

Résumé

La Méditerranée nord-occidentale a été subdivisée en cinq secteurs régionaux pour lesquels l'analyse des résultats d'échantillonnage en mer d'une longueur de 22 769 kilomètres a été réalisée. Le peuplement de Cétacés montre une diversité plus forte à l'ouest du bassin, où les grands odontocètes sont plus abondants, et une abondance plus forte du Dauphin bleu et blanc et du Rorqual commun dans les secteurs Provence et Ligurie. Pour le secteur Ligurie, une analyse des variations saisonnières du peuplement est réalisée : on constate une diminution sensible de l'abondance de la plupart des espèces, à l'exception du Dauphin de Risso qui est plus fréquent en hiver qu'en été.

Mots-clés :

Cétacés, Méditerranée, peuplement, abondance, régions, saisons.

Summary

North-western Mediterranean sea Cetacean populations: new results about their distribution, the population structure and the relative abundance of the different species.

An area of about 172 000 km² in the north-western Mediterranean was subdivided in five regional sectors. 22 769 kilometers of visual line transect on small boat were used to analyse the variations of the summer cetacean population estimate and the seasonal variations in the ligurian basin. The data analysis has been performed with *Distance 2.1* software. A total of 1167 sightings of eight species were analysed: striped dolphin (64.2% of sightings), fin whale (26.8%), pilot whale (2.5%), Risso's dolphin (2.6%), sperm whale (1.7%), bottlenose dolphin (1.7%), common dolphin (0.3%) and Cuvier's beaked whale (0.1%). The western regions shelter a population of odontocetes of higher diversity and higher abundance, while a higher density of fin whales is found in the ligurian and provençal sectors. Lower relative abundances are generally found in the sector east of Corsica. The seasonal aspect of the study copes with the ligurian sector only: the diversity falls sharply during the cold autumn, winter and spring. Relative abundances of the fin whale and the striped dolphin decreases to about 6% and 13-15% of their summer level, respectively. On the contrary, the relative abundance of Risso's dolphin seems to increase significantly. These new results show that the ligurian and provençal basins, and the gulf of Lion, are areas of major importance for the biology and conservation of cetaceans in the Western Mediterranean.

Key-words :

cetaceans, Mediterranean sea, diversity, abundance, season.

Les Cétacés de Méditerranée nord-occidentale : nouveaux résultats sur leur distribution, la structure de leur peuplement et l'abondance relative des différentes espèces

Alexandre Gannier

Groupe de Recherche sur les Cétacés, Villa Aurelia 13, 741, chemin des Moyennes Bréguières, 06600 Antibes et Laboratoire d'Ecologie Marine, Université Française du Pacifique, BP 6570 Faaa Aéroport, Tahiti.

MÉSOGÉE, 1998
VOL. 56 — PAGES 3-19

Introduction

3

La Méditerranée occidentale offre des situations climatiques, hydrologiques et biologiques contrastées : sa partie septentrionale se distingue par une production primaire moyenne à localement élevée de la fin de l'hiver à la fin du printemps (Nival *et al.*, 1975). L'imagerie satellitaire montre également que la biomasse superficielle se caractérise par une variation saisonnière accentuée (Morel et André, 1991). Ces propriétés hydrobiologiques se reflètent par exemple au niveau des Euphausiacés, maillon important du réseau trophique pélagique : le peuplement septentrional comprend des espèces boréales, alors que le peuplement méridional inclut des espèces sub-tropicales (Casanova, 1974). Les informations disponibles indiquent que la Méditerranée nord-occidentale et la partie méridionale du bassin se distinguent également au niveau des peuplements de Cétacés : le Rorqual commun (*Balaenoptera physalus*) est concentré au nord du 41° parallèle en saison estivale (Forcada *et al.*, 1993), l'abondance du Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) est plus élevée dans le nord que dans le sud du bassin pendant l'été (Forcada *et al.*, 1994 ; Forcada, 1995 ; Gannier, 1995). Des échanges migratoires entre les deux parties du bassin sont probables, même s'ils ne sont pas formellement mis en évidence. Une variation saisonnière de l'abondance du Rorqual commun, du Dauphin bleu et blanc et du Globicéphale noir (*Globicephala melas*) est constatée dans le bassin liguro-provençal (Gannier et Gannier, 1997).

Parmi la vingtaine d'espèces de Cétacés qui a fréquenté au moins occasionnellement la Méditerranée occidentale (Duguy, 1991), seules 18 peuvent être considérées comme faisant actuellement partie du peuplement du bassin. Le Cachalot nain (*Kogia simus*), le Mésoplodon de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) et le Mésoplodon de Sowerby (*M. bidens*) sont exceptionnels ou rares. Il est également admis que le Rorqual boréal (*Balaenoptera borealis*), le Marsouin commun (*Phocoena phocoena*), le Faux-orque (*Pseudorca crassidens*), le Dauphin à bec étroit (*Steno bredanensis*) et le Dauphin tacheté de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) sont rares dans le bassin occidental. Trois espèces peuvent être considérées comme occasionnelles car elles ont été identifiées avec certitude plusieurs fois durant les deux dernières décennies : l'Orque (*Orcinus orca*), le Petit rorqual ou Rorqual à museau pointu (*B. acutorostrata*) et le Mégaptère ou Baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*) (Notarbartolo di Sciara, 1987 ; Souquet et Charreire, 1991 ; Aguilar, 1989). Enfin, huit espèces sont considérées comme communes en Méditerranée occidentale, et plus particulièrement dans le nord du bassin : le Rorqual commun (*B. physalus*), le Cachalot commun (*Physeter macrocephalus*), le Dauphin bleu et blanc (*S. coeruleoalba*), le Dauphin de Risso (*Grampus griseus*), le Globicéphale noir (*G. melas*), le Dauphin commun (*Delphinus delphis*), le Grand dauphin (*Tursiops truncatus*) et la Baleine à bec de Cuvier (*Ziphius cavirostris*).

Parmi ces espèces communes de Méditerranée nord-occidentale, le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun ont vu leur abondance estivale estimée lors de travaux récents (Forcada *et al.*, 1994; Forcada *et al.*, 1995; Gannier, 1995; 1997; 1998a). La distribution de certaines espèces en fonction de la bathymétrie a été précisée dans le bassin liguro-provençal (Gannier, 1998b): le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun fréquentent toutes les strates depuis les eaux côtières jusqu'au large, avec un préférence pour le large; le Dauphin de Risso affectionne le talus supérieur (Gannier et Gannier, 1994), tandis que le Globicéphale noir et le Cachalot se rencontrent surtout dans les eaux du talus et du large. Dans le secteur liguro-provençal, Gannier et Gannier (1997) ont établi que l'abondance relative de *B. physalus* et de *S. coeruleoalba* passe par un minimum en hiver, tandis que *G. melas* est absent de la zone de la fin de l'automne au printemps et que *G. griseus* est, lui, constamment présent.

Si une majorité des travaux récents se rapporte au secteur liguro-provençal, c'est en partie en raison de la création prochaine (?) d'un sanctuaire marin international, et en partie à cause de conditions de navigation plus difficiles dans l'ouest du bassin nord-occidental. Pourtant, des travaux préliminaires montrent que la faune céatologique au large du secteur Lion-Ouest Provence ne manque pas d'intérêt, tant par sa diversité que par son abondance (Gannier *et al.*, 1994; Gannier, 1997b) et laissent soupçonner des variations régionales du peuplement à l'intérieur de l'ensemble nord-occidental.

Nous proposons ici de préciser la nature du peuplement estival de différentes régions de l'ensemble nord-occidental, en utilisant les données réunies au cours de campagnes d'observation en mer entre 1988 et 1998. Nous présenterons également des résultats sur la variation saisonnière du peuplement dans le secteur ligure. Le peuplement de chaque région et de chaque saison sera étudié sur le plan de sa structure (nombre et fréquence relative des espèces) et de son abondance relative (nombre d'individus de chaque espèce observés par kilomètre d'échantillonnage).

Matériel et méthodes

SECTEUR ÉTUDIÉ

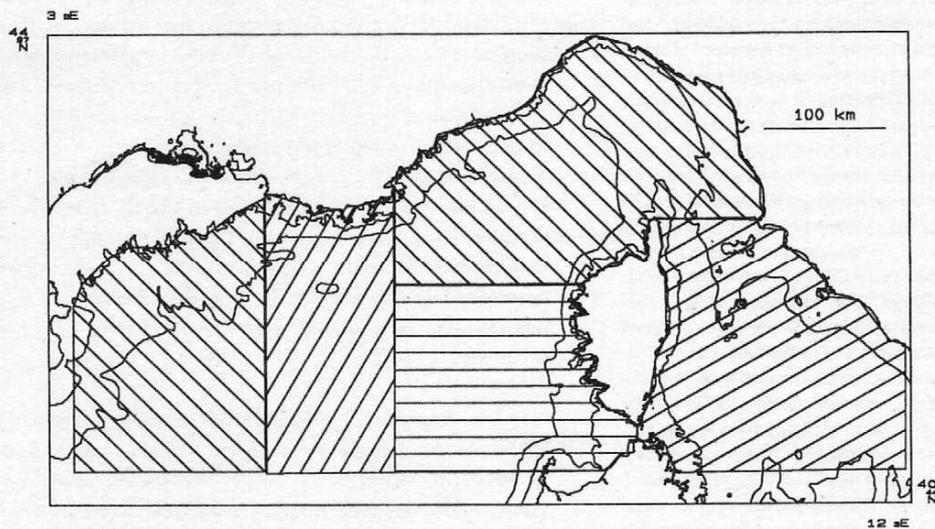


Figure 1
Aire géographique étudiée et découpage en différents secteurs régionaux (les isobathes 200 m et 2000 m sont dessinées).

Le secteur d'étude global, d'une superficie totale de 172 000 km² au nord du 41° parallèle, est subdivisé en 5 régions en fonction de caractères géographiques, topographiques et hydro-climatiques: les zones "Lion", "Provence", "Ouest Corse", "Ligure" et "Est Corse" (tableau 1). La zone Lion est caractérisée par un plateau continental étendu et un talus entrecoupé de canyons sous-marins profonds (figure 1); seule la partie pélagique du golfe du Lion a été échantillonnée. L'hydrobiologie de ce secteur est fortement influencée par les impulsions météorologiques de type Mistral-Tramontane, qui génèrent des upwellings côtiers (Hua et Thomasset, 1983) dont les effets se font sentir jusqu'au large (Costes *et al.*, 1977), et les apports dûs au eaux du Rhône jouent certainement un rôle important. La zone Provence est caractérisée par un plateau d'étendue assez faible; le talus de direction est-ouest est très abrupt: moins de vingt kilomètres séparent souvent le domaine du large, des eaux côtières (figure 1). Le cycle hydrobiologique y est moins connu: en conditions estivales, il est sans doute

influencé à la fois par les impulsions de vent d'ouest et le système frontal ligure (Costes et Minas, 1977). La zone Ligure s'oriente selon un axe nord-est/sud-ouest et se caractérise par une faible extension du plateau continental et un talus assez abrupt, sauf au nord-est (figure 1). Son hydrobiologie est dominée par le système frontal lié à la circulation cyclonique du courant ligure, aussi bien vers le continent (Prieur, 1981) que vers la Corse (Licot, 1985). La zone Ouest Corse est caractérisée par un plateau de faible extension et un talus abrupt suivant les contours du littoral Corse, sauf dans la région des Bouches de Bonifacio où le domaine néritique est plus vaste (figure 1). Son hydrobiologie ne semble pas très influencée par une activité frontale telle que celle identifiée plus au nord (Morel et André, 1991). La zone Est Corse est caractérisée par un plateau étendu et un talus en pente douce au nord, dans le canal de Corse, et des eaux plus profondes au sud (figure 1). Son hydrobiologie subit l'influence des impulsions de vent d'Ouest à l'est des Bouches de Bonifacio, ainsi qu'en témoignent les fronts superficiels fréquents détectés par imagerie satellitaire (Le Vourch *et al.*, 1992).

secteur	Lion	Provence	Ligure	Ouest Corse	Est Corse
superficie km ²	33 540	24 780	44 870	29 270	39 330
latitude limite	41° N	41° N	42°30 N	41° N	41° N
longitude limite	ouest de 5°20 E	ouest de 6°40 E	est de 6°40 E	est de 6°40 E	ouest de 12° E

vitesse du vent	0,1	2-5	6-10	11-16	17-21	22-35
indice de détectabilité de base	6	5	4	3	2	1
indice de détectabilité dégradé °	5	4	3	2	1	1

(°) - L'indice dégradé est sélectionné en cas de temps nuageux, de houle résiduelle ou de faible incidence de l'éclairement solaire (20 °C).

Tableau 1
Caractéristiques
des 5 secteurs définis.

Tableau 2
Indice de détectabilité
en fonction des conditions
environnementales.

MÉTHODES DE TERRAIN

Nous avons obtenu nos données durant des échantillonnages en mer réalisés chaque année entre mars 1988 et août 1998 avec un bateau à propulsion mixte de 9,50 mètres de longueur (mars 1988 - mars 1995) puis de 11,50 mètres de longueur (avril 1995 - août 1998). Les échantillons sont réalisés de manière aléatoire (sans lien de causalité entre la présence des cétacés et la disposition des segments) et s'effectuent dans un ordre dépendant des conditions météorologiques. Chaque échantillon est un parcours de 20 à 60 milles composé d'un ou plusieurs tronçons de ligne droite pendant lequel le bateau se déplace au moteur à une vitesse de croisière de 5 nœuds (1988-1994) puis 6 nœuds (1995-1998). Les paramètres environnementaux nous servent à définir un indice de détectabilité (tableau 2), dont la valeur entre 6 (excellent) et 0 (nul) est consignée au moins toutes les 30 minutes et à chaque observation. Les échantillonnages sont interrompus dès que cet indice tombe en dessous de 3.

Les observateurs, au nombre de 2 à 4, sont positionnés sur le rouf du bateau, avec les yeux à 3 mètres d'altitude et se partagent les 180° du secteur avant. La recherche des cétacés s'effectue à l'oeil 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. A partir de 1993, les paramètres de position des cétacés ont été mesurés à l'aide de jumelles réticulées. Les cétacés sont ensuite généralement approchés (sauf durant l'été 1996, où un mode de "passage" a été employé) afin de recueillir des informations sur la composition du groupe et sur ses activités. Après un arrêt de 5 à 15 minutes, la route initiale est rejointe grâce à un trajet convergent et les observateurs reprennent leur activité de recherche. Une petite proportion des détections est obtenue alors que le bateau se dirige vers un groupe de cétacés déjà détecté : ces "détections secondaires" ne sont pas prises en compte dans les calculs d'abondance relative.

MÉTHODES D'ANALYSE

L'intégralité des données recueillies pendant les missions est enregistrée dans deux bases de données informatiques contenant d'une part, les informations sur les segments parcourus, et d'autre part, les informations sur les cétacés observés. Ces données sont d'abord exploitées avec le logiciel *Oedipe-Karto* d'IFREMER (Massé et Cadiou, 1994), qui permet de cartographier les trajets et les observations, et d'extraire les données nécessaires à l'obtention de la structure du peuplement. Pour chacun des cinq secteurs

et pour chaque saison, le nombre d'individus observés par espèce permet le calcul de la fréquence relative de chaque espèce dans le peuplement, F_i :

$$F_i = N_i / N_t$$

N_i étant le nombre d'individus de l'espèce i et N_t le nombre total de cétacés vus dans le secteur par condition de détectabilité supérieure ou égale à 3. L'indice de diversité de Shannon-Weaver (Viale et Frontier, 1995) est ensuite calculé pour chacun des cas :

$$H = - \sum F_i \log_2 (F_i)$$

Les indicateurs d'abondance relative sont obtenus grâce à la méthode du transect linéaire (Buckland *et al.*, 1993) et au logiciel *Distance 2.1* (Laake *et al.*, 1994). De nombreuses études ont montré l'importance des conditions environnementales sur la détection visuelle des cétacés (Hiby et Hammond, 1989 ; Buckland *et al.*, 1992). Dans notre cas, une baisse nette de l'efficacité de détection intervient à partir de l'indice de détectabilité de 3, soit un vent égal à 4 Beaufort avec un ciel dégagé (Gannier, 1995). Nous ne retiendrons donc que les segments parcourus avec un indice supérieur ou égal à 4 (tableau 2) pour calculer les résultats d'abondance relative. Pour ne pas être biaisé, un indicateur d'abondance relative doit obéir aux mêmes contraintes qu'un estimateur d'abondance absolue. En effet, Buckland *et al.* (1993) proposent la relation simplifiée suivante pour estimer une densité de population :

$$D = (n / L) \cdot \underline{E(s)} \cdot / 2 \cdot y_{ef}$$

où n est le nombre d'observations de chaque espèce réalisées sur la longueur L du transect, $\underline{E(s)}$ est l'estimateur de l'effectif moyen des groupes et Y_{ef} est la demi-largeur effective de détection. n/L est le taux d'observation en groupe par kilomètre et Y_{ef} est déterminée pour chaque espèce d'après les paramètres des détections réalisées. Pour définir l'abondance relative R (en individus par kilomètre parcouru) de plusieurs strates (secteurs ou saisons), il est possible de ne retenir qu'une partie de cette expression, à condition que la quantité y_{ef} puisse être considérée comme égale dans les différentes strates :

$$R = (n / L) \cdot \underline{E(s)}$$

Pour que y_{ef} puisse être considérée comme constante en moyenne pour chaque espèce, il faut que les conditions environnementales rencontrées durant les échantillonnages soient similaires dans les différentes strates, et que l'effectif moyen des groupes de cétacés de chaque espèce soit voisins dans les différents secteurs. Ces deux conditions seront donc vérifiées pour l'ensemble des strates (secteurs et saisons) de notre étude. La précision de l'estimation est obtenue par l'évaluation de la variance de l'abondance relative $\text{var}(R)$, par la méthode delta :

$$\text{var}(R) / R^2 = \text{var}(n) / n^2 + \text{var}(\underline{E(s)}) / \underline{E(s)}^2$$

La variance de $\underline{E(s)}$ est estimée à partir des effectifs des groupes observés et la variance d'échantillonnage $\text{var}(n)$ est calculée d'après le nombre de détections obtenu sur chacun des segments d'échantillonnage. L'intervalle de confiance (IC) de l'estimation – au seuil de 95 % – est ensuite évalué sur la base d'une distribution log-normale de l'estimation de densité (Buckland *et al.*, 1993) :

$$IC_{(1-2\alpha \%)} = [R/C, R \cdot C]$$

avec :

$$C = \exp [z_\alpha \cdot \sqrt{\text{var}(R)/R^2}]$$

Si la taille de l'échantillon est faible ou qu'il y a peu de lignes répliques, le logiciel *Distance* emploie la procédure de Satterthwaite (1946 in : Buckland *et al.*, 1993). L'incertitude sur l'estimation est ensuite exprimée par le coefficient de variation (CV) :

$$CV(R) = [\text{var}(R)/R^2]^{1/2}$$

Pour tester les différences d'estimations, nous emploierons le test T de Student, en tenant compte des différences de variances de chaque estimation (Saporta, 1990).

La longueur d'échantillonnage estivale considérée pour cette étude vaut 22 769 km en conditions de détectabilité supérieure ou égale à l'indice 3. Pour ce qui concerne l'été, cet effort est inégalement réparti selon les secteurs : il est maximum pour le secteur Ligure et minimum pour les secteurs Est Corse et Lion (**tableau 3**). Pour le golfe du Lion, nos données concernent uniquement les eaux de profondeur supérieure à 200 m. Les estimations d'abondance relative prendront en compte un effort effectif de 19 376 km, correspondant aux conditions de détectabilité supérieure ou égale à l'indice 4. En général, nos segments couvrent correctement les secteurs pélagiques, même s'ils ne constituent pas toujours un effort homogène (**figure 2**). Pour ce qui concerne l'aspect saisonnier de l'étude, l'effort de recherche effectif dans le secteur Ligure totalise 12 936 km en été, 803 km en automne, 1 244 km en hiver et 1 545 km au printemps. Alors que l'échantillonnage estival couvre la majeure partie du secteur ligure, durant les autres saisons il est distribué sur une aire plus restreinte, au sud-ouest du secteur (**figure 3**). L'échantillonnage en automne couvre les mois d'octobre et novembre, en hiver il couvre la période de décembre à fin-février, et au printemps la période de mars à mai.

secteur	Lion	Provence	Ligure	Ouest Corse	Est Corse
effort en détectabilité > 3	1106	2279	15520	2463	1401
effort en détectabilité > 4	947	1890	12936	2007	1596
indice de détectabilité moyen	4,6	4,5	4,8	4,7	4,7

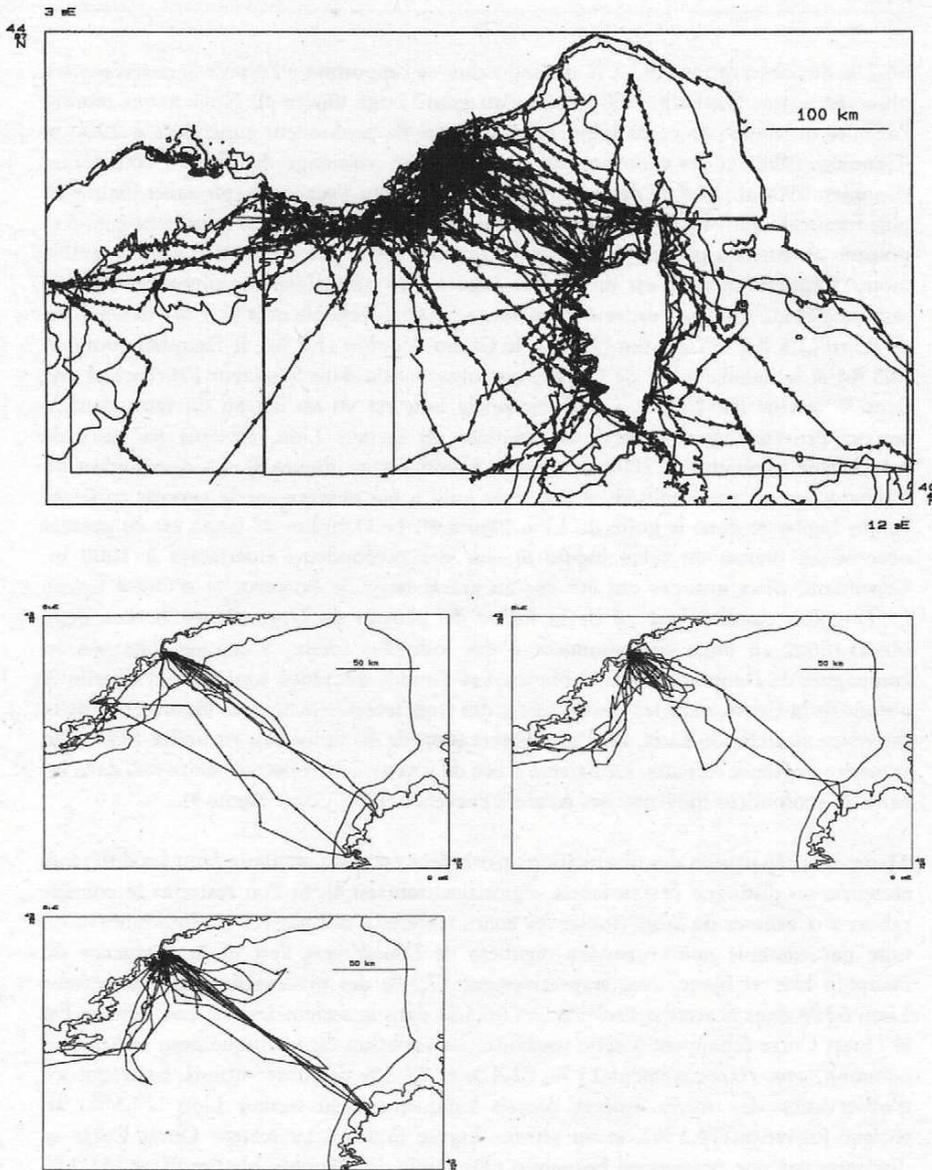


Tableau 3
Effort d'échantillonnage
(en kilomètres).

Figure 2
Distribution de l'échantillonnage
estival (années 1988 à 1998).

Figure 3
Echantillonnages en automne
(à gauche), en hiver (à droite) et au
printemps (en bas).

Un indice de détectabilité moyen est calculé pour les conditions de visibilité supérieure à 4 : il varie entre 4,5 et 4,8 selon les secteurs (**tableau 3**). Sa variation saisonnière est également assez faible : de 4,8 en été, il passe à 4,3 en automne, puis 4,5 en hiver et 4,6 au printemps. Ces écarts sont faibles autour d'une moyenne de 4,6 : l'indicateur d'abondance relative R ne sera pas biaisé du fait des conditions de détectabilité.

STRUCTURE DU PEUPEMENT ESTIVAL

Un total de 1370 observations a été réalisé en été en Méditerranée nord-occidentale, parmi lesquelles 1167 par des conditions de détectabilité moyenne à excellente (**tableau 4**). Au total 15 936 cétacés environ ont été vus durant ces observations. Le nombre d'observations est très important pour le secteur Ligure (en raison de l'effort d'échantillonnage important), moyen pour le secteur Provence, et assez équilibré pour les secteurs Lion, Ouest et Est Corse.

Tableau 4
Résultats en nombre
d'observations
(indice de détectabilité > 3).

secteur	Dauphin bleu et blanc	Dauphin commun	Grand dauphin	Dauphin de Risso	Globicéphale noir	Cachalot	Rorqual commun
Lion n = 40	23	0	1	5	0	5	6
Provence n = 156	98	1	2	4	10	5	35
Ligure n = 865	575	0	4	18	19	9	240
Ouest Corse n = 69	38	2	3	1	0	1	24
Est Corse n = 37	15	1	10	2	0	0	8

64,2 % des observations (83,2 % des individus) se rapportent à l'espèce *S. coeruleoalba*, observée depuis l'isobathe 100 m jusqu'au grand large (**figure 4**). Nous avons montré l'affinité maximale de ce dauphin pour les eaux de profondeur supérieure à 2000 m (Gannier, 1998) et ses mouvements journaliers au voisinage du plateau continental (Gannier, 1996a). 26,8 % des observations concernent l'espèce *B. physalus* (**figure 5**), plus fréquente dans les eaux de grande profondeur qu'au niveau du talus continental et presque absente du plateau continental (Gannier, 1998). Le Rorqual commun semble moins fréquent au nord-est du secteur Ligure. Les autres espèces observées dans le secteur d'étude sont, par ordre d'importance : le Globicéphale noir (2,5 %), le Dauphin de Risso (2,6 %), le Cachalot (1,7 %), le Grand dauphin (1,7 %), le Dauphin commun (0,3 %) et la Baleine à bec de Cuvier (une observation dans le secteur Provence et une dans le secteur Est Corse). Le Globicéphale noir est vu au niveau du talus dans le secteur Provence, y compris à la frontière du secteur Lion, et dans les eaux de profondeur supérieure à 2000 m dans le bassin Ligure (**figure 6**). La distribution du Cachalot est un peu similaire, à ceci près qu'il a été observé sur le versant corse du bassin Ligure et dans le golfe du Lion (**figure 6**). Le Dauphin de Risso est en général observé au niveau du talus (**figure 6**), sur des profondeurs inférieures à 1000 m. Cependant, deux groupes ont été vus au grand large de Provence et d'Ouest Corse. Le Dauphin commun est vu de la lisière du plateau au large (**figure 7**). Les deux observations au large correspondent à des individus (deux, à chaque fois) vus en compagnie de Dauphins bleus et blancs. Les Grands dauphins sont surtout distribués autour de la Corse, dans les eaux côtières des trois secteurs concernés (**figure 7**), et de la Provence au golfe du Lion, avec une observation de 40 individus, en juillet 1997, à la frontière des deux secteurs. La Baleine à bec de Cuvier a été observée deux fois dans les eaux de profondeur moyenne des secteurs Provence et Est Corse (**figure 7**).

Même si la répartition des observations par espèce est assez similaire pour les différents secteurs, on distingue des variantes régionales (**tableau 4**). Si l'on restreint la comparaison aux espèces du large (toutes les zones côtières n'ont pas été échantillonnées), on note par exemple une croissance régulière de l'ouest vers l'est de la fréquence du Dauphin bleu et blanc, avec respectivement 57,5 % des observations dans le secteur Lion, 63 % dans le secteur Provence, et 66,5 % dans le secteur Ligure. Les secteurs Est et Ouest Corse échappent à cette tendance. La variation est identique pour le Rorqual commun, avec respectivement 15 %, 22,4 % et 27,7 % des observations. La fréquence d'observation des autres espèces décroît logiquement du secteur Lion (27,5 %) au secteur Provence (14,1 %), et au secteur Ligure (5,8 %). Le secteur Ouest Corse se distingue par une proportion beaucoup plus faible du Dauphin bleu et blanc (55,1 %

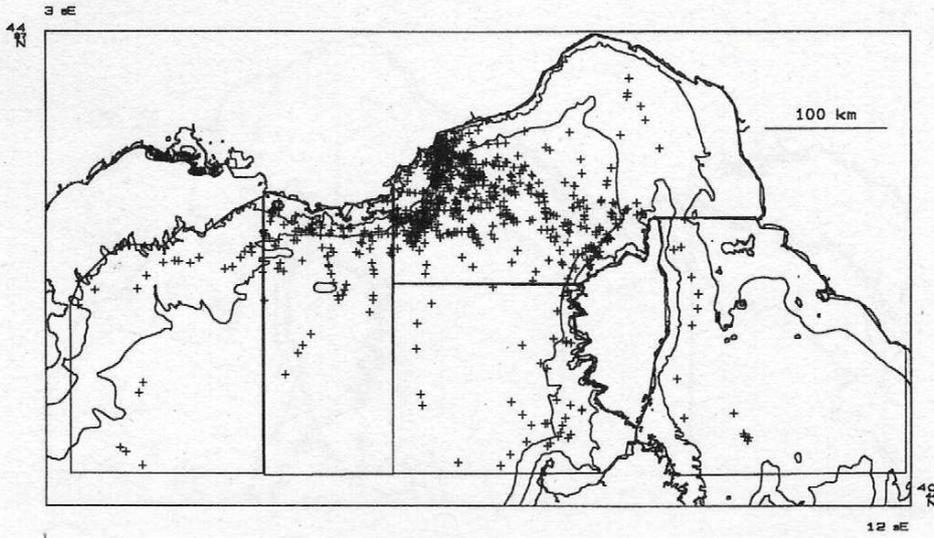


Figure 4
Observations estivales
du Dauphin bleu et blanc.

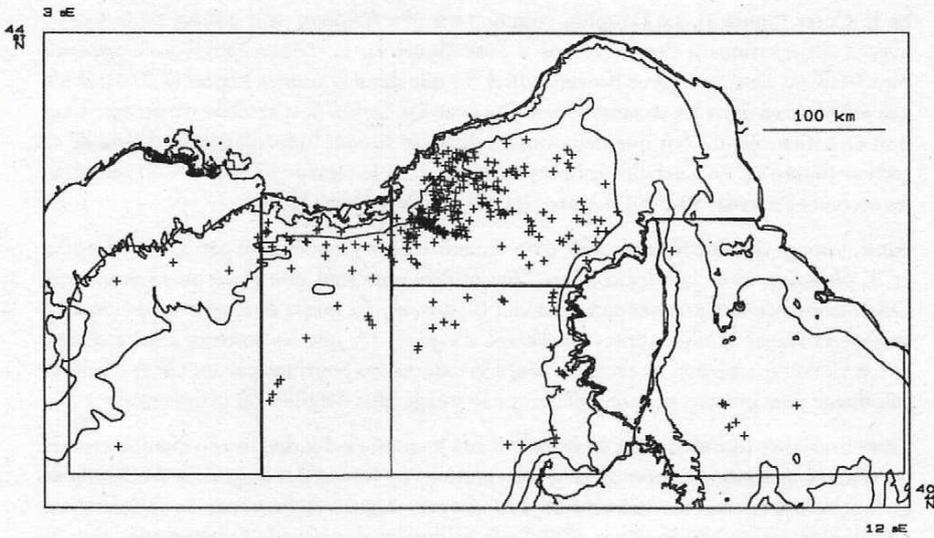


Figure 5
Observations estivales
du Rorqual commun.

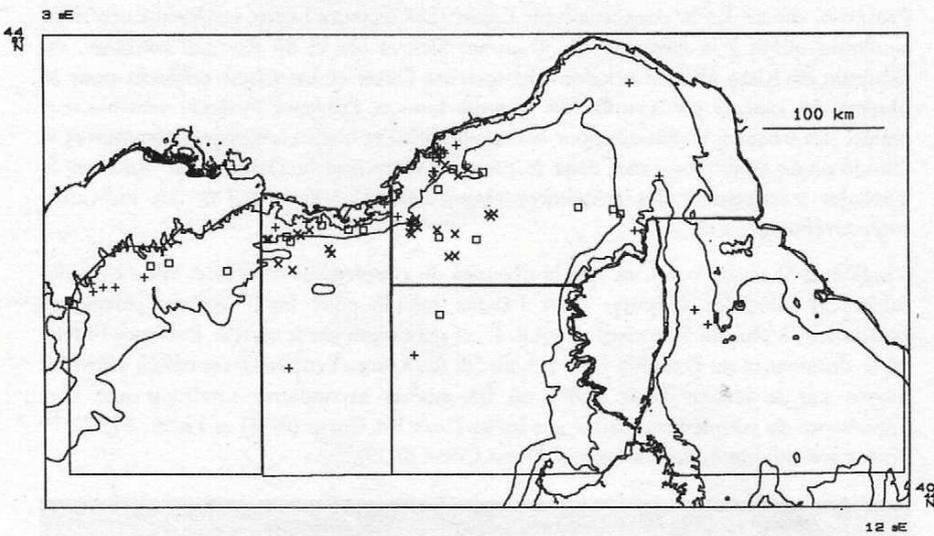
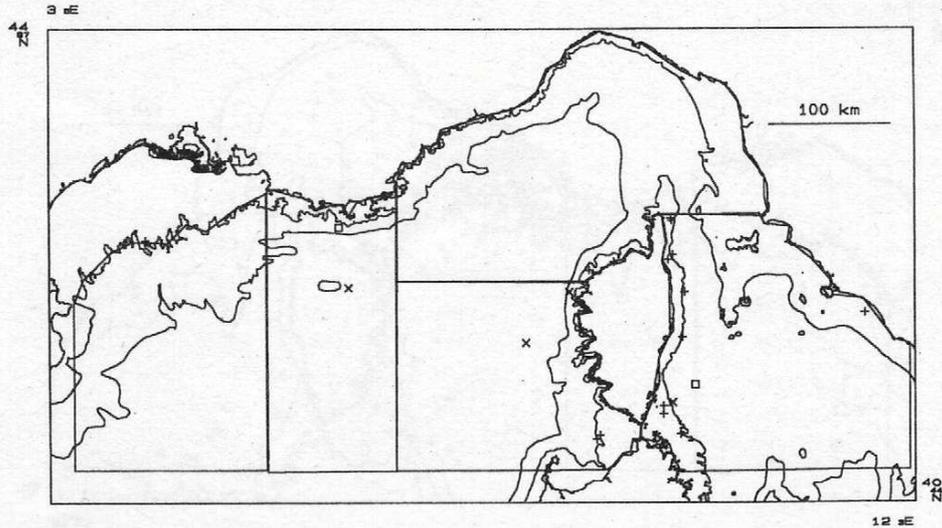


Figure 6
Observations estivales du
Globicéphale noir (croix obliques),
du Cachalot (carré blanc) et du
Dauphin de Risso (croix droites).

des observations) et une contribution importante du Rorqual commun (34,7%). Le secteur Est Corse apparaît comme distinct avec 40,5% d'observations de Dauphin bleu et blanc et 21,6% d'observations de Rorqual commun.

Parmi les espèces d'importance numérique secondaire, seuls le Grand dauphin et le Dauphin de Risso ont été observés dans tous les secteurs. Le second apparaît fréquent dans le secteur Lion, avec 12,5 % des observations, et le premier plus fréquent autour

Figure 7
Observations estivales de la Baleine à bec de Cuvier (carrés blancs), du Dauphin commun (croix obliques) et du Grand dauphin (croix droites).



de la Corse (**figure 7**). Le Dauphin commun est peu fréquent sauf autour de la Corse, avec 2 observations à l'ouest et une à l'est (**figure 7**). Le Globicéphale noir apparaît plus fréquent dans le secteur Provence (6,4 %) que dans le secteur Ligure (2,2 %). Il n'a pas été observé dans les secteurs Ouest Corse et Est Corse. Son absence du secteur Lion doit être nuancée, du fait que deux observations se situent immédiatement à l'est de ce secteur (**figure 7**). Le Cachalot est plus fréquent dans le secteur Lion (12,5 %) que dans les secteurs Provence (3,2 %), Ligure (2,1 %) et Ouest Corse (1,4 %).

Ainsi, l'image qui apparaît est celle d'un secteur Ligure plus dominé par *S. coeruleoalba* et *B. physalus*, alors que les secteurs Lion et Provence font une place plus grande aux Odontocètes de taille moyenne et grande: *G. griseus*, *G. melas* et *P. macrocephalus*. Le secteur Provence semble abriter davantage d'espèces (8) que les secteurs Ligure, Ouest et Est Corse (6 espèces). Le secteur Ligure se caractérise pourtant par un effort d'échantillonnage plus intense, propre à délivrer une image plus détaillée du peuplement.

En considérant les fréquences F_i calculées sur le nombre d'individus de chaque espèce, on obtient une modification de la représentation, en raison des disparités d'effectifs de groupe selon les espèces (**tableau 5**). Les secteurs Ligure et Provence se différencient principalement en raison d'une plus forte fréquence des grands Odontocètes dans le second: ainsi le Globicéphale noir totalise-t-il 10,6 % des cétacés vus dans le secteur Provence, contre 3,5 % dans le secteur Ligure. Les secteurs Ligure et Ouest Corse sont similaires quant à la fréquence du Dauphin bleu et blanc, du Rorqual commun, du Dauphin de Risso et du Cachalot. Les secteurs Ouest et Est Corse diffèrent pour la plupart des espèces (**tableau 5**). Les secteurs Lion et Provence diffèrent sensiblement malgré des fréquences voisines pour le Dauphin bleu et blanc: le Rorqual commun et le Globicéphale sont plus rares dans le premier, alors que le Dauphin de Risso et le Cachalot y atteignent des fréquences maximales (11,3 % et 0,7 % des individus, respectivement).

L'indice de Shannon confirme que la diversité du peuplement de cétacés varie considérablement selon les secteurs: nous l'avons calculé pour les 5 espèces pélagiques rencontrées à plus de 5 reprises au total. Il est maximum sur le secteur Provence (0,84), où la dominance du Dauphin bleu et blanc et du Rorqual commun est moins affirmée, moyen sur le secteur Lion (0,67) où les espèces secondaires totalisent une part importante du peuplement, faible sur les secteurs Est Corse (0,47) et Ligure (0,52), et atteint son minimum dans le secteur Ouest Corse (0,39).

Tableau 5
Structure des peuplements estivaux (fréquence en % du nombre total d'individus).

secteur	Dauphin bleu et blanc	Dauphin commun	Grand dauphin	Dauphin de Risso	Globicéphale noir	Cachalot	Rorqual commun
Lion n = 716	85,6	0	1,3	11,3	0	0,7	1,1
Provence n = 1978	82,3	0,1	2,4	1,5	10,6	0,4	2,7
Ligure n = 12019	91,8	0	0,3	1,1	3,5	0,1	3,2
Ouest Corse n = 774	92	2,8	0,9	1,5	0	0,1	3,6
Est Corse n = 449	82,6	1,1	9,1	1,8	0	0	2,7

Les abondances relatives ont été évaluées dans les cinq secteurs pour cinq des espèces pélagiques : le Dauphin bleu et blanc, le Dauphin de Risso, le Globicéphale noir, le Rorqual commun et le Cachalot. Les données sur le Dauphin commun et la Baleine à bec de Cuvier sont insuffisantes pour permettre ce type d'estimation.

L'effectif moyen des groupes de Dauphin bleu et blanc vaut 18,5 individus par groupe (CV = 4,0%) pour la totalité de l'aire étudiée. Les moyennes régionales s'écartent peu de cette valeur, sauf sur le secteur Lion ($\bar{S} = 23,7$) et Est Corse ($\bar{S} = 26,5$) où l'écart est plus sensible (tableau 6). Les abondances relatives sont calculées en gardant l'hypothèse d'une fonction détection unique pour les différents secteurs, et en considérant l'effectif moyen de chaque secteur régional. Les abondances estimées pour les secteurs Provence et Ligurie sont très voisines, avec respectivement 0,86 et 0,79 individu par kilomètre; elles sont supérieures aux valeurs trouvées pour le secteur Lion (0,65 ind/km) et Ouest Corse. La valeur la plus faible est obtenue pour le secteur Est Corse (0,22 ind/km). Le test T effectué sur ces estimations prises deux à deux confirme que les différences sont significatives au niveau de confiance 95 %, à l'exception des secteurs Ligurie et Provence, d'une part, et des secteurs Lion et Ouest Corse, d'autre part.

secteur	Lion	Provence	Ligurie	Ouest Corse	Est Corse
effectif moyen (CV%)	23,7 (24,5)	17,2 (11,1)	18,0 (4,7)	20,8 (10,7)	26,5 (25,1)
abondance relative (CV%)	0,65 (32,0)	0,86 (18,9)	0,79 (7,9)	0,59 (18,3)	0,22 (37,6)

secteur	Lion	Provence	Ligurie	Ouest Corse	Est Corse
effectif moyen (CV%)	1,0 (0)	1,59 (8,2)	1,44 (3,9)	1,31 (9,9)	1,5 (17,8)
abondance relative (CV%)	0,84 (48,3)	3,3 (22,9)	3,1 (14,5)	2,1 (22,7)	0,82 (50,9)

secteur	Lion	Provence	Ligurie	Ouest Corse	Est Corse
Cachalot (CV%)	8,16 (62,9)	3,11 (35,9)	1,45 (43,9)	1,40 (61,2)	0
Globicéphale noir (CV%)	0	96,8 (41,1)	24,4 (54,3)	0	0
Dauphin de Risso (CV%)	48,8 (65,4)	14,4 (33,5)	5,5 (45,1)	8,7 (60,1)	11,2 (51,2)

Le Rorqual commun est rencontré dans l'aire d'étude en groupes de 1,50 individus en moyenne (CV = 2,9%). Cet effectif moyen oscille entre 1,0 pour le secteur Lion et 1,59 pour le secteur Ligurie et paraît directement corrélé à l'abondance relative estimée dans les différents secteurs, sauf pour Est Corse (tableau 7). Nous trouvons des abondances relatives maximales pour le secteur Ligurie ($3,1 \cdot 10^{-2}$ ind/km) et pour le secteur Provence ($3,3 \cdot 10^{-2}$ ind/km). Vient ensuite le secteur Ouest Corse ($R = 2,1 \cdot 10^{-2}$ ind/km), puis à des niveaux plus faibles, les régions Lion ($R = 0,84 \cdot 10^{-2}$ ind/km) et Est Corse ($R = 0,82 \cdot 10^{-2}$ ind/km). Les abondances sont cependant affectées de forts coefficients de variation dans ces deux derniers cas (CV = 48,3% et CV = 50,9%). Les abondances relatives régionales testées deux à deux sont statistiquement différentes (test T, $p < 0,05$), à l'exception des secteurs Ligurie et Provence, d'une part, et des secteurs Lion et Est Corse, d'autre part.

On remarque que la hiérarchie trouvée pour les abondances relatives du Rorqual commun est identique à celle trouvée pour le Dauphin bleu et blanc, même si les écarts relatifs diffèrent entre les secteurs Est Corse et Lion.

Pour le Globicéphale noir, le Dauphin de Risso et le Cachalot, l'effectif moyen des groupes est estimé sur l'ensemble de l'aire d'étude, car les tailles d'échantillons dans chacun des secteurs sont souvent faibles. Pour le Cachalot, nous obtenons un effectif moyen de 1,42 individus par groupe (CV = 9,8%), avec des valeurs oscillant entre 1 et 3 individus. Le secteur Lion semble le plus abondamment peuplé en Cachalot, avec 8,16 individus pour 1000 km, vient ensuite le secteur Provence ($3,11 \cdot 10^{-3}$ ind/km) et les secteurs Ligurie et Ouest Corse, avec respectivement 1,45 et $1,40 \cdot 10^{-3}$ ind/km (tableau 8). Compte tenu du coefficient de variation de chaque estimation, les différences obtenues entre le secteur Lion et les autres secteurs sont significatives (test T, $p < 0,05$), ainsi que les différences trouvées entre le secteur Provence et les secteurs Ligurie et Ouest Corse. Il apparaît donc que l'abondance relative estivale du Cachalot décroît de l'ouest vers l'est dans l'aire étudiée. En ce qui concerne le Globicéphale noir,

Tableau 6

Abondances relatives régionales du Dauphin bleu et blanc (en individus par kilomètre parcouru).

Tableau 7

Abondances relatives régionales du Rorqual commun (en individus par centaine de kilomètres parcourus).

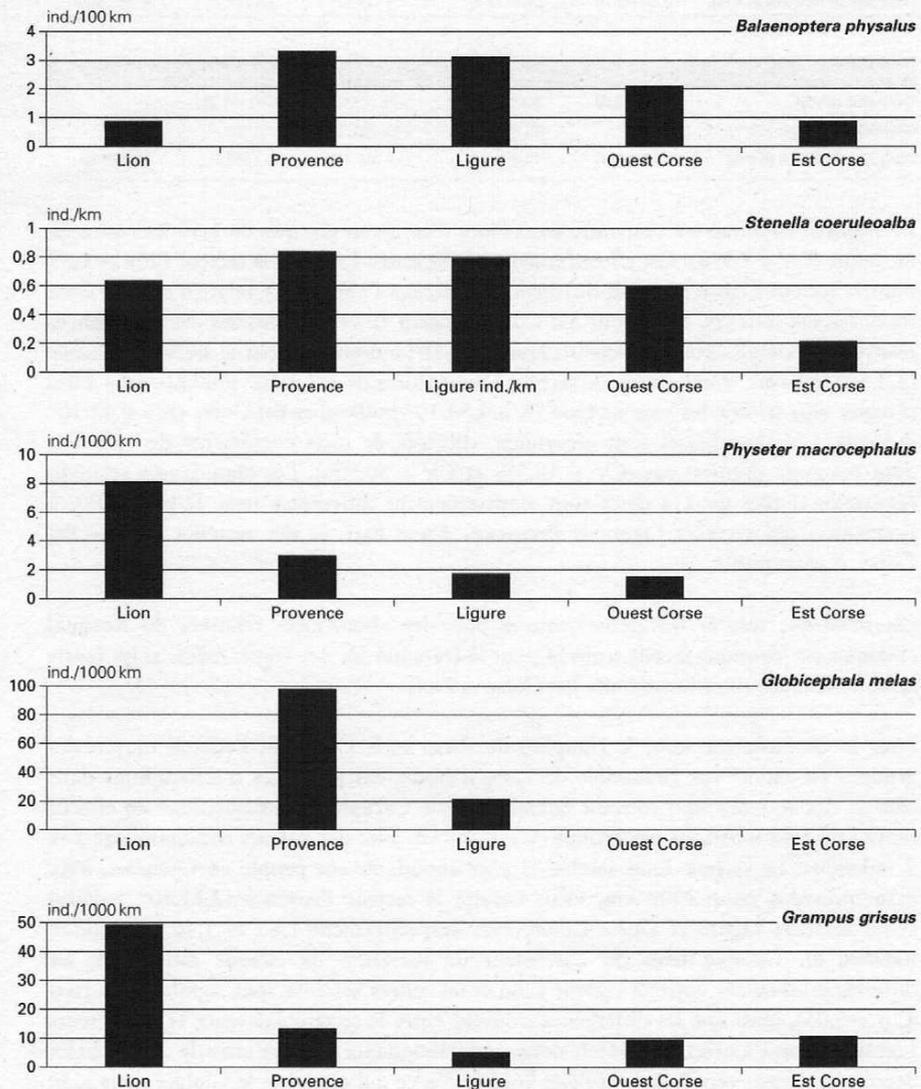
Tableau 8

Abondances relatives régionales de trois Odontocètes (en individus par millier de kilomètres parcourus).

l'effectif moyen des groupes est de 25,3 individus (CV = 26,1%) avec un minimum à 1 et un maximum à 100 individus. L'abondance relative du secteur Provence est très significativement supérieure (test T, $p < 0,05$), avec environ $94,4 \cdot 10^{-3}$ ind/km, à celle trouvée pour le secteur Ligure ($24,4 \cdot 10^{-3}$ ind/km) (**tableau 8**). L'abondance estivale du Globicéphale noir paraît nulle pour les secteurs au sud-est de la région étudiée. Le Dauphin de Risso est rencontré en groupes de 8,74 individus en moyenne (CV = 17,8%) (**tableau 8**). Le secteur Lion est le plus abondamment peuplé, avec $48,6 \cdot 10^{-3}$ ind/km (CV = 65,4%), suivi par les secteurs Provence et Est Corse ($R = 14,4 \cdot 10^{-3}$ ind/km et $R = 11,2 \cdot 10^{-3}$ ind/km). Viennent ensuite les secteurs Ouest Corse et Ligure, avec respectivement $8,7 \cdot 10^{-3}$ ind/km et $5,5 \cdot 10^{-3}$ ind/km (**tableau 8**). Les différences entre les secteurs Lion et Provence et les trois autres secteurs sont statistiquement significatives (test T, $p < 0,05$). Malgré des coefficients de variation élevés (**tableau 8**), la différence entre les secteurs Ligure et Lion est significative (test T, $p = 0,03$). Les différences mutuelles entre les secteurs Provence et Est Corse, et les secteurs Ouest Corse et Ligure, sont non significatives au seuil de confiance 95 %.

Nous remarquons donc que pour les trois espèces d'Odontocètes de taille moyenne et grande, tous teuthophages préférentiels ou exclusifs, les secteurs Lion et Provence semblent plus attractifs que le secteur Ligure, lui-même sensiblement plus fréquenté que les secteurs Ouest et Est Corse (**figure 8**). C'est dans le secteur Provence que trois des cinq espèces analysées sont les plus abondantes, alors que le secteur Lion voit l'abondance maximale du Rorqual commun. Cela correspond à une certaine logique du point de vue écologique, si l'on considère que le principal foyer de production primaire se trouve dans le secteur Ligure : le courant ligure emporte vers le sud-ouest la biomasse primaire et secondaire produite, avec une vitesse faible en été (Béthoux *et al.*, 1988).

Figure 8
Abondances estivales
relatives de 5 espèces pour les
différents secteurs.



Longhurst et Pauly (1987) estiment que la maturation de la biocénose pélagique nécessite 90 à 120 jours à partir de l'impulsion de production primaire initiale. Dans le secteur Lion, les impulsions météorologiques causent des upwellings dont l'influence s'étend au large (Liorzou *et al.*, 1989) et pendant lesquels les canyons sous-marins sont agités de courants verticaux importants. Ces phénomènes contribuent peut-être à offrir des conditions privilégiées pour les grands Odontocètes dans l'ouest du bassin. La position intermédiaire du secteur Provence entre deux foyers de production primaire semble offrir des conditions optimales pour l'ensemble des espèces. Le secteur Ouest Corse se caractérise par un peuplement moins abondant où n'apparaît pas le Globicéphale. Le secteur Est Corse semble lui nettement moins densément peuplé que les autres régions.

COMPARAISON AVEC D'AUTRES RÉSULTATS

Plusieurs études antérieures portent sur des secteurs aux limites voisines des régions que nous avons définies. Gannier *et al.* (1994) présentent des résultats sur l'aire Lion et Ouest Provence, à partir d'un ensemble de données provenant de différentes sources, dont une privilégie les grands cétacés. L'image est celle d'un peuplement diversifié, similaire à ce que nous obtenons: 87,2 % des individus appartiennent à l'espèce *S. coeruleoalba*, 5,2 % à l'espèce *G. melas*, 3,5 % à l'espèce *G. griseus*, 3,0 % à l'espèce *B. physalus*, 0,6 % à l'espèce *P. macrocephalus*. Les autres espèces signalées sont *T. truncatus* et *B. acutorostrata* (1 observation). Gannier *et al.* (1994) observent à partir d'un ensemble restreint de données que l'abondance relative obtenue sur le secteur Lion-Ouest Provence semble voisine de celle d'un secteur Ligurie-Est Provence.

Pour la structure des peuplements des secteurs Ligurie et Ouest Corse, nous pouvons nous reporter aux résultats obtenus par Forcada *et al.* (1995) à la suite d'une campagne estivale en 1992 et couvrant l'ensemble des deux régions. Cinq espèces ont été observées: *S. coeruleoalba* (88,4 % des individus), *B. physalus* (4,4 %), *G. griseus* (3,6 %), *D. delphis* (2,4 %) et *G. melas* (1,1 %). L'image du peuplement observé s'accorde bien à celle que nous obtenons dans les deux régions, les différences pouvant être attribuées aux aléas régissant les résultats d'un échantillonnage.

Forcada *et al.* (1994) ont pratiqué un échantillonnage systématique du bassin occidental durant l'été 1991 en séparant le secteur Lion - Provence - Ouest Corse et le secteur Ligurie-Toscane. Le premier secteur inclut le plateau du golfe du Lion, et ses limites géographiques s'étendent jusqu'aux latitudes 40°N-40°30N. Les estimations d'abondance pour le Dauphin bleu et blanc sont de 0,23 ind/km² (CV = 24,8 %) dans la première région et de 0,30 ind/km² (CV = 35,7 %) dans la seconde. Compte tenu des limites géographiques choisies par les auteurs et des incertitudes sur les estimations, ces résultats ne sont pas en contradiction avec les nôtres.

Pour ce qui concerne le secteur Est Corse, Marini *et al.* (1996) ont obtenu de nombreuses données en mer Tyrrhénienne centrale, situé dans le sud du secteur que nous avons délimité. L'image du peuplement obtenu diffère peu de nos résultats, puisque le Dauphin bleu et blanc domine le peuplement à hauteur de 89 % des individus, suivi par le Rorqual commun (4,1 %) et par cinq autres espèces: le Dauphin de Risso, le Grand dauphin, le Dauphin commun, la Baleine à bec de Cuvier et le Cachalot. La différence avec nos résultats s'explique en grande partie par la nature essentiellement pélagique du secteur échantillonné par Marini *et al.* (1996).

VARIATION SAISONNIÈRE DANS LE SECTEUR LIGURIE

Dans le secteur Ligurie, le peuplement subit une très forte modification saisonnière, tant du point de vue de la diversité que de l'abondance relative. A partir des données recueillies dans le sud-ouest de cette région, nous observons que le nombre d'espèces représentées chute nettement de l'été à l'automne, passant de 8 à 4, puis diminue encore en hiver et au printemps (tableau 9). En automne, la distribution du Dauphin bleu et blanc diffère peu de celle de l'été, ainsi que nous l'avons montré par ailleurs (Gannier, 1998). Le Rorqual commun semble plus fréquent au nord du bassin qu'au sud (figure 9). En hiver, le Dauphin bleu et blanc semble plus fréquent au voisinage de l'isobathe 2000 m, zone où l'activité frontale reste marquée (Boucher *et al.*, 1987).

Tableau 9
Observations durant les différentes saisons dans le secteur Ligure (indice de détectabilité > 3).

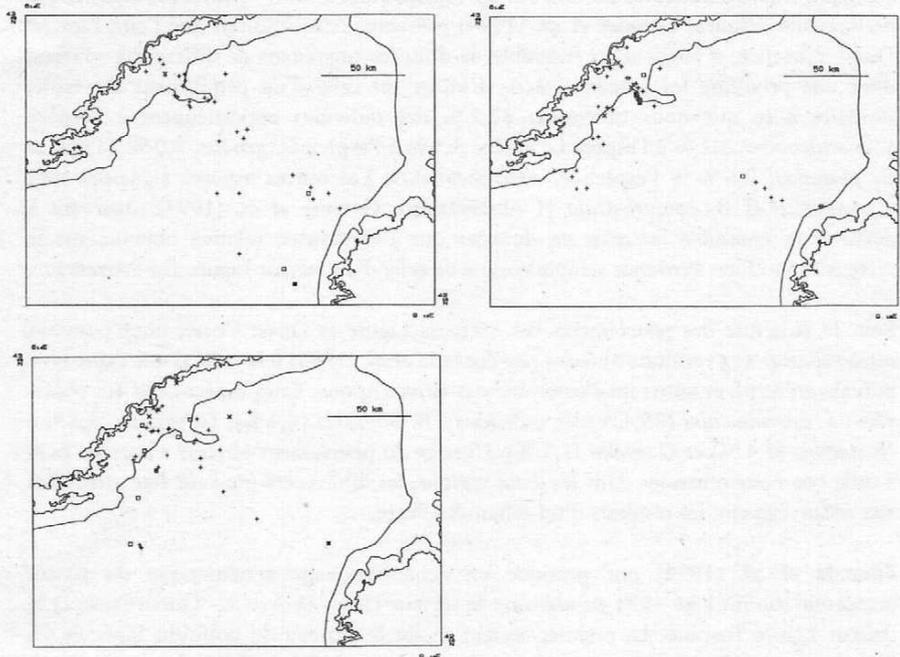
Secteur Ligure	Dauphin bleu et blanc	Dauphin commun	Grand dauphin	Dauphin de Risso	Globicéphale noir	Cachalot	Rorqual commun
été	575	0	4	18	19	9	240
automne	33	0	0	1	1	0	2
hiver	38	0	0	5	0	0	4
printemps	29	0	0	6	0	0	7

La même remarque est valable pour le Rorqual commun et le Dauphin de Risso, et s'applique également pour le versant corse du bassin ligure (**figure 10**). Au printemps, les trois espèces semblent distribuées de manière plus homogène dans le secteur étudié : le talus et le large abritent des Dauphins bleu et blanc, des Rorquals communs et des Dauphins de Risso. Les balénoptères semblent préférer le versant continental du secteur étudié (**figure 11**).

Figure 9 (à gauche)
Observations en automne
(croix droite = Dauphin bleu et blanc ;
croix oblique = Dauphin de Risso ;
carré blanc = Rorqual commun ;
carré noir = Globicéphale noir).

Figure 10 (à droite)
Observations en hiver
(croix droite = Dauphin bleu et blanc ;
croix oblique = Dauphin de Risso ;
carré blanc = Rorqual commun).

Figure 11 (en bas)
Observations au printemps
(croix droite = Dauphin bleu et blanc ;
croix oblique = Dauphin de Risso ;
carré blanc = Rorqual commun).



Le nombre d'espèces étant réduit, l'indice de diversité de Shannon diminue nettement de l'été ($H = 0,55$) à l'automne ($H = 0,29$), puis remonte un peu en hiver ($H = 0,34$). Par contre, on constate une forte remontée de l'indice de Shannon au printemps ($H = 0,84$), provoquée par la hausse de fréquence du Dauphin de Risso. Bien sûr, la diminution de diversité s'explique en partie par un effort d'échantillonnage moindre durant les trois saisons "froides", particulièrement en automne, qui entraîne certainement une sous-représentation des espèces les moins communes, mais elle est liée aussi aux fortes fluctuations que subit l'écosystème pélagique (Viale et Frontier, 1995).

L'estimation des abondances relatives saisonnières met en évidence deux tendances distinctes : la première, partagée par le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun, est celle d'une diminution marquée et significative de l'abondance ; la seconde est celle d'un cycle inversé et moins significatif, et concerne le Dauphin de Risso. La variation saisonnière pour *S. coeruleoalba* est estimée en considérant l'effectif moyen séparément pour chaque saison : celui-ci vaut 15 ind/groupe en automne, 9,1 ind/groupe en hiver et 14,3 ind/groupe au printemps. De son maximum estival de 0,79 ind/km, l'abondance de *S. coeruleoalba* passe à une valeur automnale de 0,46 ind/km puis à une valeur hivernale de 0,21 ind/km. L'abondance relative semble se stabiliser à ce palier, puisqu'au printemps la valeur est estimée à 0,19 ind/km (**tableau 10**). Les variations constatées entre deux saisons consécutives sont statistiquement significatives (test T, $p < 0,05$), sauf pour l'évolution entre l'hiver et le printemps. Ces résultats indiquent que la remontée de l'abondance du Dauphin bleu et blanc se fait tardivement en mai et juin après un palier hivernal prolongé à environ 13-15% du niveau estival (**figure 12**). L'abondance relative de *B. physalus* est estimée en calculant l'effectif moyen pour chaque saison : 2,5 ind/groupe en automne, 1 ind/groupe en hiver et 1,1 ind/groupe au

printemps. Elle décroît rapidement de son maximum de 4,1 ind/100km à une valeur automnale de 0,62 ind/100km, puis à un minimum hivernal de 0,26 ind/100km. Mais dès le début du printemps, l'abondance relative du Rorqual commun remonte à environ 0,53 ind/100km. Le minimum hivernal d'abondance atteint par *B. physalus* est très faible, de l'ordre de 6,3 % du niveau estival. La variation constatée entre l'été et l'automne est statistiquement significative (test T, $p < 0,05$); l'évolution entre l'automne et l'hiver, et l'hiver et le printemps est moins significative (test T, $p = 0,1$).

Secteur Ligure	été	automne	hiver	printemps
Dauphin bleu et blanc	0,79 (7,9)	0,46 (24,3)	0,21 (27,8)	0,19 (46,4)
Dauphin de Risso	$5,1 \cdot 10^3$ (44,3)	$10,5 \cdot 10^3$ (91,8)	$36,1 \cdot 10^3$ (54,9)	$28,3 \cdot 10^3$ (60,2)
Rorqual commun	$41 \cdot 10^3$ (20,4)	$6,2 \cdot 10^3$ (55,7)	$2,6 \cdot 10^3$ (58,1)	$5,3 \cdot 10^3$ (47,1)

En traçant des courbes d'abondance standardisées à 100 % en été et lissées, nous mettons en évidence un déphasage entre les cycles des deux espèces (figure 12). La baisse rapide et la remontée précoce de l'abondance du balénoptère, déjà soupçonnées par Gannier et Gannier (1993) peuvent être rapprochées du cycle biologique de sa proie favorite, l'Euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica* (Casanova, 1974; Orsi Relini et al., 1994; Cuzin-Rudy, 1993). Le régime alimentaire du Dauphin bleu et blanc étant beaucoup plus diversifié (Würz et al., 1993; Gannier, 1998b), il n'est pas possible de le corrélérer à la variation saisonnière trouvée pour son abondance. La décroissance lente de l'abondance en automne peut être liée à la persistance d'une abondance de proies: celles-ci sont situées à un niveau trophique élevé. Par contre, pour la suite de l'évolution, une corrélation peut aussi être recherchée avec l'évolution de la température superficielle, car cette espèce est réputée fréquenter plutôt les eaux tempérées chaudes dans le monde (Ridgway et Harrison, 1994). Nous obtenons une image intéressante en traçant sur un même graphe les variations saisonnières normalisées de la température superficielle moyenne du secteur, après les avoir relevées sur un atlas thermique (Le Vourch et al., 1992), et l'abondance relative (figure 13). On s'aperçoit en effet que la remontée de l'abondance accompagne avec un léger décalage la remontée de la température superficielle: cette dernière ne s'écarte nettement de son minimum hivernal de 13°C-14°C qu'à partir du mois de mai, en moyenne. Cette corrélation peut signifier que le facteur thermique intervient dans le cycle saisonnier de *S. coeruleoalba*; elle mériterait évidemment d'être étayée par des données d'observation plus complètes, notamment à la fin du printemps et de l'automne.

Tableau 10
Abondances relatives
saisonnnières dans le secteur
Ligure (en individus par km).

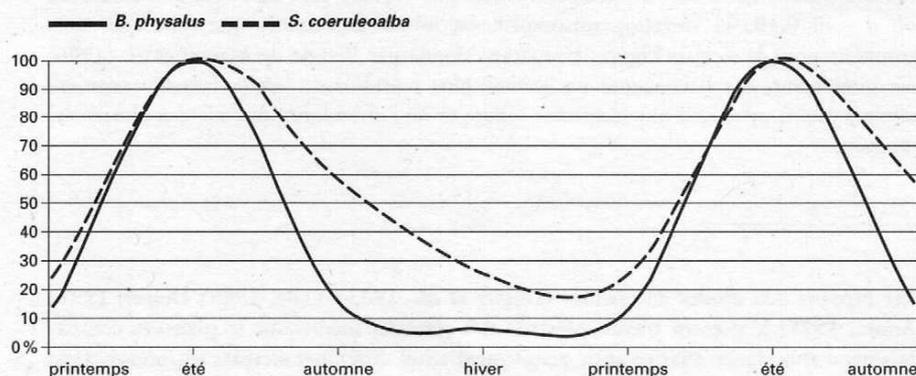


Figure 12
Variation saisonnière
de l'abondance du Rorqual commun
et du Dauphin bleu et blanc.

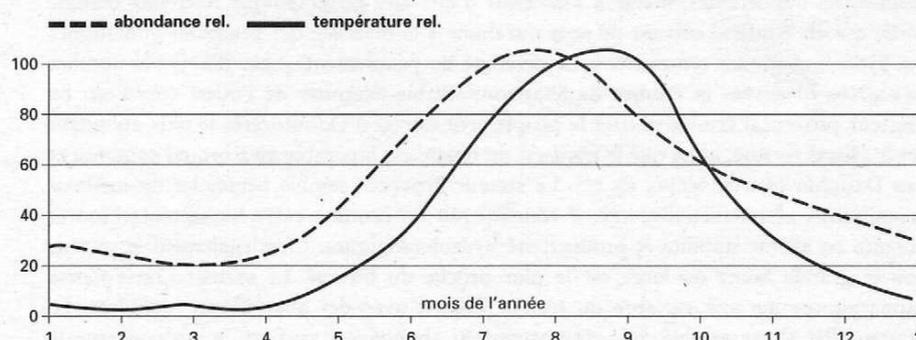


Figure 13
Variation saisonnière de la
température superficielle et de
l'abondance du Dauphin bleu
et blanc (la variation
de température est normalisée
par la formule $Q = (T - T_{\min}) / (T_{\max} - T_{\min})$).

Les résultats trouvés pour *G. griseus* sont à considérer avec prudence en raison des incertitudes élevées sur les estimations (CV de 54,9% à 91,8%). Cependant la tendance à une augmentation de l'abondance durant les trois saisons froides est statistiquement significative (test T, $p < 0,05$). Cette augmentation indiquerait que le secteur Ligure constituerait un lieu d'hivernage pour une partie de la population, soit en raison de conditions trophiques plus favorables, soit à cause de conditions climatiques plus clémentes. Les deux possibilités peuvent être considérées, car d'une part, le front ligure garde une activité productive même en hiver, et d'autre part, le golfe du Lion (où l'abondance relative est forte en été, nous l'avons vu), est agité de nombreux coups de vents et tempêtes de l'automne au printemps. L'opposition de cycle entre le Dauphin bleu et blanc et le Dauphin de Risso est tout à fait intéressante, mais nous manquons d'éléments sur l'écologie de ces deux espèces pour pouvoir en discuter les causes profondes. Toutefois, le maintien de la population de deux espèces de dauphins à un niveau conséquent durant l'hiver, saison à laquelle la température de surface descend jusqu'aux environs de 13°C, indique que les ressources alimentaires sont suffisantes pour nourrir une fraction de la population estivale de delphinidés. En ce qui concerne le Dauphin bleu et blanc, il faut s'interroger sur la nature du peuplement hivernant : s'agit-il d'une composante résidente de cette espèce ou d'une fraction de la population totale obéissant, par exemple, à des critères de ségrégation sociale ? Le fait que nous observions en saison froide des groupes composés d'adultes, de juvéniles et de nourrissons nous incite à pencher pour la première option. De plus, l'existence d'une composante résidente semble confortée par l'occurrence de groupes fréquentant les abords immédiats du littoral, avec un cycle de déplacements journaliers bien identifié (Gannier et Dallot, *in prep.*). Ce type de fractionnement de population est rencontré pour plusieurs espèces de delphinidés, notamment pour les Orques du Pacifique nord-ouest (Bigg, 1982) et pour les Grands dauphins (Ridgway et Harrison, 1994). Il est certain que cette question a son importance au niveau de la gestion de la faune marine provençale.

Peu d'autres résultats consistants existent en ce qui concerne la variation saisonnière du peuplement en Méditerranée. Marini *et al.* (1996) donnent des indices quantitatifs sous la forme de nombre d'observations par voyage. En regroupant leurs résultats par période de deux mois, nous observons que la variation saisonnière de l'indice d'abondance (en observations par voyage) est faible et irrégulière pour le Dauphin bleu et blanc, avec des valeurs de 2 à 3 groupes par voyage. Les effectifs moyens de ces groupes ne montrent pas non plus de tendance marquée. Pour le Rorqual commun, l'indice fluctue entre 0,6 et 0,9 observations par voyage, sauf en novembre-décembre où il vaut 0,10 : la variation saisonnière est moins importante que celle que nous trouvons pour le secteur Ligure. L'éclairage donné par l'étude de Marini *et al.* (1996) est intéressant, car il concerne un secteur plus méridional, généralement considéré comme moins productif que le secteur Ligure et où l'abondance estivale des cétacés est moindre.

Conclusion

Par rapport aux études antérieures (Duguy *et al.*, 1983 ; Viale, 1985 ; Duguy, 1991 ; Anon., 1995) le présent travail présente des résultats inédits sur le plan des comparaisons d'abondance relative et de peuplement entre différents secteurs régionaux. Cela résulte d'un effort d'échantillonnage connu et d'une méthodologie justifiée et adaptée, appliquée durant une dizaine d'années. Les peuplements subissent des variations régionales importantes, même à l'intérieur d'une aire géographique restreinte comme celle qui est étudiée : cela est dû sans nul doute à la diversité des situations climatiques et hydrobiologiques rencontrées. La diversité du peuplement, jugée d'après le nombre d'espèces observées et l'indice de Shannon, semble décroître de l'ouest vers l'est. Le secteur provençal semble abriter le peuplement estival d'Odontocètes le plus abondant et le plus diversifié, alors que le nord-est du bassin est favorable au Rorqual commun et au Dauphin bleu et blanc, en été. Le secteur Provence semble bénéficier du meilleur compromis abondance-diversité, il constituerait un écotone entre les secteurs Lion et Ligure en alliant stabilité et productivité hydrobiologiques. C'est également le secteur où la grande faune du large est la plus proche du littoral. Le secteur Ouest Corse apparaît comme une variante du secteur Ligure, avec des abondances moindres. Le secteur Est Corse semble, lui, plus pauvre en abondance, sauf en ce qui concerne le

Grand dauphin. L'ensemble de ces résultats estivaux permet de relativiser le lieu commun qui veut que le secteur liguro-provençal soit la région la plus attractive pour le bassin nord-occidental. Bien que les incertitudes sur les estimations soient importantes pour le secteur Lion, cette région paraît de toute première importance pour les Odontocètes et représente une aire de nourrissage importante. Le secteur Lion est également une zone de pêche de tout premier rang pour les thonidés en été. Les résultats saisonniers ne couvrent qu'une partie du secteur Ligure, mais amènent déjà des questions importantes sur le rôle de ce secteur au niveau de l'hivernage de la population de Dauphin de Risso et sur la nature de la fraction hivernante de la population de Dauphin bleu et blanc. Mais ces éléments ne peuvent pas être étendus aux autres secteurs de l'aire nord-occidentale de Méditerranée, tant l'influence des conditions climatiques et hydrobiologiques locales semble primordiale.

Cette étude met aussi en évidence le nombre de lacunes qui reste à combler, ne serait-ce que pour décrire plus complètement le peuplement de certaines régions en été. L'emploi de moyens complémentaires, comme l'étude par prospection aérienne, offre à cet égard des perspectives intéressantes au niveau de l'étude de la distribution et de l'abondance relative des Cétacés, comme l'a montré une expérience récente (Gannier *et al.*, 1996; Beaubrun *et al.*, 1997). En effet, nombre de difficultés rencontrées sur le terrain proviennent de la durée trop courte des périodes de beau temps dans certains secteurs ou durant les saisons froides. La décennie à venir promet peut-être des progrès plus importants que ceux réalisés durant les dix années écoulées.

Remerciements

Nombreuses sont les personnes qui m'ont assisté pendant trois jours ou trois semaines lors de mon travail de recherche sur le terrain : qu'elles soient ici vivement remerciées. Un remerciement tout particulier va aussi à mon épouse qui a partagé durant tout ce temps les bonnes et mauvaises fortunes des échantillonnages en mer. Nous devons une profonde reconnaissance à la Municipalité d'Antibes Juan-les-Pins, au Conseil Régional de Provence-Alpes-Côte d'Azur et au Ministère de l'Environnement, qui ont soutenu depuis plusieurs années les recherches du Groupe de Recherche sur les Cétacés. Je remercie aussi un referee anonyme qui m'a permis par ses remarques avisées d'améliorer une première version de ce manuscrit.

Références

- Aguilar A.**, 1989. A record of two Humpback Whales in the Western Mediterranean sea. *Marine Mammal Science*, 23 (8) : 306-309.
- Anonyme**, 1995. *Atlas préliminaire de distribution des cétacés de Méditerranée*. CIESM et Musée Océanographique de Monaco Ed., dir. P.C. Beaubrun, 87 p.
- Bethoux J.-P., Prieur L. et Bong J.-H.**, 1988. Le courant ligure au large de Nice. *Oceanologica Acta*, n° sp. 9 : 59-67.
- Beaubrun P., David L., Di-Méglio N., Gannier A. et Gannier O.**, 1997. First aerial survey in the NW Mediterranean: preliminary results. *European Res. Cetaceans*, 11 : 100-103.
- Bigg M.A.**, 1982. An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks of Vancouver island. *Rep. Int. Whal. Commn.*, 32 : 655-666.
- Boucher J., Ibanez F. et Prieur L.**, 1987. Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea. *J. of Mar. Res.*, 45 : 133-173.
- Buckland S.T., Cattanach K.L. et Gunnlaugsson T.**, 1992. Fin Whale abundance in the Northeast Atlantic estimated from Icelandic and Faroese NASS 87 and NASS 89 data. *Rep. Int. Whal. Commn.*, 42 : 845-851.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P. et Laake J.L.**, 1993. *Distance sampling estimating abundance of biological populations*. Chapman and Hall Ed., London, 446 p.
- Casanova B.**, 1974. *Les Euphausiacés de Méditerranée (Systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie)*. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Université d'Aix-Marseille I, 360 p.
- Coste B., Jacques G. et Minas H.J.**, 1977. Sels nutritifs et production primaire dans le Golfe du Lion et ses abords. *Ann. Inst. océanogr.*, 53 (2) : 189-202.
- Coste B. et Minas H.J.**, 1977. Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée Nord-occidentale: IV. Hydrologie et sels nutritifs. *Ann. Inst. océanogr.*, 53 (2) : 177-188.
- Cuzin-Roudy J.**, 1993. Reproductive strategies of the Mediterranean krill, *M. norvegica* and the Antarctic krill, *E. superba*. *Invertebrate Reproduction Dev.*, 23 (2) : 105-114.
- Duguy R.**, 1991. Les mammifères marins de la Méditerranée occidentale. *Bull. Soc. Zool. France*, 114 (3) : 89-96.
- Duguy R., Casinos A., Di Natale A., Filella S., Ktari-Chakroun F., Lloze R. et Marchessaux D.**, 1983. Répartition et fréquence des mammifères marins en Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (5) : 223-230.
- Forcada J.**, 1995. Abundance of common and striped dolphins in the Southwestern Mediterranean. *European Res. Cetaceans*, 9 : 153-155.
- Forcada J., Aguilar A., Hammond P., Pastor X. et Aguilar R.**, 1993. Distribution and abundance of fin whales in the Western Mediterranean Sea during the summer. *European Res. Cetaceans*, 7 : 128-130.

- Forcada J., Aguilar A., Hammond P., Pastor X. et Aguilar R.**, 1993. Distribution and abundance of fin whales in the Western Mediterranean Sea during the summer. *European Res. Cetaceans*, 7: 128-130.
- Forcada J., Aguilar A., Hammond P., Pastor X. et Aguilar R.**, 1994. Distribution and numbers of striped dolphins in the Western Mediterranean Sea after the 1990 epizootic outbreak. *Marine Mammal Science*, 10 (2): 137-150.
- Forcada J., Notarbartolo di Sciara G. et Fabbri F.**, 1995. Abundance of the fin whales and the striped dolphin summering in the corso-ligurian basin. *Mammalia*, 59: 127-140.
- 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 de Doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 437 p.
- Gannier A.**, 1996. Etude de la fréquentation diurne et nocturne des abords du littoral provençal par les Cétacés. *Actes de la Conférence Internationale RIMMO 5* (Antibes, 15-17 novembre 1996): 26-29.
- Gannier A.**, 1997. Estimation de l'abondance estivale du Rorqual commun *Balaenoptera physalus* (Linné, 1758) dans le bassin liguro-provençal (Méditerranée nord-occidentale). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 52 (1): 69-86.
- Gannier A.**, 1998 a. Une estimation de l'abondance estivale du Dauphin bleu et blanc *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833) dans le futur sanctuaire marin international de Méditerranée nord-occidentale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 53 (3): sous presse.
- Gannier A.**, 1998 b. Variation saisonnière de l'affinité bathymétrique des Cétacés dans le bassin liguro-provençal. *Vie et Milieu*, 48 (1): 25-34.
- Gannier A. et Gannier O.**, 1993. The winter presence of the fin whale in the liguro-provençal basin: preliminary study. *European Res. Cetaceans*, 7: 131-134.
- Gannier A. et Gannier O.**, 1994. Abundance of *Grampus griseus* in the northwestern Mediterranean. *European Res. Cetaceans*, 8: 99-102.
- Gannier A., Beaubrun P. et Di-Méglio N.**, 1994. Cetacean occurrence in the gulf of Lion and surroundings. *European Research Cetaceans* 8: 87-91.
- Gannier A. et Gannier O.**, 1997. New results on the seasonal variation of the cetacean population in the liguro-provençal basin. *European Res. Cetaceans*, 11: 91-94.
- Gannier A. et David L.**, 1997. Day and night distribution of the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the area off Antibes (Ligurian Sea). *European Res. Cetaceans*, 11: 160-163.
- Gannier A., David L., Di Meglio N., Gannier O. et Beaubrun P.C.**, 1996. Résultats préliminaires du premier recensement aérien du Rorqual commun en Méditerranée nord-occidentale. *Actes de la Conférence Internationale RIMMO 5* (Antibes, 15-17 novembre 1996): 53-55.
- Gannier A. et Dallot S.**, in prep. Spatio-temporal variations of the relative abundance of the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*, Meyen 1833) in the region of the ligurian front (northwestern mediterranean sea).
- Hua B.J. et Thomasset F.**, 1983. A numerical study of the effects of coastline geometry on wind-induced upwelling in the gulf of Lion. *J. Phys. Oceanography*, 13: 678-694.
- Hiby A. et Hammond P.S.**, 1989. Survey techniques for estimating abundance of cetaceans. *Rep. Int. Whal. Commn, special issue*, 11: 47-80.
- Laake J.L., Buckland S.T., Anderson D.R. et Burnham K.P.**, 1994. *Distance user's guide V2.1*. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, 72 p.
- Le Vourch J., Millot C., Castagné N., Le Borgne P. et Olry J.-P.**, 1992. Atlas des fronts thermiques en Méditerranée d'après l'imagerie satellitaire. *Mem. Inst. océan. Monaco*, 16: 1-160.
- Licot M.**, 1985. *Etude écobydrodynamique du front liguro-provençal au large de la Corse*. Thèse de Doctorat de l'Université de Liège, Faculté des Sciences, 131 p.
- Liorzou B., Guenegan Y. et Bigot J.-L.**, 1989. *Les facteurs hydroclimatiques et biologiques induisant les concentrations de thonidés dans le golfe du Lion*. Rapport SCRS 89, 13 p.
- Longhurst et Pauly**, 1987. *Ecology of tropical oceans*. Academic Press (San Diego), 407 p.
- Marini L., Consiglio C., Angradi A.M., Catalano B., Finoia M.G., Villetti G. et Sanna A.**, 1996. Distribution and seasonality of cetaceans sighted during scheduled ferry transects in Central Tyrrhenian Sea: 1989-1992. *Ital. J. Zool.*, 63(4): 381-388.

Masse J. et Cadiou Y., 1994. *Cedipe - Manuel Utilisateur*. IFREMER, 38 p. + annexes.

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

Nival P., Nival S. et Thiriot A., 1975. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. II. Biomasse et production zooplanctonique. Relations phyto-zooplancton. *Marine Biology*, **31**: 249-270.

Notarbartolo di Sciara G., 1987. Killer Whale in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science*, **3** (4): 356-360.

Notarbartolo di Sciara G., Venturino M.C., Zanardelli M., Bearzi G., Borsani F. et Cavalloni B., 1993. Cetaceans in the central Mediterranean Sea: distribution and sighting frequencies. *Boll. Zool.*, **60**: 131-138.

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

Prieur L., 1981. Hétérogénéité temporelle dans le bassin liguro-provençal. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **27**: 177-179.

Ridgway S.H. et Harrison R.J., 1994. *Handbook of Marine Mammals. Volume 5: the first of Dolphins*. Academic Press Ed., 416 p.

Saporta G., 1990. *Probabilités, analyse des données et statistique*. Technip Ed., Paris, 488 p.

Souquet M. et Charreire F., 1991. *Rapport "Opération Cétacés" 1991*. Greenpeace France Ed., 22 p. + annexes.

Viale D., 1985. Cetaceans in the north western Mediterranean: their place in the ecosystem. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **23**: 491-571.

Viale D. et Frontier S., 1995. *Ecosystèmes: structure, fonctionnement et évolution*. Masson Ed., Paris, 445 p.

Würz M. et Marrale D., 1993. Food of striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the Ligurian sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **73**, 571-578.

