



HAL
open science

**NOUVEL INVENTAIRE DU COMPORTEMENT DU
GRAND DAUPHIN (TURSIOPS TRUNCATUS)
Approche comparative des comportements des Dauphins
grégaire, solitaires et familiaux**

M Müller, H Boutière, A C F Weaver, N Candelon

► **To cite this version:**

M Müller, H Boutière, A C F Weaver, N Candelon. NOUVEL INVENTAIRE DU COMPORTEMENT DU GRAND DAUPHIN (TURSIOPS TRUNCATUS) Approche comparative des comportements des Dauphins grégaire, solitaires et familiaux. Vie et Milieu / Life & Environment, 1998, pp.89-104. hal-03172843

HAL Id: hal-03172843

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03172843v1>

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.

NOUVEL INVENTAIRE DU COMPORTEMENT
DU GRAND DAUPHIN (*TURSIOPS TRUNCATUS*)
Approche comparative des comportements des Dauphins grégaires,
solitaires et familiers

*Ethogram of the bottlenose dolphin, with special reference to solitary
and sociable dolphins*

M. MÜLLER*, H. BOUTIÈRE*, A.C.F. WEAVER**, N. CANDELON***

* Observatoire Océanologique, BP 44, Laboratoire Arago, 66651 Banyuls-sur-Mer, France

** Living Links Center of the Yerkes Regional Primate Research Center, Department of Psychology,
Emory University, Atlanta GA 30322, USA

*** GREMMS (Groupe de Recherche et d'Etude des Mammifères Marins de la SEPANSO),
16, rue de la Belle-Etoile, 79410 Cherveux, France

CÉTACÉS
DAUPHINS
DAUPHINS SOLITAIRES
TURSIOPS TRUNCATUS
COMPORTEMENT
ÉTHOGRAMME

RÉSUMÉ. – L'étude réalisée permet une synthèse de l'inventaire comportemental ou éthogramme du Grand Dauphin. Cet éthogramme est ensuite appliqué à une comparaison entre des Dauphins grégaires et des Dauphins solitaires vivant en des lieux différents. Son principal objectif est l'établissement d'un éthogramme standard avec des descriptions précises, et généralement illustrées, de chacun des éléments comportementaux identifiés. Au total, 123 éléments comportementaux sont décrits, incluant des éléments nouveaux observés sur les Dauphins solitaires et familiers dont les contacts avec les humains se multiplient dans de nombreux pays. Ce travail a validé la pertinence de cet inventaire comme base de comparaison du comportement intraspécifique. L'éthogramme standard proposé et sa représentation graphique constituent en outre un outil de recherche sur le terrain permettant de quantifier des observations faites en des lieux différents par des observateurs différents.

CETACEANS
DOLPHINS
SOLITARY DOLPHINS
TURSIOPS TRUNCATUS
BEHAVIOUR
ETHOGRAM

ABSTRACT. – A synthesis of existing information on the ethogram of the bottlenose dolphin has been made as a framework for the comparison of gregarious and solitary individuals studied in different regions. This method was used to verify the efficiency of the ethogram as a tool to compare interspecific behaviour. The main objective of the study was to elaborate a standardised ethogram with precise descriptions and graphical representations of all the patterns which have been identified. In total, 123 patterns have been described, including new patterns which have been observed in the solitary and sociable individuals that have appeared in increasing number in many countries around the world. The standardised ethogram, established during this study, is proposed as a tool for ethological field work on dolphins. We believe it can ensure greater compatibility of observations made in different study areas.

INTRODUCTION

Par tradition, l'analyse du comportement rassemble dans un éthogramme la description exacte de tous les éléments comportementaux d'une espèce animale. Ces éléments (« basic pattern » des auteurs anglo-saxons) constituent des unités de base telles que des mouvements ou des expressions gestuelles ou faciales, isolés par observation et accompagnés d'une définition verbale. L'ensemble décrit théoriquement la totalité du répertoire

comportemental de l'espèce considérée (Immelmann 1980). Cet inventaire du répertoire comportemental, le plus complet possible, d'une espèce est exigé par de nombreux éthologistes comme outil de base de toute analyse du comportement (Lorenz 1973; Heymer 1977; Immelmann 1980). L'éthogramme établit un cadre indispensable pour les études comportementales plus approfondies et leur publication en tant qu'outil standardisé est fortement encouragée (Schleidt *et al.* 1984). Souvent utilisé dans la recherche sur les fonctions et les causes d'un comportement observé

(Purton 1978), l'éthogramme peut également servir d'outil pour la comparaison du comportement entre des individus appartenant à des populations différentes (Barlow 1977).

Plusieurs éthogrammes portant sur les Grands Dauphins (*Tursiops truncatus*) ont été publiés dans les pays anglophones (Weaver 1987). Cette espèce cosmopolite, qui vit dans toutes les eaux tempérées et tropicales, est représentée par un écotype côtier et une forme pélagique (Leatherwood & Reeves 1983). Les répertoires comportementaux publiés concernent presque uniquement les Grands Dauphins côtiers. Bien que la plupart des auteurs de ces éthogrammes aient utilisé les mêmes quatre catégories comportementales : la chasse, les déplacements, les interactions sociales et le repos (Würsig & Würsig 1979; Shane 1990a, b), leurs interprétations diffèrent dès lors qu'il s'agit de préciser le contenu de chacune de ces catégories. Pour établir une comparaison significative entre des populations de *Tursiops* étudiées par des chercheurs différents, il devient indispensable que tous les scientifiques s'accordent sur un vocabulaire commun. Le présent travail propose un éthogramme du Grand Dauphin qui essaie de répondre à cette exigence pour les études comportementales réalisées dans les pays francophones où aucun inventaire de comportement des Delphinidés n'a été publié jusqu'à ce jour.

En France, Pilleri & Knuckey (1967) qui furent parmi les premiers à publier des observations comportementales de Cétacés en Méditerranée, ont répandu l'utilisation des observations opportunistes. Depuis, l'étude des Mammifères marins s'est développée dans les régions francophones et les nombreuses observations d'amateurs ont fourni des bases de données précieuses (Beaubrun 1995) pour des études plus approfondies (Duguay 1981-1988). Deux espèces de Dauphins pélagiques sont fréquemment observées à quelques kilomètres des côtes françaises, le Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) et le Dauphin commun (*Delphinus delphis*). Cependant, l'actuel engouement du public pour les Cétacés se focalise surtout sur le Grand Dauphin, l'espèce côtière étant en général la plus populaire (Dhermain 1996). La popularité du Grand Dauphin a augmenté en France avec l'apparition de plusieurs individus solitaires et familiers avec les humains, qui ont attiré de nombreux observateurs (Müller *et al.* 1996). Ces Dauphins, appelés en France Dauphins « ambassadeurs », sont souvent isolés, du moins temporairement, de leurs congénères grégaires et participent volontairement à des interactions avec l'homme (Lockyer 1990).

Bien qu'il s'agisse d'un phénomène répandu dans le monde entier, la France, la Grande-Bretagne (Lockyer 1990) et la Nouvelle-Zélande (Doak 1995) sont les seuls pays connus pour des apparitions régulières de ces Dauphins qui deviennent

familiers avec l'homme et le restent pendant de longues périodes. Ces apparitions semblent devenir de plus en plus fréquentes en France et dans le reste du monde (Doak 1995). Depuis 1976, le littoral français a fourni 5 exemples de Dauphins « ambassadeurs » (Ferrey *et al.* 1993; Müller *et al.* 1996). Ces animaux, par leur familiarité avec l'homme, sont souvent plus faciles à observer que des groupes de Dauphins grégaires. Ils offrent aux scientifiques (et aux nombreux spectateurs) une opportunité unique d'observer de très près leur comportement. L'intérêt d'inclure le comportement des Dauphins solitaires et familiers dans les études éthologiques est justifié aussi par le fait que, dans de nombreux pays, les rencontres entre Dauphins grégaires et baigneurs se multiplient (Doak 1994). Le phénomène attire de plus en plus l'attention des scientifiques (Connor & Smolker 1985; Henningsen & Würsig 1992; Brieze *et al.* 1995).

La plupart des éthogrammes publiés jusqu'à présent ne donnent que des descriptions partielles du comportement de l'espèce *Tursiops truncatus* (Shane 1990b; Pilleri and Knuckey 1967; Norris & Prescott 1961; Saayman *et al.* 1973; Würsig & Würsig 1979). Quelques éthogrammes plus complets existent également (Östman 1985; Monkey Mia, éthogramme non publié), mais sans représentations graphiques et avec des descriptions souvent difficiles à comprendre. Actuellement, l'éthogramme de Weaver (1987), établi à partir d'observations réalisées sur des groupes de Grands Dauphins grégaires des côtes californiennes, est considéré, par son texte et ses dessins, comme l'inventaire le plus exhaustif. Il constitue également la synthèse d'un grand nombre d'éthogrammes antérieurs.

L'objectif principal de notre étude est de compléter la connaissance du répertoire du Grand Dauphin par les éléments comportementaux observés chez les individus familiers et de proposer un éthogramme du comportement de *T. truncatus* aussi complet que possible. Cet éthogramme pourra servir d'outil de travail sur le terrain dans les pays francophones et encouragera les scientifiques et les amateurs à utiliser les descriptions présentées comme un vocabulaire commun pour toutes les études éthologiques ultérieures. Dans ce but, nous avons utilisé l'éthogramme de Weaver (1987) et nous avons noté les similitudes avec l'éthogramme que nous avons élaboré pour décrire les éléments comportementaux des Dauphins solitaires et familiers. Cette comparaison est uniquement qualitative et illustre une des applications possibles de l'éthogramme.

Une comparaison plus détaillée concernant les différents individus observés et les fréquences de comportements enregistrés sera publiée ultérieurement (Müller, en préparation).

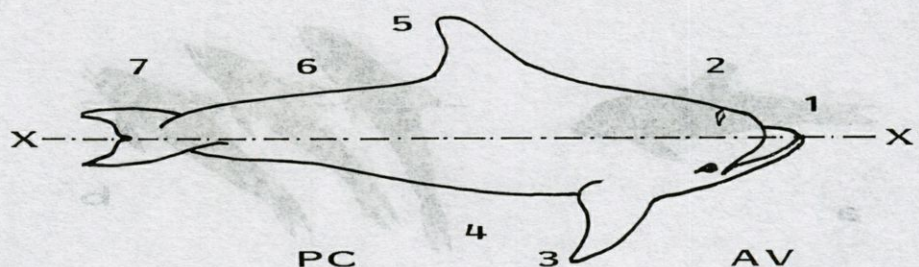


Fig. 1. – Principaux éléments anatomiques : 1 Rostre; 2 Event; 3 Nageoire pectorale; 4 Flanc; 5 Nageoire dorsale; 6 Pédoncule caudal; 7 Nageoire caudale; AV Partie avant du corps; PC Partie caudale; XX' Axe longitudinal du corps.

Body part composition : 1 Rostrum; 2 Blowhole; 3 Pectoral Fin; 4 Flanc; 5 Dorsal Fin; 6 Tail stock; 7 Flukes; AV Foresection; PC Caudal Section; XX' Long Axis.

MÉTHODES

1. Description des éléments comportementaux par Weaver (1987)

Weaver (1987) a fondé son éthogramme sur 2 années d'observations d'un nombre total de Grands Dauphins grégaires estimé à 779 sur la côte de Californie du Sud, afin d'établir un inventaire du comportement de cette espèce et de développer une méthode standardisée pour la classification et la description des éléments comportementaux. La zone d'étude était caractérisée par un habitat avec des fonds sableux et rocheux ainsi que par diverses activités humaines telles que la circulation fréquente de bateaux de pêche, de nageurs et de plongeurs. Chaque groupe de Dauphins était observé à partir d'un bateau pendant une moyenne de 95 minutes. La description verbale *in situ* des comportements observés était enregistrée en direct sur magnétophone. La position du Dauphin dans l'eau était d'abord notée, puis étaient désignées et décrites la première partie du corps qui apparaissait puis, successivement, les autres parties. Ces enregistrements sonores étaient ensuite analysés et utilisés pour dessiner chaque élément. Ces différents éléments comportementaux ont été regroupés par analogie en 12 catégories générales : « Comportement aérien », « Flexions », « Comportements de contact », « Mouvements de la tête », « Mouvements des nageoires pectorales », « Respirations », « Comportements stationnaires », « Claquements », « Emersions et Submersions », « Styles de nages », « Mouvements caudaux » et « Nage en formation ». Au total, 99 éléments de comportements ont été décrits par Weaver (1987) et tous sont représentés dans l'étude présentée ici.

2. Description des éléments comportementaux des Dauphins solitaires et familiaux

L'analyse du comportement des Dauphins solitaires et familiaux est basée sur l'exploitation d'enregistrements vidéos concernant 17 individus (Tabl. I). Les enregistrements vidéos ont été réalisés par des observateurs différents en des lieux et à des moments différents. La méthode d'enregistrement généralement utilisée a été du type « Continuous recording » ou « All

occurrences recorded » (Martin & Batson 1996). La plupart du temps, les Dauphins ont été filmés en surface, à partir d'une embarcation. Quelques séquences ont été tournées en plongée. Au total, 90 h d'enregistrements vidéos ont été rassemblées : 54 h ayant été filmées par les auteurs et 36 h mises à la disposition de cette étude par d'autres observateurs. Les activités des Dauphins filmés incluent des comportements solitaires tels que la chasse, les déplacements, le repos et les manipulations d'objets, mais concernent surtout leurs interactions avec des humains ainsi qu'avec des chiens et des congénères.

La méthode de description des mouvements observés sur les vidéos correspond à la méthode de Weaver (1987) pour les Dauphins grégaires. Le travail a été facilité par les dispositifs d'arrêt sur image et de vitesse ralentie du magnétoscope utilisé. Tous les enregistrements ont été analysés visuellement 2 fois. Le premier passage a permis d'établir l'éthogramme à partir du comportement filmé des Dauphins observés. Chaque élément comportemental a été décrit et dessiné, puis classé dans une des catégories mises en place par Weaver (1987). Le 2^e passage a servi à identifier et comparer les éléments comportementaux trouvés chez les Dauphins solitaires et familiaux avec ceux décrits par Weaver (1987) chez des Dauphins grégaires.

3. Terminologie et conventions

Description générale du corps et des positions du Dauphin

Définitions des termes pour le comportement en groupe

- Groupe :** Nombre indéterminé d'individus qui se comportent de façon similaire et/ou se déplacent à proximité les uns des autres.
- Sous-groupe :** Une subdivision de 2 ou plusieurs individus se rassemblant à l'intérieur d'une plus large aggrégation.
- Proximité :** Animaux distants les uns des autres au maximum d'une longueur de corps.

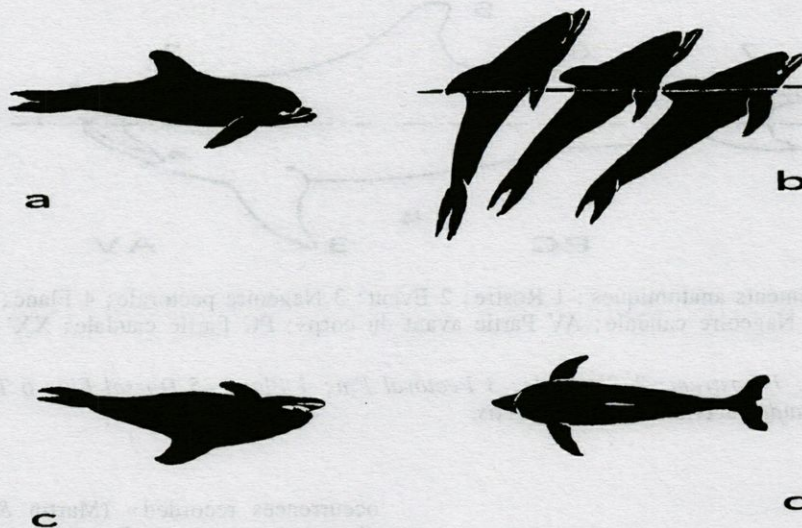


Fig. 2. – Positions dans l'eau : a, Position normale; b, Position oblique; c, Position sur le dos; d, Position sur le côté.

Postures : a, Normal position; b, Oblique position; c, Inverted position; d, Lateral position.

Proximité relâchée : Animaux distants de 2 à 5 longueurs de corps les uns des autres.

Dispersé : Animaux distants de plus de 5 longueurs de corps les uns des autres.

Convergence : Réunion de plusieurs sous-groupes.

Tous les éléments comportementaux sont décrits par un texte explicatif, souvent complété par une représentation graphique. A l'exception des Nages en formation et de 3 autres éléments comportementaux (Saut à travers la vague, Surfing, Nage dans la vague) liés aux grandes vagues se rencontrant dans le site d'étude de Weaver (1987) tous les éléments de l'inventaire proposé ont été observés aussi bien chez les Dauphins solitaires que chez les Dauphins grégaires (détail de la comparaison : Müller, en préparation).

A l'inventaire des 99 éléments décrits par Weaver (1987) vient s'ajouter la description de 24 éléments comportementaux nouveaux observés uniquement chez des Dauphins familiaux et solitaires. Ils sont signalés par une astérisque «*». Pour faciliter une comparaison de l'éthogramme présenté ici avec des inventaires utilisés dans les pays anglophones, les noms en français et en anglais entre parenthèses sont mentionnés pour chaque élément.

L'INVENTAIRE DU COMPORTEMENT

A. Comportement aérien (Aerial Behavior) : Pl. I

1. Bond hors de l'eau (Bow)

Saut hors de l'eau sur une distance ne dépassant pas la longueur du corps. Le pédoncule caudal est en l'air pendant que la partie antérieure du corps plonge. Soit

le pédoncule caudal, soit la partie antérieure, est fixe tandis que l'autre est mobile par rapport à elle.

2. Tête hors de l'eau (Head up)

La partie avant du corps est hors de l'eau dans une position oblique. Le Dauphin peut rester temporairement immobile, mais le corps est franchement arqué.

3. Bond sur le côté (Lateral Bow)

Le Dauphin bondit hors de l'eau sur le côté, ou bondit le corps droit et pivote pendant qu'il est hors de l'eau.

4. Eclaboussement de côté (Breaching)

Le Dauphin s'élève en partie hors de l'eau et se laisse retomber bruyamment à plat sur le côté.

5. Eclaboussement arrière (Back Breaching)

Le Dauphin élève la partie avant hors de l'eau et se laisse retomber bruyamment en arrière, en éclaboussant.

6. Saut en long (Leap)

Le Dauphin saute hors de l'eau en position normale sur une distance nettement plus grande que la longueur de son corps.

7. Saut sur le dos (Inverted Leap)

Le Dauphin saute hors de l'eau en position inverse, nageoire dorsale vers le bas.

8. Saut sur le côté (Lateral Leap)

Le Dauphin saute et retombe sur le côté.

9. Saut à travers la vague (Wave-Leaping)

Réalisation d'un saut depuis l'arrière d'une vague par un Dauphin qui se déplace dans le sens opposé à celui de la vague.

B. Flexions (Arches) : Pl. I**1. Corps tendu (Body Thrust)**

Succession alternée et rapide de courbures convexes et concaves du corps à partir d'une position normale à la surface. Le rostre est orienté vers le bas et le corps est étendu plusieurs fois sans déplacement vers l'avant.

2. Etirement caudal (Caudal Arch)

Le Dauphin, immergé sur le côté, ne laisse apparaître que la caudale à la surface par une flexion du pédoncule caudal.

3. Courbure convexe (Dorsal Arch)

Bref mouvement vers le haut de la nageoire dorsale qui émerge, alors que le pédoncule caudal et la partie antérieure du corps sont dirigés vers le bas.

4. Embardée latérale (Lateral Lurch)

Un Dauphin apparaît soudainement à la surface, sur le côté dans un mouvement puissant et expose une partie de son ventre hors de l'eau en provoquant des éclaboussures. Comportement actif et souvent répété avec d'autres individus se trouvant à proximité.

5. Etirement (Stretch)

Bref allongement du corps d'un Dauphin stationnaire en position normale. Manœuvre lente pendant laquelle le corps se cambre légèrement vers le haut.

6. Chandelle verticale en surface (Vertical Arch)

Posture d'un Dauphin ayant la tête en l'air, en équilibre à la surface, exposant hors de l'eau la partie avant de son corps, le rostre étant ramené vers le corps par un plissement du cou. Mouvement souvent exécuté de façon répétitive.

C. Comportement de contact (Contact Behaviour) : Pl. I**1. Traîne d'un objet (Kelp Dragging)**

Un dauphin traîne en surface un objet accroché à l'avant de la nageoire dorsale ou à une autre partie du corps.

2. Coup de rostre (Rostral Nudge)

Le bout du rostre touche un objet ou n'importe quelle partie du corps d'un autre individu (Dauphin ou personne) brièvement ou de façon répétitive.

3. Coup de rostre vers le bas (Beak Over)*

Un Dauphin pose son rostre sur un objet ou une partie du corps d'une personne.

4. Frottement (Rubbing)

Une partie du corps est déplacée tangentiellement à un objet ou au corps d'un autre individu, de telle façon que le contact entre les deux surfaces soit doux et régulier.

5. Lancement d'objet (Object Toss)*

Le Dauphin repousse un objet à la surface avec son rostre ou une autre partie de son corps dans un mouvement en avant.

6. Prise en bouche (Bite Object)*

Le Dauphin tient un objet ou une partie du corps d'un autre animal ou d'une personne entre ses mâchoires et exerce une pression avec les dents.

7. Remorquage d'une personne (Pull)*

Traction d'une personne qui se maintient parallèlement au Dauphin et s'accroche à lui en tenant la nageoire dorsale par une main ou en l'entourant de ses bras.

D. Mouvements de la tête (Head Movements) : Pl. I**1. Menton en l'air (Chinup)**

Brèves expositions du rostre hors de l'eau selon des angles variables par une élévation de la tête. Le rostre est relevé après l'apparition à la surface.

2. Lancer de Poisson (Fish Toss)

Un Dauphin, tenant un Poisson entre ses mâchoires, émerge la tête hors de l'eau. Le Poisson est envoyé sur le côté ou en arrière par un redressement brusque de la tête.

3. Coup de rostre vers le haut (Beak Up)*

Le Dauphin, stationnaire, en position normale ou oblique, effectue des mouvements du rostre vers le haut, souvent pour toucher un objet.

4. Œillade (Glance)

Brève sortie d'un œil hors de l'eau par un Dauphin stationnaire ou se déplaçant en position normale par une rotation sur le côté ou en abaissant le rostre vers le bas.

5. Salut de la tête (Head Nod)

Un mouvement de tête de haut en bas hors de l'eau ou sous l'eau par un Dauphin en position normale.

6. Salut aérien (Airbone Headnod)*

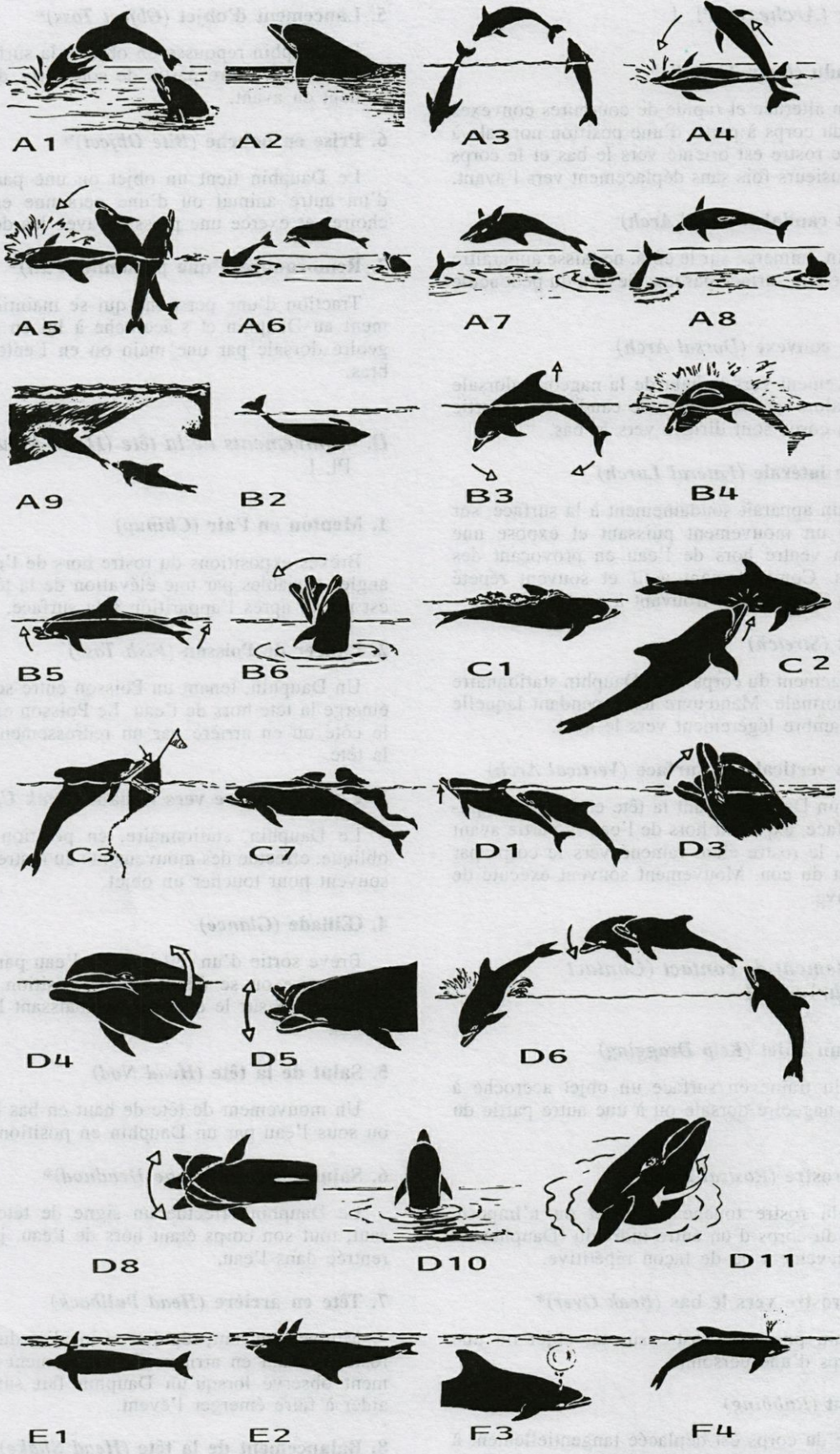
Le Dauphin effectue un signe de tête pendant un saut, tout son corps étant hors de l'eau, juste avant la rentrée dans l'eau.

7. Tête en arrière (Head Pullback)

Mouvement lent, régulier et localisé du melon et du rostre d'avant en arrière. Ce mouvement est généralement observé lorsqu'un Dauphin fait surface et peut aider à faire émerger l'évent.

8. Balancement de la tête (Head Shake)

Mouvements alternés de la tête de droite à gauche qui peuvent se produire à la surface ou sous l'eau.



Pl. I. - Eléments comportementaux de A1 à F4.

Behaviour patterns A1 - F4.

9. Poussée de la tête (*Head Thrust*)

Projection brusque de la tête vers le bas ou vers le haut qui a pour effet de redresser le corps.

10. Apparition (*Spyhop*)

Brève élévation verticale de la partie avant du corps hors de l'eau. Parfois, le Dauphin peut se lancer dans un mouvement en avant en abaissant le rostre.

11. Toupie (*Head Turn*)*

Dans une position verticale, le Dauphin émerge la tête ou le rostre hors de l'eau et pivote sur lui-même une ou plusieurs fois. Ce comportement peut être également observé sous l'eau.

12. Bouche ouverte (*Mouth Open*)*

Le Dauphin ouvre la bouche légèrement et lentement, souvent avec un mouvement coordonné de la tête. Ce comportement est souvent effectué sous l'eau mais parfois la tête hors de l'eau.

E. Mouvements des nageoires pectorales (*Pectoral Fin Movements*) : Pl. I**1. Une pectorale hors de l'eau (*Pectoral Extension*)**

Exposition à la surface d'une nageoire pectorale par un Dauphin qui est sur le côté. L'angle entre la pectorale et l'axe longitudinal est aigu.

2. Les pectorales parallèles hors de l'eau (*Pectoral Parallel Extension*)

Exposition à la surface des 2 nageoires pectorales par un Dauphin qui est sur le dos, stationnaire ou en mouvement.

3. Flexion d'une pectorale (*Pectoral Flex*)

Mouvements rapides, du haut vers le bas ou d'un côté à l'autre, d'une nageoire pectorale exposée à la surface.

F. Respiration (*Respiration*) : Pl. I**1. Ebrouement (*Chuffing*)**

Emission d'air brusque et très bruyante. Un petit cône de vapeur condensée s'élève à 1 m environ au-dessus de la tête de l'animal.

2. Expulsion chuintante (*Squeeze Breath*) :

Expulsion d'air par l'évent, brève et sonore, rappelant le bruit de l'air s'échappant d'un ballon d'enfant qui se dégonfle, avec très peu de vapeur condensée visible.

3. Emission d'une grosse bulle (*One large Bubble*)

Emission sous-marine d'air par l'évent formant une ou plusieurs larges bulles à la surface.

4. Souffle de vapeur (*Vaporous Breath*)

Expiration audible ayant lieu à la surface, produisant un cône de vapeur condensée qui peut atteindre 1 m de hauteur et qui disparaît rapidement.

5. Souffle de vapeur silencieux (*Silent Vaporous Breath*)

Expiration silencieuse accompagnée d'une fine vapeur condensée.

G. Claquements (*Slaps*) : Pl. II**1. Claquements du menton (*Chin Slap*)**

Élévation et abaissement du rostre qui frappe bruyamment la surface de l'eau. A faible intensité, c'est uniquement le rostre qui est utilisé. A forte intensité, c'est toute la partie avant du corps qui est élevée hors de l'eau et rabattue violemment.

2. Claquements de la nageoire dorsale (*Dorsal Fin Slap*)

Le Dauphin effectue des balancements des 2 côtés de l'axe longitudinal depuis une position normale. La nageoire dorsale vient heurter la surface de l'eau à plat.

3. Claquements de la tête sur le côté (*Head Slap*)

Le côté de la tête du Dauphin frappe bruyamment la surface de l'eau. L'animal peut marquer un temps d'arrêt et étendre ses nageoires pectorales avant de se laisser retomber.

4. Claquement de la tête en avant (*Forward Head Slap*)*

Ce comportement est observé lors d'un déplacement en avant, le Dauphin sortant seulement la tête hors de l'eau en la claquant fortement contre la surface.

5. Claquement de la tête en arrière (*Back Head Slap*)

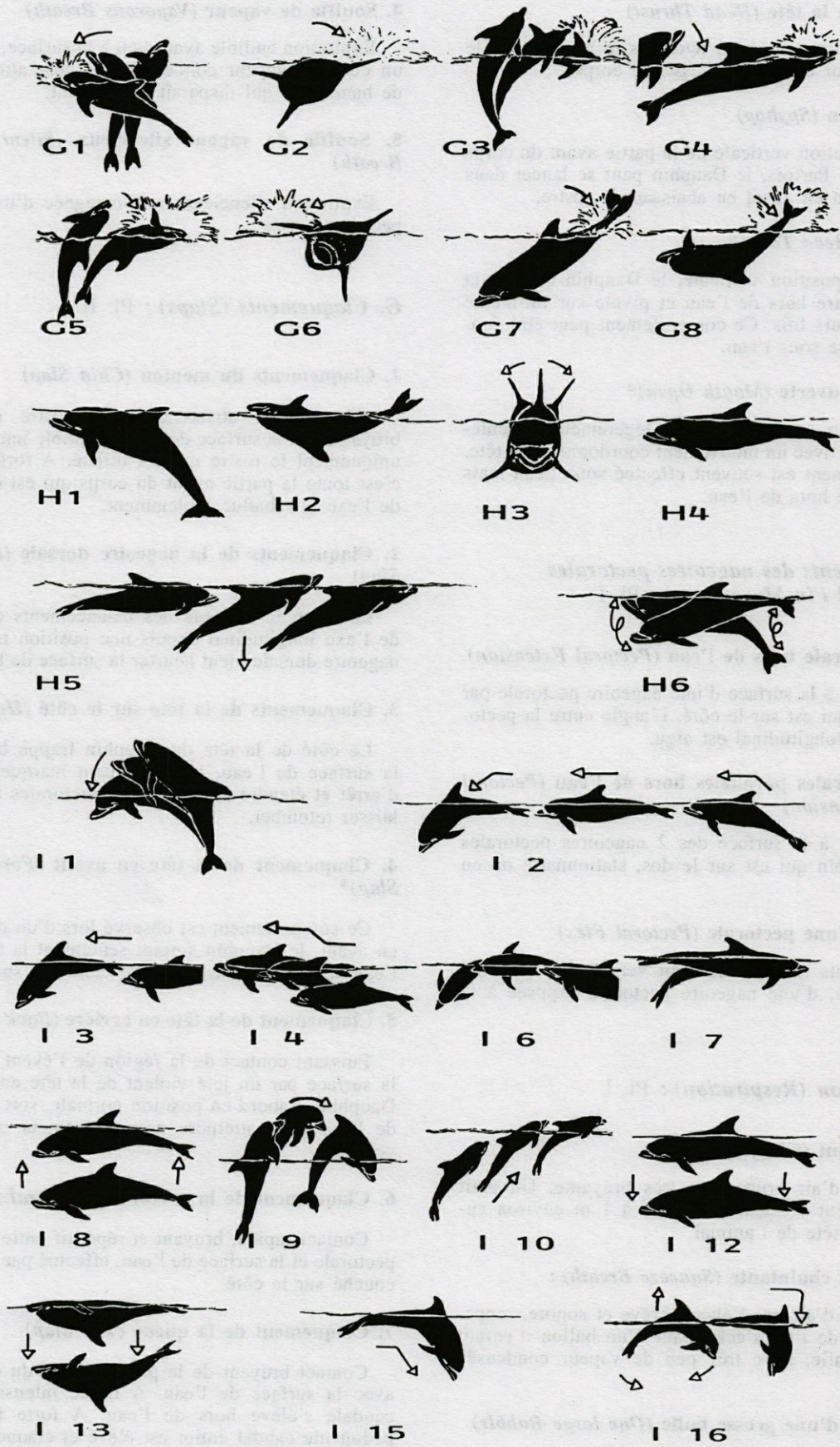
Puissant contact de la région de l'évent à plat avec la surface par un jeté violent de la tête en arrière. Le Dauphin, d'abord en position normale, sort la tête hors de l'eau pour atteindre progressivement une position verticale.

6. Claquement de la pectorale (*Pectoral Fin Slap*)

Contact rapide, bruyant et répétitif entre la nageoire pectorale et la surface de l'eau, effectué par un Dauphin couché sur le côté.

7. Claquement de la queue (*Tail Slap*)

Contact bruyant de la partie arrière du corps à plat avec la surface de l'eau. A faible intensité, seule la caudale s'élève hors de l'eau. A forte intensité, le pédoncule caudal entier est élevé et claque la surface. La partie avant du corps est souvent sous l'eau et les claquements peuvent être répétitifs.



Pl. II. - Éléments comportementaux G1 à I16.
Behaviour patterns G1 - I16.

8. Claquement de la queue à l'envers (*Inverted Tail Slap*)

La partie dorsale de la caudale d'un Dauphin sur le dos frappe à plat la surface de l'eau. Ce comportement peut être répété. Il est observé chez un Dauphin immobile ou en mouvement.

9. Claquements en série (*Motorboating*)

Série de claquements rapides et répétitifs de la queue pendant le déplacement d'un Dauphin en position normale ou sur le dos.

H. Comportement stationnaire (*Stationary Behavior*) : Pl. II**1. Flottaison (*Floating*)**

Situation d'un Dauphin immobile à la surface en position normale. La région de l'évent est très bombée car la tête est abaissée. Seul le sommet de la nageoire dorsale est visible.

2. Flottaison à l'envers (*Ventral Float*)

Situation d'un Dauphin immobile à la surface, sur le dos. L'animal apparaît voûté, avec seulement la tête et les pointes de la caudale hors de l'eau.

3. Roulis atténué (*Lean*)

Rotations légères sur le côté sans laisser émerger l'œil.

4. Radeau (*Rafting*)

Situation d'un Dauphin étendu immobile en surface.

5. Mouvement de détente (*Resting Movement*)*

A la sortie d'une position de radeau, le Dauphin fait émerger lentement la partie avant du corps jusqu'à avoir le menton en l'air tandis que le pédoncule caudal est redressé. L'animal expire de l'air dès son arrivée à la surface ou bien juste avant l'émergence.

6. Bascule (*Rocking*)

Sorties alternées de la partie avant et de la caudale d'un Dauphin en position normale, à l'arrêt.

7. Roulis accentué (*Roll*)

Rotations accentuées autour de l'axe longitudinal par un Dauphin en position normale. La rotation a souvent lieu d'un seul côté. La nageoire dorsale s'approche plusieurs fois de la surface de l'eau sans toutefois la toucher.

8. Retournement (*Turn Around*)*

Retournement du corps d'une position normale vers une position sur le dos en étant, ou non, en translation horizontale.

9. Position verticale (*Vertical position*)*

Maintien dans une position verticale sous l'eau, le rostre pointant vers la surface. Cette position est souvent tenue pendant une ou plusieurs minutes.

I. Emergences et submersions (*Surfaces and Submergences*) : Pl. II**1. Plongée arquée (*Arched Dive*)**

Mouvement unique et brusque par un Dauphin en position normale, arqué au-dessus de la surface. La queue reste en contact avec l'eau et semble être le point de pivotement. La courbure de tout le corps provoque l'immersion la tête la première.

2. Immersion par l'avant (*Drop Foresection Submergence*)

La nageoire dorsale s'élève légèrement tandis que le pédoncule caudal monte et devient parallèle à la surface au moment où le Dauphin entame le mouvement.

3. Emergence pédoncule caudal et dorsale (*Fin/Tail Submergence*)

Un Dauphin apparaît à la surface mais il plie la partie avant du corps sans laisser émerger son évent. Seuls la dorsale et le pédoncule caudal émergent.

4. Emergence à plat (*Flat Foresection Surfacing*)

Emergence de la dorsale et de la partie avant du corps parallèle à la surface suivie d'une immersion qui s'accompagne d'une accentuation de la courbure de la partie antérieure du corps.

5. Immersion progressive (*Forward Progress Submergence*)

Mouvement progressif partant d'une émergence partielle amenant un Dauphin sous la surface, toujours en position normale.

6. Plongée de côté (*Lateral Dive*)

Le Dauphin part d'une position normale pour virer soudainement sur le côté et plonger latéralement.

7. Maintien à la surface (*Levelling Off Surface*)

Extension du pédoncule en surface en alignement avec le reste du corps. Cette position allongée apparaît généralement pendant une pause dans un déplacement.

8. Sortie de l'eau à l'horizontale (*Parallel Surfacing*)

Translation vers le haut du corps en position normale, faisant apparaître toute la surface du dos en même temps.

9. Emergence - Immersion sur place (*Pivot Dive*)

Soudaine sortie hors de l'eau, presque verticale, de la partie avant du corps, suivie par une plongée rapide à pic. Le Dauphin exécute ce mouvement avec une flexion plus importante du corps que dans les autres figures.

10. Sortie de l'eau en bouchon (*Steep Foresection Surfacing*)*

Le Dauphin émerge subitement la tête la première, en arrivant à la surface selon une trajectoire proche de la verticale.

11. Pause à la surface (*Paused Surface*)

Il s'agit d'une brève halte en surface pendant l'exposition de l'évent, avant la plongée. Les pauses de respiration sont généralement observées lors d'une vitesse de nage lente.

12. Enfoncement sur place (*Sinking Submergence*)

Le Dauphin en position normale coule sur place et se maintient sous l'eau sans bouger.

13. Enfoncement sur place sur le dos (*Inverted Sinking Submergence*)*

Le Dauphin est sur le dos et se laisse couler sur place.

14. Emersion lente et plongée à pic (*Slow Surface/Abrupt Dive*)

Ascension silencieuse vers la surface suivie par une rentrée dans l'eau rapide. Le Dauphin apparaît lentement à la surface en position normale puis plonge rapidement vers le fond, la tête la première. Le pédoncule caudal est fortement incurvé lors de l'immersion.

15. Plongée à pic (*Steep Dive*)

La descente se fait la tête la première sous une incidence marquée laissant apparaître le dos et le pédoncule caudal avant l'immersion totale.

16. Plongée avec dorsale exposée (*Back up*)*

Le Dauphin plie son corps vers le haut dans un mouvement brusque, exposant sa nageoire dorsale et son dos hors de l'eau. Le pédoncule caudal et la queue peuvent émerger légèrement avant la phase de rentrée dans l'eau.

J. Styles de nages (*Swims*) : Pl. III

1. Nage à l'étrave (*Bowriding*)

Nage à l'avant d'un bateau, effectuée entre la surface et 1 m de profondeur. Le Dauphin est en position normale, mais peut se tourner sur le côté ou se mettre sur le dos. Il ne saute généralement hors de l'eau que lorsque la vitesse du bateau est élevée.

2. Nage en tire-bouchon (*Corkscrew Swim*)

Exécution d'une série de rotations autour de l'axe longitudinal parallèlement à la surface, à une vitesse de plus en plus élevée.

3. Glissade (*Glide*)

Bref mouvement en avant en position normale, sans agitation de la queue. Le corps semble être étendu le long de l'axe longitudinal.

4. Demi-tour (*Half-Circle Turn*)

Un demi-tour rapide pendant un déplacement en position normale.

5. Changement de direction (*Veering Turn*)

Changement soudain de trajectoire d'un animal sous l'eau sans perte de vitesse.

6. Evitement (*Turn at Oblique Angle*)*

Nage vers un obstacle ou une personne, suivie d'un brusque changement de trajectoire à 2 m au moins de l'objet.

7. Nage en zigzag (*Zigzag*)*

Déplacement en zigzag d'un individu en position normale.

8. Nage avec émerision alternative de la tête (*Head-Up Swim*)

Exposition brève et répétitive de la tête hors de l'eau, d'un Dauphin qui nage en position normale.

9. Nage tête émergée (*Headup Forward Progress*)*

L'animal nage avec la tête ou la partie avant du corps hors de l'eau en permanence, puis frappe brièvement la surface avant de plonger.

10. Nage sur le dos (*Inverted Swim*)

Nage sur le dos avec la partie avant du corps qui apparaît relativement fixe tandis que la partie caudale est remuée de haut en bas.

11. Nage sur le côté (*Lateral Swim*)

L'animal se déplace en nageant sur le côté. Une des nageoires pectorales peut être visible à la surface.

12. Marsouinage (*Porpoising*)

L'animal se déplace suivant une trajectoire ondulée constituée par une succession régulière de sauts hors de l'eau.

13. Emersion bouillonnante (*Skimming*)

Un déplacement rapide à la surface qui produit de l'écume. L'effet de la soudaine apparition de l'animal est accentué par la pellicule d'écume qui recouvre la partie antérieure du corps tandis que le Dauphin crève la surface. La caudale sert à contrôler la puissance de cet élan en avant.

14. Nage sous la surface (*Subsurface Swim*)

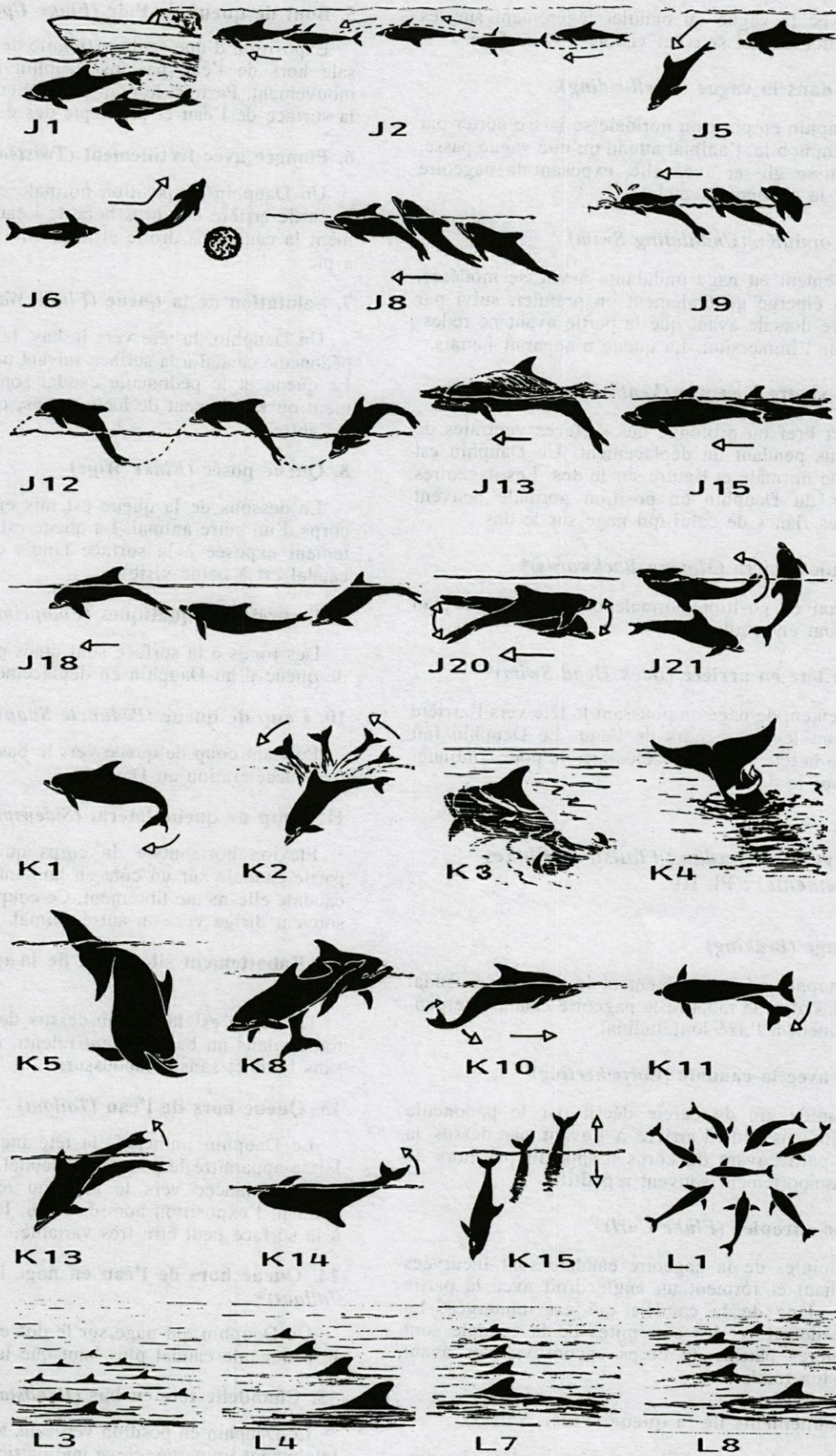
Le Dauphin nage juste sous la surface sans émerger.

15. Nage au ras de la surface (*Surface Finning/Shark*)

Cette nage ressemble à celle des Requins, laissant apparaître uniquement la dorsale hors de l'eau.

16. Surfing (*Surfing*)

Un Dauphin glisse sur le dos de la vague et se laisse porter, ou bien dépasse la vague sur le côté. Il peut



Pl. III. - Éléments comportementaux J1 à L8.

Behaviour patterns J1 - L8.

évoluer avec la vague ou onduler légèrement sur les côtés. La dorsale est souvent visible à la surface.

17. Nage dans la vague (*Swell-riding*)

Un Dauphin en position normale se laisse porter par la houle. Immobilisé, l'animal attend qu'une vague passe, puis se laisse glisser avec elle, exposant la nageoire dorsale et le pédoncule caudal.

18. Nage ondulée (*Undulating Swim*)

Déplacement en nage ondulante à vitesse modérée. Le melon émerge généralement en premier, suivi par la nageoire dorsale avant que la partie avant ne redescende pour l'immersion. La queue n'apparaît jamais.

19. Nage ventre à ventre (*Ventral/Ventral Swim*)

Contact bref ou prolongé des surfaces ventrales de 2 individus pendant un déplacement. Un Dauphin est en position normale et l'autre sur le dos. Les nageoires pectorales du Dauphin en position normale peuvent toucher les flancs de celui qui nage sur le dos.

20. Bascule arrière (*Moving Backwards*)*

L'animal en position normale oscille dans un plan vertical tout en reculant.

21. Nage tête en arrière (*Back Head Swim*)*

Mouvement de nage en poussant la tête vers l'arrière et exposant le ventre hors de l'eau. Le Dauphin fait apparaître la tête puis la lance en arrière pour continuer la nage sur le dos.

K. Mouvement caudal (*Tailstock/Flukes Movements*) : Pl. III

1. Freinage (*Braking*)

Le Dauphin plie soudainement le pédoncule caudal vers le bas afin de rabattre la nageoire caudale perpendiculairement à l'axe longitudinal.

2. Roue avec la caudale (*Cartwheeling*)

Un rapide arc de cercle décrit par le pédoncule caudal qui passe de l'arrière à l'avant par dessus la tête. La partie avant du corps n'apparaît pas hors de l'eau. Comportement souvent répétitif.

3. Queue enroulée (*Fluke Curl*)

Les pointes de la nageoire caudale sont incurvées vers le haut et forment un angle droit avec la partie centrale plane de la caudale qui est immergée. La nageoire dorsale et les extrémités de la caudale sont les dernières parties du corps encore visibles avant l'immersion totale.

4. Frissonnements de la queue (*Fluke Shiver*)

Rotations alternées de la nageoire caudale. La version rapide de ce mouvement donne l'impression de frissons.

5. Bout de queue en l'air (*Fluke Up*)

Exposition d'une seule extrémité de la nageoire dorsale hors de l'eau par un Dauphin immobile ou en mouvement. Parfois, le bout de la queue émergé frappe la surface de l'eau et provoque des éclaboussures.

6. Plongée avec frémissement (*Twisted Tail Dive*)

Un Dauphin en position normale en surface dresse la partie arrière du corps hors de l'eau et agite rapidement la caudale à droite et à gauche avant de plonger à pic.

7. Salutation de la queue (*Fluke Wave*)

Un Dauphin, la tête vers le bas, laisse apparaître le pédoncule caudal à la surface suivant un angle prononcé. La queue et le pédoncule caudal sont balancés lentement ou rapidement de haut en bas, ou bien d'un côté à l'autre.

8. Queue posée (*Fluke Wipe*)

Le dessous de la queue est mis en contact avec le corps d'un autre animal. La queue est souvent complètement exposée à la surface tandis que le pédoncule caudal est à peine visible.

9. Empreintes aquatiques (*Footprints*)

Des ronds à la surface sont créés par les battements de queue d'un Dauphin en déplacement.

10. Coup de queue (*Peduncle Snap*)

Puissant coup de queue vers le bas qui imprime une forte accélération au Dauphin.

11. Coup de queue latéral (*Sidewipe*)

Flexion horizontale du corps qui envoie toute la partie caudale sur un côté en laissant aller la nageoire caudale elle-même librement. Ce coup de queue est très souvent dirigé vers un autre animal.

12. Rabattement silencieux de la queue (*Silent Tail Slap*)

La queue est lancée au-dessus de la surface et retombe dans un balancement ralenti, entrant dans l'eau sans bruit et sans éclaboussure.

13. Queue hors de l'eau (*Tailout*)

Le Dauphin immergé, la tête inclinée vers le bas, laisse apparaître le pédoncule caudal. La nageoire caudale est lancée vers le haut ou remuée brièvement pendant l'exposition hors de l'eau. L'angle par rapport à la surface peut être très variable.

14. Queue hors de l'eau en nage inversée (*Inverted Tailout*)*

Un Dauphin qui nage sur le dos expose la queue ou le pédoncule caudal plus haut que la tête.

15. Chandelle tête en bas (*Headstand*)*

Le Dauphin en position verticale, tête en bas, d'abord totalement immergé, élève une partie ou tout le pédoncule caudal au-dessus de la surface, tout en gardant la position verticale.

Tabl. I. – Liste des Dauphins solitaires et familiaux dont des enregistrements vidéos ont été exploités pour l'analyse comportementale. Le signe « ♦ » signifie que ce Dauphin est toujours résident à proximité d'activités humaines. La classe d'âge se rapporte à l'âge du Dauphin au moment des enregistrements vidéos.

List of the solitary and sociable dolphins who have been included in this research. The sign « ♦ » marks the individuals who are actually residents and interacting with humans. The indicated age refers to the period during which the dolphins have been filmed.

Nom du Dauphin	Période de sociabilité	Lieu	Sexe	Classe d'âge	Interactions filmées	Enregistrements audiovisuels : origine	Enregistrements audiovisuels : durée
Dolphy	1989 - 95	France/ Espagne	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, chiens, seule, comportement de repos.	M. Müller	39h 40min
Fanny	1986 - 94	France	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, chiens.	B. Cassou	16h 18min
Jock	1988 - 93	Australie	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs, congénères; seul, comportement de repos.	M. Bossley	9h 12min
Fungie	1984 ♦	Irlande	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs; seul.	M. Müller	7h 54min
Françoise	1989 ♦	France	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, congénères.	M. Müller	6h 41min
Oleen	1994 ♦	Egypte, Mer Rouge	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, son fils Jimmy; seule.	JADE Production, Bruxelles	2h 27min
Maui	1992 ♦	Nouv. Zélande	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, d'autres espèces de dauphins dont <i>Lagenorhynchus obscurus</i> .	D. Buurman, M. Müller	2h 15min
Freddy	1987 - 92	Grande Bretagne	mâle	adulte	seul, avec bateaux, nageurs, chasse.	P. Bloom	1h 27min
Jotsa	1986 - ?	Ex-Yougoslavie	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, congénères.	C. Hepp; B. Sifaoui	1h 03min
Jean-Louis	1978 - 88	France/Bretagne	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, seule.	Océanopolis/ Brest	56 min
Jimmy	1997	Egypte	mâle	juvénile	avec sa mère Oleen, nageurs.	JADE Production, Bruxelles	51 min
Simo	1984 - 85	Grande Bretagne	mâle	juvénile	avec bateaux, nageurs.	Film BBC; I.D.W	43 min
Percy	1982 - 84	Grande Bretagne	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs.	Film BBC	29 min
Opo	1954 - 55	Nouv. Zélande	femelle	juvenile	avec bateaux, nageurs, seule.	Télévis. N. Zélande	20 min
Pita	1987 ♦	Bélize	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs.	K. Dudzinski	11 min
Jojo	1980 ♦	Bahamas	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs.	Film D. Bernal	9 min
Aihe	1987 - 93	Nouv. Zélande	femelle	adulte	avec nageurs, chiens.	W. Doak	8 min

16. Erection (*Erection*)*

Le dauphin montre son pénis en érection.

17. Défécation (*Defecation*)*

L'animal défèque en nageant.

L. Nage en formation (*Formations*) : Pl. III

1. Formation en étoile (*Spoke Formation*)

Plusieurs Dauphins sont disposés en cercle, la tête tournée vers le centre. Le centre peut être occupé par un congénère malade, blessé ou un juvénile.

2. Formation en grappes (*Cluster Formation*)

Orientations différentes de sous-groupes et d'individus qui sont dispersés ou en semi-proximité.

3. Formation en diamant (*Diamond Formation*)

Orientation de Dauphins répartis en un ou plusieurs sous-groupes en forme de diamant avec plus d'individus au milieu qu'aux extrémités de cette formation.

4. Formation échelonnée (*Echelon Formation*)

Plusieurs Dauphins disposés parallèlement les uns aux autres, chaque individu étant légèrement en arrière de la nageoire dorsale de son voisin.

5. Formation en ligne (*Long Formation*)

Plusieurs individus disposés sur une même ligne et dans le même sens.

6. Baguenaudage (*Milling*)

Changements continuels d'orientation de nage et plongée à pic d'individus à proximité les uns des autres dans la même zone.

7. Formation en rang (*Rank Formation*)

Disposition de plusieurs individus en rang les uns à côté des autres et tournés dans la même direction.

8. Rangs échelonnés (*Staggered rank*)

Alignement incomplet de plusieurs individus dans la même direction avec des distances variables entre eux.

9. Formation étalée (*Wide Formation*)

Trois individus ou plus alignés comme dans la Formation en rang, mais séparés par plus de deux longueurs de corps les uns des autres.

CONCLUSION

Plusieurs auteurs ont préconisé des observations en parallèle sur des animaux de la même espèce dans de nombreux contextes comportementaux différents afin d'obtenir un éthogramme le plus complet possible (Saayman *et al.* 1973, Lambrecht 1977, Schleidt *et al.* 1984). L'objectif de la présente étude a été d'enrichir, par des observations comportementales de Dauphins solitaires et familiers, l'éthogramme de synthèse de Weaver (1987) qui avait été réalisé à partir de Dauphins grégaires. Notre travail répond à la nécessité d'intégrer dans les analyses comportementales la variabilité inter-individuelle récemment mise en évidence (Slater 1981, Martin & Bateson 1986, Lott 1991). Il était ainsi possible de proposer pour les études à la mer du Grand Dauphin un éthogramme, considéré comme à peu près complet. Un tel éthogramme élargi a été conçu comme outil de travail devant faciliter les études comparatives ultérieures. Il permettra également d'approfondir la connaissance de la flexibilité comportementale de l'espèce qui s'exprime par la capacité des Grands Dauphins à exploiter les ressources de très nombreux habitats (Shane 1990b).

Les Dauphins grégaires et l'ensemble des Dauphins solitaires et familiers étudiés ont révélé peu de différences dans leurs répertoires comportementaux, malgré l'observation de contacts proche avec l'homme (Lockyer 1990). La plus grande partie des éléments observés chez les Dauphins solitaires avait été également observée et décrite chez des Dauphins grégaires, sauvages ou en captivité (Pepper & Beach 1972, Caldwell & Caldwell 1977, Overstrom 1983, Shane 1990 b) (Analyse détaillée en préparation). Le comportement «solitaire et familial» de certains individus peut donc être considéré comme un cas particulier, spécialement accessible, du comportement général des Dauphins de l'espèce *Tursiops truncatus*.

L'éthogramme proposé ici constitue le répertoire le plus complet publié à ce jour concernant le Grand Dauphin. Il fournit l'ensemble des éléments comportementaux les plus fréquents pouvant être observés chez les *Tursiops*, mais aussi chez beaucoup d'autres espèces de Delphinidés (Pilleri 1967, Pilleri & Knuckey 1967, Norris & Dohl 1980, Defran & Pryor 1980, Heimlich-Boran 1988, Slooten 1994). Un éthogramme unique admis par tous les observateurs du Grand Dauphin permettrait d'intégrer les résultats de toutes les études réalisées dans le monde sans ambiguïté d'interprétation (Schleidt *et al.* 1984, Shane 1990 b). Ce schéma pourrait s'étendre ensuite à l'observation des autres Delphinidés afin de réaliser d'intéressantes comparaisons interspécifiques.

Par ailleurs, un aspect très important des relations à distance entre individus a dû être passé

sous silence pour des raisons techniques. Il s'agit des signaux acoustiques dont le rôle a été mis en évidence par de nombreux chercheurs (Caldwell & Caldwell 1977, dos Santos *et al.* 1990, Herman 1991, etc.). L'éthogramme présenté ici est à base essentiellement visuelle. Il est néanmoins l'étape indispensable pour décrire correctement les corrélations qui pourront être établies ultérieurement entre les éléments de comportement directement observables et les signaux acoustiques (Herzing 1996) que seul un appareillage électronique complexe peut rendre accessible.

Note concernant les illustrations

Les figures des Planches I à III, représentant des éléments comportementaux observés seulement chez les Grands Dauphins solitaires et familiers, ont été dessinées par H. Boutière sur indications de M. Müller. Toutes les autres figures sont extraites de la publication de A.C. Weaver (1987) «An ethogram of naturally occurring behaviour of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Southern California Waters.» Thesis, San Diego State Univ., redessinées par H. Boutière afin d'uniformiser la présentation graphique.

REMERCIEMENTS – Cette recherche a été financée par une bourse de la Communauté Européenne et a bénéficié de l'aimable soutien de JADE-PRODUCTION de Bruxelles. Que ces deux organismes en soient remerciés. Les auteurs expriment leur reconnaissance aux nombreuses personnes dans le monde qui ont aidé à réaliser et à rassembler les divers enregistrements vidéo de Dauphins solitaires et familiers. Leurs remerciements vont également au Professeur A. Guille, directeur de l'Observatoire Océanologique de Banyuls qui a accueilli l'un des auteurs pendant plusieurs années et aux collègues de ce Laboratoire devant lequel évoluait «Dolphy», notamment E. Derelle, G. Cauwet, H. Moreau ainsi qu'à E. Douaze de l'Université de Singapour qui ont contribué à la rédaction du manuscrit. Des remerciements sont adressés aussi aux membres de l'Observatoire «Fanny» à Port-Saint-Louis-du-Rhône et du CERIMER à Marseille, à M. Ferrey, J.J. Boubert et à toute l'équipe du GREMMS du Bassin d'Arcachon où se trouvait un groupe de Grands Dauphins, dont «Françoise». Mention particulière doit être faite du chien «Rocky», fidèle compagnon et sujet de nombreuses interactions aquatiques avec «Dolphy» à Banyuls-sur-Mer.

Cette liste – bien incomplète – montre que le développement futur des recherches sur l'Ethologie des Dauphins devra être une entreprise collective.

BIBLIOGRAPHIE

- Barlow GW 1977. Fragen und Begriffe der Ethologie. In Grizimek JCB (ed) Grizimek's encyclopedia of ethology, Van Nostrand Reinhold, New York : 205-224.

- Beaubrun PC 1995. Atlas préliminaire de distribution des Cétacés de Méditerranée. Musée Océanographique, Monaco.
- Brieze I, Blackshaw JK, Hall LS 1995. A comparison of the behavioural ecology of provisioned and non-provisioned bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. Poster presentation, 11th Conf. Biology Marine Mammals, Dec. 1995, Orlando, Florida.
- Caldwell DK, Caldwell MC 1977. Cetaceans. In Sebeok TA (ed) How Animals communicate, Indiana Univ. Press, Bloomington : 794-808.
- Connor RC, Smolker R.A. 1985. Habituated dolphin (*Tursiops sp.*) in Western Australia. *J. Mamm.* 66 : 398-400.
- Defran RH, Pryor K 1980. The behaviour and training of cetaceans in captivity. In Herman L.M. (ed.), Cetacean Behaviour : Mechanisms and functions, Wiley-Interscience, New York : 319-363.
- Dhermain F 1996. Etude des Grands Dauphins *Tursiops truncatus* de l'ouest de la mer Ligure. GECEM, Rapport non publié pour le ministère de l'Environnement, p. 43.
- Doak W 1994. Swimming with dolphins in New Zealand. Hodder & Stoughton, Singapore, p. 160.
- Doak W 1995. Friends in the Sea. Solo dolphins in New Zealand and Australia. Hodder Moa Beckett, Auckland : 144.
- Dos Santos ME, Caporin G, Onofre Moreira H, Ferreira J, Bento Coelho JL 1990. Acoustic Behavior in a local population of bottlenose dolphins. In Thomas JT, Kastelein R (eds) Sensory Abilities of Cetaceans, Plenum Press, New York : 585-598.
- Duguy R 1981-1988. Rapport annuel sur les Cétacés et Pinnipèdes trouvés sur les côtes de France. *Ann. Soc. Sci. Nat. Cte mar.* 1981 6 : 803-818, 1982 6 : 969-984, 1983 7 : 121-135, 1984 7 : 189-205, 1985 7 : 349-364, 1986 7 : 507-522, 1987 7 : 617-639, 1988 7 : 753-769.
- Ferrey M, Collet A, Guinet C 1993. Statut et comportement social du Grand Dauphin *Tursiops truncatus*, Montagu 1821, dans le Bassin d'Arcachon. *Rev. Ecol. Terre Vie* 48 : 257-278.
- Heimlich-Boran JR 1988. Behavior ecology of killer whales *Orcinus orca* in the Pacific NW. *Can. J. Zool.* 66 : 565-578.
- Henningsen T, Würsig B 1992. Interactions between humans and dolphins in Galveston Bay, Texas. Royal Acad. Overseas Sci., Brussels : 135-140.
- Herman LM 1991. What the dolphin knows or might know in its natural world. In Pryor K and Norris KS (eds) Dolphin societies discoveries and puzzles. Univ. California Press, Berkeley : 349-361.
- Herzing DL 1996. Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* 22 : 61-79.
- Heymer A 1977. Ethological Dictionary, German English French, Parey, Berlin : 237.
- Immelmann K 1980. Introduction to ethology. Plenum Press, New York : 287.
- Lambrecht J 1977. Goals organization and methods of ethology. In Grizimek JCB (ed.) Grizimek's encyclopedia of ethology, Van Nostrand Reinhold, New York : 23-39.
- Leatherwood S, Reeves RR 1983. The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins. Sierra Club Books, San Francisco : 302.
- Lockyer C 1990. Review of incidents wild sociable dolphins worldwide. In Leatherwood S, and Reeves RR (eds), The Bottlenose Dolphin. Academic Press, London : 337-353.
- Lorenz K. 1973. The fashionable fallacy of dispensing with description. *Naturwiss.* 60 : 1-9.
- Lott DF 1991. Intraspecific variation in the social system of wild vertebrates, Cambridge University Press, Cambridge : 237.
- Martin P, Bateson P 1986. Measuring behaviour : An Introductory Guide, Cambridge University Press, London : 222.
- Müller M, Petit H, Dhermain F 1996. Que faut-il faire lorsque nous rencontrons un dauphin solitaire près des ports? *Stenella.* 10 : 4-6.
- Norris KSS, Prescott JH 1961. Observations on Pacific cetaceans of Californian and Mexican waters. Univ. Calif. Publ. Zool. 63 : 291-401.
- Norris KS, Dohl TP 1980. Behavior of the Hawaiian spinner dolphin *Stenella longirostris*. *Fish Bull. US* 77 : 821-849.
- Östman JSO 1985. An ethogram for dolphin social behavior and observations on changes in aggressive and homo sexual behavior among two male bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in a captive colony. Thesis San Francisco State Univ. : 215.
- Overstrom NA 1983. Association between burst-pulse sounds and aggressive behavior in captive Atlantic Bottlenosed dolphins *Tursiops truncatus*. *Zool Biol* 2 : 93-103.
- Pepper RL and Beach FA 1972. Preliminary investigation of tactile reinforcement in the dolphin. *Cetology* 7 : 1-8.
- Pilleri G 1967. Du comportement de quelques Cétacés en Méditerranée occidentale. *Vie Milieu* 18 : 335-364.
- Pilleri G, Knuckey J 1967. Behaviour Patterns of some *Delphinidae* observed in the Western Mediterranean. *Z. Tierpsychol.* 26 : 48-72.
- Purton AC 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. *Animal Behav.* 26 : 653-670.
- Saayman GS, Tayler CK, Bowler D 1973. Diurnal activity cycles in captive and free-ranging Indian Ocean bottlenose dolphins *Tursiops aduncus* Ehrenberg. *Behaviour* 44 : 221-233.
- Schleidt WM, Yakalis G, Donnelly M, McGarry J 1984. A proposal for a standard ethogram exemplified by an ethogram of the Bluebreasted quail *Coturnix chinensis*. *Z. Tierpsychol* 64 : 193-220.
- Shane SH 1990a. Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida with a critique of methods for studying dolphin behavior. In The Bottlenose Dolphin, Leatherwood S, Reeves RR (eds), Acad. Press, London : 541-558.
- Shane SH 1990b. Behavior and ecology of the bottlenose Dolphin at Sanibel Island Florida. In The Bottlenose Dolphin, Leatherwood S. & Reeves RR eds, Acad. Press, London : 245-265.
- Slater PJB 1981. Individual differences in animal behavior. In Bateson PPG, Klopfer PH (eds) Perspectives in ethology 4, Plenum Press, New York : 35-47.
- Slooten E 1994. Behavior of Hector's dolphin classifying behavior by sequence analysis. *J Mammal.* 75 : 956-964.

