considérons les affinités bathymétriques des différentes espèces, celle du Cachalot est simple à évaluer puisque 100 % des individus ont été vus au-dessus de fonds de plus de 2 000 m. Pour le Dauphin commun, la rareté des observations (2 groupes observés au niveau du talus) n'autorise pas de calculs poussés.

Tabl. III. Analyse des contenus stomacaux de trois Delphinidés de mer Ligure (en pourcentage des proies identifiées; dans la dernière colonne : nombre d'estomacs examinés; références (1) Würz *et al.* 1992a; (2) Orsi Relini et Garibaldi 1992; (3) Würz et Marrale 1993).

*Stomach contents of Delphiniids in the Ligurian Sea (in percent of the number of identified preys; last column : number of stomachs and reference index (1) Würz *et al.* 1992a; (2) Orsi Relini et Garibaldi 1992; (3) Würz et Marrale 1993).*

proies	céphalopodes				poissons		crustacés	N (réf.)
	Ommas- trephidés	Histio- teuthidés	Onycho- teuthidés	autres	Gadidés	autres		
Dauphin de Risso	20,4	63	7,5	9,1				4 (1)
Globicéphale noir	33,4	60,5	6,0					1 (2)
Dauphin bleu et blanc	3,4	1,3	1,4	1,3	31,2	59,8	1,6	23 (3)

B. physalus et *S. coeruleoalba* présentent des tendances générales similaires avec une affinité bathymétrique croissante en fonction de la profondeur (Tabl. III). Le Rorqual commun montre une préférence plus affirmée pour la strate d'large (65 %) que le Dauphin bleu et blanc (40 %), alors que ce dernier est plus fréquent dans la strate côtière (10 % contre 1 %). Les 2 strates du talus sont également plus favorables au Dauphin qu'au Rorqual, avec des affinités de 22 % (talus supérieur) et 28 % (talus profond) pour *S. coeruleoalba*, contre 12 % et 22 % pour *B. physalus*, respectivement pour le talus supérieur et le talus profond.

Le Globicéphale noir montre une tendance accentuée à fréquenter le large, avec une quasi absence des eaux de profondeurs < 1 000 m et une forte affinité bathymétrique pour la strate large (74 %) et le talus profond (25 %). Le Dauphin de Risso montre un mode radicalement différent avec une affinité élevée pour la strate « 500-1 000 m » (67 %) et des valeurs rapidement décroissantes pour les eaux plus profondes (33 % dans la strate « 1 000-2 000 m »).

Dans l'ensemble, nous avons donc une espèce le Dauphin de Risso dont le *preferendum* bathymétrique est le talus, 2 espèces qui sont présentes de la strate côtière à la strate large, mais qui fréquentent davantage le large, le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun, et le Globicéphale noir qui privilégie le talus profond et le large.

Nous abordons maintenant la variation saisonnière de cette affinité bathymétrique. Le cas du Globicéphale noir est particulier puisque nous ne disposons que d'une observation en automne.

Pour le Dauphin bleu et blanc (Fig. 4a), l'automne et l'été sont très similaires. Mais ces animaux sont moins fréquents en automne sur la strate côtière (4 %) et sur le talus supérieur (18 %),

et plus fréquents sur les 2 strates profondes (34 % sur le talus profond et 44 % au large). Les affinités hivernales sont proches de celles de l'automne, avec plus de 80 % au large de l'isobathe 1 000 m, contre 3,7 % dans la strate côtière et 16 % sur le talus supérieur. Au printemps, la strate côtière apparaît déserte alors que l'affinité bathymétrique vaut 16,2 % sur le talus supérieur et 46 % sur le talus profond. Le printemps est aussi la seule saison qui voit une affinité plus faible au large (environ 37 %) que sur la strate « 1 000-2 000 m ».

Les affinités bathymétriques du Rorqual commun montrent que durant l'automne, *B. physalus* favorise apparemment le large (100 %). L'affinité pour cette strate décroît en hiver et au printemps, avec respectivement des valeurs de 79 % et 63 % (Fig. 4b), lorsque ces Mysticètes fréquentent également le talus profond. Si le Rorqual commun semble absent des eaux de profondeur < 1 000 m durant les saisons froides, il faut noter que nous avons réalisé plusieurs observations dans des canyons sous-marins, à faible distance de zones peu profondes.

La tendance montrée par le Dauphin de Risso est différente : si 98 % des animaux fréquentent le talus supérieur au printemps, on observe ensuite un élargissement progressif du domaine préférentiel (Fig. 4c). En automne, une affinité de 78 % est trouvée pour le talus profond, contre 22 % pour le large. En hiver, *G. griseus* est présent de la strate côtière au large, avec une nette préférence pour le talus profond (48 %) et le large (36,6 %).

Pour les 3 espèces, nous observons des affinités plus fortes pour le talus profond et le large en automne et en hiver, alors que le printemps se caractérise par une présence plus forte des Cétacés sur les 2 strates du talus. Cela est particulièrement remarquable pour le Dauphin bleu et blanc, avec une affinité bathymétrique maximale sur le talus

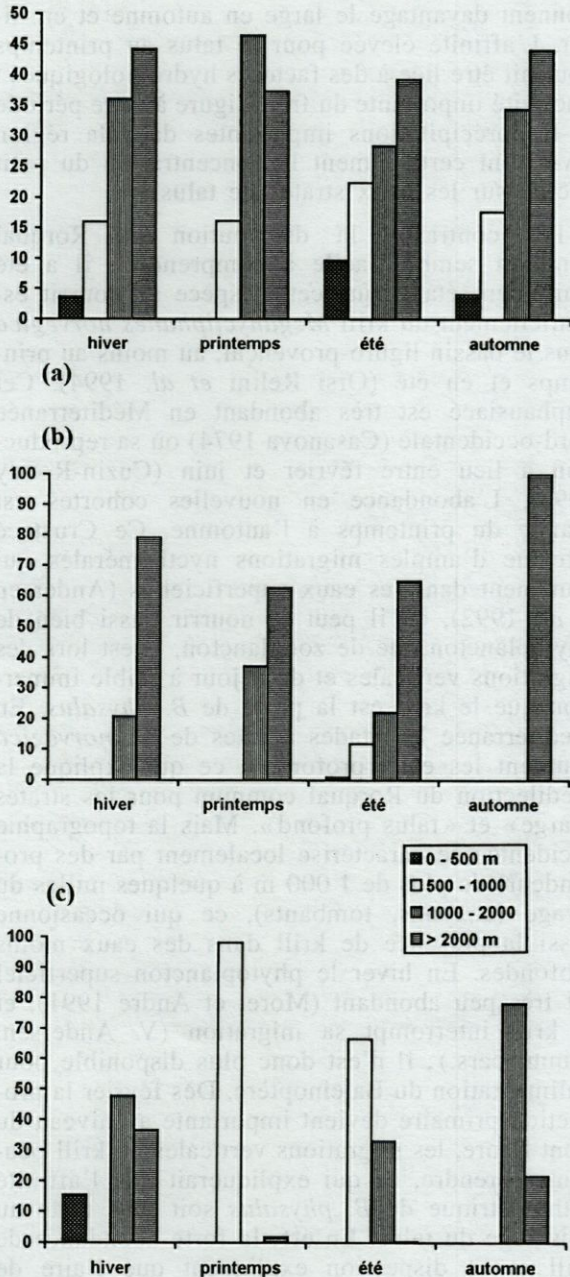


Fig. 4. Affinités bathymétriques pour 3 espèces en fonction de la saison (en %) de haut en bas : le Dauphin bleu et blanc (a), le Rorqual commun (b) et le Dauphin de Risso (c).

Bathymetric affinities of three species as a function of the season (in percent) from top to bottom : the striped dolphin (a), the fin whale (b) and the Risso's dolphin (c).

profond au printemps. La concentration du Dauphin de Risso sur le talus est surtout apparente au printemps et en été, alors que l'espèce semble élargir son domaine en automne et en hiver. Le Rorqual commun occupe un vaste domaine en été et se restreint davantage aux zones profondes durant les saisons froides.

DISCUSSION

Les variations saisonnières des affinités bathymétriques de chaque espèce peuvent être corrélées à différents facteurs, écologiques ou anthropiques. Dans le contexte méditerranéen, on peut exclure que la prédation due aux Requins (ou à d'autres carnassiers) joue un grand rôle sur la distribution. Par contre, l'évolution de l'affinité bathymétrique peut refléter l'évitement de zones où l'activité humaine est trop intense en été : la bande des 0-3 milles, qui recouvre la strate côtière et le talus supérieur, est très fréquentée durant la saison touristique. Mais ce facteur difficilement vérifiable ne semble toutefois pas prépondérant, d'après nos observations. La distribution spatiale peut aussi être influencée par des facteurs biologiques, tels que les activités de reproduction ou d'alimentation des Cétacés. Nous allons discuter ici des relations entre la disponibilité des ressources alimentaires et l'affinité bathymétrique. Cette discussion s'appuiera sur l'analyse de contenus stomacaux récoltés sur des Cétacés échoués ou, plus rarement, capturés.

Le Dauphin *Grampus griseus* apparaît surtout teuthophage en Méditerranée nord-occidentale (Podestà et Meotti 1991; Würz *et al.* 1992a et b). Selon les 4 contenus stomacaux examinés dans le secteur ligurien, les proies seraient principalement des Céphalopodes pélagiques appartenant à 3 familles (Ommastrephidés, Onychoteuthidés et Histioteuthidés) ainsi que certaines espèces benthiques (Tabl. III). Parmi les autres espèces capturées (9,1% des proies), on trouve des Céphalopodes néritiques et océaniques appartenant à 6 genres différents. Trois autres estomacs examinés dans le secteur tyrrhénien central (Carlini *et al.* 1992) et adriatique méridional (Bello 1992) conduisent à des résultats semblables. Dans le proche Atlantique, Desportes (1985) rapporte aussi la capture de Seiches et de Poulpes. Ailleurs dans le monde, le Dauphin de Risso se nourrit aussi occasionnellement de Poissons (Evans 1987). Ce régime alimentaire teuthophage préférentiel serait bien en accord avec la forte affinité bathymétrique trouvée pour le talus supérieur : cette strate abrite en effet de nombreuses espèces de Céphalopodes. De plus, les Calmars peuvent y être capturés lors des migrations qu'ils effectuent au cours de leur cycle de reproduction (Mangold-Wirz 1961). Ainsi, en Méditerranée occidentale le Dauphin de Risso fréquente surtout le ruban formé par le talus continental (Beaubrun 1995) avec une stratégie de déplacements « nomades » adaptée à une ressource alimentaire largement distribuée mais nulle part abondante en permanence.

Le cas de *Globicephala melas* est totalement différent : le seul contenu stomacal étudié dans notre aire (Orsi Relini et Garibaldi 1992) suggère que le Globicéphale noir se nourrit principalement

d'espèces appartenant à 2 familles de Céphalopodes pélagiques ou océaniques (Clarke 1966, 1985), les Histiotéuthidés et les Ommastrephidés, avec un appoint constitué de 2 espèces d'Onychoteuthidés (Tabl. III). Ailleurs dans le monde, le Globicéphale noir serait un teuthophage préférentiel, notamment au voisinage de Terre-Neuve et des îles Féroé, mais il peut se nourrir également de nombreuses espèces de Poissons (Evans 1987). En Méditerranée, la ponte de l'Ommastrephidé *Todarotes sagittatus* (Lamarck 1798) semble intervenir en automne (Mangold-Wirz 1961), ce qui amènerait à cette époque une grande abondance de ces Calmars à proximité du talus. L'abondance maximale de *Histiotéuthis reversa* et *H. bonnellii* pourrait aussi se situer en été, car ces espèces se reproduiraient au printemps (Mangold-Wirz 1961; P. Sanchez, comm. pers.). Mais, le cycle biologique de ces espèces non commerciales est très mal connu. Ainsi, le cycle migratoire de *G. melas* associé à son affinité bathymétrique très élevée pour la strate large et le talus profond pourraient indiquer un régime alimentaire moins diversifié que celui des autres Delphinidés communs dans le secteur liguro-provençal.

L'interprétation devient plus difficile pour le Dauphin *S. coeruleoalba*, car cette espèce se nourrit en Méditerranée d'une grande variété de Poissons pélagiques, de Calmars et même de Crustacés Décapodes (Würz et Marrale 1991; Boutiba 1992; Würz *et al.* 1992a; Blanco *et al.* 1994). Le même constat émane de l'étude de Desportes (1985) pour le proche Atlantique et serait valable à l'échelle mondiale (Evans 1987). Cependant, selon Würz et Marrale (1993), le Gadidé *Micromesistius poutassou* et l'Ommastrephidé *T. sagittatus* paraissent être les proies majoritaires dans le bassin ligure, avec des indices d'importance relative (IRI), de respectivement de 25,8 % et 34,5 %. Les autres proies appartiennent à de nombreuses familles de Poissons et Céphalopodes, dont seules 3 ont un IRI supérieur à 5 % : *Boops boops* (Linné 1758), *Ancistroteuthis lichtensteinii* (Gérussac 1839) et *Mauroliticus muelleri* (Gmelin 1789). Cet opportunisme expliquerait pourquoi la distribution du Dauphin bleu et blanc s'étend à toutes les strates bathymétriques en été et en automne, certaines proies, comme *B. boops*, étant abondantes dans les eaux côtières l'été. Mais il faut remarquer que 51,7 % des proies absorbées appartiennent, à l'instar de *M. muelleri*, à des familles de Poissons bathypélagiques, la plupart de taille < 100 mm, qui pratiquent la migration nyctémérale et évoluent dans les eaux superficielles durant la nuit. Parmi les proies principales, certaines – comme *M. poutassou* – se reproduisent de l'hiver au printemps, ce qui amène des cohortes abondantes de juvéniles de taille adaptée entre l'été et l'automne. La disponibilité des espèces de Céphalopodes pourrait expliquer pourquoi les Dauphins affectent

tionnent davantage le large en automne et en hiver. L'affinité élevée pour le talus au printemps pourrait être liée à des facteurs hydrobiologiques : l'activité importante du front ligure à cette période et les précipitations importantes dans la région favorisent certainement la concentration du petit necton sur les deux strates de talus.

Par contraste, la distribution du Rorqual commun semble facile à comprendre : il a été clairement établi que cette espèce se nourrit essentiellement du krill *Meganyctiphanes norvegica* dans le bassin liguro-provençal, au moins au printemps et en été (Orsi Relini *et al.* 1994). Cet Euphausiacé est très abondant en Méditerranée nord-occidentale (Casanova 1974) où sa reproduction a lieu entre février et juin (Cuzin-Roudy 1993). L'abondance en nouvelles cohortes est grande du printemps à l'automne. Ce Crustacé effectue d'amples migrations nyctémérales qui l'amènent dans les eaux superficielles (Andersen *et al.* 1992), où il peut se nourrir aussi bien de phytoplancton que de zooplancton. C'est lors des migrations verticales et du séjour à faible immersion que le krill est la proie de *B. physalus*. En Méditerranée les stades adultes de *M. norvegica* peuplent les eaux profondes, ce qui explique la prédilection du Rorqual commun pour les strates « large » et « talus profond ». Mais la topographie accidentée se caractérise localement par des profondeurs de plus de 1 000 m à quelques milles du rivage (canyons, tombants), ce qui occasionne aussi la présence de krill dans des eaux moins profondes. En hiver le phytoplancton superficiel est très peu abondant (Morel et André 1991), et le krill interrompt sa migration (V. Andersen, comm. pers.); il n'est donc plus disponible pour l'alimentation du Baleinoptère. Dès février la production primaire devient importante au niveau du front ligure, les migrations verticales du krill peuvent reprendre, ce qui expliquerait que l'affinité bathymétrique de *B. physalus* soit plus forte au voisinage du talus. En été, la forte abondance de krill et sa dispersion expliquent que l'aire de distribution du rorqual s'étende à toutes les strates. En automne, l'affinité très élevée pour le large pourrait être reliée au pic secondaire de production primaire qui se déroule au centre du bassin ligure durant quelques semaines (Morel et André 1991), et qui favoriserait la concentration du krill.

CONCLUSIONS

Ces résultats récents combinent un effort d'échantillonnage substantiel durant les saisons froides et une méthode d'analyse des données fondée sur un logiciel cartographique. Les indications que nous obtenons sur la variation saison-

nière de la distribution bathymétrique des Cétacés apparaissent plutôt en accord avec les données sur le régime alimentaire des différentes espèces. Ainsi, le régime alimentaire opportuniste du Dauphin bleu et blanc expliquerait pourquoi cette espèce tend à occuper toutes les strates en période d'abondance de ressources. Le Dauphin de Risso exploiterait complètement la faune teuthologique du bassin en adaptant sa distribution bathymétrique selon l'abondance des proies et le Globicéphale noir serait un prédateur plus spécialisé de quelques espèces de grandes taille, abondantes dans les eaux profondes de l'été à l'automne. Quant au Rorqual commun, sa distribution bathymétrique (comme son abondance) semble bien corrélée à l'écologie de sa proie préférentielle.

Cependant, pour les petits Delphinidés, force est de constater que la mise en relation précise de la distribution bathymétrique avec les proies est difficile en raison de la multiplicité de ces dernières et surtout de la connaissance insuffisante que nous avons de leur écologie. En particulier, les Céphalopodes océaniques demeurent parmi les moins connus des organismes supérieurs. De plus, la description du régime alimentaire du Dauphin de Risso et du Globicéphale noir repose sur trop peu de données. En revanche, la discussion de l'affinité bathymétrique du Rorqual commun paraît mieux étayée, en raison des résultats disponibles sur la biologie de l'Euphausiacé *M. norvegica*. Un jeu de données plus vaste permettra d'améliorer ces premiers résultats, et d'incorporer à l'analyse des Cétacés moins abondants, comme le Cachalot et le Dauphin commun. Mais la compréhension de la stratégie d'utilisation de l'écosystème par les Odontocètes ne progressera pas beaucoup si de nouvelles études ne sont pas menées sur la biologie de leurs proies. Le bassin occidental de la mer Méditerranée est certainement un lieu très favorable pour de futures études inter-disciplinaires focalisées sur les Cétacés, car il comprend plusieurs sites océaniques accessibles en toutes saisons et dont l'océanologie physique est bien connue.

REMERCIEMENTS – Je remercie le Ministère de l'Environnement, la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur et la Municipalité d'Antibes Juan-Les-Pins pour avoir soutenu le Groupe de Recherche sur les Cétacés depuis plusieurs années. Merci à B. Liorzou de la station IFREMER de Sète pour m'avoir aimablement prêté et présenté le logiciel «*Oedipe-Karto*» et à deux lecteurs anonymes dont les commentaires m'ont permis d'améliorer une première version de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

Andersen V, Sardou J, Nival P 1992. The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and

- micronecton in the Northwestern Mediterranean Sea. 1. Euphausiids, Mysids, Decapods and Fishes. *Plankton Research* 14 (8) : 1129-1154.
- Beaubrun PC 1995. Atlas préliminaire de distribution des cétacés de Méditerranée. CIESM et Musée Océanographique de Monaco Ed., 87 p.
- Bello 1992. Stomach contents of a Risso's Dolphin, *Grampus griseus*. Do dolphins compete with fishermen and Swordfish, *Xiphias gladius*? *European Res. Cetaceans* 6 : 199-202.
- Bethoux JP, Prieur L 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale. *Pétrole et Techniques* 229 : 25-34.
- Boutiba Z 1992. Les Mammifères marins des côtes de l'Algérie. Thèse Doct. Etat, Univ. Oran, 575 p.
- Blanco C, Aznar J, Raga JA 1994. Food habits of *Stenella coeruleoalba* in the western Mediterranean during the 1990 die-off, with special reference to squids. *European Res. Cetaceans* 8 : 196-198.
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL 1993. Distance sampling Estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall Ed., London, 446 p.
- Carlini R, Pulcini M, Würtz M 1992. Cephalopods from the stomachs of Risso's Dolphins, *Grampus griseus*, stranded along the central Tyrrhenian coast. *European Res. Cetaceans* 6 : 196-198.
- Casanova B 1974. Les Euphausiacés de Méditerranée (Systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie). Thèse Doct. ès Sci. Nat. Univ. Aix-Marseille I, 360 p.
- Clarke MR 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic Squids. *Adv. mar. Biol.* 4 : 91-300.
- Clarke MR 1985. Cephalopods in the diet of Cetaceans and Seals. *Rapp Comm. int. mer Médit.* 29 (8) : 211-219.
- Cuzin-Roudy J 1993. Reproductive strategies of the Mediterranean krill, *M. Norvegica* and the Antarctic krill, *E. superba*. *Invertebrate Reproduction Development* 23 (2) : 105-114.
- Desportes G 1985. La nutrition des Odontocètes en Atlantique nord-est. Thèse 3^e cycle Univ. Poitiers, 165 p., annexes.
- Evans PGH 1987. The natural history of Whales and Dolphins. Christopher Helm (Publisher) Ltd, 343 p.
- Forcada J, Aguilar A, Hammond P, Pastor X, Aguilar R 1994. Distribution and numbers of striped dolphins in the Western Mediterranean Sea after the 1990 epizootic outbreak. *Mar. Mammal Sci.* 10 (2) : 137-150.
- Gannier A 1995. Les Cétacés de Méditerranée nord-occidentale : estimation de leur abondance et mise en relation de la variation saisonnière de leur distribution avec l'écologie du milieu. Thèse Doct., Ecole Pratique des Hautes Etudes, 437 p.
- Gannier A 1997a. Summer abundance estimates of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) and fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the future International Marine Sanctuary. *European Res. Cetaceans* 11 : sous presse.
- Gannier A 1997b. A simple method for correcting sampling heterogeneties in distribution studies. *European Res. Cetaceans* 11 : sous presse.
- Gannier A, Gannier O 1990. Cetacean sightings in the Mediterranean Sea : second report. *European Res. Cetaceans* 4 : 39.

Gannier A, Gannier O 1992. Northwestern mediterranean survey : fourth annual report. *European Res Cetaceans* 6 : 56-60.

Gannier A, Gannier O 1993. The winter presence of the finwhale in the liguro-provençal basin : preliminary study. *European Res Cetaceans* 7 : 131-134.

Gannier A, Gannier O 1997. The seasonal variation of the Cetacean Population in the liguro-provençal basin. *European Res. Cetaceans* 11 : sous presse.

Mangold-Wirz K 1961. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Thèse Doct. Fac. Sci. Univ. Paris, 114 p.

Masse J, Cadiou Y 1993. Oedipe – Manuel Utilisateur. IFREMER, 38 p. + annexes.

Morel A, André JM 1991. Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean, as derived from space (CZCS) observations. *J. Geophys. Res.* 96 (C7) : 12685-12698.

Notarbartolo di Sciara G, Forcada J, Acquarone M, Fabbri F 1993. Population estimates of the fin whales and the striped dolphin summering in the Corso-Ligurian basin. *European Res. Cetaceans* 7 : 135-138.

Orsi Relini L, Garibaldi F 1992. Feeding of the Pilot Whale, *Globicephala melas*, in the Ligurian sea : a preliminary note. *European Res. Cetaceans* 6 : 142-145.

Orsi Relini L, Relini G, Cima C, Palandri, G, Relini M, Torchia G 1994. *Meganyctiphanes norvegica* and Fin Whales in the Ligurian sea : new seasonal patterns. *European Res. Cetaceans* 8 : 179-182.

Podesta M, Meotti C 1991. The stomach contents of a Cuvier's Beaked Whale, *Ziphius cavirostris*, and a Risso's Dolphin, *Grampus griseus*, stranded in Italy. *European Res. Cetaceans* 5 : 58-61.

Würz M, Marrale D 1991. On the stomach contents of Striped Dolphins, *Stenella coeruleoalba*, from the Ligurian coast. *European Res. Cetaceans* 5 : 62-64.

Würz M, Marrale D 1993. Food of Striped Dolphins, *Stenella coeruleoalba*, in the Ligurian Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 73 : 571-578.

Würz M, Pulcini M, Carlini R 1992a. Mediterranean cetaceans and Fisheries. Do they exploit the same resources? *European Res. Cetaceans* 6 : 37-40.

Würz M, Poggi R, Clarke MR 1992b. Cephalopods from the stomach of a Risso's Dolphin (*Grampus griseus*) from the Mediterranean. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 72 : 861-867.

Reçu le 5 avril 1996; received April 5, 1996
 Accepté le 14 novembre 1997; accepted November 14, 1997

REFERENCES