

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE

ECOLE PRATIQUE DES HAUTES ETUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MEMOIRE

Présenté
par
François Gally

Pour l'obtention du diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes

Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du
golfe normand-breton : distribution, estimation et
structure sociale de la population entre 2009 et 2013

Soutenu le 18 juin 2014 devant le jury suivant :

Madame Claudie Doums – Président
Monsieur Christophe Guinet – Tuteur scientifique
Monsieur Bruno Delesalle – Tuteur pédagogique
Monsieur Pascal Monestiez – Rapporteur
Monsieur Vincent Ridoux – Examineur

Remerciements

Je remercie ici toutes les personnes qui m'ont aidé et guidé tout au long de ce travail de longue haleine.

Ma reconnaissance va tout particulièrement à Pierre Beaubrun qui fut mon premier contact dans le milieu des mammifères marins. Pierre, je vous saurai éternellement gré d'avoir su m'encourager avec aussi peu d'enthousiasme : cela m'a contraint à clarifier mes intentions et à m'accrocher. Ce fut là un cadeau inestimable.

Je remercie Bruno Delesalle, mon tuteur pédagogique, pour avoir accepté de me suivre après le départ de Pierre Beaubrun et pour m'avoir accompagné jusqu'à la fin de cette aventure avec sa légendaire ténacité. Merci de votre confiance et de votre soutien sans faille. Ce fut pour moi un véritable moteur.

Je remercie Christophe Guinet, mon tuteur scientifique, pour sa grande curiosité, ses remarques avisées et ses questionnements qui m'ont contraint à pousser mon raisonnement dans ses derniers retranchements.

Je remercie Pascal Monestiez pour m'avoir fait toucher du doigt le monde merveilleux des matrices et de la confusion que ces dernières sèment autour d'elles.

J'adresse ma plus vive gratitude aux bénévoles et aux stagiaires du GECC qui, par leur implication et leur motivation, ont permis à ce travail de voir le jour.

Enfin, je remercie la femme qui m'accompagne et qui m'a supporté durant ces longs mois d'incubation.

Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013

	Pages
1. Introduction	8
1.1. Pourquoi étudier les grands dauphins du golfe normand-breton ?	8
1.2. Présentation du cadre géographique	9
1.2.1 <i>La zone d'étude</i>	9
1.2.2. <i>Le golfe normand-breton</i>	9
1.2.2.a. Caractéristiques physiques	10
1.2.2.b. Caractéristiques économiques	10
1.3. Le grand dauphin <i>Tursiops truncatus</i>	13
1.3.1. <i>Classes d'âge</i>	13
1.3.2. <i>Dimorphisme entre mâles et femelles</i>	14
1.3.3. <i>Structure sociale</i>	14
1.3.4. <i>Réglementation pour la protection du grand dauphin</i>	14
2. Matériel et méthodes	16
2.1. Les sorties en mer	16
2.1.1. <i>Conditions météorologiques et matériel</i>	16
2.1.2. <i>Protocole d'observation</i>	16
2.1.3. <i>Synthèse des observations</i>	17
2.2. La photo-identification	22
2.2.1. <i>Méthodologie</i>	22
2.2.2. <i>Catalogue</i>	24
2.2.3. <i>Synthèse des identifications</i>	25
3. Le sexage de la population	27
3.1. Méthode	27
3.1.1. <i>Les différentes méthodes de sexage du grand dauphin</i>	27
3.1.2. <i>Elaboration d'une méthode de sexage adaptée à la population du golfe normand-breton</i>	29
3.1.2.a. Données utilisées	29
3.1.2.b. Mise en place d'indicateurs	29
3.1.2.c. Matrices de confusion	32
3.2. Résultats	34
3.3. Discussion	35
4. Distribution spatiale et fidélité au site	37
4.1. Résultats	37
4.2. Discussion	38
5. Estimation de la population	41
5.1. Méthode	41
5.1.1. <i>Le programme CAPTURE</i>	41
5.1.2. <i>Le choix des données</i>	43
5.2. Résultats	43
5.3. Discussion	46

6. Composition des groupes	47
6.1. Méthode	47
6.1.1. <i>Taille</i>	47
6.1.2. <i>Mixité</i>	48
6.2. Résultats	48
6.2.1. <i>Taille</i>	48
6.2.2. <i>Mixité</i>	53
6.3. Discussion	56
7. Structure sociale de la population	58
7.1. Méthode	58
7.1.1. <i>Indices d'associations</i>	58
7.1.2. <i>Associations préférentielles</i>	59
7.1.3. <i>Variables sociales de la population</i>	59
7.1.4. <i>Visualiser la structure sociale</i>	59
7.1.4.a. Diagramme de réseau social	59
7.1.4.b. Dendrogramme	60
7.1.5. <i>Betweenness et divisions naturelles au sein du réseau</i>	61
7.1.6. <i>Influence du sexe sur la structure sociale</i>	61
7.2. Résultats	62
7.2.1. <i>Choix de l'échantillon</i>	62
7.2.2. <i>Associations préférentielles</i>	62
7.2.3. <i>Variables sociales</i>	62
7.2.4. <i>Visualiser la structure sociale</i>	63
a. Diagramme de réseau social	63
b. Dendrogramme	63
7.2.5. <i>Betweenness et divisions naturelles au sein du groupe</i>	68
7.2.6. <i>Influence du sexe sur la structure sociale</i>	74
7.3. Discussion	74
8. Conclusion et perspectives	76
Bibliographie	78
Annexe	86
Annexe 1 : Fonction de langage R pour le calcul de la couverture de l'échantillon, ou SC.	86
Résumé et mots-clés	88

Liste des tableaux et des figures

	Pages
Figures :	
Figure 1 : Carte de la zone d'étude prospectée par le GECC entre 2009 et 2013	9
Figure 2 : Simulation numérique des trajectoires à long terme des courants dans la Manche (Salomon <i>et al.</i> , 1991)	10
Figure 3 : Les principaux bassins d'élevage conchylicole dans le golfe normand-breton (Trigui, 2009)	12
Figure 4 : Photographie d'un aileron dorsal et de l'arrière du corps d'un grand dauphin	17
Figure 5 : Répartition saisonnière des sorties en mer effectuées entre 2009 et 2013	18
Figure 6 : Représentation de la répartition mensuelle des sorties et des observations effectuées entre 2009 et 2013	19
Figure 7 : Effort de recherche pour les années 2009 à 2013. L'effort de recherche est représenté en minute par maille d'un km ²	21
Figure 8 : Localisation des groupes de grands dauphins observés entre 2009 et 2013	22
Figure 9 : Numérotation de plusieurs ailerons figurant sur une même photographie	23
Figure 10 : Angle de prise de vue en degrés	23
Figure 11 : Illustration des différents niveaux de marquage	24
Figure 12 : Evolution du catalogue entre 2009 et 2013	25
Figure 13 : Représentation graphique du nombre d'individus marqués et lisses identifiés chaque année entre 2009 et 2013	26
Figure 14 : Distribution du pourcentage d'associations partielles des mâles et des femelles de la liste de référence	31
Figure 15 : Distribution du niveau de marquage des mâles et des femelles de la liste de référence	32
Figure 16 : Localisation des observations opportunistes de grands dauphins entre 2009 et 2013	38
Figure 17 : Carte prédictive de la distribution spatiale des grands dauphins du golfe normand-breton (Chambault, 2013)	39
Figure 18 : Représentation graphique des estimations de population et de leur intervalle de confiance entre 2009 et 2013	44
Figure 19 : Représentation en pourcentage du nombre de groupes rencontrés entre 2009 et 2013 dont la taille a été estimée visuellement et par la photo-identification	50
Figure 20 : Répartition par année de la taille des groupes estimés visuellement	51
Figure 21 : Répartition par année de la taille des groupes estimés par photo-identification	51
Figure 22 : Pourcentage d'individus mâles pour chacun des 276 groupes de l'échantillon en fonction de la taille des groupes	54
Figure 23 : Graphique de répartition des groupes de grands dauphins en fonction de leur mixité pour chaque année	55
Figure 24 : Diagramme de réseau social représenté à partir de l'indice d'associations HWI	63
Figure 25 : Variation de la modularité du réseau en fonction de l'indice d'associations	64
Figure 26 : <i>Knot diagram</i> ou diagramme de nœuds	64
Figure 27 : Dendrogramme de la population des grands dauphins du golfe normand-breton	65

Figure 28 : Représentation géographique des individus composant le groupe 1 (en bleu) du dendrogramme	66
Figure 29 : Représentation géographique des individus composant le groupe 2 (en vert) du dendrogramme	66
Figure 30 : Représentation géographique des individus composant le groupe 3 (en rouge) du dendrogramme	67
Figure 31 : Représentation géographique des individus composant les trois groupes (bleu, vert et rouge) du dendrogramme	67
Figure 32 : Répartition en pourcentage des individus des trois groupes du dendrogramme (bleu, vert et rouge) en fonction de la latitude	68
Figure 33 : Diagramme de réseau social représenté à partir des valeurs du <i>betweenness</i>	69
Figure 34 : Variation de la modularité du réseau en fonction de la valeur du <i>betweenness</i>	69
Figure 35 : Représentation du <i>betweenness</i> en fonction des individus de l'échantillon	70
Figure 36 : Diagramme du réseau social des individus de l'échantillon ayant la valeur du <i>betweenness</i> la plus basse d'après la méthode de Girvan-Newman	70
Figure 37 : Diagramme du réseau social des 92 individus de l'échantillon ayant la valeur du <i>betweenness</i> la plus élevée d'après la méthode de Girvan-Newman	71
Figure 38 : Diagramme du réseau social des individus de l'échantillon ayant la valeur du <i>betweenness</i> la plus basse avec les deux individus dont le <i>betweenness</i> est le plus élevé	72
Figure 39 : Représentation géographique des individus composant les groupes 1 et 2 (turquoise et orange) de l'échantillon	73
Figure 40 : Représentation géographique des individus composant le groupe 3 (rose) de l'échantillon	73

Tableaux :

Tableau 1 : Nombre de sorties et d'observations effectué entre 2009 et 2013	18
Tableau 2 : Répartition mensuelle des sorties et des observations effectuées entre 2009 et 2013	18
Tableau 3 : Evolution du nombre d'individus lisses et marqués par année dans le catalogue	24
Tableau 4 : Synthèse du nombre d'individus marqués et lisses identifiés entre 2009 et 2013	25
Tableau 5 : Caractéristiques des quatre niveaux d'encoches et de griffures	31
Tableau 6 : Principe de la matrice de confusion	33
Tableau 7 : Résultats obtenus pour toutes classes d'âge confondues	34
Tableau 8 : Résultats obtenus pour la classe d'âge des adultes	34
Tableau 9 : Nombre d'individus identifiés et sexés entre 2009 et 2013	35
Tableau 10 : Calcul pour estimer la fidélité au site	38
Tableau 11 : Sessions utilisées pour les estimations de population de 2009 à 2013	45
Tableau 12 : Tableau récapitulatif des résultats des estimations de populations pour les années 2009 à 2013	45
Tableau 13 : Comparaison des méthodes pour estimer la taille des groupes	48
Tableau 14 : Groupes estimés visuellement et par photo-identification entre 2009 et 2013	49

Tableau 15 : Répartition en pourcentage de la taille des groupes par année en fonction de l'estimation visuelle et de la photo-identification	50
Tableau 16 : Moyenne par année du nombre d'individus par groupe estimés par photo-identification	52
Tableau 17 : Nombre de groupes estimés visuellement entre 2009 et 2013 en fonction des mois de l'année	52
Tableau 18 : Nombre de groupes estimés par la photo-identification entre 2009 et 2013 en fonction des mois de l'année	53
Tableau 19 : Répartition du nombre de groupes de grands dauphins en fonction de la mixité pour chaque année	53
Tableau 20 : Répartition en pourcentage des groupes en fonction de la proportion de mâles et de femelles pour chaque mois de l'année	56
Tableau 21 : Synthèse des variables sociales	63

1. Introduction

1.1. Pourquoi étudier les grands dauphins du golfe normand-breton ?

Le grand dauphin, ou *Tursiops truncatus* (Montagu 1821), est une espèce protégée par la loi qui, si elle n'est pas directement menacée en France, vit néanmoins dans un milieu fragile et subit de fortes pressions anthropiques.

En 2010, la population des grands dauphins du golfe normand-breton a été estimée à 420 individus (IC 95% : 331-521) (Louis *et al.*, article à soumettre). A titre de comparaison, la population des grands dauphins de l'estuaire de Shannon, en Irlande, a été estimée, en 2010, à 107 individus (IC 95% : 83-131) (Berrow *et al.*, 2012) et celle de la baie de Cardigan, en Angleterre, s'élevait, en 2012, à 270 individus (IC 95% : 122-175) (Feingold & Evans, 2013). Au regard de ces exemples, la population des grands dauphins du golfe normand-breton apparaît comme une population importante. A cela il convient d'ajouter que ces mammifères marins occupent, en raison de leur statut de prédateurs supérieurs (Bowen, 1997), une place centrale dans l'écosystème local. Des perturbations dans leur habitat peuvent donc avoir de lourdes conséquences pour eux, mais aussi pour toute la chaîne trophique. Enfin, plusieurs projets d'Energie marines renouvelables sont à l'étude dans le golfe normand-breton : deux parcs éoliens sont en projet en baie de Saint-Brieuc et en baie de Seine, ainsi qu'une ferme pilote d'hydroliennes dans le Raz Blanchard. Or, la baie de Saint-Brieuc et le Raz Blanchard se trouvent dans le périmètre de la zone fréquentée par cette population de mammifères marins.

Tous ces éléments font de la population des grands dauphins du golfe normand-breton un sujet d'étude exceptionnel et nécessaire, non seulement pour confirmer et augmenter notre connaissance sur ces animaux, mais aussi pour anticiper efficacement les changements susceptibles d'affecter cette population (Wiens, 1989).

Le rapport présenté ici et réalisé dans le cadre d'un diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE) repose sur les données collectées par le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin, ou GECC, entre 2009 et 2013. Cette association, qui travaille depuis 1997 à l'étude et à la préservation des mammifères marins en mer de la Manche, effectue des sorties en mer tout au long de l'année pour assurer le suivi de la population des grands dauphins du golfe normand-breton. Entre 2004 et 2006, la zone prospectée par le GECC pour ce suivi se limitait à la baie du Mont Saint-Michel. En 2007, cette zone s'est quelque peu agrandie mais ce n'est qu'à partir de 2009 que le golfe normand-breton a été prospecté de manière systématique et uniforme. Cette évolution du travail de terrain explique pourquoi j'ai choisi de n'utiliser, dans le cadre de cette étude, que les données collectées entre 2009 et 2013 : pour les années précédentes, la zone n'est pas couverte de manière satisfaisante, ce qui fausse considérablement les résultats.

Cette étude a pour ambition de décrire la population des grands dauphins du golfe normand-breton, afin de mettre en place un suivi sur le long terme suffisamment précis et adapté pour déceler rapidement d'éventuels bouleversements. Dans un premier temps, elle s'attarde sur les spécificités physiques et économiques du golfe normand-breton et présente l'espèce du grand dauphin. Ensuite, elle détaille les données à disposition et la manière dont ces dernières ont été obtenues. Enfin, elle expose les différentes méthodes choisies pour l'étude de cette population, à savoir le sexage, la distribution spatiale et la fidélité au site, l'estimation de la population, la composition des groupes (taille et mixité) et, pour finir, la structure sociale de cette population.

1.2. Présentation du cadre géographique

1.2.1 La zone d'étude

Si les grands dauphins (*Tursiops truncatus*) sont fréquemment observés dans le golfe normand-breton, il convient d'ajouter que plusieurs individus de cette même population sont aussi vus au nord et à l'est de la presqu'île du Cotentin, jusqu'en baie de Seine (figure 1).

En conséquence, le GECC a choisi de ne pas limiter sa prospection au seul golfe normand-breton, mais de l'étendre à une zone plus vaste qui s'étend de Courseulles-sur-mer, en baie de Seine, à la pointe du cap Fréhel, et qui comprend une partie des îles anglo-normandes, à savoir Aurigny, Jersey, les archipels des Ecréhous et des Minquiers. Guernesey et Serk ne sont pas comprises dans cette zone, car peu d'observations de grands dauphins ont été signalées autour de ces îles.

Cette zone de prospection correspond à une surface proche de 7000 km².

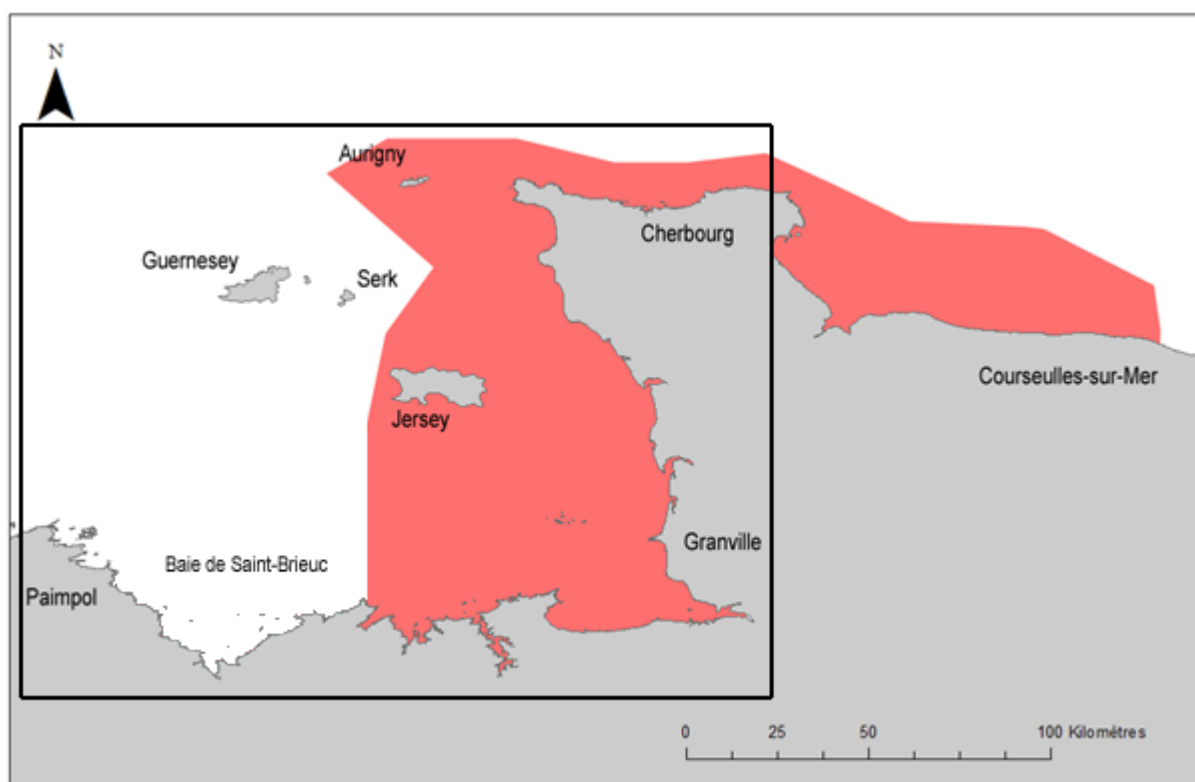


Figure 1 : Carte de la zone d'étude prospectée par le GECC entre 2009 et 2013. Le cadre délimite le golfe normand-breton

Il n'en demeure pas moins que le golfe normand-breton reste la zone géographique où les grands dauphins sont le plus souvent observés (partie 2.1.3). C'est pourquoi j'ai pris le parti, dans ce travail, de désigner cette population de mammifères marins sous le nom de « population des grands dauphins du golfe normand-breton » et de m'attacher à la description des caractéristiques physiques et économiques de ce site uniquement.

1.2.2. Le golfe normand-breton

Le golfe normand breton est situé dans la mer de la Manche. Il s'étend de Bréhat à la pointe nord-ouest du Cotentin et englobe les îles anglo-normandes (figure 1).

1.2.2.a. Caractéristiques physiques

Le golfe normand-breton est une profonde indentation côtière parsemée d'îles et d'îlots très particulière à l'échelle de la Manche. C'est une entité biogéographique marine reconnue et caractérisée par plusieurs particularités physiques (Le Mao, 2011, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>).

Tout d'abord, les marées atteignent dans cette zone une amplitude exceptionnelle, pouvant aller jusqu'à 15 mètres en baie du Mont Saint-Michel durant les grandes marées d'équinoxe. A l'échelle planétaire, peu de sites connaissent une telle amplitude. Citons, à titre d'exemple, l'estuaire de la Severn en Grande-Bretagne, la baie de Fundy, au Canada, la baie de Garolim, en Inde, ou encore celle d'Inchon, en Corée. Ces oscillations de la marée sont à l'origine d'intenses courants dont l'effet est une quasi-absence de stratification des eaux (Le Mao, 2011, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>). Dans le nord Cotentin, les courants de marée peuvent atteindre 10 nœuds en marée montante. Leur intensité baisse en allant vers l'est. A Granville, leur vitesse ne dépasse pas 2 nœuds. Il convient ensuite de souligner l'existence de nombreuses structures tourbillonnaires (gyres) générées par les courants autour des îles et des archipels du golfe (figure 2), suffisamment marqués pour résister aux différentes situations météorologiques et aux vents changeants, et provoquant ponctuellement des fronts thermiques, en particulier aux alentours de Guernesey (Salomon *et al.*, 1991).

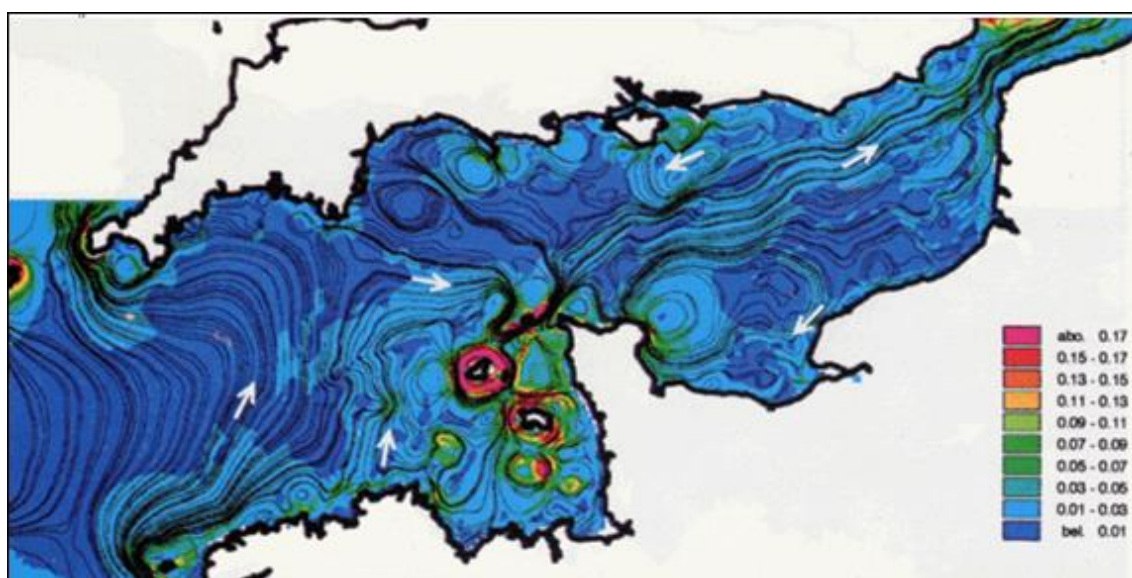


Figure 2 : Simulation numérique des trajectoires à long terme des courants dans la Manche (Salomon *et al.*, 1991)

A cela s'ajoute la faible profondeur du golfe normand-breton (dans la baie du Mont Saint-Michel, la profondeur n'excède pas 20 m) et ses vastes estrans qui provoquent un gradient hydro-climatique très marqué du sud-est vers le nord-ouest, aussi bien en été qu'en hiver, et une forte amplitude thermique entre ces deux saisons (P. Le Mao, 2011, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>). Enfin, les courants de marée intenses et les faibles profondeurs provoquent un brassage continu des eaux avec, pour conséquence principale, une turbidité élevée (8-17 mg/l) et une faible différence de température entre la surface et le fond (thermocline pratiquement inexistante).

1.2.2.b. Caractéristiques économiques

La pêche professionnelle a une longue histoire dans le golfe normand-breton. En effet, cette partie de la Manche occidentale est marquée par de nombreux faciès marins, allant de

zones sableuses à des substrats rocheux ; cette grande diversité explique sa richesse en espèces qui suscitent un grand intérêt halieutique.

Dans le golfe normand-breton, la pêche maritime est essentiellement côtière : les unités sont petites et polyvalentes, le métier du caseyage (bulots, seiches ou gros crustacés) est omniprésent. La pêche au large est nettement moins développée que dans d'autres parties du littoral breton. Les navires qui la pratiquent sont, pour la plupart, basés dans les quartiers maritimes de Cherbourg, Saint-Malo et Saint-Brieuc. De surcroît, le golfe normand-breton est, nous l'avons dit, l'une des régions du monde pour lesquels l'amplitude des marées est la plus grande, avec des marnages pouvant dépasser 12 m de hauteur. L'estran découvert à marée basse présente alors de larges surfaces exploitées par une pêche à pied professionnelle qui cible particulièrement les petits bivalves.

L'importance des pêcheries de coquillages est considérable dans le golfe normand-breton. Le port de Granville est le premier port de pêche de la Basse-Normandie et le premier port pour les coquillages de pêche dans toute la France. Les espèces principales que l'on peut y trouver sont le bulot, la coquille Saint-Jacques, mais également les praires, amandes, pétoncles vanneaux. Les pêcheries spécialisées dans les seiches et les gros crustacés (araignée, tourteau et homard) y sont également très développées. En conséquence, la part des poissons (sole, bar, dorade grise) dans les captures totales est moindre. Pour ce qui regarde l'état des stocks, leur connaissance varie suivant les espèces. Certains stocks sont très bien connus, à l'exemple de la coquille Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc dont les populations sont suivies annuellement par évaluation directe. Pour d'autres, les connaissances restent encore fragmentaires (Foucher *et al.*, 2011, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>).

Dans le domaine de la conchyliculture, le golfe normand-breton représente un secteur important : la production annuelle de cette zone avoisinait en 2011 31 000 tonnes d'huîtres creuses du Pacifique, *Crassostrea gigas*, soit 26% de la production nationale, 1 500 tonnes d'huîtres plates, *Ostrea edulis*, soit 80% de la production nationale, et 37 000 tonnes de moules atlantiques, *Mytilus edulis*, soit 53% de la production nationale (Gangnery *et al.*, 2011, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>).

Les principaux bassins d'élevage (figure 3) bénéficient pour la plupart d'un bon renouvellement d'eau en raison des marées, de la morphologie des côtes (secteurs ouverts plutôt qu'estuariens) et d'un impact terrigène limité (absence de grand fleuve, d'agglomération importante ou de rejets industriels), garantissant notamment une assez faible turbidité. Il en résulte une productivité satisfaisante et peu de problèmes de qualité d'eau, d'ordre microbien, sauf en baies de Saint-Brieuc, de la Fresnaie et sud-ouest Cotentin, ou phycotoxique.

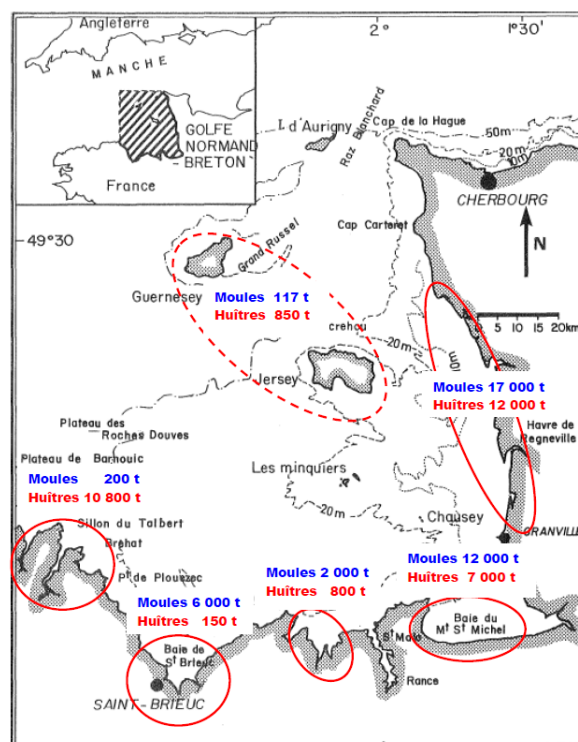


Figure 3 : Les principaux bassins d'élevage conchylicole dans le golfe normand-breton (Trigui, 2009)

Enfin, depuis le XX^e siècle, les producteurs d'énergie s'intéressent activement au golfe normand-breton. L'idée de construire une usine marémotrice sur la Rance a vu le jour dès 1921, même s'il faudra attendre 1961 pour voir débiter les travaux de l'usine actuelle, inaugurée en novembre 1966 puis raccordée au réseau EDF en décembre 1967.

Les différents chocs pétroliers des années soixante et soixante-dix ont accéléré le développement de l'énergie de source nucléaire en bord de cours d'eau et sur le littoral. Ainsi, la centrale de Flamanville, implantée sur la côte nord-ouest du Cotentin et comprenant deux tranches de puissance électrique unitaire de 1 300 MW, est progressivement entrée en service à partir de janvier 1986. Ce site est actuellement concerné par la construction d'une troisième tranche de type EPR d'une puissance électrique de 1 650 MW. A proximité, se trouve un centre de retraitement (AREVA) et un centre de stockage des déchets nucléaires (ANDRA).

Enfin, l'attrait que représentent les Energies Marines Renouvelables (EMR) a conduit, en ce début de XXI^e siècle, à initier des projets d'installation en mer d'éoliennes, plus particulièrement en baie de Saint-Brieuc et en baie de Seine, ou encore dans le Raz Blanchard, ou un projet de fermes hydroliennes est à l'étude (Dreves, 2011, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>).

Au terme de cette description, il apparaît clairement que le golfe normand-breton subit une pression anthropique très importante sur son littoral, due à la pêche, à la conchyliculture et aux projets énergétiques existants, tels que le barrage sur la Rance ou la centrale de Flamanville, et en projet, tels que les parcs éoliens et hydroliens.

Cette forte pression justifie la volonté de protéger le patrimoine naturel remarquable du golfe normand-breton par l'établissement d'un parc marin dont les enjeux seraient à la fois le maintien et la restauration de certains habitats, et l'équilibre entre les activités humaines et la préservation de la biodiversité.

1.3. Le grand dauphin *Tursiops truncatus*

Les grands dauphins côtiers de l'espèce *Tursiops truncatus* sont des mammifères marins de couleur gris foncé, voire noire, et gris clair sur les flancs. Leur ventre est blanc avec, parfois, une légère teinte rosée. Ils mesurent de 0,84 m à 1,40 m à la naissance pour un poids compris entre 14 et 20 kg. Les mâles adultes mesurent de 2,44 à 3,81 m et peuvent peser 500 kg. Les femelles adultes sont plus petites et mesurent de 2,28 à 3,66 m pour un poids avoisinant les 250 kg, avec de fortes variations régionales (Reynolds, III, *et al.*, 2000 ; Reeves, *et al.*, 2002 ; Reynolds, III & Wells, 2003 ; Jefferson, *et al.*, 2008).

Les observations de grands dauphins réalisées en mer de la Manche suggèrent que les individus de cette population ont une taille supérieure à la moyenne. En 2008, un mâle de la population, dont l'aileron avait été identifié, s'est échoué mort : il mesurait 4,80 m.

L'espérance de vie du grand dauphin est comprise entre 40 et 50 ans (Wells & Scott, 1990). Les femelles atteignent leur maturité sexuelle entre 9 et 11 ans, deux à trois ans plus tôt que les mâles (Cockcroft & Ross, 1989). La gestation dure 12 mois (Urian *et al.*, 1996). La lactation est en moyenne de 18 mois (Cockcroft & Ross, 1989).

1.3.1. Classes d'âge

Quatre classes d'âge sont généralement distinguées dans la littérature : les nouveau-nés, les juvéniles, les sub-adultes et les adultes (Mann & Smuts, 1999). Chacune de ces classes correspond à une période particulière de la vie de l'individu à laquelle sont associés des caractères physiques et comportementaux particuliers.

La classe d'âge des nouveau-nés est estimée jusqu'à environ 10 semaines (McBride & Kritzler, 1951 ; Mann & Smuts, 1999). Le corps du nouveau-né est marqué par des plis et des lignes foetales (Mann & Smuts, 1999). Les plis peuvent rester environ une semaine, alors que les lignes peuvent être encore visibles plus de 10 semaines après la naissance. Le corps est de couleur très pâle (Wilson *et al.*, 1999) et l'aileron dorsal n'a pas d'encoques ni de griffures (McBride & Kritzler, 1951 ; Felix, 1997) ; il est très souple (Dearolf *et al.*, 2000). Durant les trois ou quatre premiers jours de vie, des poils autour du rostre du jeune dauphin peuvent être observés (Mann & Smuts, 1999). La nage du nouveau-né est caractérisée par une tendance à se projeter en dehors de l'eau lors de la respiration (Mann & Smuts, 1999). La proximité avec la mère est très forte et les contacts corporels sont nombreux (Mann & Smuts, 1999). Les jeux et les comportements sociaux sont importants durant cette période.

Le grand dauphin de la classe d'âge des juvéniles est associé à sa mère ou aux autres jeunes du groupe (Stanton *et al.*, 2011). Sa couleur de peau est nettement plus pâle que les sub-adultes et les adultes (Wilson *et al.*, 1999) et sa taille est plus petite que celle des adultes (Wilson *et al.*, 1999). Son comportement est proche de celui des nouveau-nés avec beaucoup d'activités sociales et de jeux (Rochelle, 2001 ; Gibson & Mann, 2008b). Cette période est comprise entre les dix semaines et les quatre ans de l'individu.

La séparation avec la mère caractérise la classe des sub-adultes (Stanton *et al.*, 2011). Les individus sub-adultes ont entre 4 et 14 ans. Durant cette période, les dauphins sont sexuellement immatures (Gibson & Mann, 2008a). Leur taille est inférieure ou égale à celle des adultes et le corps est moins robuste (Wilson *et al.*, 1999). La couleur des sub-adultes est plus pâle que celle des adultes (Wilson *et al.*, 1999). L'aileron dorsal n'est pas encore marqué ou l'est moins que celui des adultes (Felix, 1997). Les sub-adultes s'associent entre individus de la même classe d'âge ; il n'y a pas d'association régulière avec des nouveau-nés (Felix, 1997).

Les grands dauphins adultes sont robustes et de couleur foncée (Wilson *et al.*, 1999). L'aileron dorsal est nettement marqué par des griffures ou des encoques (Felix, 1997). Ils sont

généralement accompagnés d'individus plus jeunes et/ou d'autres individus adultes (Felix, 1997).

1.3.2. Dimorphisme entre mâles et femelles

Les grands dauphins possèdent un dimorphisme sexuel plus ou moins appréciable suivant l'âge des individus. Les mâles sont un peu plus grands et plus robustes que les femelles pour un poids pouvant être fortement supérieur (Siciliano *et al.*, 2007). Concernant l'aileron dorsal, Tolley *et al.*, 1995 affirment que celui des mâles est plus large que celui des femelles. D'après Rowe & Dawson, 2009, le contour de l'aileron serait plus entaillé chez les mâles et des griffures recouvriraient généralement plus de 10% de sa surface. Quant aux lésions cutanées, elles seraient plus nombreuses sur l'aileron des femelles.

En ce qui concerne l'analyse de la zone génitale, les mâles ont, comparativement aux femelles, un écart significativement plus grand entre la fente uro-génitale et anale (Tolley *et al.*, 1995 ; Diaz Lopez & Shirai, 2008).

1.3.3. Structure sociale

Les grands dauphins côtiers sont considérés comme constituant une société de fission-fusion. Cela signifie que ces animaux présentent le plus souvent une structure sociale fluide et dynamique, avec la formation de groupes dont la taille et la composition varient sur une base horaire ou journalière. Les associations se forment, se modifient et se reforment dans un laps de temps court (Wells *et al.*, 1987 ; Connor *et al.*, 2000).

Les jeunes individus entretiennent une relation très étroite avec leur mère pendant au moins trois ans (Wells *et al.*, 1987). Cette période peut aller jusqu'à huit ans suivant les populations (Wells *et al.*, 1987 ; Grellier *et al.*, 2003). Lors de la première année de vie, les nouveau-nés passent près de 50% de leur temps en association proche avec leur mère (Grellier *et al.*, 2003 ; Gibson & Mann, 2008a).

Une fois séparés de leur mère, les juvéniles sont observés avec d'autres individus, généralement de la même classe d'âge (Mann, 2006 ; Gibson & Mann, 2008a). Lors de la séparation mères-jeunes, les jeunes mâles passent de plus en plus de temps en socialisation avec d'autres individus, alors que les femelles sont plus solitaires et occupent ces moments à développer des stratégies de pêche (Gibson & Mann, 2008b). Jusqu'à l'approche du sevrage, les mâles adultes, étant matures sexuellement, ne trouvent aucun intérêt à s'associer avec les individus des groupes mères-jeunes, les femelles suitées n'étant pas fertiles (Gibson & Mann, 2008b). On constate encore que les femelles ayant un nouveau-né se trouvent dans de plus grands groupes que lorsque le jeune est plus âgé (Mann *et al.*, 2000).

Les groupes de dauphins sont majoritairement constitués d'individus du même sexe (Wells *et al.*, 1987 ; Connor *et al.* 1992a, 1992b ; Gibson & Mann, 2008b). Les mâles formeraient des petits groupes de deux ou trois individus pour coopérer et augmenter leurs chances de se reproduire. Ils sont le plus souvent constitués de deux à quinze individus en moyenne (Shane *et al.*, 1986). Les individus sub-adultes restent entre individus de la même classe d'âge, mâles et femelles confondus. Il semble que les femelles aient plus d'interactions sociales avec les groupes mères-jeunes (Smolker *et al.*, 1992). Enfin, dans les populations qui comptent peu d'individus, les dauphins mâles et femelles peuvent vivre ensemble et toutes classes d'âge confondues (Lusseau *et al.*, 2003).

1.3.4. Réglementation pour la protection du grand dauphin

Comme l'ensemble des mammifères marins, le grand dauphin est protégé par plusieurs conventions européennes et internationales. Sur la liste rouge 2013 de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) le grand dauphin *Tursiops truncatus* est

classé en « préoccupation mineure », l'espèce n'étant pas en déclin, malgré les nombreuses menaces qui pèsent sur ce cétacé (<http://www.iucnredlist.org/>).

L'annexe II de la CITES (Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction), dans laquelle figure le grand dauphin, liste les espèces qui ne sont pas directement menacées d'extinction, mais qui pourraient le devenir si le commerce de leurs spécimens n'était pas étroitement contrôlé (<http://www.cites.org/fra/app/appendices.php>).

La convention de Berne, qui a pour objectif « d'assurer la conservation de la flore et de la faune sauvage et de leurs habitats naturels », mentionne aussi le grand dauphin dans son appendice II (<http://conventions.coe.int/treaty/fr/Treaties/Html/104-2.htm>). Cette convention a été mise en place entre l'ensemble des pays européens et certains pays africains (Tunisie, Maroc, Sénégal, Burkina Faso).

Enfin, la directive européenne 92/43/CEE, qui concerne la conservation des habitats naturels de la faune et de la flore sauvage, a pour but d'« assurer le rétablissement ou le maintien dans un état de conservation favorable des espèces de grande importance écologique ». Cette directive liste le grand dauphin dans ses annexes II et IV (<http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CELEX:31992L0043:FR:HTML>), lui offrant ainsi des mesures spéciales de conservation, et inclut la création de Zones Spéciales de Conservation (ZSC).

2. Matériel et méthodes

Le GECC a débuté la récolte des données en mer et l'analyse des photographies dès 2004. Toutefois, entre 2004 et 2006, la zone prospectée couvrait la seule baie du Mont Saint-Michel avant de s'étendre progressivement à l'ensemble du golfe normand-breton. Ce n'est qu'à partir de 2009 que l'ensemble de la zone a été prospecté de façon homogène. C'est pourquoi les données présentées concernent les seules années 2009 à 2013.

2.1. Les sorties en mer

Pour récolter des données, le GECC effectue des sorties en mer tout au long de l'année.

2.1.1. Conditions météorologiques et matériel

Les sorties en mer ont lieu lorsque les conditions météorologiques offrent une bonne visibilité pour observer les animaux : le ciel doit être dégagé, sans pluie et sans brouillard, et le vent faible, soit moins de 10 km/heure. Les sorties se font depuis les ports de Granville, Diélette et de Cherbourg.

Pour le travail en mer, un équipage de trois personnes au minimum est nécessaire : un pilote et deux observateurs. Le bateau utilisé pour les sorties est un semi-rigide de 6,20 m. Les photographies des grands dauphins sont prises avec deux appareils photo différents : un reflex numérique Canon avec un objectif de 17-85mm qui permet de prendre les individus proches du bateau et un reflex numérique Canon équipé d'un zoom de 70-300mm qui permet de prendre les individus qui sont éloignés du bateau.

Les trajets en mer sont « opportunistes » : ils ont pour objectif de favoriser au maximum la rencontre des groupes de dauphins pour prendre des photos des ailerons puis d'essayer de couvrir le plus largement possible l'ensemble de la zone. Les trajets du bateau sont systématiquement enregistrés. Ce fichier, appelé aussi « tracking », est produit par le GPS avec une acquisition de position toutes les minutes.

2.1.2. Protocole d'observation

Lors de la prospection, le bateau avance à une vitesse moyenne comprise entre 10 et 15 nœuds ; les déplacements sont entrecoupés de pauses pour favoriser la recherche des animaux.

Quand un groupe de grands dauphins est repéré, le bateau s'approche lentement pour s'adapter à la vitesse des animaux tout en conservant une distance de sécurité d'environ 20 m, afin de diminuer le dérangement occasionné. Nous entendons ici par groupe un ensemble d'individus dont la distance qui les sépare ne dépasse pas 500 mètres. Deux personnes à bord du bateau ont pour tâche de prendre en photographie les ailerons des grands dauphins avec, si possible, l'arrière de leur corps qui, au regard des marques qu'il comporte parfois, peut s'avérer une aide précieuse à l'identification (figure 4).



Figure 4 : photographie d'un aileron dorsal et de l'arrière du corps d'un grand dauphin

Pour assurer la bonne qualité des photographies, les ailerons doivent être pris perpendiculairement au photographe. Lorsque le groupe comprend des jeunes ou des nouveaux-nés, il est important de les photographier en compagnie des adultes qui les entourent, pour permettre d'identifier et de sexer leur mère. Les photographes doivent veiller à ne pas photographier toujours les mêmes individus. Le regard, en effet, est souvent attiré par des dauphins particuliers qui sont généralement fortement marqués. Il faut alors rester vigilant et éviter, dans la mesure du possible, de choisir les ailerons à photographier. Pour ce faire, il convient de favoriser les photographies sur lesquelles figurent plusieurs individus.

Enfin, la personne à bord du bateau qui ne prend pas de photographies doit vérifier que tous les individus présents ont bien été photographiés, et pas seulement ceux qui sont proches du bateau, l'objectif étant de photographier l'ensemble des individus du groupe.

Au cours de chaque rencontre, le nombre de dauphins qui forme le groupe est estimé et noté par tranche de 10 individus. Lorsque l'on estime que l'ensemble des animaux qui composent le groupe a pu être photographié, le bateau reprend sa prospection. Précisons que chaque observation correspond à un groupe. L'activité à bord du bateau est notée en détail : le temps alloué à la recherche des animaux, le temps passé avec les animaux, le temps de pause. Ces informations permettront par la suite d'extraire le temps passé à prospecter la zone (effort de recherche), et celui passé en compagnie des dauphins.

2.1.3. Synthèse des observations

Entre 2009 et 2013, le GECC a effectué 313 sorties, au cours desquelles il a réalisé 389 observations de groupes de grands dauphins (tableau 1). La grande majorité des sorties, soit 78%, se sont déroulées entre le printemps et l'été (figure 5). Le tableau 2 et la figure 6 montrent que les sorties et les observations ont principalement eu lieu entre juin et octobre, pour des raisons météorologiques.

La figure 7 permet de visualiser l'effort de recherche réalisé entre 2009 et 2013. On remarque que la zone de prospection a été, au fil des ans, couverte de manière plus homogène avec une extension, en 2013, de l'effort de recherche vers la baie de Seine, à l'est de la presqu'île du Cotentin. Tous les groupes de grands dauphins rencontrés entre 2009 et 2013 sont représentés sur la figure 8.

Tableau 1 : Nombre de sorties et d'observations effectuées entre 2009 et 2013

Année	Nombre de sorties	Nombre d'observations
2009	64	61
2010	69	70
2011	81	113
2012	54	69
2013	45	76
TOTAL	313	389

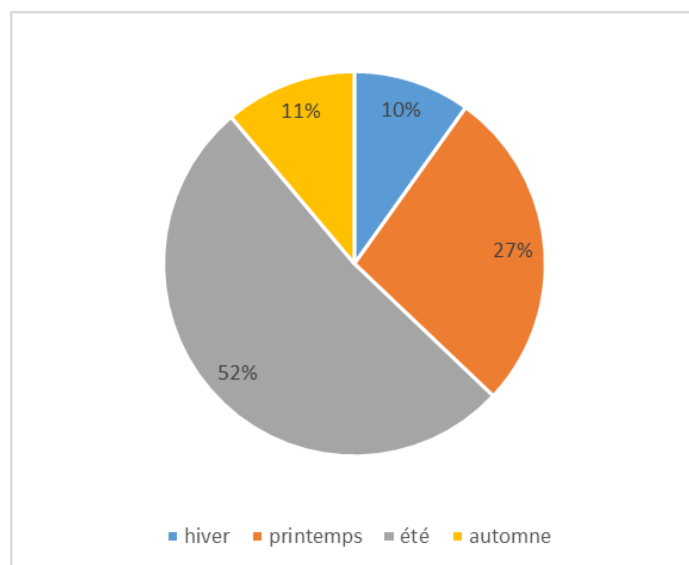


Figure 5 : Répartition saisonnière des sorties en mer effectuées entre 2009 et 2013

Tableau 2 : Répartition mensuelle des sorties et des observations effectuées entre 2009 et 2013

	2009		2010		2011		2012		2013		Total	
	Nombre de sorties	Nombre observations	Nombre de sorties	Nombre observations	Nombre de sorties	Nombre observations	Nombre de sorties	Nombre observations	Nombre de sorties	Nombre observations	Nombre de sorties	Nombre observations
janvier	2	1	0	0	2	0	3	7	0	0	7	8
février	5	3	2	2	3	0	3	3	0	0	13	8
mars	5	2	4	2	6	9	3	0	1	1	19	14
avril	5	7	6	6	13	5	4	7	2	1	30	26
mai	8	6	7	3	8	1	9	11	5	8	37	29
juin	2	5	6	5	8	13	3	7	6	9	25	39
juillet	14	16	14	14	11	25	12	16	11	20	62	91
août	18	19	13	11	10	25	9	8	11	22	61	85
septembre	5	2	7	16	10	27	4	6	7	10	33	61
octobre	0	0	4	3	5	5	2	1	2	5	13	14
novembre	0	0	6	8	4	1	2	3	0	0	12	12
décembre	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0

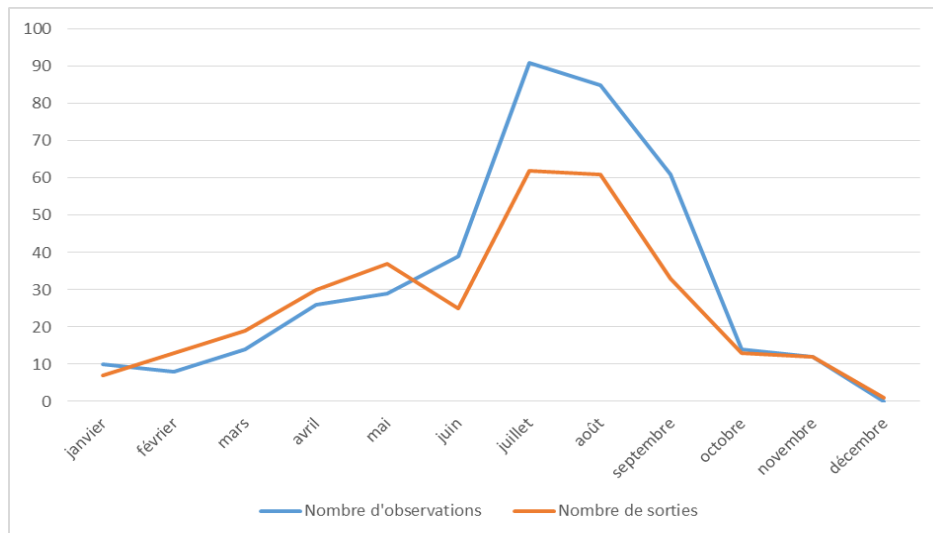
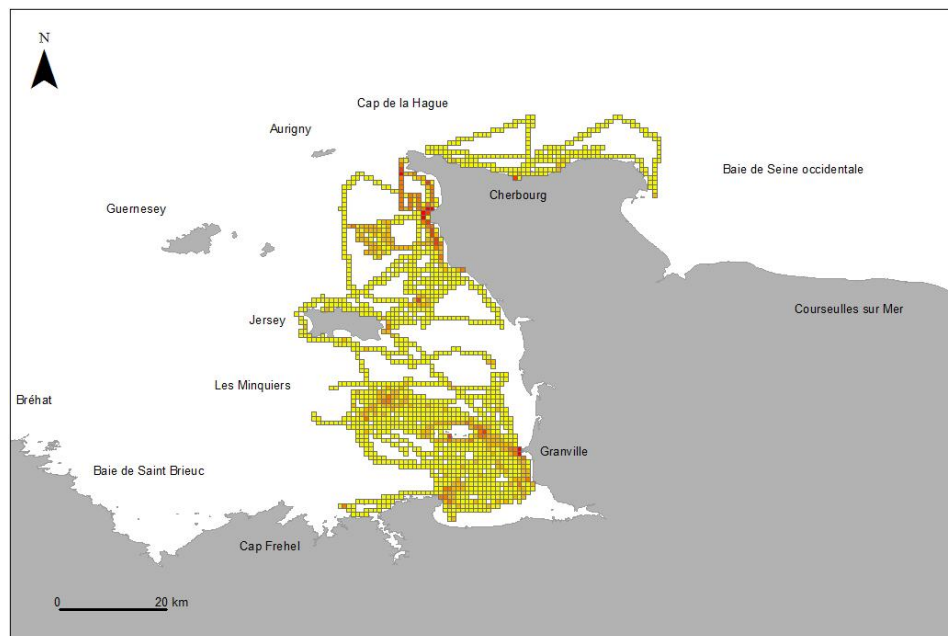
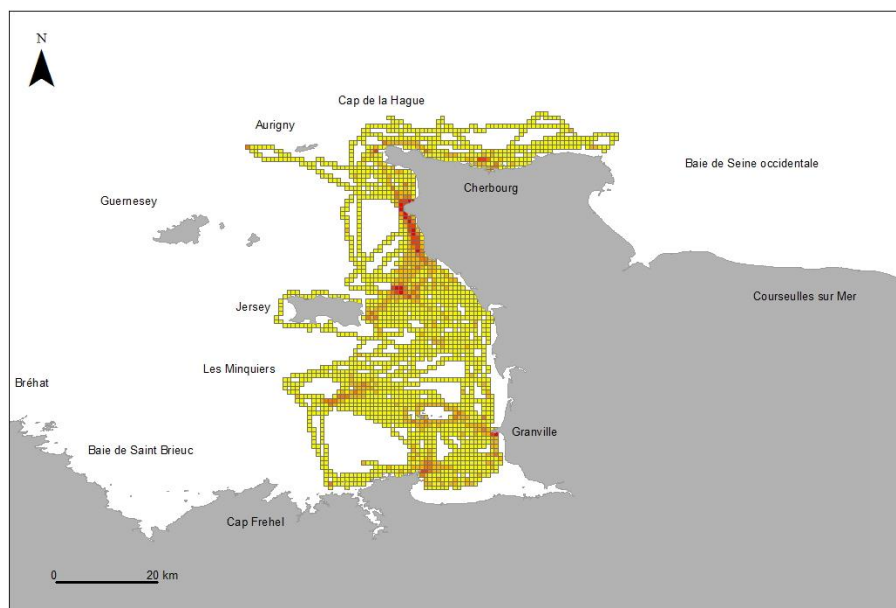


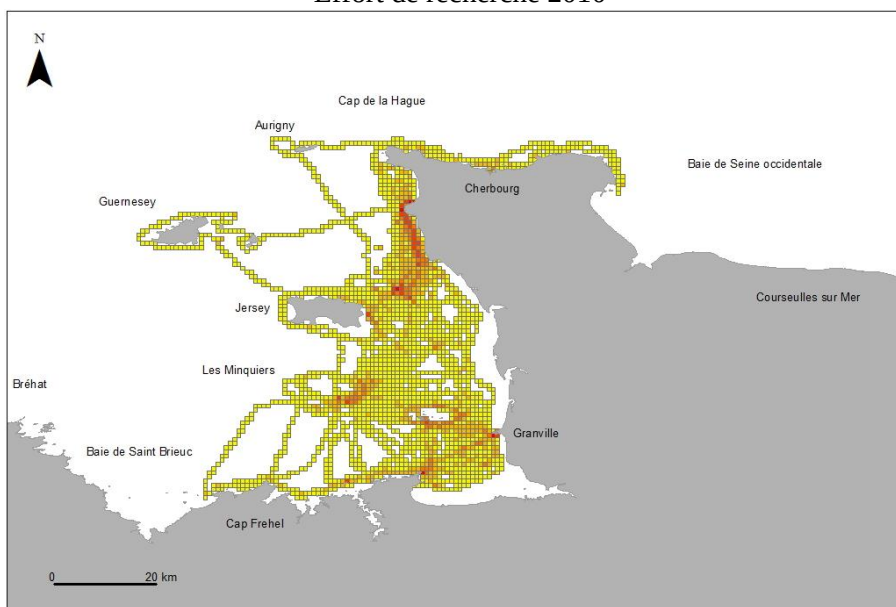
Figure 6 : Représentation de la répartition mensuelle des sorties et des observations effectuées entre 2009 et 2013



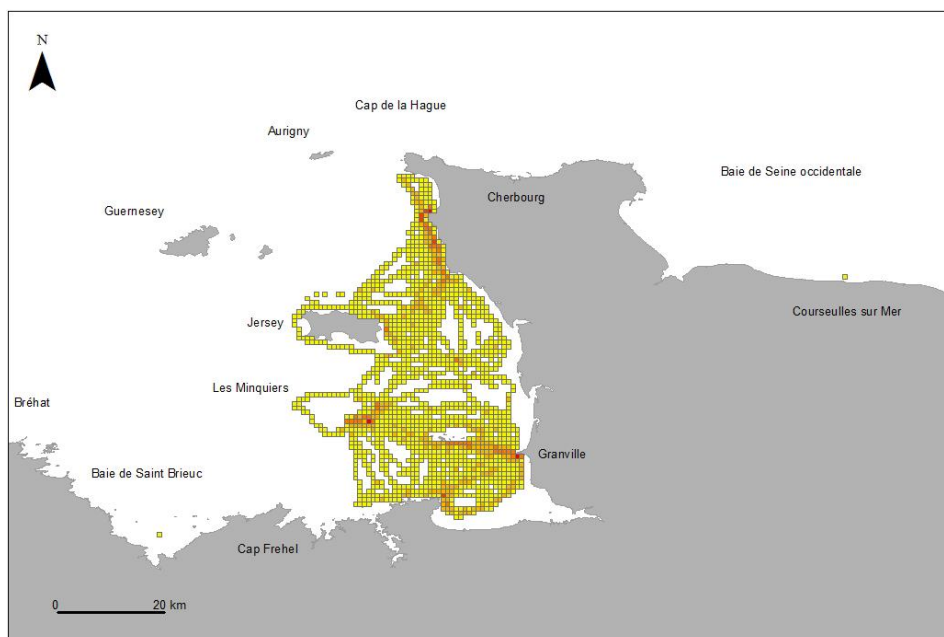
Effort de recherche 2009



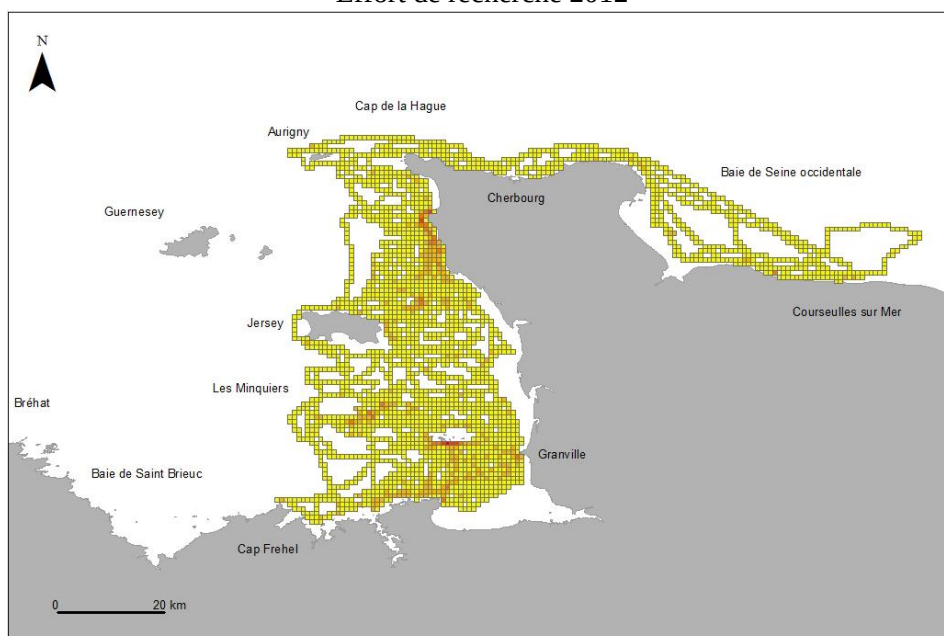
Effort de recherche 2010



Effort de recherche 2011



Effort de recherche 2012



Effort de recherche 2013

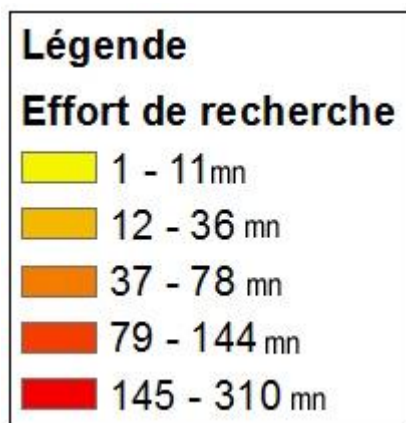


Figure 7 : Effort de recherche pour les années 2009 à 2013. L'effort de recherche est représenté en minute par maille d'un km²

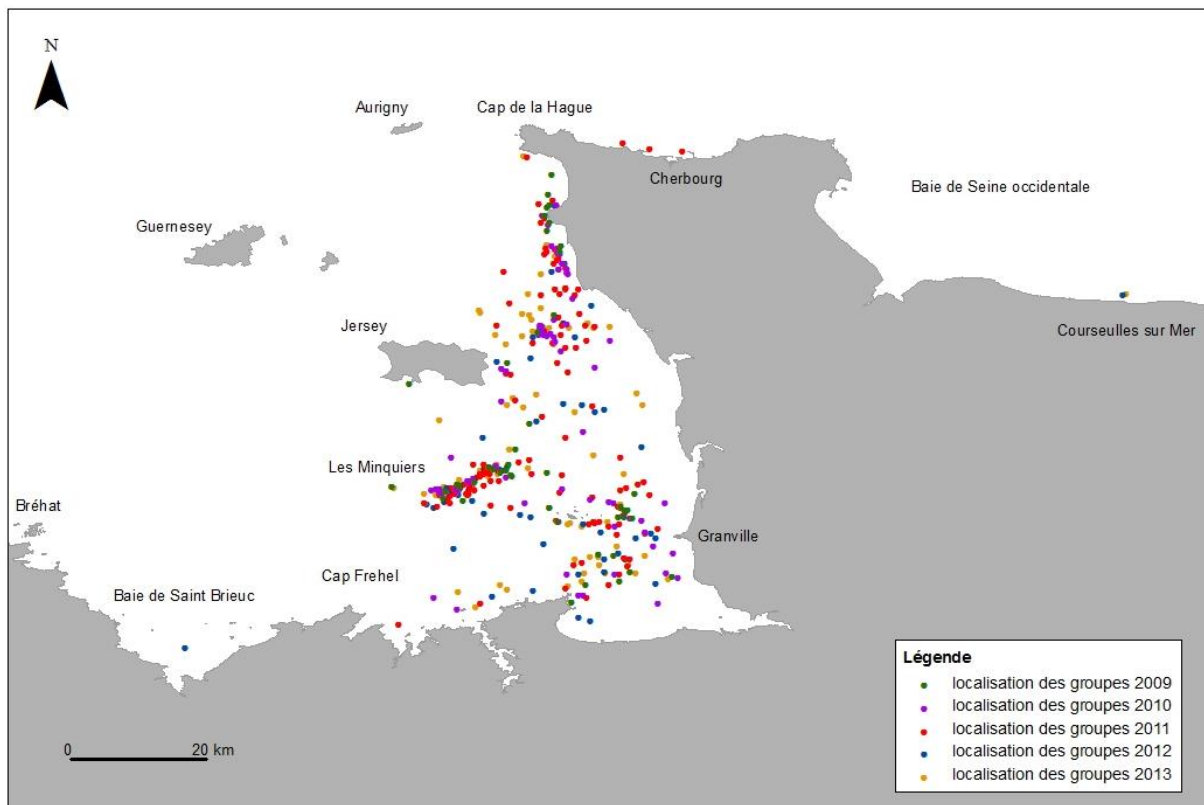


Figure 8 : Localisation des groupes de grands dauphins observés entre 2009 et 2013

2.2. La photo-identification

La photo-identification consiste à identifier les grands dauphins du golfe normand-breton à partir des différentes marques sur leurs ailerons, visibles sur les photographies. Chez les grands dauphins, chaque aileron est unique. Les encoches et les griffures – marques naturelles qu’ils se font entre eux –, mais aussi les pigmentations de la peau présentes sur l’aileron dorsal sont donc utilisées pour différencier et identifier chaque individu (Würsig & Jefferson, 1990).

Pour les grands dauphins, la photo-identification est incontournable : c’est non seulement le point de départ de tout travail destiné à l’étude des populations, mais aussi un outil essentiel pour mettre en place un suivi de ces animaux sur le long terme.

2.2.1. Méthodologie

Une fois la sortie en mer achevée, les photographies d’ailerons sont triées et versées dans une base de données où elles se voient attribuer le numéro de la sortie, le numéro de l’observation (rappelons qu’une observation = un groupe), la date, l’heure, la position GPS, le nombre d’individus et le nombre d’ailerons.

Débute ensuite l’analyse des photographies proprement dite. Chaque aileron présent sur la photographie reçoit un *angle de prise de vue*, un *numéro d’identification* et un *niveau de marquage*. Précisons ici que si plusieurs ailerons figurent sur une même photographie, un numéro leur est attribué en fonction de la position des individus sur l’image (figure 9) ; l’aileron 1 est celui situé au premier plan, et ainsi de suite en s’éloignant du photographe. Si deux ailerons sont sur un même plan, la numérotation s’effectue de la gauche vers la droite.



Figure 9 : Numérotation de plusieurs ailerons figurant sur une même photographie

L'angle de prise de vue, donné en degrés, détermine la position du photographe par rapport à l'aileron (figure 10). Cette information permet de savoir quel côté de l'aileron a été photographié, les grands dauphins n'ayant pas toujours les mêmes marques d'un côté ou de l'autre de leur dorsal.

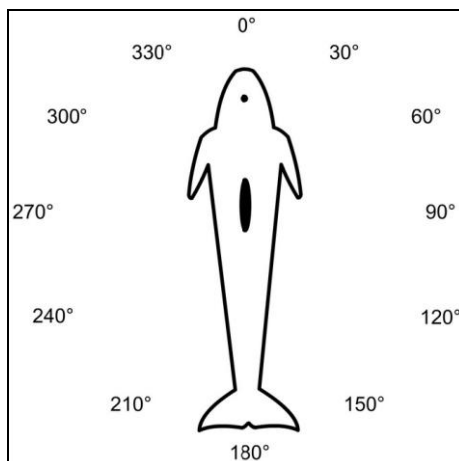


Figure 10 : Angle de prise de vue en degrés

Tous les ailerons photographiés sur la zone sont ensuite rassemblés dans un catalogue. Avant de recevoir un *numéro d'identification*, le nouvel aileron est systématiquement comparé au catalogue : s'il y figure déjà, il reçoit le même numéro que celui de l'aileron identifié, sinon, il reçoit un nouveau numéro.

Un *niveau de marquage* de quatre niveaux est attribué à chaque individu :

- M1 : l'aileron ne possède pas d'encoches. Il est « lisse », l'animal peut présenter des marques temporaires (griffures, cicatrices, desquamations).
- M2 : l'aileron présente de petites encoches. Il est identifiable mais le risque d'erreur est important (figure 11a).
- M3 : l'aileron présente des encoches de taille moyenne. Il est facilement reconnaissable (figure 11b).

- M4 : l'aileron possède des encoches de grande taille. Il est très facilement identifiable (figure 11c).



Figure 11 : Illustration des différents niveaux de marquage

Toutes les photographies du GECC prises en mer sont analysées selon cette procédure.

2.2.2. Catalogue

Le catalogue recense tous les ailerons de grands dauphins différents rencontrés sur la zone d'étude. Il s'agit d'un outil de référence qui évolue sans cesse. Il est divisé en deux parties, en fonction du niveau de marquage des individus. Il y a d'un côté les individus « lisses », c'est-à-dire peu marqués et donc difficilement identifiables (marquage M1) et, de l'autre, les individus « marqués », c'est-à-dire facilement identifiables par les encoches et griffures sur leurs ailerons (marquage de M2 à M4).

A ce jour, le catalogue du GECC comprend 418 individus marqués et 447 individus lisses, soit 865 individus au total. Ce chiffre ne représente en aucun cas le nombre total d'individus susceptibles de composer la population de grands dauphins sédentaires du golfe normand-breton. Le catalogue, en effet, contient un certain nombre d'individus vraisemblablement morts, dont nous n'avons pu confirmer la disparition, ainsi qu'un grand nombre de doublons. Le phénomène des doublons est particulièrement important chez les individus lisses, dont les marques sur les ailerons évoluent très vite, ce qui rend leur identification particulièrement difficile et augmente le risque de les voir intégrés plusieurs fois au catalogue sous des noms différents. Par ailleurs, les photographies sont indifféremment réalisées du côté droit ou gauche du dauphin. Ce qui ne pose pas de problème d'identification pour les individus marqués (M2 à M4), à l'inverse des individus lisses (M1) qui peuvent être identifiés sous deux noms différents selon le côté droit ou gauche photographié.

Le tableau 3 et la figure 12 montrent que le nombre de nouveaux individus ajoutés chaque année au catalogue se stabilise depuis 2010. Cette constatation tend à montrer que la grande majorité des individus de la population a été identifiée et intégrée au catalogue.

Tableau 3 : Evolution du nombre d'individus lisses et marqués par année dans le catalogue

	Nombre d'individus marqués au catalogue	Nombre de nouveaux individus marqués identifiés dans l'année	Nombre d'individus lisses au catalogue	Nombre de nouveaux individus lisses identifiés dans l'année	Nombre total d'individus au catalogue
2009	349	43	252	151	601
2010	394	45	401	149	795
2011	414	20	427	26	841
2012	414	17	442	15	856
2013	418	1	447	5	865

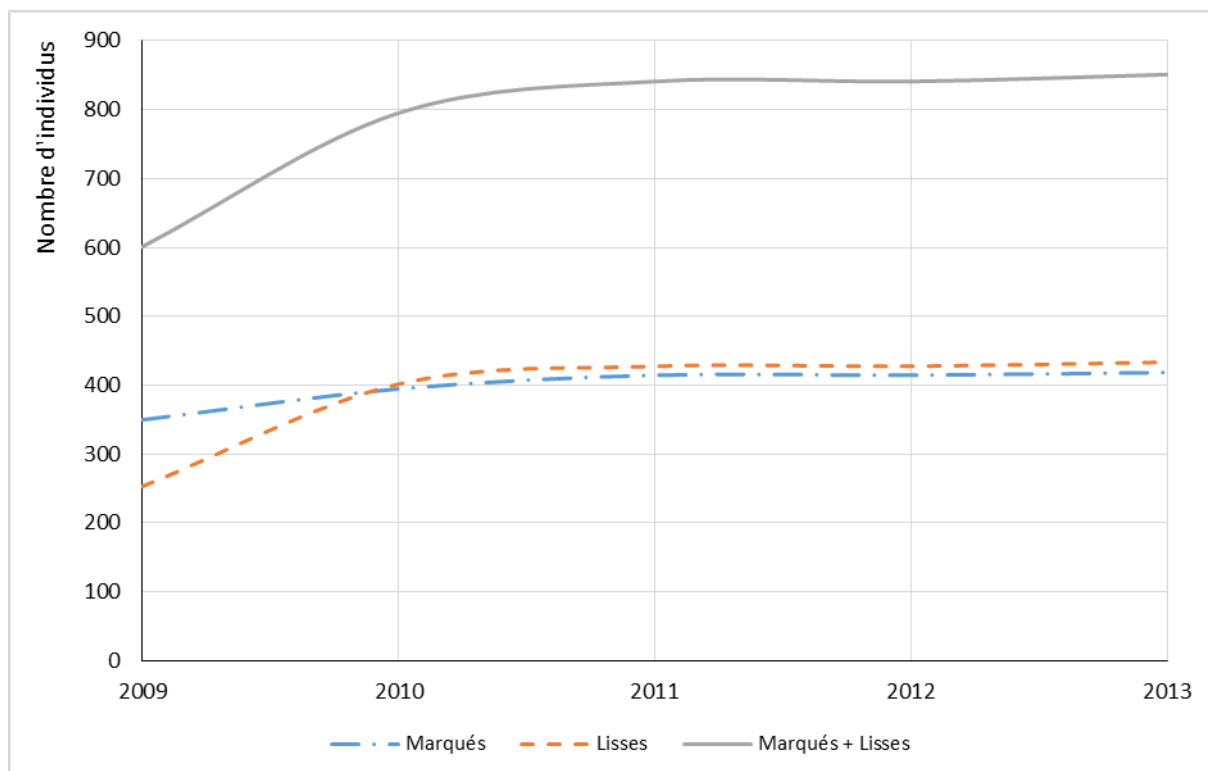


Figure 12 : Evolution du catalogue entre 2009 et 2013

On note que l'évolution des individus lisses augmente rapidement, puis se stabilise (figure 12). Cela s'explique par le fait qu'un effort particulier a été fait entre 2009 et 2011 pour les identifier. Ce travail n'a pas été poursuivi de manière aussi intensive par la suite, car il prenait trop de temps : la reconnaissance des individus classés lisses est toujours faite, mais uniquement pour les animaux dont l'aileron comporte suffisamment de griffures ou de décolorations pour être identifié avec certitude.

2.2.3. Synthèse des identifications

Le tableau 4 et la figure 13 synthétisent le nombre d'individus marqués et lisses identifiés chaque année à partir du catalogue. La baisse du nombre d'individus marqués identifiés à partir de 2012 s'explique principalement par le fait que, dès cette année, le nombre de sorties en mer a significativement diminué, passant de 81 sorties en 2011 à seulement 54 sorties en 2012 et à 45 sorties en 2013 (tableau 1).

Tableau 4 : Synthèse du nombre d'individus marqués et lisses identifiés entre 2009 et 2013

Année	Nombre d'individus marqués	Nombre d'individus lisses	Nombre d'individus
2009	229	166	395
2010	244	191	435
2011	241	66	307
2012	226	33	259
2013	194	20	214

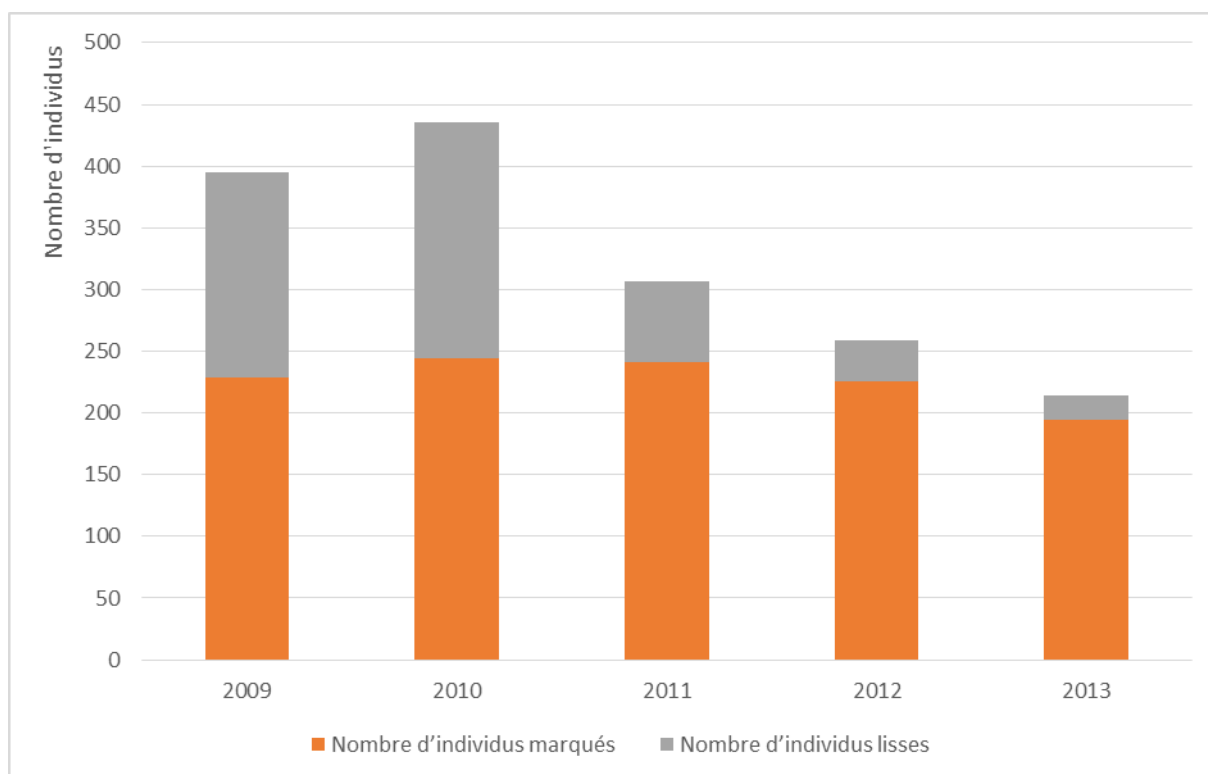


Figure 13 : Représentation graphique du nombre d'individus marqués et lisses identifiés chaque année entre 2009 et 2013

Les résultats présentés dans ce travail reposent sur la photo-identification des années 2009 et 2013. Précisons, cependant, que les photographies prises entre 2009 et 2011 étaient si nombreuses qu'elles n'ont pu être toutes analysées, faute de temps et de moyens financiers. En conséquence, il a été décidé d'analyser en priorité les observations dont les images étaient de bonne qualité et de mettre de côté les photographies sur lesquelles un même groupe de grands dauphins apparaissait plusieurs fois, dans la même zone géographique et dans un laps de temps très court (entre un et deux jours). Au final, la photo-identification des années 2009 à 2011, bien que non achevée, comprend de nombreuses observations réparties tout au long de l'année, avec un effort particulier pour les mois d'été, afin d'avoir suffisamment de données pour réaliser les estimations de population (partie 5.1.2). La photo-identification des années 2012 à 2013, en revanche, a été entièrement réalisée. Il faut dire que les données étaient, pour ces années, beaucoup moins importantes, en raison de sorties en mer moins fréquentes et d'un tri drastique des images. Ce travail a été terminé très récemment, à la mi-avril 2014.

3. Le sexage de la population

Connaître le sexe des individus qui composent une population de mammifères marins présente plusieurs avantages. Premièrement, cette information permet de passer d'une vision globale de la population à une vision plus individuelle, parce que sexée. Deuxièmement, la connaissance du sexe des individus conduit à approcher beaucoup d'autres paramètres démographiques que ceux habituellement étudiés, tels que le taux de fécondité (le rapport entre le nombre de naissances et le nombre de femelles en âge de procréer), par exemple. Enfin, le sexage met en évidence les liens entre les mâles et les femelles et permet de s'interroger sur l'influence du sexe dans la structure sociale de la population et de ses groupes. D'autre part, il permet de vérifier si la survie des individus varie en fonction ou non de leur sexe.

Dans le contexte de l'étude de la population des grands dauphins du golfe normand-breton, des échantillons de peau ont été prélevés sur une centaine d'individus entre 2010 et 2012. Ces biopsies ont été effectuées à l'aide de flèches équipées d'un trépan spécifique d'un diamètre de 30 millimètres et projeté sur les animaux par une arbalète. Des analyses moléculaires, réalisées d'après le protocole de Rosel (2003), ont permis de sexer 79 dauphins. Ce travail a été réalisé par le laboratoire LIENS's de l'Université de la Rochelle. Il est apparu intéressant de profiter de la connaissance obtenue par le sexage moléculaire pour mettre en place une méthode de sexage non invasive, basée sur l'observation visuelle et aisément applicable. L'idée était d'utiliser les photographies prises en mer pour la photo-identification, sans occasionner de sorties spécialement dédiées au sexage, afin de ne pas alourdir le travail de terrain de l'association, ni provoquer de dérangement supplémentaire pour les animaux.

3.1. Méthode

3.1.1. Les différentes méthodes de sexage du grand dauphin

Pour les cétacés, la détermination du sexe se fait habituellement au moyen de quatre méthodes : l'inspection des parties génitales, les biopsies (ou sexage moléculaire), l'association mère-jeune et l'observation d'un éventuel dimorphisme sexuel.

L'inspection des parties génitales s'effectue soit par l'observation visuelle en surface, soit à partir de séquences de vidéos sous-marines (Mann *et al.*, 2000). Cette méthode de sexage s'avère, dans les faits, une opération particulièrement difficile et aléatoire qui requiert un effort important sur le long terme pour acquérir suffisamment d'observations (Rowe & Dawson, 2009).

Le sexage moléculaire à partir de biopsies consiste en des prélèvements de peau effectués à l'aide d'un trépan (Krutzen *et al.*, 2002). Il est également possible de faire des prélèvements par grattage ; cette procédure, moins intrusive que les biopsies, impose malgré tout un contact avec l'animal (Harlin *et al.*, 1999). Outre le sexe, les biopsies permettent d'obtenir un certain nombre d'éléments sur la structure de la population et les animaux eux-mêmes, tels que les liens de parenté qui unissent les individus. Elles offrent également l'opportunité de procéder à des études trophiques à partir des analyses isotopiques et d'acides gras. Cela dit, en raison du dérangement important qu'elles occasionnent, les biopsies ne sont pas sans conséquences sur les animaux (Krutzen *et al.*, 2002). De plus, il reste difficile d'échantillonner tous les individus d'une population par cette approche qui génère, de surcroît, un biais important d'échantillonnage en faveur des mâles : il semblerait, en effet, que ces derniers répondent aux perturbations de biopsies par un comportement de défense ou de curiosité qui implique qu'ils soient plus proches du bateau et donc plus aisés à prélever (Quéroil *et al.*, 2010).

L'association mère-jeune permet de repérer les femelles lorsqu'elles sont en association étroite avec un jeune (Mann *et al.*, 2000). Cette méthode s'avère à la fois efficace, simple à mettre en œuvre et respectueuse des animaux.

Enfin, certaines espèces de cétacés montrent un dimorphisme sexuel évident, ce qui permet de les sexer par la seule observation visuelle. C'est le cas, par exemple, de l'orque, *Orcinus orca* (Olesuik *et al.*, 1990), de la baleine à bec commune, *Hyperoodon ampullatus* (Gowans *et al.*, 2000), du dauphin à long bec, *Stenella longirostris orientalis* (Perrin, 1975 ; Perrin *et al.*, 1991), ou encore des globicéphales *Globicephala melas* (Olson & Reilley, 2002).

Pour les cétacés ayant un dimorphisme sexuel moins apparent, tels que le grand dauphin, le sexage pose un vrai problème. S'il existe bien un dimorphisme sexuel chez cette espèce, puisque les mâles possèdent un aileron dorsal plus grand que celui des femelles, cette différence est si faible qu'elle s'avère difficile, voire impossible à repérer à l'œil nu sur des photographies (Tolley *et al.*, 1995).

Pour tenter de distinguer les mâles des femelles, certains auteurs ont ajouté à la taille de l'aileron les marques présentes sur celui-ci (Tolley *et al.*, 1995 ; Rowe & Dawson, 2009). Ces marques peuvent être des cicatrices permanentes ou des encoches (Tolley *et al.*, 1995), des traces formant des traits parallèles comme si elles avaient été faites par un râteau (Scott *et al.*, 2005), ou encore des lésions épidermiques (Wilson *et al.*, 1997). Précisons, au passage, que l'ensemble de ces marques est déjà couramment utilisé pour l'identification des individus par la méthode dite de la photo-identification (Würsig & Würsig, 1977).

De manière générale, nous constatons que l'aileron – sa taille, son contour, ses marques – représente une information essentielle en matière de sexage des grands dauphins. Il peut même faire l'objet d'études statistiques complexes qui, sur le terrain, imposent d'équiper les appareils de prise de vue de lasers permettant de calculer sa surface et sa taille (Iwata & Ukai, 2002). Cette méthode, utilisée à Doubtful Sound par exemple, a donné de bons résultats, puisqu'elle a permis de sexer correctement 93% de l'échantillon (Rowe & Dawson, 2009). Si l'on se base sur l'aileron pour déterminer le sexe des grands dauphins, Tolley *et al.* (1995), Rowe & Dawson (2009) s'accordent pour dire qu'il n'existe pas de différence significative de forme de l'aileron dorsal entre les mâles et les femelles. Il apparaît néanmoins que les ailerons dorsaux des femelles adultes présentent plus de lésions épidermiques que ceux des mâles adultes (Wilson *et al.*, 1997 ; Rowe & Dawson, 2009). Concernant les mâles, en revanche, la proportion d'encoches et de griffures sur leur aileron dorsal permet de les différencier nettement des femelles. La gravité des blessures sur l'aileron dorsal des grands dauphins est proportionnelle à la concurrence agressive entre congénères au sein d'une même population (Lusseau *et al.*, 2003 ; Scott *et al.*, 2005 ; Lusseau, 2007). Or, le niveau de marquage des ailerons mâles diffère d'un site à l'autre. Ainsi, la proportion d'encoches et de griffures sur les ailerons mâles est trois fois supérieure à celle des femelles dans le Doubtful Sound (Rowe & Dawson, 2009), alors que cet indicateur n'a pu être utilisé à Sarasota en Floride, parce que trop variable pour indiquer le sexe des individus (Tolley *et al.*, 1995). Cet exemple prouve qu'une méthode qui repose sur la proportion des encoches et des griffures sur les ailerons peut ne pas être applicable à un autre site où les comportements entre mâles s'avèrent peu agressifs. L'information que peut nous procurer ces marques est donc à prendre avec précaution.

Au final, il apparaît que certaines méthodes de sexage, telles que les analyses moléculaires, l'observation visuelle des parties génitales ou l'association mère-jeune, s'adaptent à toutes les populations de grands dauphins. En revanche, si l'on veut intégrer les marques présentes sur l'aileron dorsal pour différencier les mâles des femelles, il convient d'adapter cette méthode à la population ciblée et de la valider. Bon nombre d'auteurs, tels que

Rowe & Dawson (2009), confirment que les méthodes basées sur le niveau de marquage de l'aile dorsal ne sont pas transposables d'une population à l'autre.

3.1.2. *Elaboration d'une méthode de sexage adaptée à la population du golfe normand-breton*

En 2012, le GECC a réalisé le sexage moléculaire d'un échantillon de la population des grands dauphins du golfe normand-breton au moyen de biopsies prélevées sur des animaux vivants. Cette démarche, parce qu'elle occasionne du dérangement et qu'elle s'avère coûteuse en temps, en analyses et en matériel, ne peut être faite que de manière très ponctuelle. En outre, cette méthode présente, nous l'avons dit, un biais d'échantillonnage marqué en faveur des mâles. C'est pourquoi, j'ai voulu mettre en place une méthode de sexage non invasive, simple, peu coûteuse et plus représentative de la population qui puisse être pratiquée au fur et à mesure de l'analyse des données.

3.1.2.a. Données utilisées

La méthode de sexage développée ici se base sur les données collectées par le GECC. Ces données sont de deux types.

Le premier comprend les 79 individus de la population du golfe normand-breton qui ont été sexés par analyse moléculaire en 2012 d'après le protocole de Rosel (2003), soit 22 femelles et 57 mâles, dont 58 adultes, 21 sub-adultes. Ces 79 individus, dont le sexe est connu avec certitude, constituent *la liste de référence* à la lumière de laquelle il a été possible de confronter, de comparer et d'évaluer les différents résultats des méthodes de sexage que nous allons exposer.

Le second type de données est composé de plus de 70 000 photographies prises au cours de 593 observations de groupes de grands dauphins différents sur une vaste période, comprise entre 2004 et 2013, afin d'avoir le plus de données possible.

3.1.2.b. Mise en place d'indicateurs

Chez les grands dauphins, plusieurs auteurs, tels Connor *et al.* (1992a, 1992b) et Gibson & Mann (2008b), attestent que les mâles adultes s'associent entre eux, tandis que les femelles adultes s'associent entre elles, mais aussi avec les nouveau-nés et les juvéniles (voir partie 1.3.3). Pour vérifier cette hypothèse, nous avons voulu calculer *le pourcentage d'associations partielles* de chaque individu. Cet indicateur porte sur la proportion de photographies où un même individu est vu avec un nouveau-né ou un juvénile, par rapport à l'ensemble des photographies où il apparaît en groupe.

On observe également que les nouveau-nés et les juvéniles vivent associés, voire collés à leur mère (Mann & Smuts, 1999 ; Stanton *et al.*, 2011, voir partie 1.3.1). De nombreuses structures, telles que la *SeaWatch Foundation*, se basent sur cette évidence pour sexer les femelles et pour suivre les naissances dans la baie de Cardigan, en Angleterre (Feingold, communication personnelle). Pour vérifier sa fiabilité dans le contexte particulier de la population du golfe normand-breton, nous avons cherché sur nos photographies *l'association réelle avec un jeune*, autrement dit les individus vus à un moment donné en contact rapproché avec un nouveau-né ou un jeune.

Enfin, Rowe & Dawson (2009) affirment que les mâles présentent plus de marques (encoches et griffures) sur leur aile que les femelles (voir partie 1.3.2). Pour vérifier si cette approche s'applique à notre situation, nous avons élaboré un nouvel indicateur, appelé *indice du niveau de marquage*, qui permet d'évaluer le niveau de marquage des ailerons de chaque individu.

Au regard de tout cela, la méthode de sexage arrêtée pour la population du golfe normand-breton repose sur les trois indicateurs suivants : le pourcentage d'associations

partielles, l'association réelle avec un nouveau-né ou un juvénile et l'indice du niveau de marquage.

Le pourcentage d'associations partielles s'obtient en calculant le pourcentage de photographies sur lesquelles apparaît l'individu que nous cherchons à sexer accompagné d'un nouveau-né ou d'un juvénile, divisé par le nombre total de photographies où il apparaît accompagné au minimum d'un autre dauphin.

Pour augmenter l'exactitude de nos résultats, nous nous sommes imposé, de manière arbitraire, les trois conditions suivantes :

1. l'individu que nous cherchons à sexer doit être identifié sur un minimum de deux années différentes ;
2. ce même individu doit être identifié lors de trois sorties différentes ;
3. le nombre de photographies sur lesquelles apparaît l'individu doit être supérieur à 15. Ce chiffre a été choisi arbitrairement.

En respectant ces trois conditions, nous avons pu calculer le pourcentage d'associations partielles pour 63 individus de notre liste de référence seulement, 16 individus ne répondant pas aux trois conditions susmentionnées.

Une représentation des données de type boîte à moustache a permis d'identifier le seuil qui différencie les mâles des femelles (figure 14). Sur ce graphique, 49 mâles et 14 femelles sont représentés. La médiane du pourcentage d'associations partielles pour les mâles est de 5% avec un troisième quartile à 12%. Il y a deux données atypiques pour les mâles, une de 44% et la seconde de 33%. La médiane pour les femelles est de 36% avec un premier quartile à 22%.

Ce graphique montre que 75% des mâles ont un pourcentage d'associations partielles compris entre 0 et 12% tandis que 75% des femelles ont un pourcentage d'associations partielles compris entre 22 et 45%. Ces résultats prouvent que les mâles et les femelles se divisent en deux groupes bien distincts autour du seuil de 20% de pourcentage d'associations partielles.

Nous retiendrons cette valeur de 20% pour nos tests.

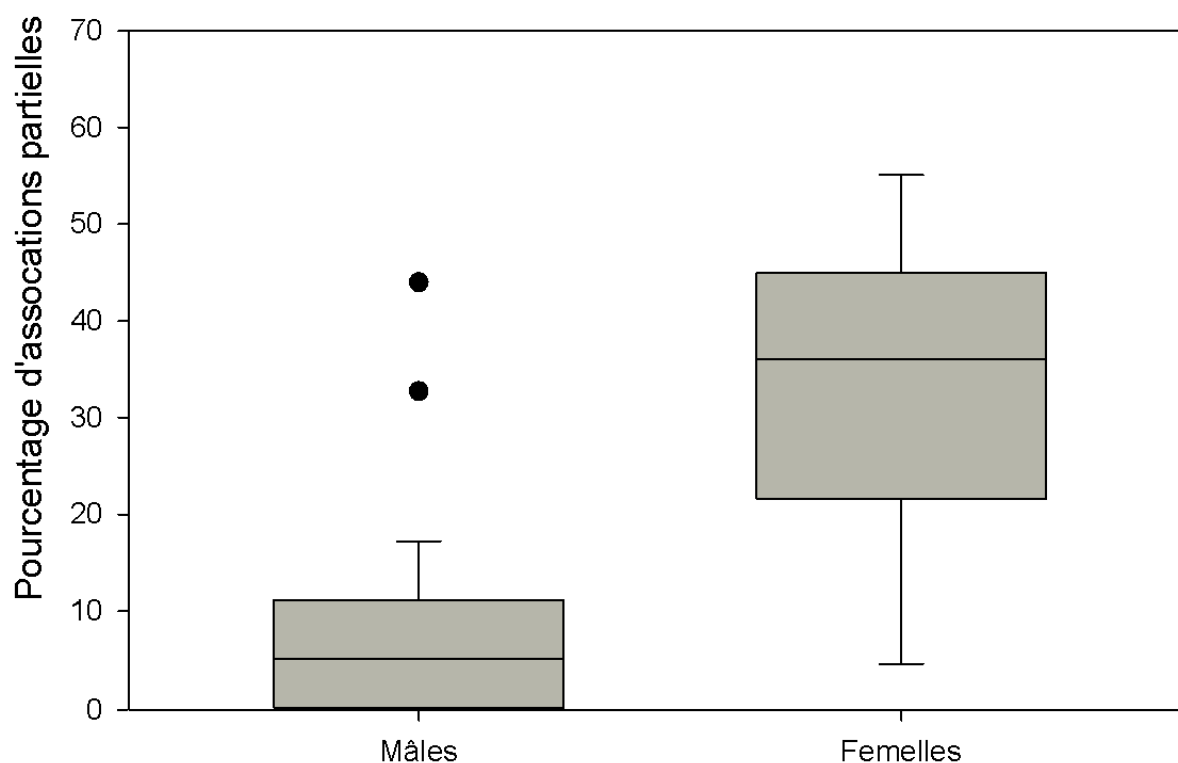


Figure 14 : Distribution du pourcentage d'associations partielles des mâles et des femelles de la liste de référence

L'association réelle avec un nouveau-né ou un juvénile est un indicateur qui ne permet de sexer que les femelles adultes. Lorsqu'on repère sur une photographie un individu adulte associé au moins à deux reprises – c'est-à-dire sur deux photographies ne se suivant pas – à un nouveau-né ou un juvénile, nous pouvons l'identifier comme étant une femelle. Dans ce cas « associé » veut dire que le dauphin touche ou se trouve distant de moins d'une demi-longueur du nouveau-né ou du jeune et que ces deux individus nagent dans la même direction.

L'indice du niveau de marquage tient compte de la quantité des encoches présentes sur le tour de l'aileron et des griffures. Pour chacun de ces deux critères, nous avons défini quatre niveaux qui tiennent compte de l'importance des marques (tableau 5). Chaque aileron est noté selon ces deux critères, la moyenne constitue le niveau de marquage.

Tableau 5 : Caractéristiques des quatre niveaux d'encoches et de griffures

	Niveau d'encoches	Niveau de griffures
1	Une ou deux encoches	Moins de deux griffures
2	Quelques encoches bien visibles	Quelques griffures bien visibles.
3	Beaucoup d'encoches mais pas sur toute la longueur de l'aileron.	Beaucoup de griffures mais aileron n'a pas encore perdu sa pigmentation pour devenir blanc.
4	Beaucoup d'encoches sur l'ensemble de l'aileron.	Beaucoup de griffures, le haut de l'aileron a perdu sa pigmentation. Il est devenu blanc.

Le calcul du niveau de marquage ne requiert aucune condition. Les 79 résultats obtenus à partir de la liste de référence sont présentés sur un graphique de type boîte à moustache (figure 15).

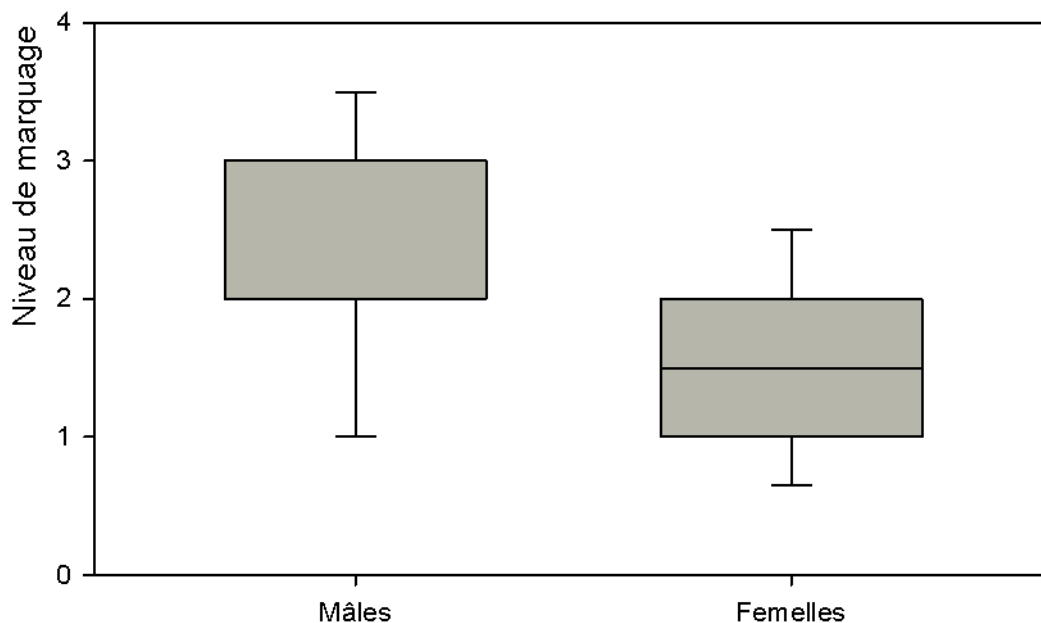


Figure 15 : Distribution du niveau de marquage des mâles et des femelles de la liste de référence.

La figure 15 montre la distribution de l'indice du niveau de marquage entre les mâles et les femelles des 79 individus de la liste de référence. Pour les mâles, la médiane est de 3 avec un premier quartile à 2, tandis que chez les femelles, la médiane se situe à 1,5 avec un troisième quartile à 2. Nous constatons, par ailleurs, qu'il n'y a aucune valeur atypique. Ce graphique montre que 75% des mâles ont un niveau de marquage supérieur à 2, tandis que 75% des femelles ont un niveau de marquage inférieur à 2. Ces résultats prouvent que lorsqu'on aborde le niveau de marquage, les mâles et les femelles se divisent entre deux groupes bien distincts, ce qui confirme l'intérêt de cet indice pour le sexage.

3.1.2.c. Matrices de confusion

Nous avons choisi, sur les conseils de Pascal Monestiez, de tester les trois indicateurs détaillés dans la partie 3.1.2.b. au moyen des matrices de confusion. Cet outil permet de mesurer la qualité des résultats obtenus par chacun des trois indicateurs en comparant ces derniers à la liste de référence des 79 individus. Concrètement, les matrices de confusion confrontent les valeurs vraies de la variable – en l'occurrence le sexe des 79 individus sexés par analyses moléculaires, que nous savons être exact et que nous avons désigné ici sous le nom de sexe vrai – avec celles qui sont prédites, puis comptabilisent les bonnes et les mauvaises prédictions.

L'intérêt des matrices de confusion réside dans le fait qu'elles permettent à la fois d'appréhender le taux de succès de la méthode et de rendre compte des sources d'erreur dans la classification.

Tableau 6 : Principe de la matrice de confusion

« a » sont les vrais mâles, c'est-à-dire les individus mâles qui ont été classés comme tel et qui le sont réellement. « c » sont les faux mâles, c'est-à-dire les individus qui ont été classés comme mâles et qui sont en réalité des femelles. De la même manière « b » sont les fausses femelles et « d » sont les vraies femelles.

valeurs vraies \ valeurs prédites	mâles	femelles	Total
mâles	a	b	a + b
femelles	c	d	c + d
Total	a + c	b + d	n = a + b + c + d

Dans notre cas la variable, soit le sexe, se divise en deux classes : mâles et femelles. A partir de la forme générique de la matrice de confusion (tableau 6), quatre paramètres sont calculés pour rendre compte de la concordance entre les valeurs vraies et les valeurs prédites :

1 - **Le taux de succès** (*accuracy*) correspond à la probabilité que la méthode appliquée détermine correctement le sexe des individus.

$$\theta = (a+d)/n$$

2 – **Le taux de vrais mâles** (*sensibility*), appelé aussi taux de vrais positifs, indique la capacité de la méthode à classer les mâles.

$$Tvm = TVP = a/(a+b)$$

3 – **Le taux de vraies femelles** (*specificity*) indique la capacité de la méthode à classer les femelles.

$$Tvf = d/(c+d)$$

4 – **Le taux de succès corrigé** (*balanced accuracy*) correspond à la moyenne du taux de vrais mâles et de vraies femelles. Cet indicateur apporte une correction quand les deux classes sont déséquilibrées, ce qui est le cas ici puisque notre liste de référence, soit les 79 individus sexés, est composée de 57 mâles et de 22 femelles.

Les résultats des matrices de confusion ont été obtenus à partir des 79 individus de la liste de référence dont le sexe est connu. Dans un premier temps, nous avons travaillé avec toutes les classes d'âge, c'est-à-dire avec les adultes et les sub-adultes de l'échantillon. Ensuite, nous avons travaillé avec les seuls adultes. Pour chaque classe d'âge, nous avons réalisé des matrices de confusion qui confrontent le sexe vrai des individus avec le sexe prédit par chacun des trois indicateurs. Puis nous avons réalisé des matrices de confusion qui confrontent le sexe vrai des individus avec le sexe prédit par les indicateurs combinés entre eux.

Dans le cas de la combinaison des indicateurs, nous avons privilégié le résultat dominant. Concrètement, lorsque deux indicateurs combinés s'accordent sur le sexe, cela ne pose pas de difficulté, en revanche, lorsqu'un indicateur affirme que l'individu sexé est un mâle et que l'autre atteste qu'il s'agit d'une femelle, nous avons choisi de ne tenir compte d'aucun des deux résultats. Enfin, lorsque les trois indicateurs ont été combinés ensemble et que 2 d'entre eux ont affirmé qu'il s'agissait d'un mâle et que le troisième indiquait une femelle, nous avons choisi de privilégier le sexe le plus souvent énoncé par les indicateurs.

3.2. Résultats

Les résultats mis en évidence par les différentes matrices de confusion sont résumés dans le tableau 7 pour toutes classes d'âge confondues et dans le tableau 8 pour la seule classe d'âge des adultes.

Tableau 7 : Résultats obtenus pour toutes classes d'âge confondues

Comparaison entre le sexe vrai et :	Taux de succès	Taux de vrais mâles	Taux de vraies femelles	Taux de succès corrigé
le pourcentage d'associations partielles	93,6	96	85,7	90,8
le niveau de marquage	72,1	68,4	81,8	75,1
l'association réelle avec un jeune	100	0	100	50
la combinaison du pourcentage d'associations partielles et de l'association réelle avec un jeune	95,2	96	92,3	94,1
la combinaison du niveau de marquage et de l'association réelle avec un jeune	75	68,4	94,7	81,5
la combinaison du pourcentage d'associations partielles et du niveau de marquage	88,3	84,1	100	92
la combinaison des trois indicateurs	100	100	100	100

Tableau 8 : Résultats obtenus pour la classe d'âge des adultes

Comparaison entre le sexe vrai et :	Taux de succès	Taux de vrais mâles	Taux de vraies femelles	Taux de succès corrigé
le pourcentage d'associations partielles	94,5	95,3	91,6	93,4
le niveau de marquage	85	88,4	76,5	82,4
l'association réelle avec un jeune	100	0	100	50
la combinaison du pourcentage d'associations partielles et de l'association réelle avec un jeune	96,3	95,3	100	97,6
la combinaison du niveau de marquage et de l'association réelle avec un jeune	89,5	88,4	92,8	90,6
la combinaison du pourcentage d'associations partielles et du niveau de marquage	100	100	100	100
la combinaison des trois indicateurs	100	100	100	100

Il apparaît que la méthode la plus adéquate pour le sexage des individus réside dans la combinaison des trois indicateurs. Cette méthode se révèle efficace aussi bien pour les individus de toutes classes d'âge que pour les seuls adultes (tableaux 7 et 8). Un tel succès s'explique en partie par le fait que cette combinaison des trois indicateurs est très restrictive ; en conséquence, elle isole d'elle-même les mâles sub-adultes qui sont, comme nous l'avons remarqué, une des principales sources d'erreur dans la détermination du sexe.

Par cette méthode, nous obtenons un taux de succès corrigé de 100%, c'est-à-dire que le sexe de tous les individus qui respectent les conditions fixées par les trois indicateurs est déterminé sans aucune erreur. Ce taux de succès est particulièrement élevé puisque à Doubtful Sound il est de 93% (Rowe & Dawson, 2009).

En résumé, nous avons choisi, pour sexer les grands dauphins du golfe normand-breton, d'utiliser la combinaison des trois indicateurs pour toutes les classes d'âge confondues, individus marqués et lisses compris. Cette méthode permet de sexer 55 individus, soit 70% de l'échantillon des 79 animaux de la liste de référence, contre 51 individus pour la classe d'âge des adultes, soit 64% de l'échantillon des 79 animaux de la liste de référence. Dit autrement, la combinaison des trois indicateurs appliquée à toutes les classes d'âge confondues permet non seulement de sexer plus d'individus, mais également de sexer des sub-adultes, et donc d'affiner notre connaissance de la population en ne se limitant pas au sexage des seuls adultes.

La méthode choisie a été appliquée à l'ensemble des individus du catalogue, soit 865 individus, chiffre dont nous avons soustrait les 79 individus de la liste de référence, soit un total de 786 individus. Sur ces 786 grands dauphins, 195 ont pu être sexés. A ces 195 dauphins sexés s'ajoutent les 79 de la liste de référence, ainsi que cinq individus dont le sexe a pu être déterminé à partir de photographies.

Au final, nous connaissons le sexe de 279 individus de la population des grands dauphins du golfe normand-breton. Cet échantillon se répartit comme suit : 149 mâles, dont 11 sub-adultes, et 130 femelles, dont 12 sub-adultes, soit un sexe ratio de 1,1. Précisons que les 11 sub-adultes mâles n'ont pas été sexés par la méthode qui combine les trois indicateurs, mais par sexage moléculaire et l'observation visuelle. Le tableau 9 présente le nombre d'individus identifiés et sexés chaque année entre 2009 et 2013.

Tableau 9 : Nombre d'individus identifiés et sexés entre 2009 et 2013

Année	Nombre d'individus identifiés	Nombre d'individus marqués	Nombre d'individus lisses	Nombre de mâles	Nombre de femelles	sexe inconnu	Pourcentage d'individus sexés
2009	395	229	166	110	104	181	54%
2010	435	244	191	129	104	202	54%
2011	307	241	66	119	94	94	69%
2012	259	226	33	103	81	75	71%
2013	214	194	20	94	77	43	80%

3.3. Discussion

Si l'on compare les résultats de la méthode de sexage au catalogue dans son ensemble, le résultat semble décevant : cette méthode permet de sexer seulement 23% du catalogue. Il convient néanmoins de rappeler que le catalogue comprend beaucoup d'individus qui n'ont été identifiés qu'une seule fois et qui, par conséquent, ne peuvent être pris en compte dans les analyses parce qu'ils ne répondent pas aux conditions fixées. L'indicateur du pourcentage d'associations partielles exige, par exemple, que l'individu soit identifié sur un minimum de deux années différentes, qu'il apparaisse dans trois groupes différents et que le nombre de photographies sur lesquelles il est vu soit supérieur à 15.

Cependant, si l'on compare les résultats du sexage avec le nombre d'individus identifiés chaque année, les résultats sont beaucoup plus parlants. En 2013, sur les 214 individus identifiés (tableau 9), 171 ont été sexés, soit 80%. Cela signifie que la majeure partie des individus identifiés chaque année a pu être sexée au moyen d'une méthode non invasive, aisément applicable et qui présente un taux de réussite de 100% pour autant, bien entendu, que les conditions imposées par cette dernière soient respectées. Quant au sexe ratio de la population, que le sexage établit à 1,1, il doit être pris avec précaution. On note en effet

que les mâles de cette population sont plus faciles à identifier que les femelles. Ce biais fait que le sexe ratio surestime le nombre de mâles et qu'il est donc, de mon point de vue, inexact.

Cette méthode de sexage apporte également des informations complémentaires sur les classes d'âge chez le grand dauphin et sur le dimorphisme sexuel dans la population du golfe normand-breton. Elle met en évidence trois points importants. Premièrement, les mâles sont beaucoup plus marqués que les femelles : leur aileron présente plus d'encoches et de griffures, alors que les femelles ont peu d'encoches mais peuvent être fortement griffées. Deuxièmement, il existe une superposition de deux classes d'âge : les femelles adultes et les mâles sub-adultes sont tous sexés de manière erronée, parce que visuellement identiques. Troisièmement, l'analyse des photographies confirme une différence comportementale : les femelles sont plus souvent accompagnées de jeunes que les mâles et les mâles ont plus tendance à être vus en compagnie d'individus marqués. Cette constatation nous amène à penser que les mâles sont généralement accompagnés d'autres mâles.

Au moment de réaliser les biopsies qui devaient servir au sexage moléculaire, ces connaissances auraient été d'une grande utilité. En effet, il avait été décidé de cibler particulièrement les individus marqués, voire très marqués, afin de prélever surtout des adultes facilement identifiables. En procédant ainsi, nous voulions éviter de blesser des individus lisses, que nous pensions être des jeunes. Concrètement, cette méthode de travail a introduit un biais important dans l'échantillon des biopsies puisque, en évitant les individus moins marqués et lisses, nous avons sous-échantillonné sans le savoir les femelles. Comme exposé plus haut, parmi les 79 individus sexés par sexage moléculaire (liste de référence) figurent 57 mâles et 22 femelles (partie 3.1.2.a), soit un sexe ratio (nombre de mâles/nombre de femelles) de 2,6. Or, la méthode de sexage développée ici présente un sexe ratio de 1,1, soit un nombre de femelles proche de celui des mâles. Dit autrement, cette méthode réduit considérablement le biais en faveur des mâles observé dans les biopsies.

D'après Quérouil *et al.* (2010), les individus d'une même population développent différentes stratégies comportementales face au dérangement provoqué par les biopsies : les mâles se rapprochent du bateau, soit par curiosité, soit par instinct de protection, au contraire des femelles, plus timides, qui s'en éloignent. Cette réponse comportementale, induite par le sexe des individus, explique donc le biais en faveur des mâles que l'on retrouve dans les biopsies, le prélèvement étant plus facile à opérer pour ces derniers. Dans le cas de la population du golfe normand-breton, la réponse comportementale des animaux aux biopsies a été très différente. De manière générale, nous constatons sur le terrain que les individus marqués, soit probablement des mâles, sont difficiles à approcher et à photographier. Au cours des prélèvements par biopsies, qui, dans ce cas précis, se sont déroulés durant trois années consécutives, nous avons constaté que le comportement de ces individus n'avait pas changé : les animaux marqués se sont toujours tenus à distance du bateau, et ce dès le démarrage de l'échantillonnage, au contraire d'individus moins marqués, voire lisses, donc potentiellement des femelles, qui restaient à proximité du bateau. Par conséquent, le biais en faveur des mâles que l'on constate dans l'échantillonnage par biopsies des individus du golfe normand-breton ne peut s'expliquer par une réponse comportementale, qui ferait que les mâles aient été plus curieux ou plus protecteurs. Ce biais s'explique essentiellement par le choix du protocole : les individus marqués étaient particulièrement recherchés pour les biopsies et nous avons tout mis en œuvre pour les atteindre et éviter les individus moins marqués, à savoir des femelles éventuelles.

4. Distribution spatiale et fidélité au site

L'étude de la distribution spatiale et de la fidélité au site a pour objectif de répondre à trois questions simples, en apparence du moins : quelle zone géographique occupe cette population de grands dauphins ? Sont-ils présents tout au long de l'année ? Est-ce que l'on retrouve les mêmes individus d'une année sur l'autre ? Pour répondre à cette problématique, je me suis appuyé sur trois sources d'information : les données du GECC, les observations opportunistes de grands dauphins et le travail de Master 2 de Philippine Chambault (2013), portant sur l'utilisation du site et de l'habitat.

Les données du GECC ont été obtenues lors des sorties en mer réalisées entre 2009 et 2013, tandis que les données opportunistes sont des observations qui ont été transmises au GECC, entre 2009 et 2013 toujours, par des particuliers et auxquelles aucun effort de recherche n'est associé. L'avantage des observations opportunistes réside dans le fait qu'elles livrent des informations sur les grands dauphins dans des zones que le GECC a peu prospecté, voire pas du tout. Il s'agit donc d'un complément précieux pour appréhender la distribution spatiale de cette population.

4.1. Résultats

La figure 8 (partie 2.1.3) rend compte de la localisation de tous les groupes de grands dauphins rencontrés entre 2009 et 2013 par le GECC. Cette carte montre que les groupes sont principalement observés dans l'ouest Cotentin, au sein d'un triangle qui va du cap de la Hague, au nord, à la baie du Mont Saint-Michel, à l'est, et au cap Fréhel, à l'ouest. A cela s'ajoutent quelques observations en baie de Seine, au niveau de Courseulles-sur-Mer, dans le nord Cotentin, au niveau de Cherbourg, et en baie de Saint-Brieuc.

La figure 16 rend compte des observations opportunistes de grands dauphins entre 2009 et 2013. Elle montre une distribution spatiale plus vaste qui s'étend sur tout le littoral allant de Courseulles-sur-Mer à la baie de Saint-Brieuc et qui se concentre principalement le long des côtes et autour des îles anglo-normandes, à l'exception d'Aurigny. Rappelons, toutefois, que ces données ne sont associées à aucun effort de recherche : elles dépendent uniquement de la présence des observateurs sur l'eau.

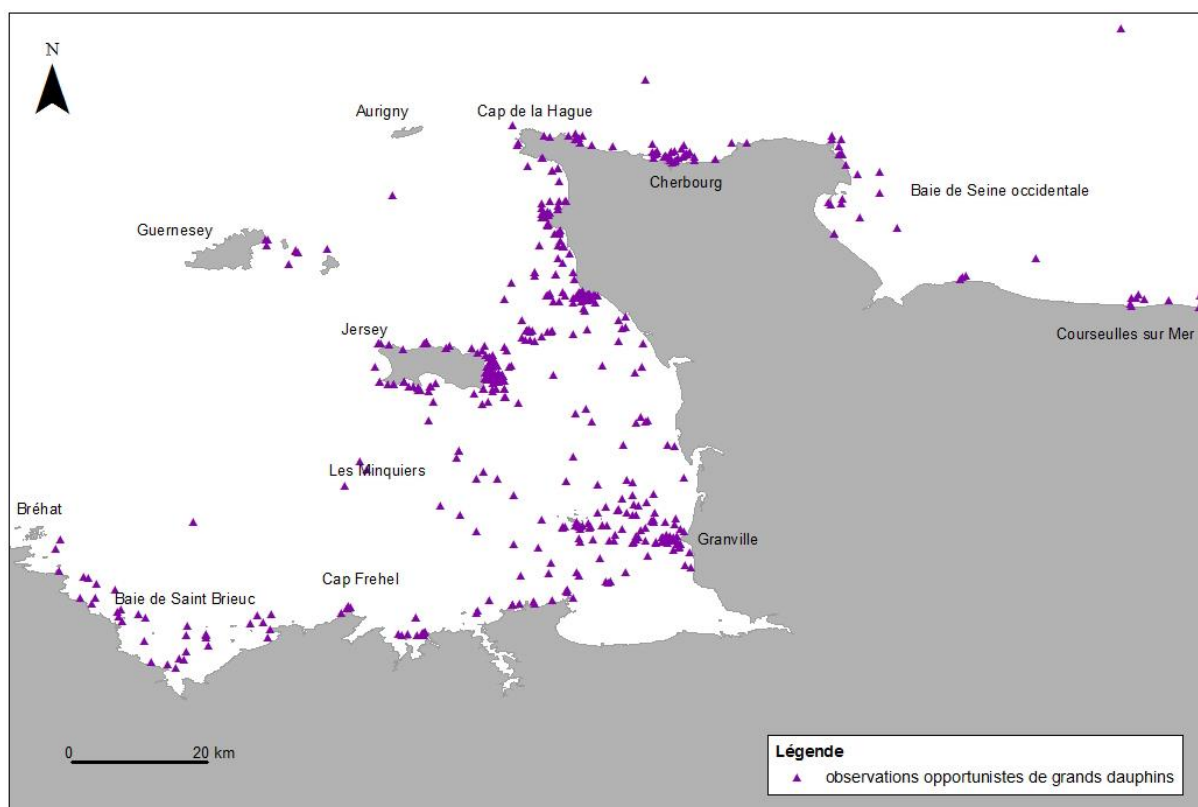


Figure 16 : Localisation des observations opportunistes de grands dauphins entre 2009 et 2013

Concernant la saisonnalité, seules les données du GECC peuvent être utilisées car elles sont associées à un effort de recherche. Le tableau 2 et la figure 6 (partie 2.1.3) prouvent que les grands dauphins sont présents tout au long de l'année, sauf en décembre, période pour laquelle les données manquent en raison de conditions météorologiques défavorables.

Enfin, pour mesurer la fidélité au site, j'ai pris tous les individus marqués, c'est-à-dire avec un niveau de marquage M2, M3 et M4, identifiés entre 2009 et 2013 et j'ai calculé le pourcentage des individus revus durant deux ans, trois ans, quatre ans et cinq ans. Le tableau 10 résume les résultats : sur 319 dauphins marqués et identifiés entre 2009 et 2013, 80% ont été observés durant deux années, pas forcément consécutives ; 67% ont été observés durant trois ans, 41% durant quatre ans et 37% ont été observés tous les ans.

Tableau 10 : Calcul pour estimer la fidélité au site

	Pourcentage
Individus observés 2 ans sur les 5	80%
Individus observés 3 ans sur les 5	67%
Individus observés 4 ans sur les 5	41%
Individus observés 5 ans	37%

4.2. Discussion

Les observations recueillies entre 2009 et 2013 (figure 8) montrent de manière évidente que la population des grands dauphins est essentiellement localisée dans le golfe normand-breton. Les observations opportunistes confirment cette tendance tout en insistant sur le fait que ces animaux sont également vus, de manière fréquente et régulière, dans la baie de Seine occidentale, dans le nord du Cotentin, autour de Guernesey et dans la baie de Saint-Brieuc.

Il est intéressant de noter que ces informations rejoignent les travaux de Philippine Chambault (2013), et plus spécifiquement les modèles prédictifs réalisés à partir d'un modèle d'habitat. Ces derniers, en effet, mettent en évidence trois zones potentielles dans lesquelles les grands dauphins seraient susceptibles d'étendre leur aire de distribution, à savoir la baie de Seine occidentale, Guernesey et la baie de Saint-Brieuc (figure 17). Au regard de ces éléments, il est important de ne pas se limiter à la seule zone du golfe normand-breton pour étudier la localisation spatiale de cette population, mais d'étendre la zone de prospection au nord-est et au sud-ouest.

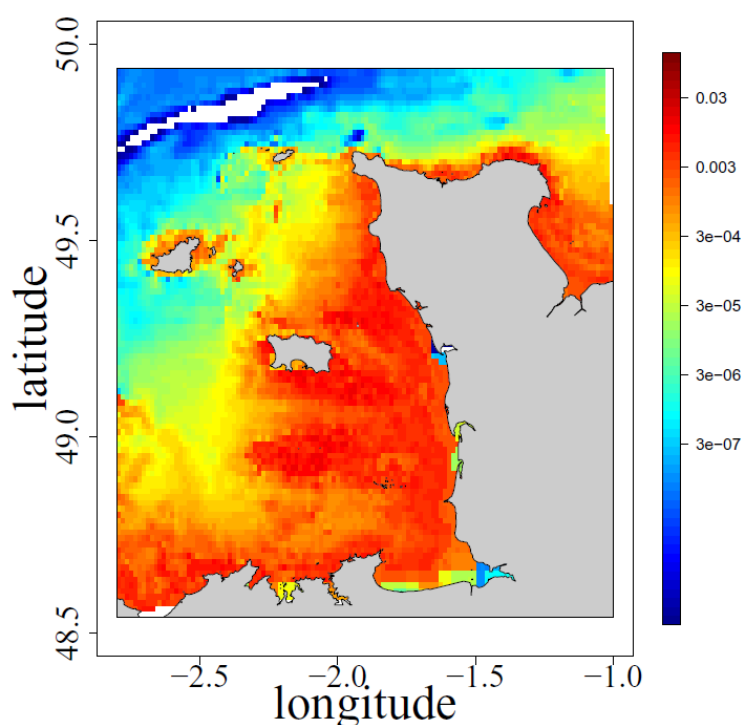


Figure 17 : Carte prédictive de la distribution spatiale des grands dauphins du golfe normand-breton (Chambault, 2013). En rouge, les zones de présence potentielle des grands dauphins.

Concernant la saisonnalité, les données du GECC confirment que les grands dauphins sont observés tout au long de l'année dans le golfe normand-breton, même si ces dernières sont plus rares en hiver. Cela signifie que cette population réside toute l'année sur ce site. Philippine Chambault (2013) a prouvé, quant à elle, l'existence de déplacements saisonniers au sein de la zone de distribution, avec des mouvements de concentration des animaux en hiver autour des Minquiers et des mouvements de dispersion au printemps et en été, avec des aires de répartition multiples au sud de la zone, à savoir dans la baie du Mont Saint-Michel.

Enfin, les résultats tendent à prouver que les grands dauphins sont fidèles au golfe normand-breton, puisque, dans l'ensemble, on les retrouve d'une année sur l'autre. Pour confirmer ce point, le catalogue du GECC a été comparé à d'autres catalogues de grands dauphins, dont celui de la mer d'Iroise et ceux de la baie de Cardigan et de l'île de Mann, en Angleterre. Aucun individu identifié dans le golfe normand-breton n'a été retrouvé dans ces différents catalogues. En revanche, en 2007, un groupe de 37 grands dauphins a été observé et identifié en baie du Mont Saint-Michel : ces animaux étaient vus sur cette zone pour la première fois. Ils étaient différents des individus habituels, car plus petits et plus toniques. Dès 2011, un individu de ce groupe, le N0243, a été observé de manière régulière dans la population du golfe normand-breton, et ce, jusqu'à ce jour. En mai 2012, un individu du groupe de 2007, le N0241, a été observé et identifié dans les Pertuis charentais (photographies Hélène Peltier). Ces éléments nous amènent à penser qu'il existe effectivement des

mouvements d'émigration et d'immigration entre la population du golfe normand-breton et les populations voisines.

Pour conclure, il apparaît que la population du golfe normand-breton est non seulement résidente à l'année, mais qu'elle fait montre également d'une forte fidélité au site. D'après Wells *et al.* (1987), les grands dauphins ont tendance à former des populations résidentes ou semi-résidentes dans leur ère de distribution. Ces auteurs suggèrent que les habitats protégés, tels que les baies ou les estuaires, favorisent la présence de petites populations, avec une fidélité au site et des déplacements limités à l'intérieur de la zone fréquentée. A titre d'exemple, les grands dauphins sont résidents à l'année dans le nord-est de l'Ecosse (Moray Firth) et en baie de Sarasota, en Floride (Scott *et al.*, 1990; Wilson *et al.*, 1997), alors qu'ils sont considérés comme semi-résidents dans la baie de Kino, au Mexique, et dans l'estuaire de Shannon, en Irlande (Ballance, 1992 ; Ingram & Rogan, 2002).

5. Estimation de la population

L'estimation de la population est un paramètre démographique qui permet d'estimer, pour chaque année, le nombre d'individus qui composent la population étudiée.

5.1. Méthode

Les estimations de population sont réalisées en utilisant la méthode dite de Capture-Marquage-Recapture (CMR). La technique de CMR permet d'estimer les paramètres démographiques d'une population. Elle repose sur le suivi individuel d'une partie de la population. Les individus peuvent être identifiés à l'aide de marques artificielles, par exemple à l'aide de bagues chez les oiseaux (Clobert *et al.*, 1987), ou par des marques naturelles comme les zébrures des tigres (Karanth *et al.*, 2006) ou les encoches et griffures des nageoires des cétacés (Würsig & Jefferson, 1990). Le premier marquage, ou la première capture, est suivi d'une ou de plusieurs recaptures au cours desquelles les animaux sont retrouvés ou non. La succession des informations de présence/absence à chaque occasion de capture va constituer l'histoire de capture d'un individu. Les modèles de CMR vont ensuite permettre d'analyser les informations issues de ces histoires de capture. A partir du nombre d'animaux marqués et de leur proportion dans les échantillons, des paramètres démographiques comme la taille de la population et la probabilité de survie vont pouvoir être estimés (Seber, 1982 ; Schwarz & Seber, 1999 ; Amstrup *et al.*, 2005).

Les différents types de modèles de CMR utilisés dépendent de l'échantillonnage et du fait que la population soit « ouverte » ou « fermée ». Une population est dite fermée lorsqu'il n'existe pas de phénomènes d'immigration, d'émigration, de naissance ou de mort pendant la période de l'échantillonnage. Les modèles de CMR adaptés aux populations fermées permettent d'estimer l'abondance et la probabilité de capture (Otis *et al.*, 1978). Peu de populations peuvent être considérées comme fermées. Toutefois, lorsque les phénomènes cités plus hauts sont considérés comme minimes, les effets du non-respect de cette hypothèse sont très faibles (Amstrup *et al.*, 2005).

Pour réaliser les estimations de la population des grands dauphins du golfe normand-breton, nous avons privilégié des modèles adaptés aux populations considérées comme fermées à l'aide du programme CAPTURE du logiciel MARK.

5.1.1. Le programme CAPTURE

L'estimation de la taille de la population est réalisée à partir de modèles nécessitant plusieurs occasions de captures pour populations fermées (Otis *et al.*, 1978). Ces modèles dérivent du modèle de base, appelé modèle nul, noté $M(0)$. Plusieurs hypothèses doivent être respectées afin de les appliquer (Otis *et al.*, 1978 ; Pollock *et al.*, 1990) pour éviter une sous- ou surestimation de la population :

1. la population est fermée démographiquement et géographiquement. Il n'y a donc pas de perte (mortalité, émigration) ni de gain (naissance ou immigration) ;
2. tous les individus ont la même probabilité d'être capturés à chaque occasion de capture ;
3. les marques ne sont pas perdues, ni recherchées en priorité par l'observateur ;
4. tous les individus marqués sont correctement vus et enregistrés à chaque occasion.

Pour répondre à l'hypothèse 1, il est important de sélectionner correctement la période d'échantillonnage et de bien choisir les sessions. La période d'échantillonnage doit être courte et, au cours de cette période, la zone d'étude doit être régulièrement prospectée, ce qui laisse ainsi peu de chance aux animaux de rentrer ou de sortir de la zone. Cette hypothèse est

vérifiée par le logiciel CloseTest. Ce logiciel calcule la probabilité d'erreur (p-value) : si celle-ci est supérieure à 0,05 la population est close.

L'hypothèse 2, qui porte sur l'uniformité des probabilités de capture, n'est pas souvent rencontrée. Elle est donc corrigée par trois variations :

- la variation temporelle, notée « t », qui d'une session à l'autre peut faire varier les probabilités de captures ;
- l'hétérogénéité, ou les différences de comportement entre les individus, notée « h » ;
- la réponse comportementale des individus à la première capture, notée « b ».

Ces trois variations peuvent être utilisées seules ou associées dans sept nouveaux modèles, dérivés du modèle $M(0)$, à savoir : $M(t)$, $M(h)$, $M(b)$, $M(th)$, $M(tb)$, $M(bh)$, $M(htb)$.

Le programme CAPTURE (Otis *et al.*, 1978) est une interface utilisée par le logiciel MARK qui permet de tester ces différents modèles. Il calcule un critère de sélection pour aider l'utilisateur dans le choix du modèle le plus approprié. La note attribuée aux huit modèles va de 0 à 1. Cependant, ce critère de sélection se révèle peu fiable pour les faibles populations avec peu d'occasions de captures ou de recaptures, ce qui conduit à la sélection d'un modèle inadéquat (Menkens & Anderson, 1988 ; Pollock *et al.*, 1990). Compte tenu de cette faiblesse, Pollock *et al.*, (1990) recommandent de ne considérer que les modèles cohérents avec les conditions d'observation et la biologie de l'espèce.

Dans le cas de la population des grands dauphins du golfe normand-breton, les modèles tenant compte de la variable « b » (réponse comportementale à la première capture) ne sont pas cohérents : il n'existe, au moment des captures, aucun comportement d'évitement ou d'attraction vis-à-vis du bateau, susceptible d'affecter la probabilité d'obtenir une photographie utilisable d'un individu. Il convient, en revanche, de tenir compte des variations « t » et « h », la probabilité de capture d'un individu pouvant varier à la fois dans le temps et en fonction des comportements individuels. Par conséquent, le modèle $M(th)$ apparaît comme le plus cohérent.

Lorsque ce modèle est sélectionné, Chao *et al.*, (1992) recommandent l'examen des estimations du coefficient de variation des probabilités de captures individuelles, noté $Cv(pi)$, ainsi que la couverture de l'échantillon (Sample Coverage, ou SC). Le coefficient de variation des probabilités de captures individuelles, $CV(pi)$, est calculé par le programme CAPTURE sous le nom « Gamma ». La couverture de l'échantillon, ou SC, est calculée grâce à une fonction en langage R présentée en annexe 1 (Chao *et al.*, 1992 ; Poncelet, 2003). Dans le cas où la couverture de l'échantillon $SC > 50\%$ et $CV(pi) < 0,4$, Chao *et al.*, (1992) conseillent l'estimateur de Darroch ($M(t)$). Au contraire, si $SC > 50\%$ et $CV(pi) \geq 0,4$, avec la présence d'occasions de captures importantes, il est préconisé de choisir l'estimateur de Chao ($M(th)$). Lorsque $SC < 50\%$, l'estimateur de Jackknife ($M(h)$) est conseillé, mais si la valeur de $CV(pi)$ est petite, l'abondance sera sous-estimée.

Pour répondre à l'hypothèse 3, le travail de photo-identification est fait tout au long de l'année sur le long terme, afin de pouvoir suivre l'évolution des marques de chacun des individus. De plus, les photographies d'ailerons sont faites sans rechercher des individus en particulier et en essayant d'obtenir plusieurs individus sur une même image.

L'hypothèse 4 est respectée en ne travaillant que sur les individus les plus facilement identifiables, soit d'un niveau de marquage M3 et M4, ce qui évite les erreurs d'identification. En conséquence, les modèles n'estiment que l'abondance de cette partie de la population nommée N' . L'abondance de la population totale N est donc calculée en corrigeant N' par un facteur de correction θ (thêta).

$$N = \frac{N'}{\theta}$$

θ correspond à l'estimation de la proportion d'individus marqués dans la population. Il s'agit de la moyenne du rapport entre le nombre d'individus bien marqués (de type M3, M4) divisé par le nombre d'individus identifiables (de type M1, M2, M3 et M4) pour chaque photographie. Seules les photographies avec au moins deux individus et dont le niveau de marquage de tous les ailerons présents sur l'image était connu ont été utilisées.

La formule suivante est appliquée à chaque photographie :

$\theta = (\text{Nombre d'individus de marquage M3} + \text{M4}) / (\text{Nombre d'individus de niveau de marquage M1} + \text{M2} + \text{M3} + \text{M4})$.

5.1.2. Le choix des données

Le choix de l'échantillonnage de la population se porte sur cinq mois allant de juin à octobre. En effet, c'est seulement au cours de ces cinq mois que l'ensemble de la zone d'étude parvient à être couverte de façon homogène et répétée comme l'exigent les modèles utilisés. Chaque année, entre sept et neuf sessions sont déterminées durant la période d'échantillonnage. Le choix de ces sessions s'effectue selon les critères suivants :

- chaque session doit s'étendre sur le moins de jours possible ;
- lors de chaque session, l'effort de recherche doit couvrir le plus largement possible la zone d'étude ;
- les sessions doivent être espacées les unes des autres de quelques jours.

Pour chaque année, le coefficient de correction θ est calculé sur la période d'échantillonnage, soit de juin à octobre, à partir des photographies contenant un minimum de deux ailerons d'une qualité suffisamment bonne pour qu'ils soient identifiables. La moyenne de ces valeurs nous donne le coefficient de correction pour l'année.

5.2. Résultats

Le tableau 11 récapitule les sessions choisies pour réaliser les estimations de population entre 2009 et 2013.

Les résultats obtenus pour chacune des cinq années sont résumés dans le tableau 12. Pour vérifier l'hypothèse d'une population fermée, nous avons testé nos sessions pour chaque année avec le logiciel Close-Test. Si la probabilité d'erreur (p-value) calculée par ce logiciel est supérieure à 0,05, alors l'hypothèse est validée. D'après nos résultats, la population est fermée pour les années 2009, 2010, 2011 et 2013 mais pas pour l'année 2012. Pour cette année, en effet, la p-value calculé est inférieure à 0,05. Le coefficient de variation des probabilités de capture individuelles, $Cv(pi)$, calculé par le modèle $M(th)$ de Chao, est inférieur à 0,4 et la couverture de l'échantillon (Sample Coverage, SC) est supérieure à 50%. Donc, d'après les recommandations de Chao *et al.*, (1992), le meilleur estimateur est celui de Darroch (Mt). Il est intéressant de noter que le coefficient de variation des probabilités de capture ($CVpi$) est de zéro pour l'année 2012. Ce qui indique une hétérogénéité non décelable, probablement non significative (Chao *et al.*, 1992). Cette absence d'hétérogénéité non décelable est peut être liée à la bonne qualité des photographies et des marques sur les ailerons qui fait que les individus tendent à des probabilités de captures similaires. De plus, la courte séquence des fréquences de capture en 2012, avec un maximum de trois captures pour neuf occasions, a pour effet de diminuer l'hétérogénéité (Poncelet, 2003).

Concrètement, il apparaît que :

- l'estimation de population de l'année 2009 est de 384 individus (IC 95% : 348-451). Il s'agit de l'estimation la plus importante pour ces cinq années ;
- celle de 2010 est de 372 individus (IC 95% : 347-405) ;
- celle de 2011 est de 314 individus (IC 95% : 292-355). Il s'agit de l'estimation la plus basse pour ces cinq années ;
- celle de 2012 est de 328 individus (IC 95% : 287-400) ;
- celle de l'année 2013 est de 328 individus (IC 95% : 311-359).

Ces résultats sont représentés graphiquement dans la figure 18.

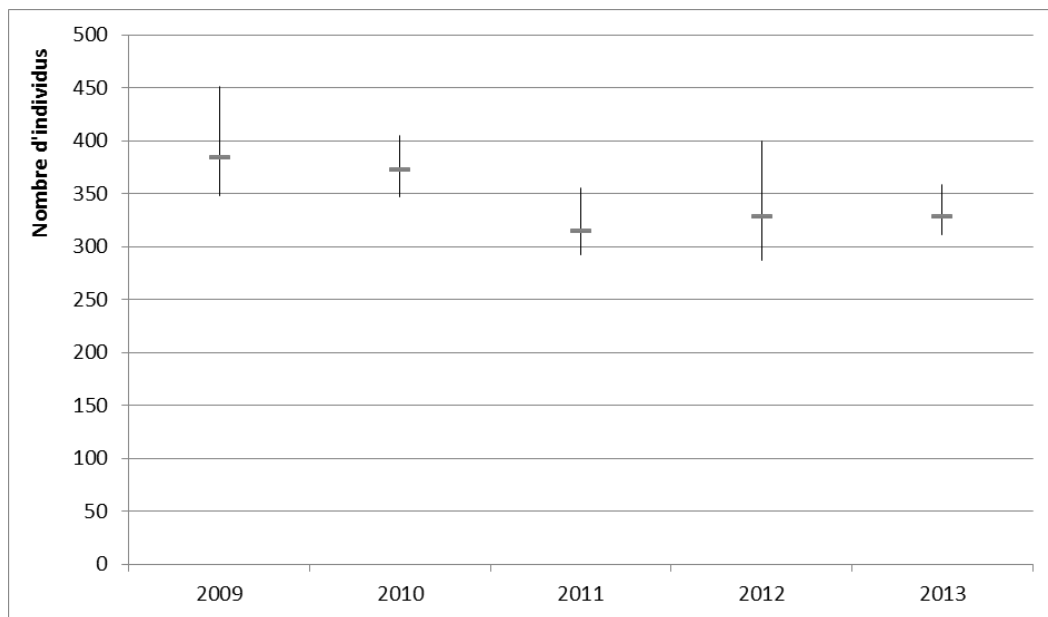


Figure 18 : Représentation graphique des estimations de population et de leur intervalle de confiance entre 2009 et 2013

Tableau 11 : Sessions utilisées pour les estimations de population de 2009 à 2013

	2009	2010	2011	2012	2013
Session 1	5 juillet	10 au 12 juillet	25 au 27 juin	23 juin	9 au 10 juin
Session 2	20 juillet	18 au 19 juillet	4 juillet	6 juillet	25 au 26 juin
Session 3	25 juillet	24 au 30 juillet	25 au 29 juillet	17 juillet	1 au 6 juillet
Session 4	31 juillet	8 août	1 au 2 août	20 au 24 juillet	21 au 24 juillet
Session 5	4 au 5 août	11 août	19 au 20 août	26 juillet	6 au 8 août
Session 6	13 au 15 août	4 au 5 septembre	1 au 2 septembre	30 juillet	14 au 21 août
Session 7	23 au 24 août	17 au 18 septembre	27 au 28 septembre	7 au 8 août	29 août au 3 septembre
Session 8	19 septembre	28 septembre		23 août	22 au 25 septembre
Session 9				7 au 8 septembre	7 au 8 octobre

Tableau 12 : Tableau récapitulatif des résultats des estimations de populations pour les années 2009 à 2013

	2009	2010	2011	2012	2013
Test pop. ouverte ou fermée	0,19	0,71	0,07	0,00029	0,08
p-value calculée par Close test	Pop. fermée	Pop. fermée	Pop. fermée	Hypothèse non vérifiée	Pop. fermée
si p-value > 0,05 pop. fermée					
SC / écart type	74% / 14,8	86% / 8,73	77% / 14,23	70% / 3,20	85% / 1,74
CV(pi) Gamma calculé par le modèle conseillé Mth de Chao	0,06	0,05	0,19	0	0,09
θ – écart type - variance	0,33 – 0,34 – 0,11	0,36 – 0,36 – 0,30	0,36 – 0,36 – 0,13	0,39 – 0,34 – 0,12	0,36 – 0,34 – 0,11
Choix du modèle selon Chao si SC>50% et CV(pi)<0,4 alors modèle M(t) de Darroch	M(t) de Darroch	M(t) de Darroch	M(t) de Darroch	M(t) de Darroch	M(t) de Darroch
N' / Ecart type	127 / 8,61	134 / 5,18	113 / 5,72	128 / 11,12	118 / 4,33
Intervalle de confiance à 95%	115-149	127-161	105-128	112-156	112-129
N	384	372	314	328	328
IC 95%	348-451	347-405	292-355	287-400	311-359

5.3. Discussion

Les résultats des estimations de population font apparaître que la population des grands dauphins du golfe normand-breton oscille entre 2009 et 2013, entre 384 (IC 95% : 348-451) et 314 (IC 95% : 292-355) individus, avec un écart type qui varie entre 4,33 et 11,12. A ce stade, ces chiffres semblent indiquer que la population est stable. Il est à noter, toutefois, que l'estimation de la population de 2010 diffère suivant les auteurs. D'après mes résultats, l'estimation pour cette année s'élève à 372 (IC 95% : 347-405), avec un nombre d'individus marqués (N') de 134, un écart-type de 5,18 et un coefficient de correction (thêta) de 0,36 (tableau 12). Les résultats de Marie Louis *et al.* (article à soumettre) portent l'estimation pour cette même année à 420 (IC 95% : 331-521), avec un N' de 124 et un thêta de 0,29. Dans ce cas, l'écart-type n'est pas connu. Si cette différence dans les résultats obtenus à partir de données identiques reste difficile à interpréter, nous constatons néanmoins que le nombre d'individus marqués (N') est à peu près le même dans les deux estimations, alors que le coefficient de correction thêta est différent. De mon point de vue, ce sont les variations de ce dernier paramètre qui expliquent l'écart dans les estimations de population obtenues pour l'année 2010.

D'après les résultats obtenus, il est à noter, en effet, que le coefficient de correction thêta varie entre 0,33 et 0,39 suivant les années. Or, cette valeur est particulièrement basse au regard des autres populations de grands dauphins : dans l'estuaire du Shannon, en Irlande, thêta se situe entre 0,60 et 0,63 (Berrow *et al.*, 2012), entre 0,57 et 0,61 dans le nord-est de l'Ecosse (Moray Firth) (Wilson *et al.*, 1999), ou entre 0,52 et 0,66 dans la baie de Cardigan, en Grande-Bretagne (Feingold & Evans, 2013). Cela signifie que la proportion d'individus marqués est faible dans la population du golfe normand-breton, soit en raison du grand nombre de jeunes, soit parce que, de manière générale, les individus très marqués (M3 M4) sont peu nombreux. Le sexage tend à confirmer cette dernière hypothèse puisqu'il met en évidence que les femelles adultes ont peu de marques, ce qui les classe en niveau de marquage M1 et M2 (voir partie 3.3).

Quant à l'écart type qui estime l'erreur de N' , à savoir l'estimation des individus de marquage M3 et M4 de la population, nous constatons qu'il est particulièrement faible en 2010, 2011 et 2013 (entre 5,72 et 4,33), et plus fort en 2009, avec 8,61, et en 2012, avec 11,12 (tableau 12). A titre de comparaison, l'écart type calculé dans le nord-est de l'Ecosse se situe, en 1999, autour de 10 (Wilson *et al.*, 1999). Dans l'estuaire de Shannon, l'écart type varie entre 12,02 et 23,60 (Berrow *et al.*, 2012) et dans la baie de Cardigan, entre 7,49 et 28,04 suivant les années (Feingold & Evans, 2013). L'écart type calculé pour la population des grands dauphins du golfe normand-breton est donc équivalent, voire inférieur à celui des populations voisines. Cela dénote un faible taux d'erreur et laisse supposer que les données de terrain permettent des estimations fiables.

De manière plus générale, on note que la population des grands dauphins du nord-est de l'Ecosse a été estimée, en 1999, à 129 individus (IC 95% : 110-174) (Wilson *et al.*, 1999). En 2010, la population des grands dauphins de l'estuaire de Shannon a été estimée à 107 individus (IC 95% : 83-131) (Berrow *et al.*, 2012). En 2012, la Seawatch Foundation a estimé la population de la baie de Cardigan à 270 individus (IC 95% : 122-175) (Feingold & Evans, 2013). Enfin, le Circé estime les populations des grands dauphins du golfe de Cadix et du détroit de Gibraltar à 300 individus depuis 2004 (Chico Portillo *et al.*, 2011). A l'évidence, la population du golfe normand-breton s'apparente par sa taille aux deux populations du sud de l'Espagne. Il s'agit incontestablement d'une des plus importantes populations de grands dauphins sédentaires étudiée en Europe.

6. Composition des groupes

La composition des groupes de grands dauphins, à savoir le nombre d'individus et la répartition entre les mâles et les femelles, est une information utile à la description de cette population, mais c'est également un indicateur des changements susceptibles d'affecter ces animaux. En effet, on peut émettre l'hypothèse que toute modification de la composition des groupes dans le temps est le signe d'une réponse à un changement environnemental, dont la cause serait anthropique ou naturelle.

6.1. Méthode

Dans le contexte de l'étude des grands dauphins du golfe normand-breton, j'ai choisi la distance comme seul et unique paramètre pour définir le groupe. Ainsi, un groupe est un ensemble d'individus séparés par une distance de moins de 500 mètres, c'est-à-dire qui demeurent dans le champ de vision des observateurs. L'étude de la composition des groupes porte sur deux variables : la taille et la mixité.

6.1.1. Taille

Pour Shane (1990), la taille d'un groupe se définit par le nombre total de grands dauphins proches les uns des autres, qui nagent dans la même direction et qui ont un comportement similaire. Cette définition est idéale, mais difficilement conciliable avec la réalité du terrain. Dans le golfe normand-breton, par exemple, les groupes d'individus sont foncièrement mouvants : ils s'unissent et se désunissent rapidement et les comportements sont rarement uniformes. En conséquence, pour estimer le plus précisément possible la taille des groupes rencontrés entre 2009 et 2013, j'ai utilisé deux méthodes : l'estimation visuelle et la photo-identification. L'estimation visuelle consiste dans l'estimation de la taille des groupes réalisée à partir du bateau, lors des sorties en mer. La photo-identification consiste, quant à elle, dans l'estimation de la taille des groupes obtenue à partir du nombre de dauphins identifiés.

Avant toute chose, il convient de dire ici qu'aucune de ces deux méthodes n'est tout à fait exacte. L'estimation visuelle donne une fourchette, un ordre de grandeur, car il est impossible de compter précisément le nombre de dauphins présents autour d'un bateau lorsque l'on est en mer. Ce qui se passe sous l'eau échappe totalement aux observateurs. Sur le terrain, la taille des groupes est évaluée par tranches, ou intervalles, de 10 individus : un groupe est estimé entre un et 10 dauphins ou entre 10 et 20 dauphins, etc. La photo-identification n'est guère plus précise pour estimer la taille des groupes car, lors d'une observation, les individus du groupe ne sont pas tous pris en photographie ; il y a toujours des individus qui échappent aux observateurs. En outre, il n'est pas possible d'identifier systématiquement tous les dauphins photographiés : certaines photographies sont floues et donc inutilisables, certains individus sont lisses et donc impossibles à identifier.

On pourrait alors penser que l'estimation visuelle évalue plus précisément la taille des groupes que la photo-identification dont la tendance est de sous-estimer le nombre d'individus présents dans un groupe. Afin de tester cette affirmation, j'ai pris les groupes rencontrés entre 2009 et 2013 pour lesquels il était possible de comparer l'estimation visuelle et la photo-identification. Le tableau 13 présente les résultats obtenus pour 291 groupes qui permettent cette comparaison. Il apparaît que pour 158 groupes, soit 54%, l'estimation visuelle par tranche (ou intervalle) de dizaines d'individus est supérieure au nombre d'individus identifiés par photo-identification ; pour 122 groupes, soit 42%, l'estimation visuelle par tranche de dizaines d'individus comprend le nombre d'individus identifiés par photo-identification ; pour

11 groupes, soit 4%, l'estimation visuelle par tranche de dizaines d'individus est inférieure au nombre d'individus identifiés par la photo-identification.

Tableau 13 : Comparaison des méthodes pour estimer la taille des groupes

Intervalle de taille du groupe	2009-2013	%
Estimation visuelle par tranche de dizaines d'individus > au nombre d'individus identifiés par photo-id	158	54
Estimation visuelle par tranche de dizaines d'individus = au nombre d'individus identifiés par photo-id	122	42
Estimation visuelle par tranche de dizaines d'individus < au nombre d'individus identifiés par photo-id	11	4
	291	100

Pour 54% des groupes de l'échantillon étudié, les résultats confirment l'hypothèse de départ selon laquelle la taille estimée visuellement est plus importante que le nombre d'individus identifiés par photo-identification. Dans 42%, il apparaît que l'estimation visuelle a sous-évalué la taille des groupes, puisqu'elle comprend le nombre d'individus identifiés par photo-identification. Enfin, pour 4% des cas, l'estimation visuelle a grandement sous-estimé la taille des groupes. Il est à noter, en effet, que seule la photo-identification permet d'estimer des groupes importants de grands dauphins, au-delà de 80 individus, alors que l'estimation visuelle les sous-estime systématiquement. Ce dernier point montre l'importance de conserver les résultats obtenus par la photo-identification pour estimer la taille des groupes.

Comme il n'existe pas de démarche absolument fiable pour estimer la taille des groupes, il m'est apparu judicieux d'utiliser les données obtenues par l'estimation visuelle et la photo-identification, afin d'avoir une idée un peu plus précise, bien que toujours inexacte, de la taille des groupes de grands dauphins rencontrés dans le golfe normand-breton.

6.1.2. Mixité

Pour estimer la mixité des groupes rencontrés entre 2009 et 2013, j'ai sélectionné les groupes pour lesquels le sexe d'au moins deux individus était connu, puis j'ai comparé les proportions de mâles et de femelles dans chaque groupe.

6.2. Résultats

6.2.1. Taille

Le tableau 14 détaille le nombre de groupes rencontrés entre 2009 et 2013 dont la taille a été estimée visuellement (à partir du bateau) et au moyen de la photo-identification. Les différents groupes ont été répartis par intervalles de 10. Le groupe le plus important, estimé par photo-identification seulement, comprenait environ 111 dauphins et a été observé le 14 février 2010. Le tableau 14 donne le nombre de groupes estimés par les deux méthodes (méthode visuelle et photo-identification) et la valeur en pourcentage. Entre 2009 et 2013, 399 groupes ont été estimés visuellement et 333 ont été estimés par la photo-identification. Cet écart entre les deux méthodes s'explique par le fait que les observations des années 2009 à 2011 étant très nombreuses, elles n'ont pas toutes été analysées par photo-identification (partie 2.2.3.).

Tableau 14 : Groupes estimés visuellement et par photo-identification entre 2009 et 2013

Intervalle	Nombre de groupes estimés par estimation visuelle	Nombre de groupes estimés par photo-identification
]0 – 10[	182 – 45,61%	182 – 54,65%
[10 – 20[	78 – 19,55%	80 – 24,02%
[20 – 30[	38 – 9,52%	40 – 12,01%
[30 – 40[	45 – 11,28%	19 – 5,71%
[40 – 50[	23 – 5,76%	5 – 1,50%
[50 – 60[	15 – 3,76%	1 – 0,30%
[60 – 70[	5 – 1,25%	1 – 0,30%
[70 – 80[	5 – 1,25%	0 – 0%
[80 – 90[	5 – 1,25%	2 – 0,60%
[90 – 100[	3 – 0,75%	2 – 0,60%
[100 – 110[	0 – 0%	0 – 0%
[110 – 120[	0 – 0%	1 – 0,30%
Total :	399 – 100%	333 – 100%

La figure 19 représente graphiquement le tableau 14 avec la valeur en pourcentage du nombre de groupes estimés par les deux méthodes. Il apparaît que les groupes de petite taille, soit entre un et neuf individus, dominent largement, aussi bien pour l'estimation visuelle (46%) que pour l'estimation par photo-identification (55%). On remarque, ensuite, que le nombre de groupes comprenant plus de neuf individus diminue de manière radicale. Le nombre de groupe comprenant entre 10 et 19 dauphins est divisé par deux, aussi bien pour l'estimation visuelle (20%) que pour l'estimation par photo-identification (24%). Ce phénomène décroissant va en s'accroissant et, au-delà de 60 individus, les groupes se font rares. Quant au seul groupe de très grande taille observé durant ces cinq années, composé de plus de 100 individus, il est à noter qu'il a été détecté par la photo-identification et non pas par l'estimation visuelle.

La moyenne du nombre d'individus par groupe a été calculée à partir des groupes estimés par la photo-identification seulement. En effet, l'estimation par photo-identification livre un chiffre par groupe, alors que l'estimation visuelle donne un intervalle de taille par groupe. Cette moyenne est de 13 individus par groupe pour toute la période, avec un écart type de 15. La taille des groupes rencontrés varie entre 1 et 111 individus.

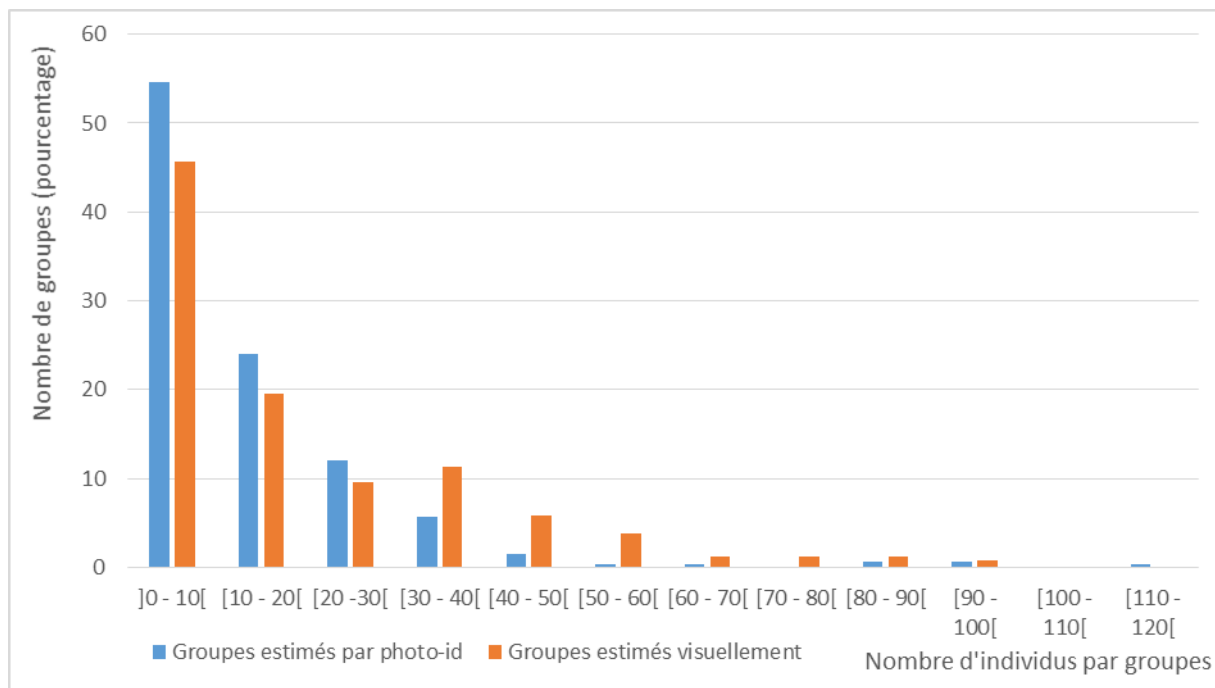


Figure 19 : Représentation en pourcentage du nombre de groupes rencontrés entre 2009 et 2013 dont la taille a été estimée visuellement et par la photo-identification

On peut également s'interroger sur l'évolution de la taille des groupes dans le temps : cette dernière a-t-elle augmenté, ou au contraire diminué, au fil des ans ? Le tableau 15 détaille, pour chaque année, la répartition des groupes dont la taille a été estimée visuellement et par photo-identification. La taille des groupes est classée par intervalle de 10 individus. En 2009, par exemple, 29% des groupes rencontrés ont été estimés entre un et 10 individus, tandis que 51% ont été estimés à cette même taille par photo-identification.

Tableau 15 : Répartition en pourcentage de la taille des groupes par année en fonction de l'estimation visuelle et de la photo-identification

Taille des groupes	2009		2010		2011		2012		2013	
	Visuel	Photo-id	Visuel	Photo-id	Visuel	Photo-id	Visuel	Photo-id	Visuel	Photo-id
]0 - 10[	29	51	42	38	53	60	44	63	47	59
]10 - 20[	33	19	19	21	16	24	11	21	26	34
]20 - 30[	6	13	8	21	8	9	13	13	16	5
]30 - 40[	20	11	9	10	8	5	19	2	8	2
]40 - 50[	6	2	9	3	5	2	8	0	2	0
]50 - 60[	4	0	8	1	4	0	2	0	2	0
]60 - 70[	0	0	1	1	2	0	2	0	0	0
]70 - 80[	2	0	3	0	1	0	0	0	0	0
]80 - 90[	0	0	1	3	1	0	2	0	0	0
]90 - 100[	0	4	1	1	1	0	0	0	0	0
]100 - 110[	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
]110 - 120[	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Cette répartition est illustrée dans les figures 20 et 21. La figure 20 présente les résultats de l'estimation visuelle et la figure 21 ceux de l'estimation par photo-identification. On note une évidente similitude dans la forme générale des courbes, qui tend à prouver que la majorité des groupes rencontrés entre 2009 et 2013 sont des groupes de petite taille, soit compris entre un et 9 individus. La figure 20 met en évidence un « pic » de groupes estimés visuellement entre 30 à 40 grands dauphins en 2009 et 2012. De plus, on note que les groupes de grande taille, soit de plus de 60 individus, se font de plus en plus rares au cours des années : repérés par la photo-identification en 2009 et 2010 (figure 21) et par l'estimation visuelle en 2011 (figure 20), ils diminuent en 2012, pour définitivement disparaître en 2013.

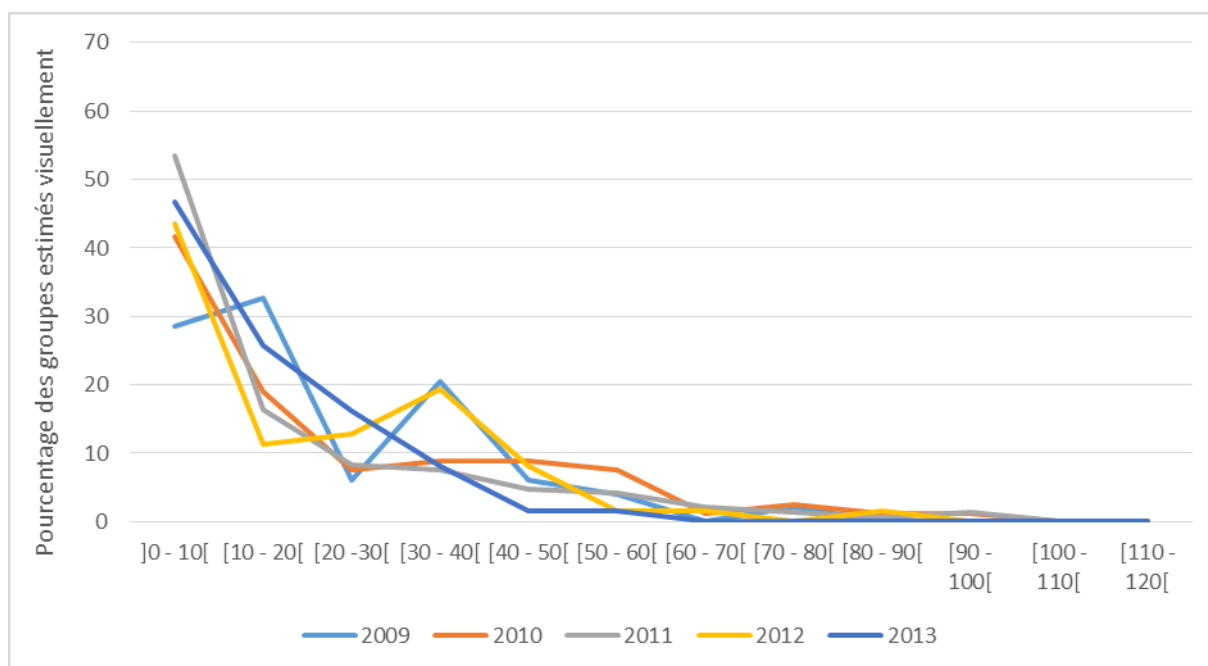


Figure 20 : Répartition par année de la taille des groupes estimés visuellement

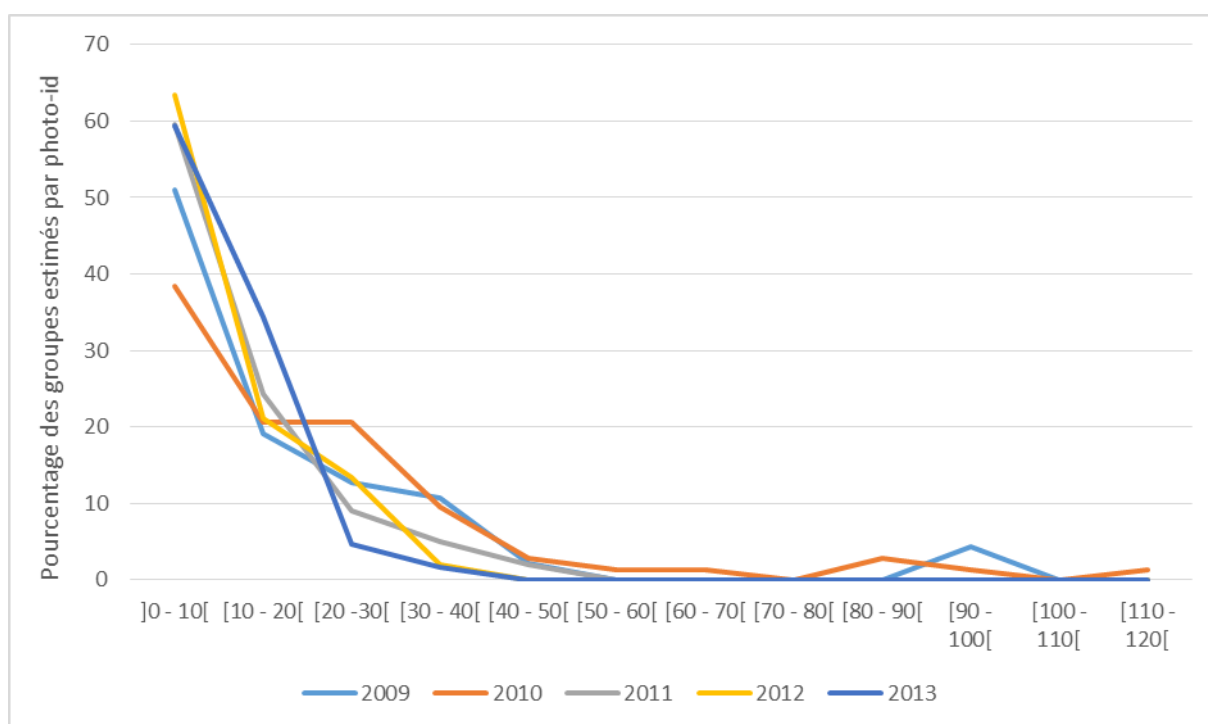


Figure 21 : Répartition par année de la taille des groupes estimés par photo-identification

La moyenne du nombre d'individus par groupe estimée par photo-identification pour chaque année varie de 20 à 9 individus. Ce résultat met en évidence une nette diminution du nombre d'individus par groupe entre 2009 et 2013.

Tableau 16 : Moyenne par année du nombre d'individus par groupe estimés par photo-identification

	2009	2010	2011	2012	2013
Moyenne	17	20	11	10	9
Ecart-type	20	21	10	8	7
Minimum	1	1	1	1	1
Maximum	94	111	46	31	34

Existe-t-il une corrélation entre la saisonnalité et la présence plus ou moins importante de groupes de grande ou de petite taille ? Au regard des tableaux 17 et 18, il apparaît que les groupes de petite taille sont principalement observés entre avril et septembre, tandis que les groupes de grande taille sont observés en février, mars, mai, et de juillet à octobre. Ces tableaux ne montrent aucune tendance particulière. On peut donc affirmer que les groupes, quelle que soit leur taille, peuvent être rencontrés à n'importe quelle période de l'année entre juillet et novembre, les données manquant pour décembre.

Tableau 17 : Nombre de groupes estimés visuellement entre 2009 et 2013 en fonction des mois de l'année

Taille des groupes	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	septembre	octobre	novembre	décembre
]0 – 10[	3	2	6	14	25	17	42	31	23	8	10	
[10 – 20[	1	1	4	7	5	9	15	16	14	5	1	
[20 – 30[	1	1	1	2	1	4	14	9	3	2	1	
[30 – 40[	1	2	2	7	6	7	9	3	7		1	
[40 – 50[	2	1	2	1	2	2	2	3	5	1	2	
[50 – 60[		1			1	1	4	3	3	1	1	
[60 – 70[			1		2				2			
[70 – 80[						2		1	1		1	
[80 – 90[					1			2	1	1		
[90 – 100[					1		1			1		
[100 – 110[												
[110 – 120]												
Total groupes	8	8	16	31	44	42	87	68	59	19	17	0

Tableau 18 : Nombre de groupes estimés par la photo-identification entre 2009 et 2013 en fonction des mois de l'année

Taille des groupes	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	septembre	octobre	novembre	décembre
]0 – 10[	2	2	5	12	14	20	37	41	31	10	8	
[10 – 20[			4	4	5	9	25	19	11	3		
[20 – 30[		1		2	3	4	10	6	12	1	1	
[30 – 40[			3	1	2	1	2	4	2	2	2	
[40 – 50[	1						1	1	2			
[50 – 60[									1			
[60 – 70[							1					
[70 – 80[												
[80 – 90[			1					1				
[90 – 100[								2				
[100 – 110[												
[110 – 120]		1										
Total des groupes	3	4	13	19	24	34	76	74	59	16	11	0

6.2.2. Mixité

L'échantillon sélectionné pour la période de 2009 à 2013 comprend 276 groupes pour lesquels le sexe d'au moins deux individus est connu. Le nombre d'individus sexés dans les groupes va de deux à 79 individus. La proportion d'individus mâles par rapport aux femelles a ensuite été calculée pour ces 276 groupes.

Les résultats obtenus (tableau 19) sont les suivants : huit groupes, soit 3% de l'échantillon, comptent au maximum cinq individus et sont composés uniquement de femelles ; 30 groupes, soit 11% de l'échantillon, comprennent entre deux et 10 individus et sont composés uniquement de mâles ; 37 groupes, soit 13% de l'échantillon, comptent entre deux et 38 individus et sont composés à 50% de mâles et à 50% de femelles. De plus, 74 groupes, soit 27% de l'échantillon, comptent plus de femelles que de mâles et 127 groupes, soit 46% de l'échantillon, comptent plus de mâles que de femelles. Ce dernier chiffre, toutefois, doit être pris avec précaution, car l'identification des femelles étant plus difficile, il est fort probable que le nombre de femelles par groupe ait été sous-estimé. Enfin, il apparaît que 87% des groupes sont mixtes.

Tableau 19 : Répartition du nombre de groupes de grands dauphins en fonction de la mixité pour chaque année

	Nombre de groupe	100% femelles	Dominance femelles >50%	Parité	Dominance mâles >50%	100% mâles
2009	41	1	16	3	19	2
2010	63	0	15	11	29	8
2011	80	2	20	13	33	12
2012	41	1	11	5	21	3
2013	51	4	12	5	25	5
Total :	276	8	74	37	127	30

La figure 22 illustre le pourcentage d'individus mâles dans chaque groupe en fonction de la taille du groupe. On remarque que les groupes composés d'individus du même sexe sont généralement de petite taille et qu'ils sont majoritairement des groupes de mâles. Plus la taille des groupes augmentent, plus les proportions se rapprochent de la parité, qui correspond aux 50% sur l'axe vertical. La figure 23 illustre la mixité des 276 groupes rencontrés entre 2009 et 2013. De manière générale, on ne note pas d'évolution particulière de la mixité des groupes au cours des années : les groupes à dominance mâle sont toujours majoritaires. En revanche, on observe qu'en 2013, les groupes composés uniquement de femelles ont été plus nombreux que pour les autres années.

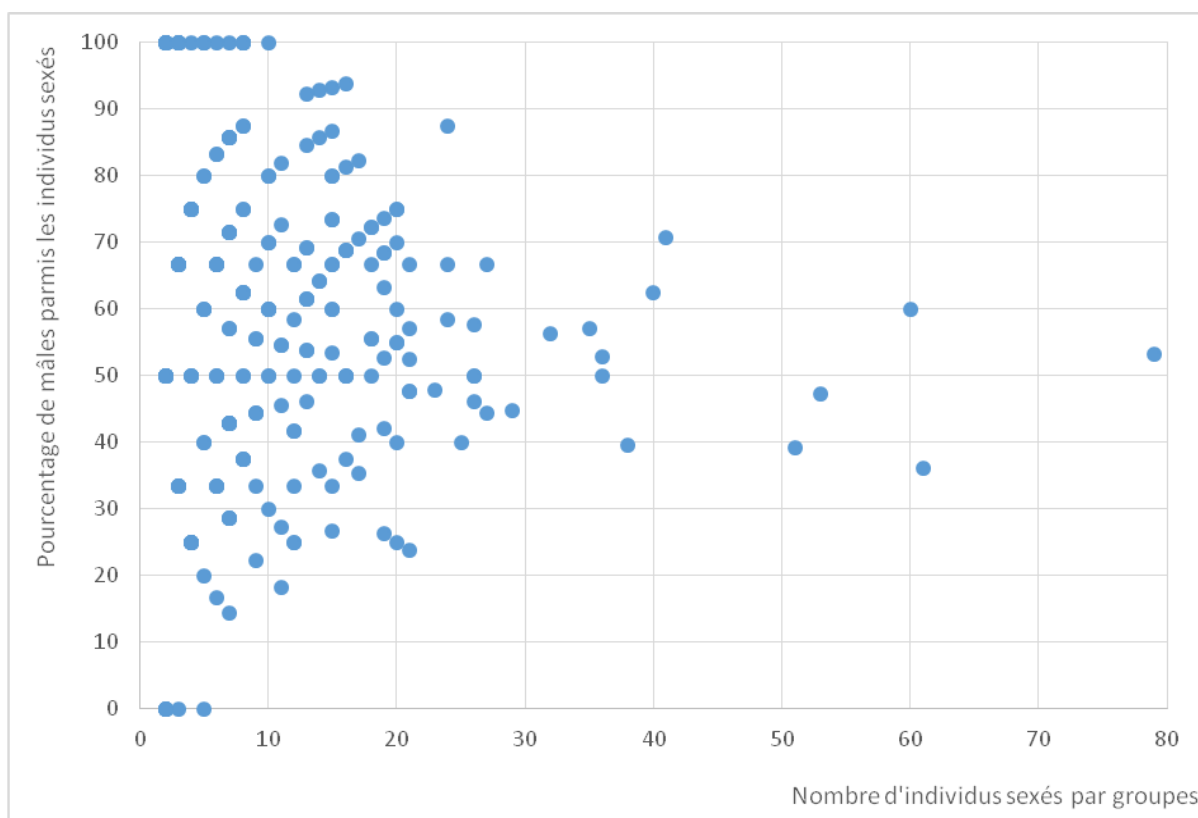


Figure 22 : Pourcentage d'individus mâles pour chacun des 276 groupes de l'échantillon en fonction de la taille des groupes

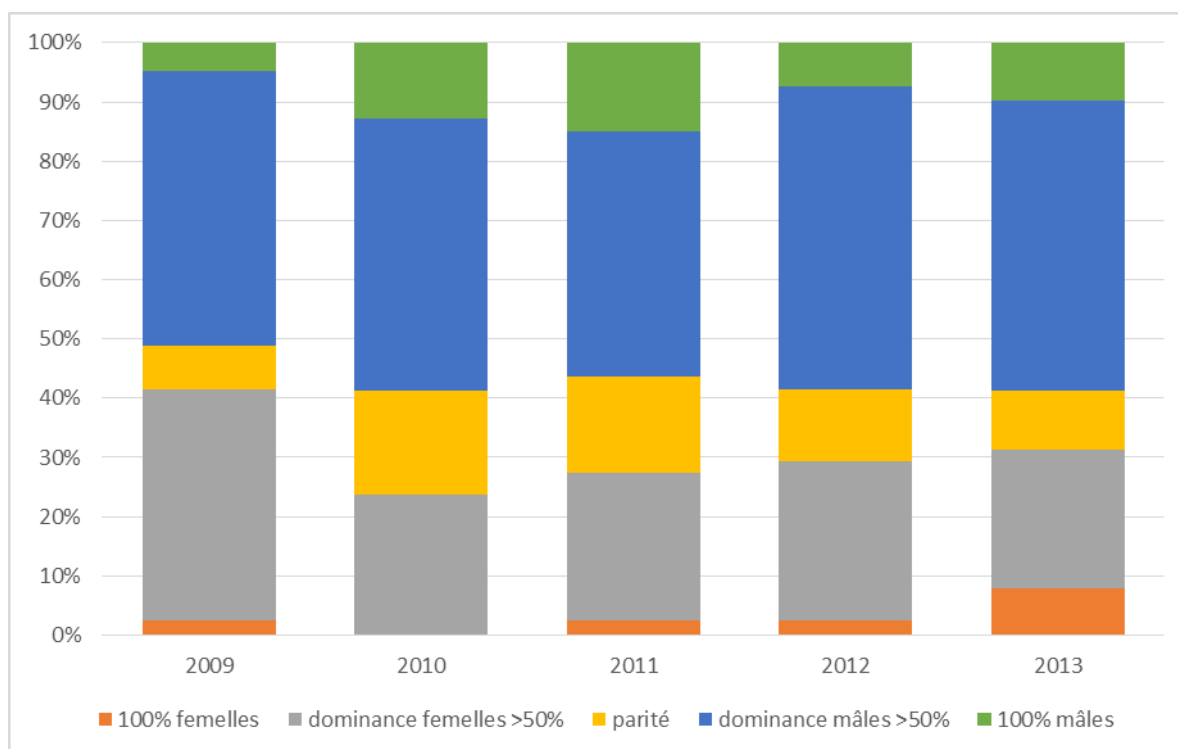


Figure 23 : Graphique de répartition des groupes de grands dauphins en fonction de leur mixité pour chaque année

Au regard de ces résultats, on peut s'interroger sur l'existence d'un lien éventuel entre mixité et saisonnalité. Pour ce faire, nous avons observé la répartition mensuelle des 276 groupes de l'échantillon (tableau 20). Les données n'étant pas homogènes sur l'ensemble de l'année (les sorties sont plus nombreuses en été qu'en hiver, en raison de la météo), il reste difficile d'interpréter ce tableau avec précision. Toutefois, une tendance assez nette se dégage pour les groupes composés uniquement de femelles : ces derniers, en effet, sont vus entre les mois de juin et de septembre seulement et jamais en mars, avril, mai ou octobre. Or, cette situation ne s'explique pas par le manque de données, puisque ces dernières sont nombreuses au printemps et à l'automne. Pour les autres groupes, en particulier les groupes de mâles et les groupes mixtes, la tendance est bien moins nette : ces derniers ne sont pas vus en décembre, janvier et février, ce qui peut être dû à un manque de données.

Tableau 20 : Répartition en pourcentage des groupes en fonction de la proportion de mâles et de femelles pour chaque mois de l'année

	Ensemble des groupes	100% femelle	Dominance femelles >50%	Parité	Dominance mâles <50%	100% mâles
janvier	3		2		1	
février	4		3		1	
mars	11		5	2	2	2
avril	16		9	1	3	3
mai	18		4	2	8	4
juin	25	2	7	1	14	1
juillet	62	1	12	12	34	3
août	63	3	20	4	28	8
septembre	51	2	9	7	26	7
octobre	14		2	4	7	1
novembre	9		1	4	3	1
décembre						
TOTAL	276	8	74	37	127	30

6.3. Discussion

D'après Connor *et al.* (2000), la société de fission-fusion dans laquelle vivent les grands dauphins implique que ces derniers forment de petits groupes, dont la taille et la composition varient. Ces groupes comprennent le plus souvent entre deux et 15 individus (Shane *et al.*, 1986). Cela dit, la taille des groupes reste un élément difficile à comparer d'une population à l'autre, en raison des différentes définitions qui sous-tendent le terme même de groupe (Lott, 2004). En revanche, Shane *et al.* (1986) constatent que la taille des groupes croît à mesure que la profondeur des eaux augmente et que l'habitat s'ouvre vers le large. Par conséquent, si une comparaison de la taille des groupes d'une population à l'autre reste une entreprise risquée, elle peut malgré tout être tentée, mais en se limitant aux populations dont l'habitat comporte des similitudes avec le golfe normand-breton.

A titre d'exemple, on note que dans les baies peu profondes, telles que la baie de Sarasota en Floride, celle de Kino au Mexique, ou celle de Cardigan en Angleterre, la moyenne du nombre d'individus par groupe varie entre 4,8 et 15 individus (Connor *et al.*, 2000). Dans le golfe normand-breton, cette moyenne est comprise dans cet intervalle, puisqu'elle s'élève à 13 individus par groupe pour l'ensemble de la période étudiée, soit entre 2009 et 2013. Néanmoins, si l'on considère la moyenne par année, on remarque qu'en 2009 cette dernière s'élève à 17 individus par groupe et qu'elle est, en 2010, de 20 individus par groupe. Elle est donc beaucoup plus forte que la moyenne des populations citées ci-dessus. Cela s'explique par la présence, au cours de ces deux années, de groupes de très grande taille, comprenant entre 90 et 111 grands dauphins. Or, en Floride et dans la baie de Cardigan, on constate que les groupes les plus importants comprennent respectivement 31 (Shane, 2004) et 42 individus (Lott, 2004). On peut donc affirmer, pour conclure, que les groupes de petite taille prédominent dans le golfe normand-breton, comme c'est le cas pour les populations vivant dans le même type d'habitat. A cela s'ajoute cependant une particularité : la présence, certaines années, de groupes très importants, comprenant un nombre d'individus deux à trois fois supérieurs aux maxima rencontrés dans les autres populations.

Concernant la mixité, nous avons établi que 87% des groupes rencontrés dans le golfe normand-breton entre 2009 et 2013 sont des groupes mixtes, c'est-à-dire composés de mâles et de femelles, avec une majorité de groupes à dominance mâle. Précisons que ce dernier élément peut être dû à un biais lié à l'identification, les mâles étant plus faciles à identifier que les femelles, parce que plus marqués. Or, pour Wells *et al.* (1987), Connor *et al.* (1999a et 1999b) ou Gibson & Mann (2008a), les groupes de grands dauphins sont majoritairement constitués d'individus du même sexe, ce qui contredit nos résultats. On note toutefois qu'à Sarasota, en Floride, 31% des groupes sont mixtes (Connor *et al.*, 2000), alors qu'en Australie, dans la Shark Bay, cette proportion est encore plus élevée, avec 50% des groupes mixtes. Enfin, les travaux de Lusseau (2003) montrent que 90,5% des groupes rencontrés dans le Doubtful Sound, en Nouvelle-Zélande, sont mixtes, résultat qui diffère de ce qui est observé ailleurs. Il apparaît donc que la mixité des groupes du golfe normand-breton est importante pour une population de grands dauphins et qu'elle se rapproche de celle observée dans le Doubtful Sound. Cela dit, l'importance des groupes mixtes dans le golfe normand-breton étonne car, lors de la mise en place de la méthode de sexage, nous nous sommes appuyé sur l'hypothèse que les mâles adultes s'associent entre eux et que les femelles adultes s'associent entre elles, mais aussi avec les nouveau-nés et les juvéniles (Connor *et al.* (1999a et 1999b) ; Gibson & Mann, 2008a). Cette hypothèse, appelée dans notre cas le pourcentage d'associations partielles (partie 3.1.2.b.), a été confirmée (figure 14). On peut donc supposer que, si les groupes sont effectivement mixtes, il existe, à l'intérieur même des ces derniers, un autre type de structuration qui s'établit en fonction du sexe et du statut.

Enfin, notons qu'il existe, dans le golfe normand-breton, un lien entre la mixité et la taille des groupes : les groupes du même sexe sont des groupes de petite taille, inférieure à 10 individus, et plus cette dernière augmente, plus on tend vers une parité mâles/femelles au sein des groupes. Quant à la saisonnalité, il existe vraisemblablement un lien avec les groupes de femelles vus uniquement en été, entre juin et septembre.

7. Structure sociale de la population

La structure sociale d'une population animale, entendue ici dans le sens de son organisation sociale, consiste dans l'étude des liens et des variations du comportement social des individus de cette population (Whitehead, 2008). Les interactions et les associations forment la base des relations entre les membres d'une population, et l'ensemble de ces relations définit la structure sociale d'une population (Hinde, 1976).

Les grands dauphins sont des animaux sociaux qui, comme nous l'avons souligné plus haut (1.3.3.), forment des sociétés de fission-fusion caractérisées par des associations dynamiques et fluides qui varient dans le temps (Wells *et al.*, 1987 ; Connor *et al.*, 2000, Ansmann *et al.*, 2012). En conséquence, l'apparition de changements, naturels ou anthropiques, peuvent altérer la structure sociale de ces animaux et avoir des conséquences sur la *fitness* de la population (Silk, 2007), le succès reproducteur (Sterck, 1998), la structure génétique (Altmann *et al.*, 1996 ; Strier, 1997), le transfert des apprentissages entre les individus (Whitehead, 2010) ainsi que sur la transmission de maladies (Corner *et al.*, 2003 ; Cross *et al.*, 2004 ; Hamede *et al.*, 2009). Enfin, la structure sociale apporte également des connaissances sur le type d'associations qui lie les individus entre eux, leur durée et leur évolution (Croft *et al.*, 2008).

Pour étudier la structure sociale des grands dauphins du golfe normand-breton, j'ai rassemblé les données de trois années consécutives, afin d'avoir suffisamment d'informations pour présenter des résultats fiables. La photo-identification des années 2012 et 2013 n'a pas pu être intégrée dans cette étude, car elle a été achevée trop récemment (partie 2.2.3.). En conséquence, les résultats présentés ici ne portent que sur les années 2009 à 2011.

7.1. Méthode

La structure sociale se base sur les interactions et les associations entre les individus d'une même population. Si les interactions entre deux individus sont difficiles à observer, elles surviennent le plus souvent entre deux individus associés. C'est pourquoi on utilise les associations pour étudier la structure sociale d'une population (Whitehead, 1997, 1999).

7.1.1. Indices d'associations

Les indices d'associations sont calculés en fonction de la proximité physique entre les membres d'un même groupe (qui est synonyme d'affiliation sociale) et le temps passé corrélé avec la force d'affiliation (Bejder *et al.*, 1998). Le *Half Weight Index*, ou HWI, représente l'indice de fréquence d'association entre deux individus (Cairns & Schwager, 1987). Cet indice d'associations a été utilisé dans la plupart des travaux concernant le grand dauphin (Chilvers & Corkeron, 2002 ; Lusseau *et al.*, 2003 ; Manno, 2008 ; Wisniewski *et al.*, 2009). Il est préféré à un autre indice d'associations, le *Simple Ratio*, car il réduit le biais induit par les individus manqués au cours des observations (Whitehead & Dufault, 1999 ; Whitehead, 2009). Le HWI se quantifie sur une échelle de 0 (individus jamais vus ensemble) à 1 (individus toujours vus ensemble). Il est calculé par la formule suivante :

$$HWI = x / \sqrt{y_a + y_b}$$

Où x est le nombre de fois où les individus a et b ont été vus ensemble, y_a le nombre de fois où l'individu a a été observé, et y_b le nombre de fois où l'individu b a été observé (Cairns & Schwager, 1987).

Pour la population des grands dauphins du golfe normand-breton, les analyses d'association ont été réalisées à l'échelle de l'individu. Tous les dauphins identifiés dans un

même groupe ont été considérés comme associés. Le calcul est effectué avec le programme SOCPROG 2.3 (Whitehead, 2009) sous MATLAB. Au terme de cette opération, on obtient une matrice d'associations, à savoir un tableau qui donne l'indice d'associations entre chaque individu. A partir de cette matrice, il va être possible d'effectuer plusieurs tests et calculs (tels que les associations préférentielles, les variables sociales, le *betweenness* et de réaliser la visualisation de la structure sociale.

7.1.2. Associations préférentielles

L'existence d'associations préférentielles entre les individus est testée à l'aide de tests de permutation (Bejder *et al.*, 1998 ; Whitehead, 1999). Ces tests vérifient que le modèle d'association observé entre les individus diffère d'un modèle aléatoire, et donc qu'il s'agit bien d'associations préférentielles, avec des individus « ciblés » et d'autres « évités ». Plus précisément, afin de montrer que les individus ont des associés préférentiels, l'écart type des indices d'associations doit être significativement plus grand que les écarts types des jeux de données permutés de manière aléatoire (Whitehead, 1999). Pour s'assurer de la stabilité des résultats, 10 000 permutations ont été générées, et pour s'assurer de la fiabilité des p-values, le test a été réalisé à trois reprises (Ottensmeyer & Whitehead, 2003).

7.1.3. Variables sociales de la population

A partir des indices d'associations, il est possible de calculer cinq variables qui décrivent différents aspects de connectivité à l'intérieur même du réseau (Ansmann *et al.*, 2012) :

- *Strength* correspond à la somme des associations. Cette mesure équivaut à un indice de grégarisme des individus. Ainsi, un *strength* élevé indique que l'individu possède des associations fortes avec d'autres individus (Whitehead, 2008) ;
- *Eigenvector centrality* donne la force des associations d'un individu avec tous les autres, et donc la force d'association globale des individus. Pour avoir un *Eigenvector centrality* élevé, un individu doit avoir des associations relativement fortes avec d'autres individus qui ont eux-mêmes des associations fortes (Whitehead, 2008) ;
- *Reach* donne la connectivité indirecte. Il correspond à une société où le comportement d'un individu peut influencer le comportement des autres individus (Whitehead, 2008) ;
- *Clustering coefficient* donne la force des associations des associés d'un individu. Il renseigne sur la manière dont les associés d'un individu sont eux-mêmes associés (Holme *et al.*, 2007) ;
- *Affinity* donne la force des associations d'un individu, pondérée par l'indice d'associations entre les individus. Un individu avec une *affinity* élevée possède des associations relativement élevées avec des individus qui ont un *strength* élevé (Whitehead, 2008).

7.1.4. Visualiser la structure sociale

Deux méthodes existent pour visualiser la structure sociale de la population des grands dauphins du golfe normand-breton : le diagramme de réseau social et le dendrogramme.

7.1.4.a. Diagramme de réseau social

La matrice des associations entre individus est représentée dans un diagramme de réseau social, à l'aide du logiciel Netdraw, Analytic Technologies, Needham, MA, USA (Whitehead, 2008, 2009). Cette représentation graphique permet de tester l'unité de la population.

7.1.4.b. Dendrogramme

Les individus les plus rencontrés peuvent aussi être représentés dans un *average-linkage cluster*, ou dendrogramme. Ce schéma va mettre en évidence la structure de la population et son éventuelle organisation en différents groupes. Pour tester la fiabilité, ou la robustesse, du dendrogramme il convient de calculer la corrélation cophénétique. Ensuite, la modularité du réseau renseigne sur les divisions des groupes au sein de la population. Enfin, le *knot diagram* ou diagramme de nœuds, permet de maximiser la modularité en faisant apparaître les sous-groupes (ou unités sociales) au sein de la population.

La corrélation cophénétique

A partir des distances lues sur le dendrogramme, il est possible de calculer une nouvelle matrice d'associations, c'est la matrice cophénétique. On peut ensuite calculer un coefficient de corrélation (r de Pearson, Rho de Spearman) entre cette nouvelle matrice et celle obtenue par le calcul du HWI, afin de quantifier la ressemblance entre les données de départ et les distances contraintes de l'arborescence du dendrogramme. Plus la corrélation cophénétique est proche de 1, plus les distances sont semblables, et plus le dendrogramme représente bien les données d'origine (cours d'Yves Desdevises, de l'Observatoire océanologique de Banyuls, www.educ.upmc.fr).

Au final, le coefficient de corrélation cophénétique permet d'évaluer la fiabilité de l'analyse du dendrogramme. D'après Whitehead (2008), lorsque sa valeur est proche de 0,8, la représentation est considérée comme fiable. Le calcul est effectué avec le programme SOCPROG 2.3 (Whitehead, 2009) sous MATLAB.

La modularité du réseau

Il existe plusieurs techniques pour diviser une matrice d'associations en groupes d'individus. J'ai choisi de privilégier une technique d'analyse de type modularité du réseau, ou *network modularity*, pour identifier des groupes au sein du réseau social des grands dauphins du golfe normand-breton. Le coefficient de modularité, noté Q, est particulièrement utile pour évaluer le degré de regroupement des individus dans une population dont la division sociale n'est pas aléatoire. Appliqué aux indices d'associations, le coefficient de modularité se calcule d'après la formule suivante :

$$Q = \frac{\sum_{I,J} \alpha_{IJ} \delta(c_I, c_J)}{\sum_{I,J} \alpha_{IJ}} - \frac{\sum_{I,J} \hat{\alpha}_{IJ} \delta(c_I, c_J)}{\sum_{I,J} \hat{\alpha}_{IJ}}$$

Où α_{IJ} est l'indice d'associations entre les individus I et J, $\hat{\alpha}_{IJ}$ est la valeur attendue de α_{IJ} si les individus s'associent de manière aléatoire, $\delta(c_I, c_J) = 1$ si I et J appartiennent au même groupe et $\delta(c_I, c_J) = 0$ si I et J appartiennent à des groupes différents.

Le coefficient de modularité prend des valeurs de 0 si les groupes sont assignés aux individus de manière aléatoire et de 1 s'il n'y a aucune association entre les individus de groupes différents. Ce coefficient a l'avantage de considérer la possibilité que tous les individus appartiennent à un même ensemble. Par conséquent, la meilleure division du réseau social peut être réalisée en maximisant le coefficient de modularité Q.

J'ai utilisé le coefficient de modularité comme défini par Whitehead (2009) implémenté dans SOCPROG 2.3 qui permet de contrôler la variable *strength* des individus. Dans ce cas, la valeur attendue de l'association entre I et J est définie comme suit :

$$\hat{\alpha}_{IJ} = \frac{s_I s_J}{2m}$$

Où S_I est la *strength* des associations de l'individu I et $m = \sum S_I / 2$ (total de tous les indices d'associations). Newman (2004) suggère que si $Q \geq 0,3$, alors les divisions sociales de la communauté peuvent être considérées comme robustes.

Le knot diagram, ou diagramme de noeuds

Ce diagramme permet d'identifier les sous-groupes au sein du réseau social. Il met en évidence le niveau cumulé des bifurcations du dendrogramme en fonction des indices d'associations, pour définir le coefficient de modularité maximisé.

Concrètement, la matrice que l'on obtient en utilisant tous les couples d'individus permet de calculer un vecteur *eigen* de la valeur *eigen* dominante. En réitérant le calcul du coefficient de modularité un grand nombre de fois, il est possible d'obtenir les divisions sociales de la population pour lesquelles ce coefficient est maximisé (Lusseau, 2007). Si l'on construit un dendrogramme par *average-linkage cluster analysis* (Whitehead, 2009), on peut examiner l'intégralité de ce dendrogramme en acceptant ou en rejetant les bifurcations aux nœuds jusqu'à ce que le coefficient de modularité soit maximisé.

7.1.5. Betweenness et divisions naturelles au sein du réseau

Partant du principe que tous les individus d'une même population n'occupent pas la même place, le *betweenness centrality coefficient*, ou *betweenness*, permet de mesurer l'influence des individus au sein de la population en considérant le flux d'information qui circule entre eux (Lusseau & Newman, 2004). Le *betweenness* est une mesure de centralité qui met en évidence le rôle de certains individus au sein d'une population. Le *betweenness* se définit par le nombre de liens directs (shortest paths) qui passent par un individu. Un individu possède un coefficient de *betweenness* nul si aucun lien direct ne passe par lui ; au contraire, son coefficient de *betweenness* sera élevé si plusieurs liens directs passent par lui. Dit autrement, plus le *betweenness* d'un individu est important, plus il a de liens, de connexions avec les autres individus.

Lusseau & Newman (2004) ont montré que les grands dauphins ayant un *betweenness* élevé sont la clé de la société de fission-fusion dans laquelle ils vivent, parce qu'ils sont les garants de la cohésion du groupe et qu'ils font le lien entre les différents sous-groupes de la population. D'autres études ont mis en évidence que ces individus centraux ont une meilleure connaissance de leur environnement et peuvent donc précipiter des changements de comportement au sein de la population (Sueur *et al.*, 2011 ; Lusseau & Conradt, 2009).

En partant du *betweenness*, l'algorithme de Newman fait apparaître les divisions naturelles au sein du réseau (Girvan & Newman, 2002). Concrètement, il s'agit de retirer les individus qui ont un *betweenness* élevé afin de voir comment la population se structure et de montrer la manière dont les groupes se divisent. Ensuite, le coefficient de modularité Q est utilisé pour définir la meilleure division, à savoir les groupes qui présentent plus de liens entre le groupe lui-même qu'entre les groupes de la population (Magileviciute, 2006).

7.1.6. Influence du sexe sur la structure sociale

L'*assortativity coefficient*, ou coefficient d'assortativité, permet de calculer l'influence du sexe sur la structure sociale d'une population. Ce coefficient se définit comme suit (Lusseau & Newman, 2004) :

$$r = [emm + eff - (emm + emf)^2 - (eff + efm)^2] / [1 - (emm + emf)^2 - (eff + efm)^2]$$

Où « emm » correspond aux liens entre les mâles, « eff » aux liens entre les femelles, « emf » aux liens entre les mâles et les femelles et « efm » aux liens entre les femelles et les mâles. Le « r » doit être compris entre 0 et 1. Plus il est proche de 1 plus le sexe aurait un rôle

important. Le r peut aussi être calculé pour les classes d'âge. Dans ce cas, c'est l'effet de l'âge et non du sexe qui est observé.

7.2. Résultats

7.2.1. Choix de l'échantillon

D'après Whitehead (2008), lorsque la valeur du coefficient cophénétique est proche de 0,8, la représentation de la structure sociale est considérée comme fiable. Pour atteindre ce résultat, l'auteur recommande d'utiliser les individus vus au minimum cinq fois durant la période d'étude, ainsi que les individus les plus marqués. Ce dernier point a pour objectif d'éviter les animaux susceptibles de changer de statut au cours de la période d'étude.

Dans un premier temps, j'ai suivi ces recommandations en y ajoutant une condition supplémentaire : j'ai choisi de n'utiliser que les individus dont le sexe était connu, pour pouvoir déterminer ultérieurement l'influence éventuelle de ce paramètre sur la structure de la population. Voyant que le calcul du coefficient cophénétique de cette combinaison était trop éloigné de la valeur recherchée, j'ai augmenté le nombre d'apparition minimal des individus. C'est en choisissant des individus vus huit fois et plus durant la période d'étude et avec un niveau de marquage M3 et M4 que le coefficient de corrélation cophénétique a dépassé la valeur de 0,8. Mais ce premier échantillon, composé de 96 grands dauphins, sous-évaluait grandement les femelles : ces dernières, en effet, ne représentaient que 36% des individus de l'échantillon. Pour remédier à ce biais, j'ai ajouté les individus ayant un niveau de marquage M1 et M2 facilement identifiables et pour lesquels le statut n'a pas évolué au cours de la période d'étude. Au final, l'échantillon définitif comprend 154 grands dauphins répartis dans 130 groupes différents parmi lesquels se trouvent :

- 68 femelles (44%), dont 60 adultes et huit sub-adultes. Parmi les 60 adultes, le niveau de marquage se répartit ainsi : deux M1, 27 M2, 25 M3 et six M4. Les deux femelles marquées M1 sont clairement identifiables, car elles possèdent, toutes les deux, une forte décoloration sur l'aileron. Le niveau de marquage des huit sub-adultes est M2 ;
- 86 mâles (56%), dont 79 adultes et sept sub-adultes. Parmi les 79 adultes, le niveau de marquage se répartit comme suit : 21 M2, 33 M3 et 25 M4. Le niveau de marquage des sub-adultes est M2.

Pour cet échantillon le coefficient de corrélation cophénétique est de 0,79.

7.2.2. Associations préférentielles

Les tests de permutations ont été effectués à trois reprises pour assurer leur fiabilité et 10 000 permutations ont été générées à chaque fois. L'erreur standard de la matrice initiale est de 0,129. L'erreur standard obtenue après permutation est de 0,122 : elle est donc inférieure à celle de la matrice initiale, ce qui confirme qu'il s'agit bien, pour l'échantillon étudié, d'associations préférentielles avec des individus « ciblés » et d'autres « évités ».

7.2.3. Variables sociales

L'indice d'associations moyen est de 0,101 avec un écart type de 0,129. Le tableau 21 présente les variables sociales issues du calcul des indices d'associations. La valeur du *strength* pour l'ensemble des individus est de 15,46. L'*eigenvector centrality* est plus important pour les associations entre individus du même sexe que pour les mâles et femelles confondus. Les femelles ont une valeur d'*eigenvector centrality* supérieure à celle des mâles. La variable *reach* est nettement supérieure pour les individus des deux sexes mélangés que pour les mâles et les femelles seuls. Les résultats du *clustering coefficient* sont comparables à

ceux de l'*eigenvector centrality* avec une valeur plus importante pour les femelles, puis pour les mâles et enfin pour les mâles et les femelles mélangés.

Tableau 21 : Synthèse des variables sociales

	Strength	Eigenvector centrality	Reach	Clustering coefficient	Affinity
Mâles + Femelles	15.46(4.37)	0.07(0.04)	257.94(92.89)	0.23(0.04)	16.32(1.84)
F – F	7.22(2.18)	0.11(0.04)	56.79(19.12)	0.26(0.04)	7.77(0.55)
M - M	8.85(2.47)	0.09(0.05)	84.29(30.98)	0.25(0.04)	9.33(1.13)

7.2.4. Visualiser la structure sociale

a. Diagramme de réseau social

La figure 24 représente le réseau social des 154 grands dauphins de l'échantillon : chaque triangle représente un individu, chaque trait représente le lien qui les unit. Précisons que plus ce trait est long, moins les individus sont « proches » et, inversement, plus le trait qui les unit est court, plus les individus sont « proches ». Les triangles dont la pointe est située en haut sont des mâles, les triangles dont la pointe est dirigée vers le bas sont des femelles. Ce diagramme montre que tous les individus de l'échantillon sont en lien car aucun individu, ou groupe d'individus, ne se démarque des autres dauphins. On peut alors dire que cette population est unie.

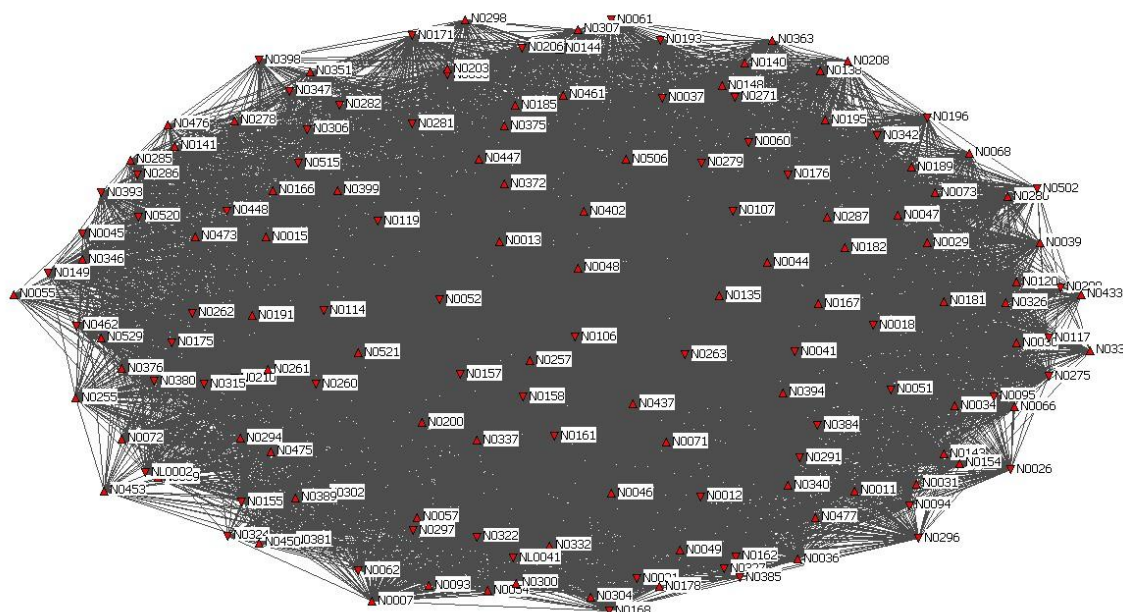


Figure 24 : Diagramme de réseau social représenté à partir de l'indice d'associations HWI. Chaque individu est représenté par un triangle. Les triangles dont la pointe est située en haut sont des mâles, les triangles dont la pointe est dirigée vers le bas sont des femelles

b. Dendrogramme

Le dendrogramme a pour objectif de mettre en évidence une potentielle division de la population en groupes distincts. La modularité du réseau permet de déterminer l'indice d'associations à partir duquel il existe une division dans le dendrogramme. La figure 25

montre la variation du coefficient de modularité en fonction de l'indice d'associations. La division du dendrogramme a lieu lorsque l'indice d'associations correspond à la valeur maximale du coefficient de modularité Q. Dans notre cas, Q max est de 0,34 ce qui permet de diviser le dendrogramme à partir de l'indice d'associations de 0,098. La valeur de Q étant supérieure à 0,3, la division du réseau est robuste aux dires de Newman (2004).

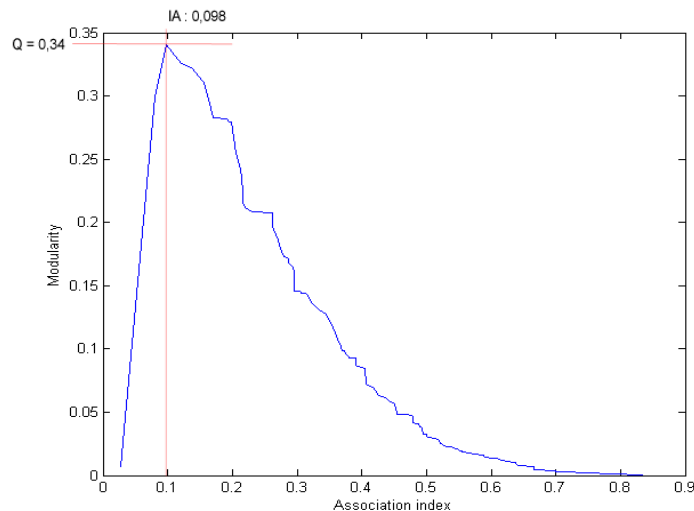


Figure 25 : Variation de la modularité du réseau en fonction de l'indice d'associations

Pour savoir si d'autres divisions existent dans cette population, le coefficient de modularité a été maximisé au moyen de la méthode du *knot diagram* (figure 26). On remarque que sur ce graphique, les points qui forment la courbe ne montrent pas de décrochement particulier, ce qui laisse supposer qu'il n'existe pas de sous-divisions au sein du dendrogramme.

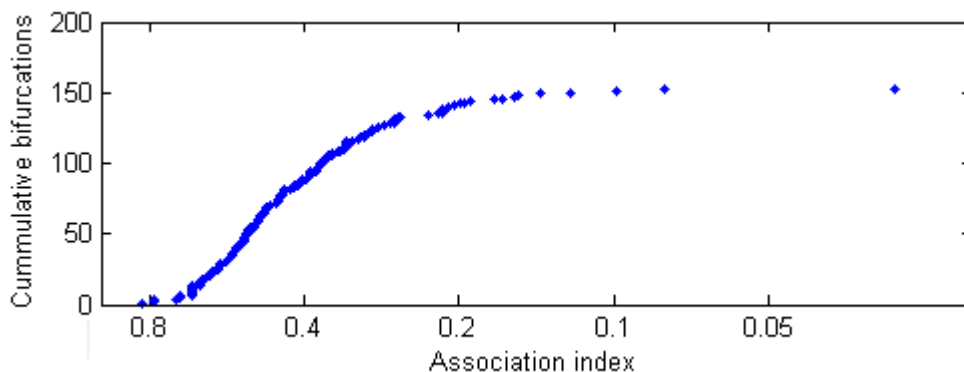


Figure 26 : *Knot diagram* ou diagramme de nœuds

Ainsi, le dendrogramme de l'échantillon étudié, soit des 154 grands dauphins du golfe normand-breton, met en évidence la présence de trois groupes distincts au sein de cette population (figure 27). Le groupe 1, en bleu, est composé de 34 individus, donc 14 femelles et 20 mâles. Le groupe 2, en vert, comprend 68 individus, dont 28 femelles et 40 mâles. Le groupe 3, en rouge, compte 52 individus, dont 26 femelles et 26 mâles.

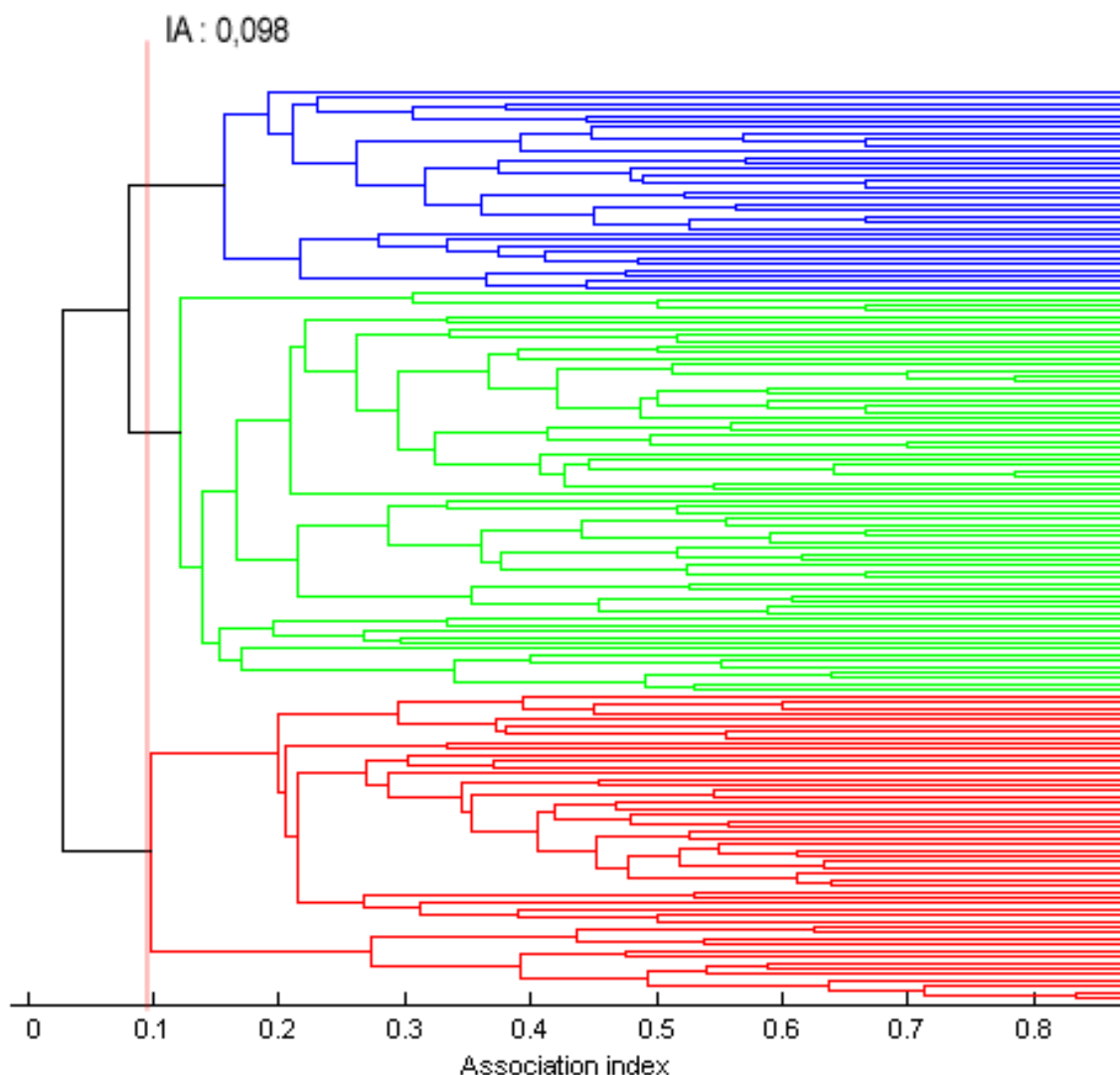


Figure 27 : Dendrogramme de la population des grands dauphins du golfe normand-breton

Pour comprendre ce qui différencie ces trois groupes, j'ai voulu savoir s'ils avaient la même répartition géographique. J'ai donc projeté l'ensemble des positions connues pour chaque individu de l'échantillon sur des cartes en sachant qu'un point représente un individu mais qu'un individu peut être vu plusieurs fois à des endroits différents. D'après les données, en effet, certains grands dauphins ont été observés entre huit et 28 fois.

La figure 28 illustre la localisation du groupe 1 du dendrogramme, à savoir le groupe bleu. Elle montre que ces individus sont principalement localisés dans le sud de la zone d'étude, en baie du Mont Saint-Michel, mais aussi aux Minquiers et, pour quelques individus seulement, dans le nord. La figure 29 montre la localisation du groupe 2 du dendrogramme, à savoir le groupe vert. On note que ces grands dauphins utilisent la zone d'étude dans son ensemble, du nord au sud. La figure 30 représente le groupe 3 du dendrogramme, à savoir le groupe rouge, qui fréquente le nord de la zone, ainsi que les Minquiers et, pour quelques individus seulement, le sud au niveau de Saint-Malo. La répartition géographique des trois groupes du dendrogramme est représentée dans la figure 31. On note alors que certaines zones géographiques sont fréquentées par les individus de deux ou trois groupes différents.

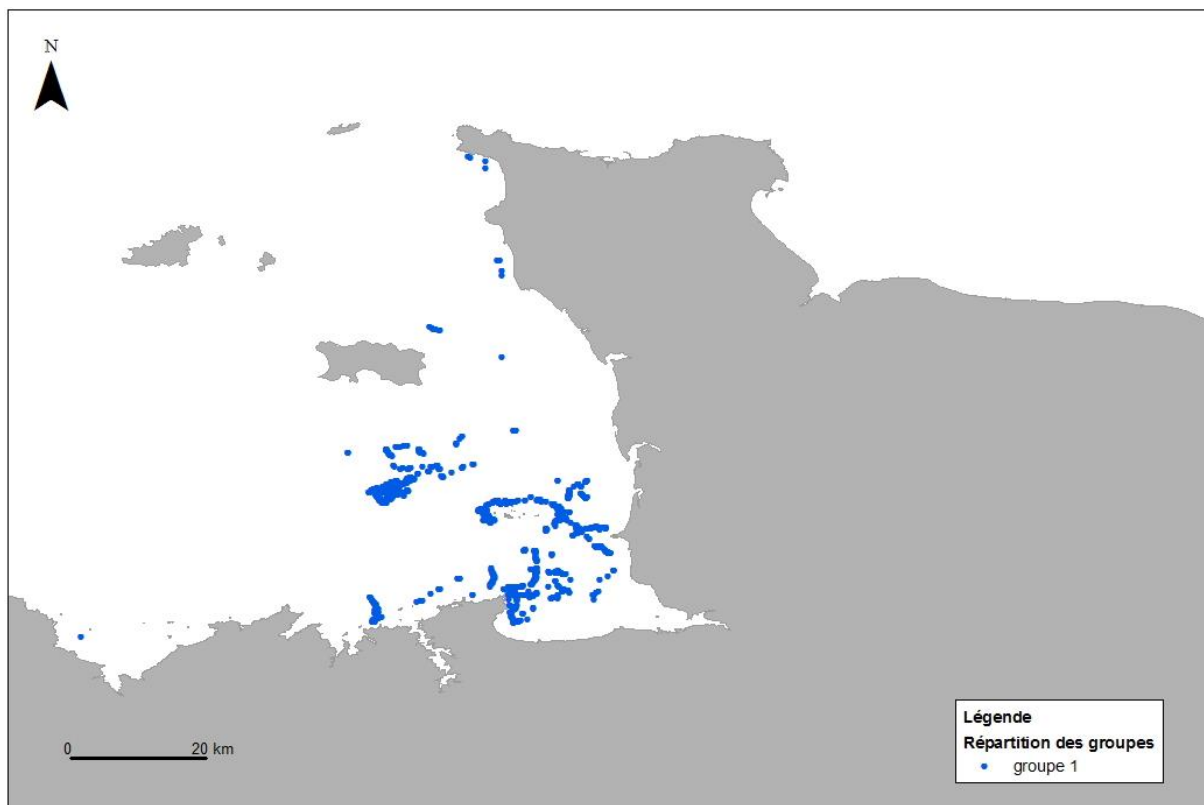


Figure 28 : Représentation géographique des individus composant le groupe 1 (en bleu) du dendrogramme

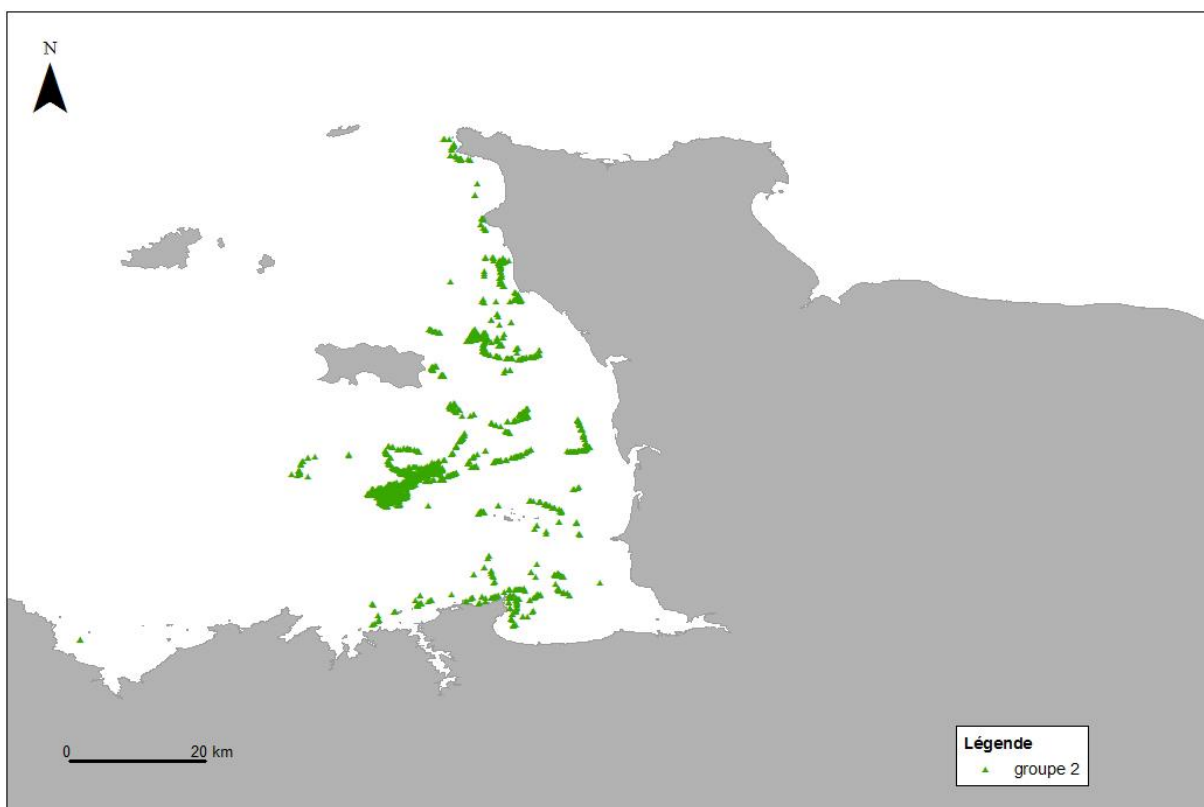


Figure 29 : Représentation géographique des individus composant le groupe 2 (en vert) du dendrogramme

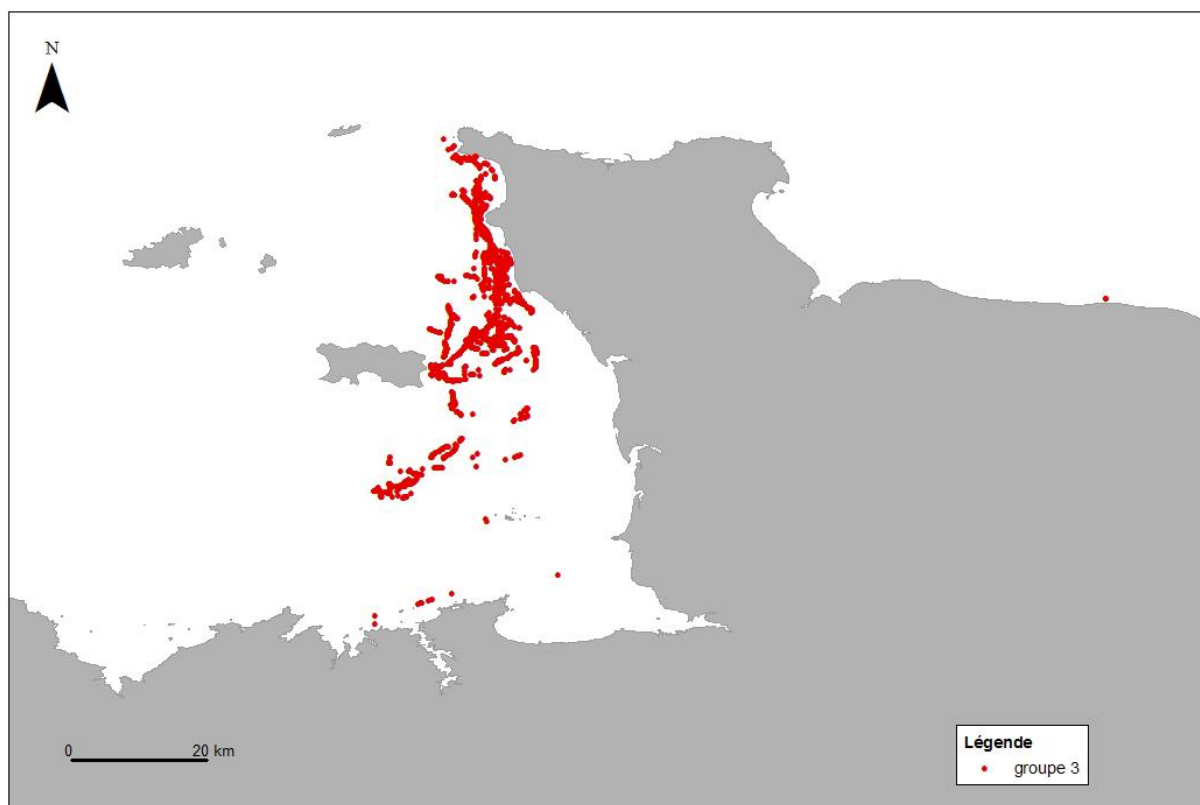


Figure 30 : Représentation géographique des individus composant le groupe 3 (en rouge) du dendrogramme

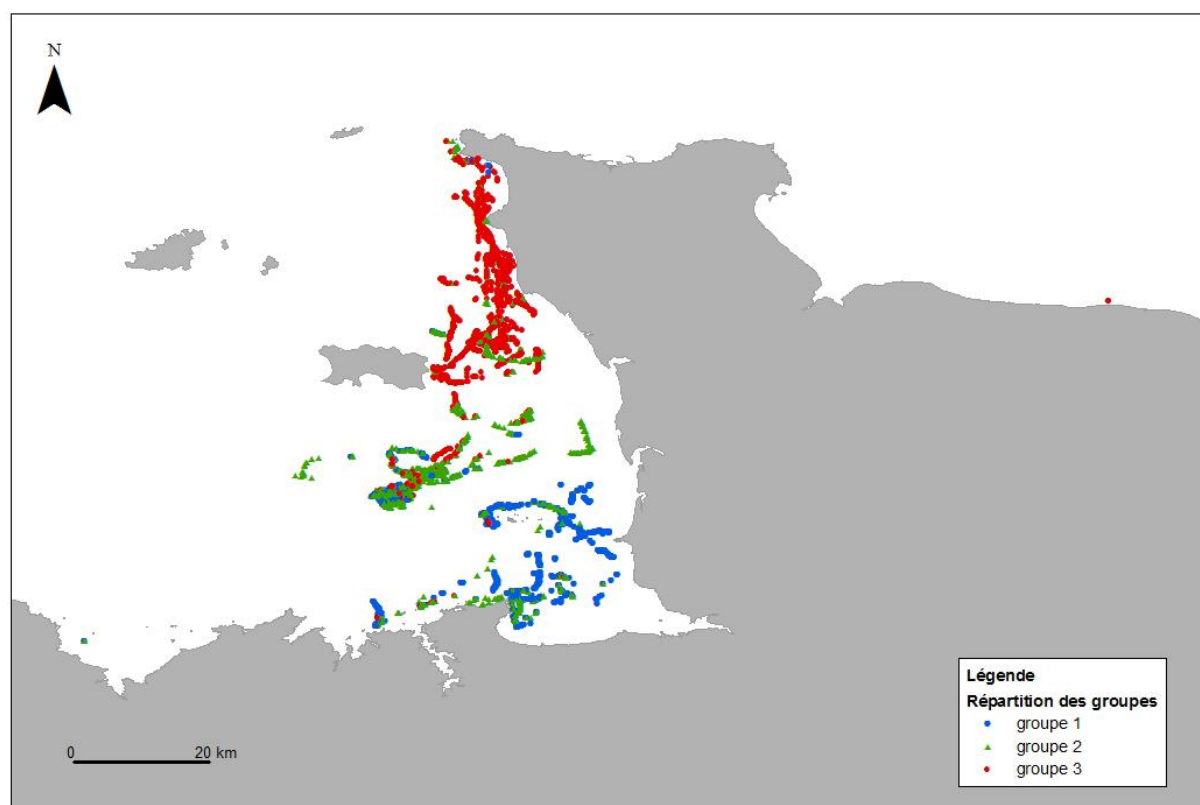


Figure 31 : Représentation géographique des individus composant les trois groupes (bleu, vert et rouge) du dendrogramme

La figure 32 représente la proportion de fréquentation de chacun des groupes en fonction de la latitude. Si le groupe 1 (bleu) domine effectivement dans les basses latitudes (48,6 à 48,8), force est de constater que des individus des groupes 2 (vert) et 3 (rouge) sont également observés dans ces latitudes, mais en proportion moindre. A partir des latitudes 48,9 et 49, qui correspondent à l'archipel des Minquiers, le groupe 2 (vert) domine largement aux côtés des groupes 1 (bleu) et 3 (rouges), présents eux aussi, mais dans une moindre proportion, dans cette zone. A partir des latitudes 49,1 à 49,6, qui correspondent à la zone allant de Jersey à la baie de Vauville, on remarque que le groupe 3 (rouge) est largement prédominant, avec la présence du groupe 2 (vert) et du groupe 1 (bleu) dans une moindre mesure. Enfin, le groupe 2 (vert) domine au cap de la Hague, à savoir à la latitude 49,7, avec le groupe 3 (rouge).

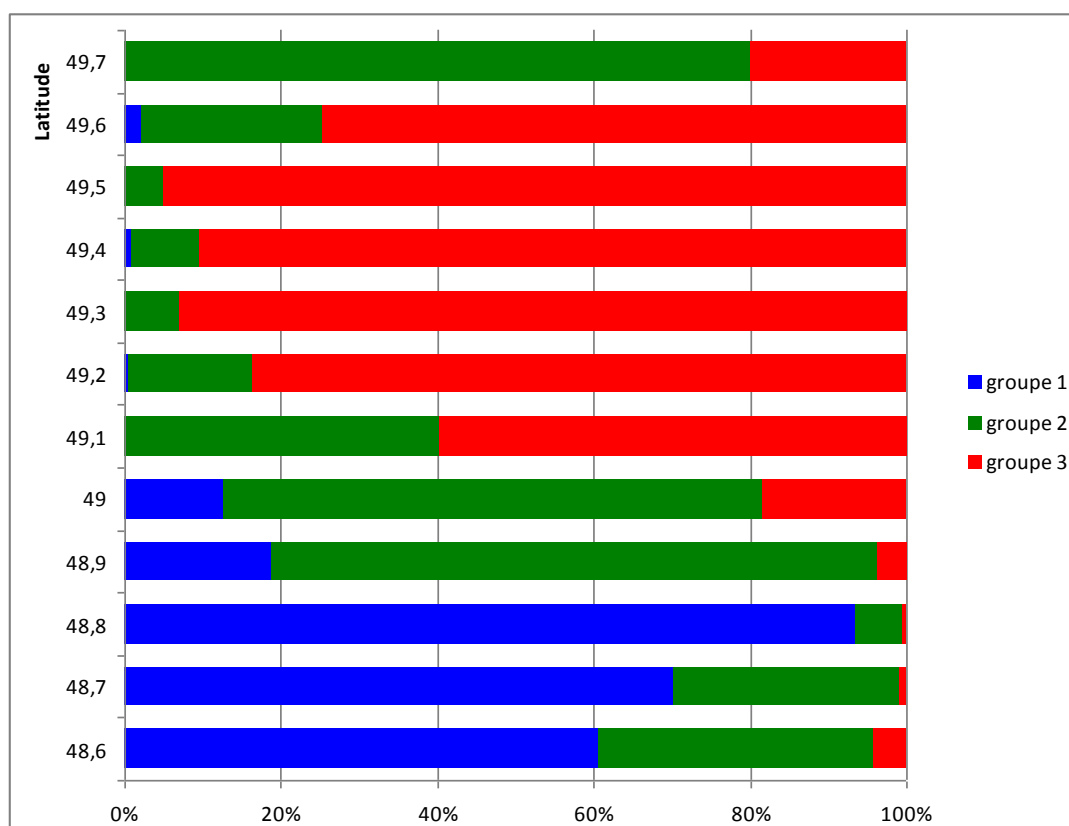


Figure 32 : Répartition en pourcentage des individus des trois groupes du dendrogramme (bleu, vert et rouge) en fonction de la latitude

7.2.5. *Betweenness et divisions naturelles au sein du groupe*

Le *betweenness* a été calculé pour chaque individu à l'aide de Netdraw (Whitehead, 2009). Les valeurs du *betweenness* pour les 154 individus de l'échantillon sont comprises entre 2 et 171. La figure 33 représente le schéma du réseau social en faisant apparaître entre chaque individu la valeur du *betweenness*. Chaque triangle représente un individu. La taille des triangles est proportionnelle au *betweenness* : plus le triangle est grand, plus la valeur du *betweenness* est importante. Il apparaît que sur ce schéma les individus des deux extrémités sur la droite ne sont pas reliés entre eux directement, mais seulement par l'intermédiaire d'autres individus dans l'échantillon.

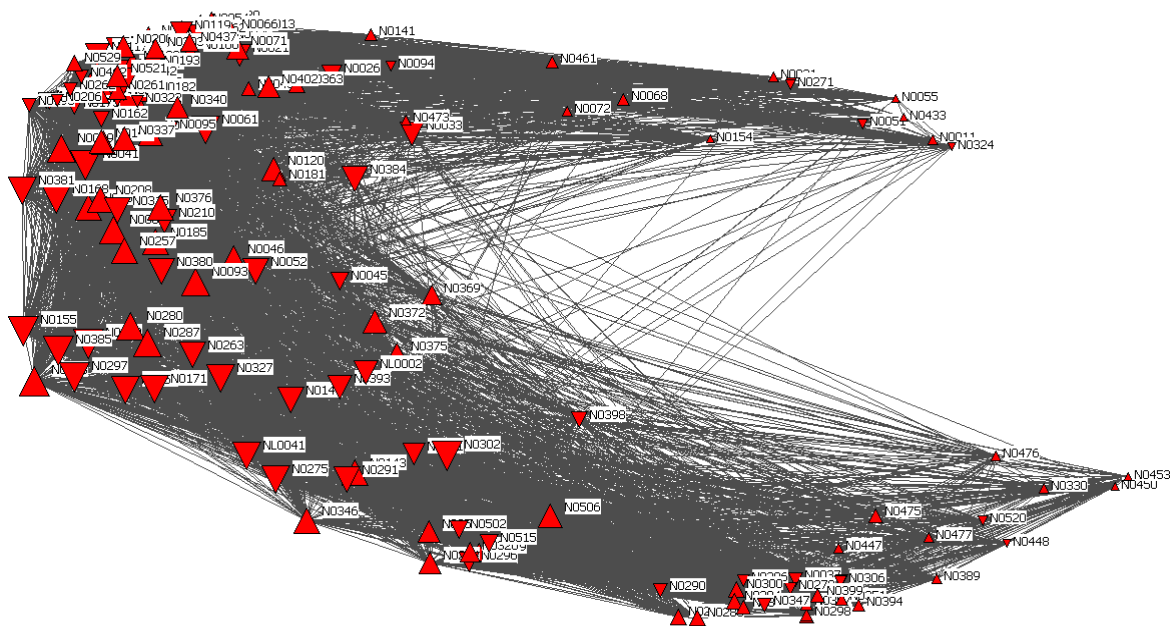


Figure 33 : Diagramme de réseau social représenté à partir des valeurs du *betweenness*. Chaque individu est représenté par un triangle. La taille des triangles est proportionnelle au *betweenness*. Les triangles dont la pointe est située en haut sont des mâles, les triangles dont la pointe est dirigée vers le bas sont des femelles.

Les divisions naturelles au sein du réseau ont été identifiées à l'aide de l'algorithme de Girvan-Newman (Girvan & Newman, 2002). Le maximum de l'indice de modularité $Q=0,493$ a été atteint après avoir enlevé 92 individus, soit 60% de notre échantillon, avec la valeur de *betweenness* la plus élevée (figure 34). La valeur du *betweenness* est de 19,8 quand le coefficient de modularité maximal est atteint. La figure 35 montre que, à partir de cette valeur, l'échantillon se divise en deux groupes avec, d'un côté, 60% des individus ayant un *betweenness* élevé et, de l'autre, 40% ayant un *betweenness* faible.

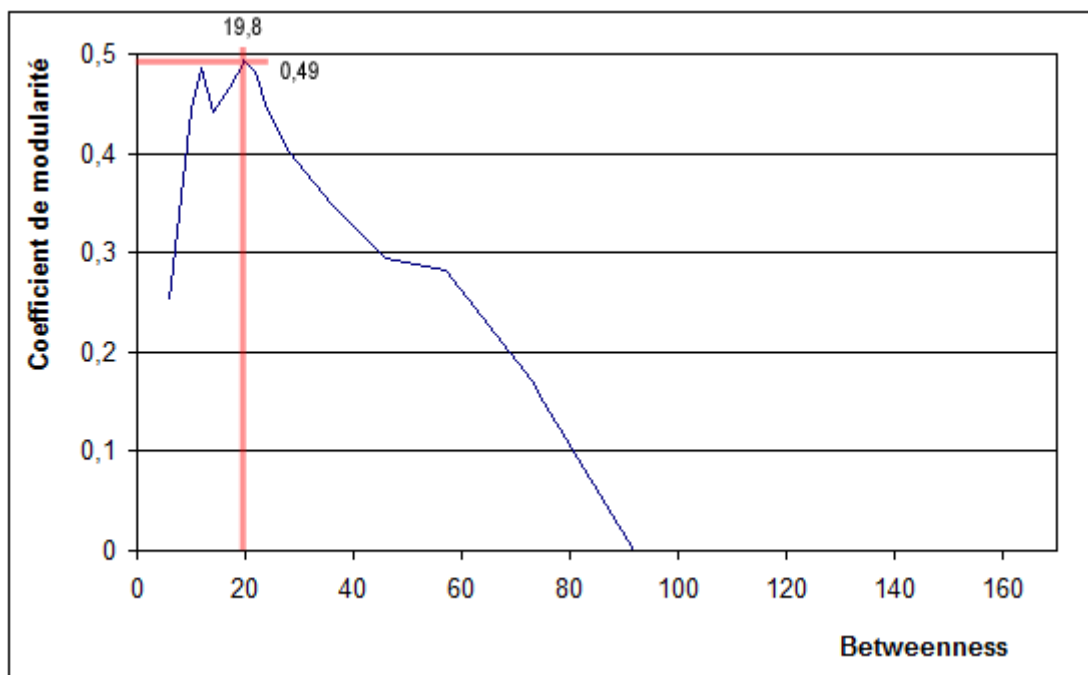


Figure 34 : Variation de la modularité du réseau en fonction de la valeur du *betweenness*

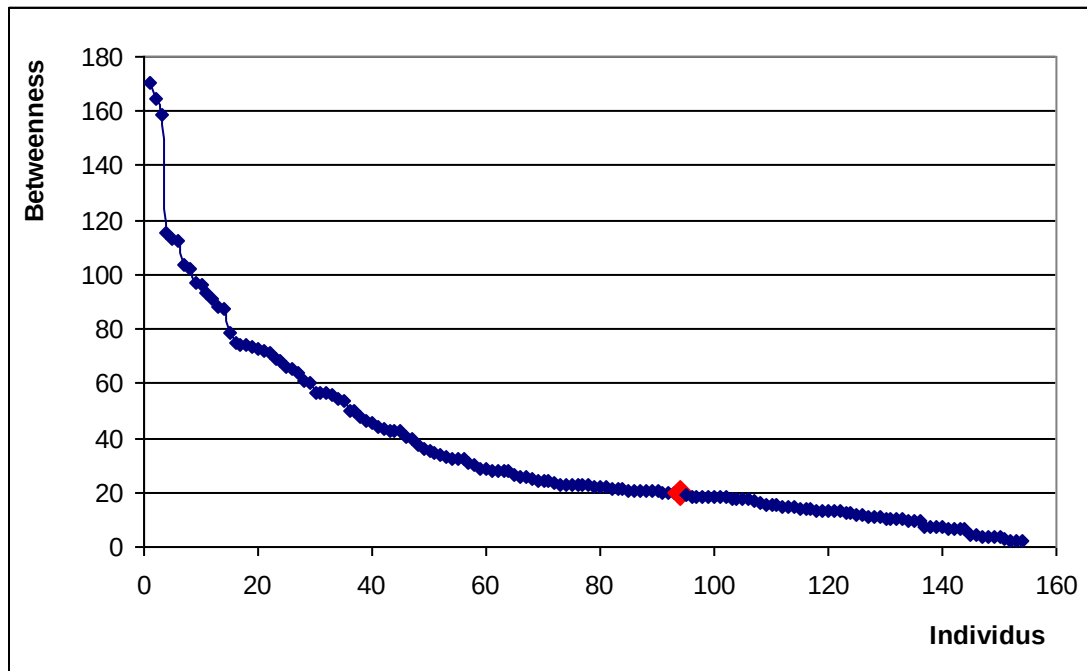


Figure 35 : Représentation du *betweenness* en fonction des individus de l'échantillon
Le point rouge correspond au point de rupture à l'intérieur du réseau.

La figure 36 représente le schéma du réseau social après avoir ôté les 92 individus ayant le *betweenness* le plus élevé. Elle montre que les individus ayant un *betweenness* bas sont divisés, eux aussi, en deux groupes (turquoise et orange) qui n'ont que très peu de liens entre eux, mais aussi entre les individus de chaque groupe.

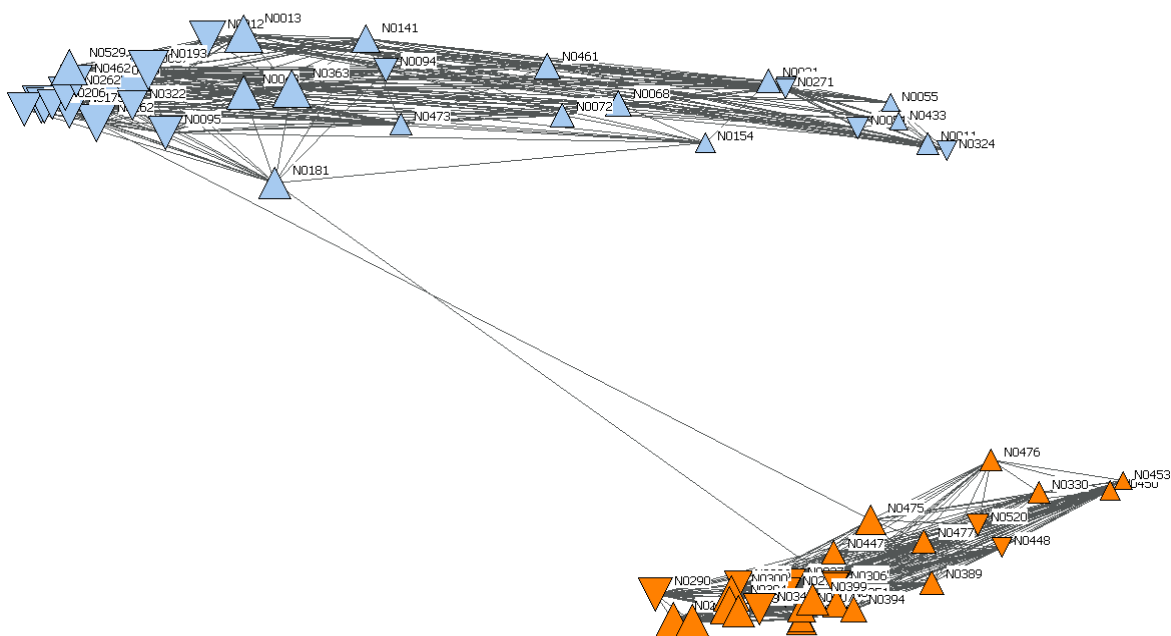


Figure 36 : Diagramme du réseau social des individus de l'échantillon ayant la valeur du *betweenness* la plus basse d'après la méthode de Girvan-Newman
Chaque individu est représenté par un triangle. La taille des triangles est proportionnelle au *betweenness*. Les triangles dont la pointe est située en haut sont des mâles, les triangles dont la pointe est dirigée vers le bas sont des femelles

La figure 37 représente le schéma du réseau social des 92 individus ayant le *betweenness* le plus élevé. On constate qu'ils ne forment qu'un seul groupe, avec de nombreux liens entre tous les individus de l'échantillon. Pour illustrer cette comparaison, nous avons ajouté les deux individus ayant la valeur du *betweenness* la plus élevée, à savoir une valeur de 164 et 171, aux deux groupes dont la valeur du *betweenness* est basse (figure 38) : on note que ces derniers ont des liens avec un très grand nombre d'individus des groupes turquoise et orange.

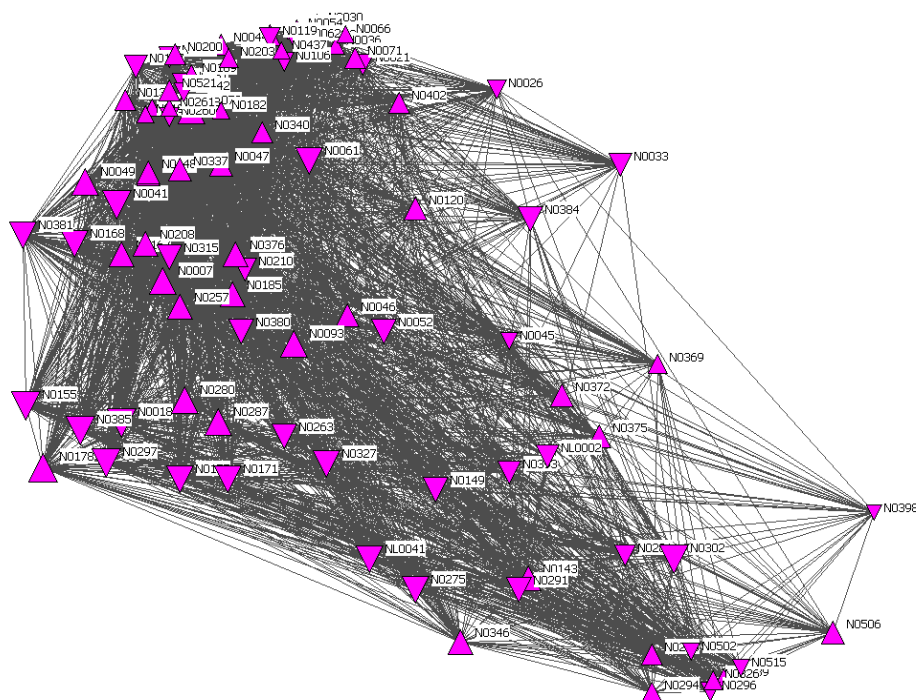


Figure 37 : Diagramme du réseau social des 92 individus de l'échantillon ayant la valeur de *betweenness* la plus élevée d'après la méthode de Girvan-Newman. Chaque individu est représenté par un triangle. La taille des triangles est proportionnelle au *betweenness*. Les triangles dont la pointe est située en haut sont des mâles, les triangles dont la pointe est dirigée vers le bas sont des femelles.

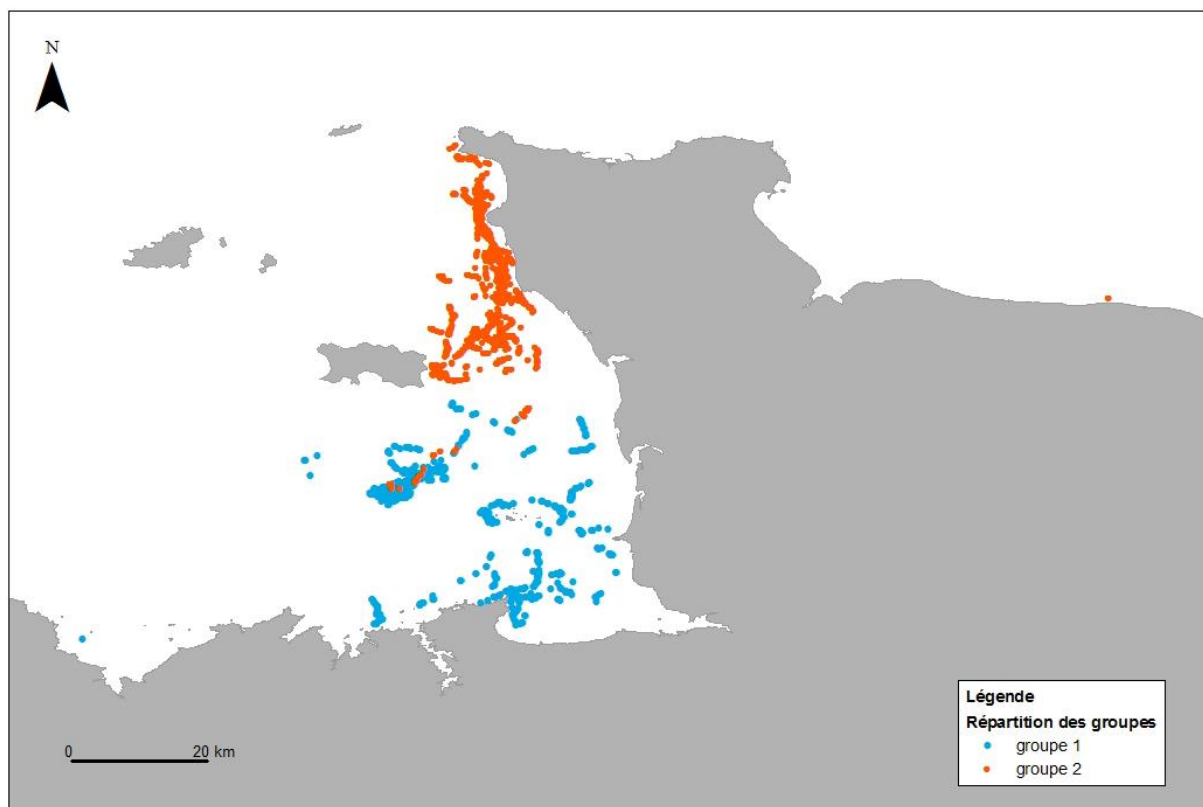


Figure 39 : Représentation géographique des individus composant les groupes 1 et 2 (turquoise et orange) de l'échantillon

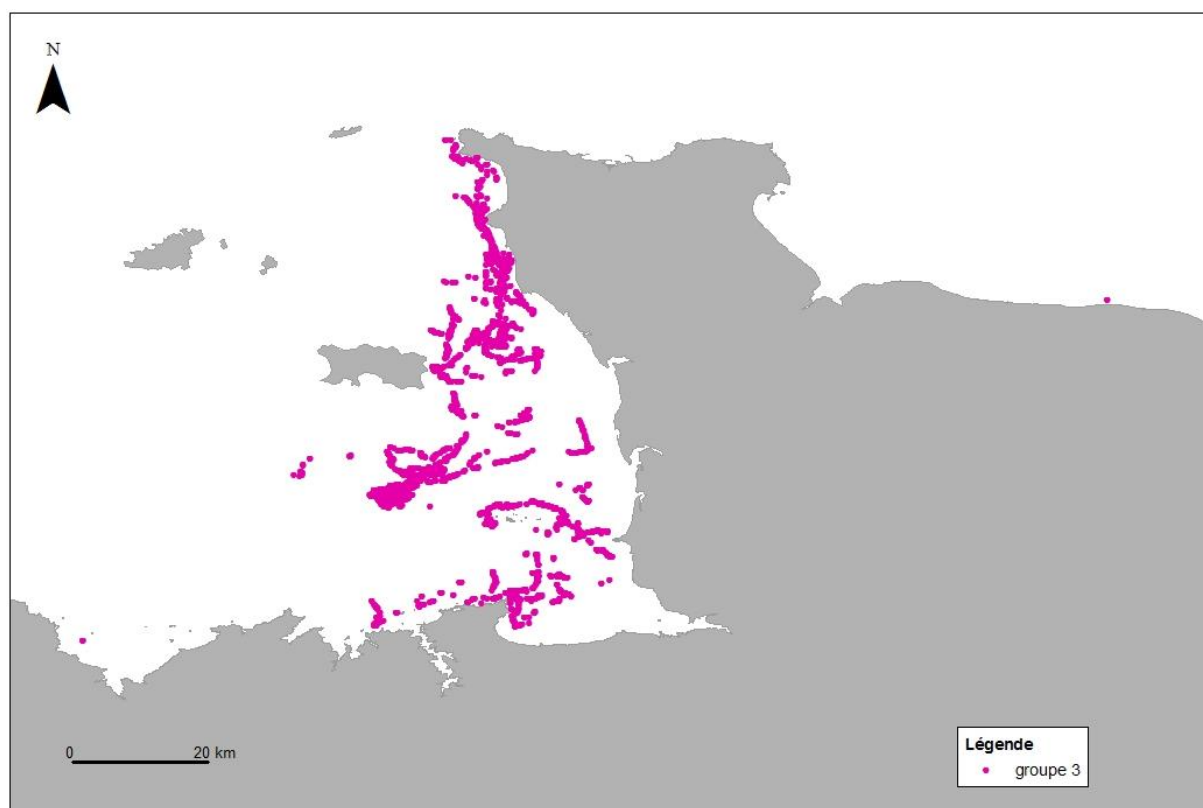


Figure 40 : Représentation géographique des individus composant le groupe 3 (rose) de l'échantillon

7.2.6. Influence du sexe sur la structure sociale

Dans un premier temps, j'ai voulu savoir si les individus ayant un *betweenness* élevé étaient plutôt des mâles ou des femelles. Pour répondre à cette question, les moyennes de *betweenness* entre les deux sexes ont été comparées. Les femelles ont une moyenne de *betweenness* de 41,243 (écart type de 37,789) et les mâles ont une moyenne de *betweenness* de 30,192 (écart type de 26,541). Bien que les femelles aient une moyenne supérieure à celle des mâles la p-value (0,13) faite à partir d'un test de Mann Whitney Wilcoxon nous informe qu'il n'y a pas de différence significative entre les moyennes de *betweenness* selon le sexe. En d'autres termes, les individus ayant un *betweenness* élevé sont aussi bien des mâles que des femelles.

Dans un second temps, j'ai voulu savoir si le sexe des individus de la population, tout *betweenness* confondu, avait une influence sur la structure sociale. Pour ce faire, j'ai calculé le coefficient d'assortativité ou « r », sur la base de la méthode définie par Lusseau & Newman (2004). D'après les calculs effectués, la valeur de « r » est de 0,014. Cette valeur étant proche de 0, cela signifie que le sexe n'a pas d'influence sur la structure sociale.

7.3. Discussion

La structure sociale des populations animales n'est guère facile à appréhender, parce que, comme le soulignent avec une certaine malice Lusseau & Newman (2004), les animaux, au contraire des humains, ne répondent à aucun entretien, ne remplissent aucun questionnaire. Pour ne rien arranger, la société de fission-fusion dans laquelle vivent les grands dauphins complique les choses, puisqu'elle implique que les associations au sein des groupes varient et changent dans un laps de temps très court. Il n'en demeure pas moins que les outils présentés ici permettent de décrire plus précisément la structure sociale des grands dauphins et aident à saisir la dynamique qui sous-tend les associations observées au sein de la population (Lusseau *et al.*, 2006).

Avant toute chose, il convient de dire un mot sur l'échantillon utilisé pour effectuer la structure sociale de la population des grands dauphins du golfe normand-breton. Pour obtenir un coefficient cophénétique proche de 0,8, comme le recommande Withehead (2008), il a fallu augmenter le niveau d'exigence et prendre des individus qui avaient été vus au minimum huit fois au cours de la période d'étude, et non pas cinq fois, comme le conseille toujours Withehead (2008). Cette procédure a rendu l'échantillonnage plus restrictif et a, en conséquence, diminué le nombre d'individus au sein de l'échantillon. Une des pistes à explorer pour améliorer le coefficient cophénétique serait d'adapter le travail de terrain en couvrant de manière beaucoup plus homogène la zone d'étude, dans l'idée d'obtenir la même probabilité de capture pour tous les individus de la population. Ensuite, comme le préconise Whitehead (2009), il conviendrait de parfaire le choix des groupes pouvant être intégrés dans l'échantillon en ne gardant que ceux dont la majorité des individus présents lors de l'observation sur le terrain ont pu être identifiés.

Toujours est-il que le schéma de réseau social réalisé à partir de l'indice d'associations HWI (figure 24), montre que la population des grands dauphins du golfe normand-breton est, pour la période de 2009 à 2011, une population unie. Cela signifie que tous les individus sont associés les uns aux autres et qu'aucun individu, ou groupe d'individus, ne se trouve isolé. Le test de permutation nous informe que les associations entre les individus de l'échantillon sont préférentielles, c'est-à-dire que certaines associations sont ciblées et d'autres évitées. Concernant les variables sociales (tableau 21), on constate que la valeur du *strength* pour l'ensemble des individus suggère un niveau élevé de grégarisme. L'*eigenvector centrality* montre que les individus ayant des relations fortes entre eux sont du même sexe. La valeur du *reach* indique qu'un individu a plus d'influence sur le comportement d'un autre individu si ce

dernier appartient au sexe opposé. L'analyse du dendrogramme (figure 27) met en évidence que la population du golfe normand-breton se structure en trois groupes distincts, chacun de ces groupes étant mixtes. Les cartes montrent que ces trois groupes se répartissent différemment dans la zone d'étude : le premier occupe préférentiellement le sud, le second est observé sur toute la zone et le troisième est vu principalement dans le nord. Cela dit, on remarque qu'un groupe n'est jamais absolument seul dans sa zone préférentielle (figure 32) : il y a toujours superposition entre deux, voire trois groupes différents sur une même zone. Il est donc difficile d'interpréter cette structure en trois groupes distincts comme étant le fait d'une préférence géographique uniquement.

Concernant la division naturelle au sein du réseau, l'algorithme de Girvan-Newman montre que 60% des individus de l'échantillon étudié peuvent être considérés comme les garants de la cohésion et de l'unité de la population en raison de leur *betweenness* élevé (figures 34, 35 et 36). Ces individus sont vus dans l'ensemble de la zone d'étude jusque dans les extrêmes en baie de Seine et en baie de Saint-Brieuc (figure 40). Les résultats montrent également que les 40% des individus restant qui ont un *betweenness* faible se divisent en deux groupes qui entretiennent peu de liens, aussi bien entre eux qu'avec les autres individus de la population (figure 36). Il est à noter que ces deux groupes dont la valeur du *betweenness* est faible sont observés dans des zones géographiques différentes, l'un résidant au nord et l'autre au sud de la zone (figure 39). Il existe toutefois quelques superpositions entre les individus de ces deux groupes dans une zone comprise entre l'archipel des Minquiers et Jersey. A titre de comparaison, l'algorithme de Girvan-Newman indique que 64% des individus qui composent la population de la baie de Cardigan, en Angleterre, sont des individus ayant un *betweenness* élevé (Magileviciute, 2006). On remarquera que ce pourcentage est proche de celui obtenu dans le golfe normand-breton, au contraire de la population du Doubtful Sound. Pour cette dernière, en effet, Lusseau & Newman (2004) affirment qu'il a suffi de supprimer « peu » d'individus pour obtenir une première division dans le réseau. En conséquence, il a été possible d'identifier aisément les individus ayant un rôle clé « puissant » dans la cohésion de cette population, alors que, dans le cas de la baie de Cardigan comme dans celui du golfe normand-breton il n'est pas possible d'isoler ces individus clés, ou *trawler*, parce qu'ils sont trop nombreux et dispersés au milieu d'autres individus qui possèdent, eux aussi, une valeur de *betweenness* élevée (Magileviciute, 2006).

Quant au coefficient d'assortativité, il est très faible pour la population du golfe normand-breton, ce qui atteste que le sexe n'a pas d'influence sur la structure sociale de cette population. Au contraire, pour la population du Doubtful Sound, ce même coefficient s'élève à 0,4 (Lusseau & Newman, 2004) ce qui indique clairement une influence du sexe sur la structure de la population.

Conclusion et perspectives

Au terme de ce travail, arrêtons-nous brièvement sur les principaux résultats qui émergent de cette description de la population des grands dauphins du golfe normand-breton.

La méthode de sexage mise au point dans le contexte de cette population se révèle fiable à 100%, dans la mesure où les conditions fixées sont respectées. Elle a permis de sexer 80% des individus identifiés en 2013. Elle confirme l'existence d'un léger dimorphisme sexuel entre les mâles et les femelles, les mâles ayant un aileron plus marqué et les femelles un aileron avec plus de griffures. On constate également une différence comportementale entre les sexes, les mâles étant généralement accompagnés d'autres mâles et les femelles étant le plus souvent associées à des femelles et à des jeunes. Néanmoins, parce que les femelles sont moins marquées, et donc plus difficilement identifiables, cette méthode ne permet pas, à mon avis, de calculer un sexe ratio fiable de la population. La distribution spatiale et la fidélité au site montrent que cette population est essentiellement localisée dans le golfe normand-breton. D'après les observations opportunistes, les grands dauphins sont également vus de manière fréquente et régulière en baie de Seine occidentale, dans le nord Cotentin et dans la baie de Saint-Brieuc, bien que l'on ne possède aucune information sur la régularité de ces déplacements. Par ailleurs, les animaux sont fidèles au golfe normand-breton et la population y réside toute l'année, même si on sait qu'il existe des mouvements migratoires avec les populations voisines. Ajoutons encore que, d'après les travaux de Philippine Chambault, les animaux sont côtiers, puisqu'ils résident principalement entre le rivage et l'isobathe des 20-30 mètres. Il ressort de tout cela que la population du golfe normand-breton est une population sédentaire et côtière.

Les estimations de cette population prouvent qu'il s'agit d'une des plus importantes populations de grands dauphins sédentaires étudiée en Europe. L'étude de la composition des groupes atteste que les groupes de petite taille prédominent au sein de cette population avec une particularité toutefois : la présence de groupes de très grande taille. On note également que la majorité des groupes rencontrés sont mixtes et qu'à l'intérieur de ces groupes les individus semblent se structurer en fonction de leur sexe et de leur statut. Enfin, la structure sociale, met en évidence que cette population est unie et structurée en trois groupes dont la répartition géographique diffère. Un grand nombre d'individus (60%) ont un *betweenness* élevé ; ils apparaissent comme les garants de la cohésion et de l'unité de cette population. Les 40% des individus avec un *betweenness* faible se divisent en deux groupes avec peu de liens entre eux et localisés dans des zones géographiques différentes. Enfin, d'après le coefficient d'assortativité, le sexe n'a pas d'influence sur la structure sociale de la population du golfe normand-breton. Ce dernier point pose problème puisque plusieurs résultats tendent à démontrer le contraire, à savoir que le sexe joue un rôle dans cette population. De fait, nous avons constaté que, bien que les groupes de cette population soient majoritairement mixtes, les individus s'y structurent en fonction du sexe. Ensuite, la valeur de l'*eigenvector centrality* prouve que les associations sont plus fortes entre les individus du même sexe. Ce paradoxe s'explique soit par une erreur dans les résultats, soit par le fait que le sexe joue un rôle dans la structure des groupes, mais pas au-delà, c'est-à-dire à l'échelle de la population.

Ces résultats font apparaître plusieurs pistes pour approfondir la connaissance de cette population de grands dauphins. Arrêtons-nous, en premier lieu sur les données utilisées. Entre 2009 et 2013, le GECC a pris environ 70 000 photographies de grands dauphins dans le golfe normand-breton, dont 59 000 ont été analysées par photo-identification. En raison de sa taille, ce jeu de données a permis d'effectuer de nombreuses analyses, de s'aventurer dans des domaines jusqu'alors inexplorés, tels que le sexage, et d'avoir des résultats fiables, comme le prouve, par exemple, le faible écart-type constaté dans les estimations de population. Toutefois, et aussi paradoxal que cela puisse paraître, l'abondance même des données a posé

problème, la photo-identification exigeant beaucoup de minutie et donc de temps, ce temps étant toujours sous-estimé. Cette accumulation de photographies sans stratégie clairement définie a porté préjudice aux analyses et à la réflexion. En outre, les données doivent être plus diversifiées, c'est-à-dire qu'elles ne doivent pas uniquement être composées d'images, mais qu'elles doivent aussi comprendre d'autres informations toutes aussi précieuses, telles que le comportement des animaux et la description des groupes. En bref, pour améliorer la qualité des données, il convient de limiter le nombre des photographies prises en mer et augmenter la qualité et la diversité des informations collectées. La mise en place de l'échantillonnage stratifié pourrait apporter une réponse adaptée à cette problématique. Ce protocole a en effet pour objectif de favoriser une couverture homogène de la zone à prospecter en la divisant en plusieurs strates, au sein desquelles un certain nombre de transects sont préétablis, afin de favoriser un échantillonnage aléatoire et indépendant. L'échantillonnage stratifié, parce qu'il propose un travail standardisé sur toute la zone et diminue considérablement le facteur humain dans le choix des sites à prospecter, répond mieux aux exigences des modèles d'estimation de population, d'étude de la structure sociale et permet une étude spatiale beaucoup plus précise. En outre, il est adapté aux conditions des protocoles BACI (Before-After Control Impact). Ces méthodes particulières d'échantillonnage mettent en évidence l'impact de perturbations, anthropiques ou non, sur une population. Il s'agit là d'un outil particulièrement judicieux dans une zone qui prévoit l'implantation de deux parcs éoliens (Courseulles-sur-mer et Saint-Brieuc) et d'une ferme pilote d'hydroliennes dans le Raz Blanchard.

On notera, ensuite, que l'ère de distribution de cette population n'est pas connue. Certes, on peut dire où les animaux sont le plus fréquemment observés, mais les limites géographiques de la population n'ont pas encore été établies. Pour répondre à cette question, il est impératif d'agrandir la zone de prospection à l'est et à l'ouest du golfe normand-breton. En outre, l'immigration et l'émigration supposées au sein de la population peuvent être confirmées par la méthode du Robust Design développée par Pollock (1982), qui permet de mesurer ces deux paramètres. Concernant les groupes et leur composition, il serait intéressant de mettre sur pied une méthode permettant de déterminer comment ces derniers se structurent en fonction du sexe et des statuts. Pour pousser plus loin encore l'analyse, il conviendrait de vérifier s'il existe effectivement une réponse comportementale des animaux à la présence du bateau et si cette dernière varie en fonction des sexes, comme nous le supposons, les mâles se tenant toujours à distance des observateurs en mer. L'utilisation d'un télémètre pour mesurer la distance des individus par rapport au bateau apporterait certainement des éléments de réponse sur ce point.

Quant à la structure sociale, Lusseau & Newman (2004) affirment que les individus clés d'une population, ou *trawler*, méritent d'être suivis avec une attention toute particulière, parce qu'ils sont les garants de la cohésion de la population. Or, d'après les résultats obtenus, le nombre d'individus ayant un *betweenness* élevé est très important (60%) dans le golfe normand-breton, ce qui donne à penser qu'il n'y a pas d'individus clés puissants dans cette population (Magileviciute, 2006). Il serait malgré tout intéressant d'approfondir cette hypothèse et de vérifier si, parmi les animaux ayant un *betweenness* élevé certains ne se démarquent pas. Dans notre cas, nous avons pu constater que trois dauphins, le N0385, le N0155 et le N078, affichent un *betweenness* compris entre 159 et 171. Si ces animaux sortent indéniablement du lot, leur rôle dans la population, en revanche, n'a pu être mis en évidence. Déterminer les individus clés, les cibler et accumuler des connaissances à leur sujet devraient permettre à la fois d'anticiper les changements susceptibles de survenir dans cette population et d'envisager des mesures de gestion et de préservation adaptées.

Bibliographie

ALTMANN, J., ALBERTS, S. C., HAINES, S. A., DUBACH, J., MURUTHI, P., COOTE, T., GEFFEN, E., CHEESMAN, D. J., MUTUTUA, R. S., SAIYALEL, S. N., *et al.*, 1996. Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, U.S.A., 93 : 5797-5801.

AMSTRUP, S. C., McDONALD, T. L. & MANLY B. F., 2005. Handbook of Capture-Recapture Analysis. Princeton University Press, 313 p.

ANSMANN, I. C., PARRA, G. J., CHILVERS, B. L. & LANYON, J. M., 2012. Dolphins restructure social system after reduction of commercial fisheries. *Animal Behaviour*, 84 : 575-581.

BALLANCE, L. T., 1990. Residence patterns, group organization, and surfacing associations of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico. In « The bottlenose dolphin », LEATHERWOOD, S., REEVES, R. R (eds). Academic Press, San Diego, CA, 295-308.

BEJDER, L., FLETCHER, D. & BRAGER, S., 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56 : 719-725.

BERROW, S., O'BRIEN, J., GROTH, L., FOLEY, A. & VOIGH, K., 2012. Abundance Estimate of Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Lower River Shannon candidate Special Area of Conservation, Ireland. *Aquatic Mammals*, 38(2) : 136-144.

BOWEN, W., 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 158 : 267-274.

CAIRNS, S. J. & SCHWAGER, S. J., 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35/5 : 1454-1469.

CHAMBAULT, P., 2013. Distribution spatiale et utilisation de l'habitat de la population de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) du golfe normand-breton. Mémoire de Master recherche Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 35 p.

CHAO, A., LEE, S.-M. & JENG, S.-L., 1992. Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics*, 48 : 201-216.

CHICO PORTILLO, C., JIMENEZ TORRES, C., PEREZ, S., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., ESTEBAN, R., GIMENEZ, J., SANTOS VEGA, M. E., CAZALLA, E. & DE STEPHANIS, R., (2011). Survival rate, abundance and residency of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Strait of Gibraltar. In 25th Conference of the European Cetacean Society Long-term datasets on marine mammals : learning from the past to manage the future, 21st-23rd March 2011, Cadiz, Spain.

CHILVERS, B. L. & CORKERON, P., 2002. Association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) off Point Lookout, Queensland, Australia. *Canadian Journal of Zoology*, 80/6 : 973-979.

CLOBERT, J., LEBRETON, J. D. & ALLAINE, D., 1987. A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds. *Ardea*, 75 : 133-142.

COCKCROFT, V. G. & ROSS, G. J. B., 1989. Observations on the early development of a captive bottlenose dolphin calf. In « The bottlenose dolphin », LEATHERWOOD, S., REEVES, R. R (eds). Academic Press, San Diego, CA, 461-478.

CONNOR, R. C., SMOLKER, R. A & RICHARDS, A. F., 1992a. Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Proceedings of the National Academy Sciences*, 89 : 987-990.

CONNOR, R. C., SMOLKER, R. A & RICHARDS, A. F., 1992b. Dolphin alliances and coalitions. In « Coalitions and competition in animals and humans », HARCOURT, A. H. & DE WAAL, F. B. M. (eds). Oxford University Press, New York and Oxford, 415-442.

CONNOR, R. C., WELLS, R., MANN, J. & READ, A., 2000. The bottlenose dolphin : social relationships in a fission–fusion society. In « Cetacean Societies : Field Studies of Dolphins and Whales », MANN, J., CONNOR, R. C., TYACK, P. L., WITEHEAD, H. (eds). University of Chicago Press, Chicago, 91–126.

CORNER, L. A. L., PFEIFFER, D. U. & MORRIS, R. S., 2003. Social-network analysis of *Mycobacterium bovis* transmission among captive brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*). *Preventive veterinary medicine*, 59/3 : 147-162

CROFT, D. P., JAMES, R. & KRAUS, J., 2008. Exploring animal social networks. University Press, Princeton, 192 p.

CROSS, P. C., LLOYD-SMITH, J. O., BOWERS, J. A., HAY, C. T., HOFMEYER, M. & GETZ, W. M., 2004. Integrating association data and disease dynamics in a social ungulate : bovine tuberculosis in African buffalo in the Kruger National Park. *Annales Zoologici Fennici*, 41 : 879-892.

DEAROLF, J. L., MCLELLAN, W. A., DILLAMAN, R. M., FRIERSON Jr., D. & PABST, D. A., 2000. Precocial development of axial locomotor muscle in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Morphology*, 244, 203–215.

DIAZ LOPEZ, B. & SHIRAI, J. A. B., 2008. Marine aquaculture and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) social structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62 : 887–894.

FEINGOLD, D. & EVANS, P., 2013. Bottlenose Dolphin and Harbour Porpoise Monitoring in Cardigan Bay and Pen Llŷn a'r Sarnau Special Areas of Conservation. Interim report, Seawatch Foundation, 86 p.

FELIX, F., 1997. Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf de Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Mammals*, 23(1) : 1-16.

GIBSON, Q. A. & MANN, J., 2008a. Early social development in wild bottlenose dolphins : Sex differences, individual variation and maternal influence. *Animal Behaviour*, 76 : 375-387.

GIBSON, Q. A. & MANN, J., 2008b. The size, composition and function of wild bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) mother-calf groups in Shark Bay, Australia. *Animal Behaviour*, 76 : 389-405.

GIRVAN, M. & NEWMAN, M. E. J., 2002. Community structure in social and biological networks. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99 : 7821-7826.

GRELLIER, K., HAMMOND, P. S., WILSON, B., SANDERS-REED, C. A. & THOMPSON, P. M., 2003. Use of photo-identification data to quantify mother–calf association patterns in bottlenose dolphins. *Canadian Journal of Zoology*, 81 : 1421–1427.

HAMEDE, R. K., BASHFORD, J., MCCALLUM, H. & JONES, M., 2009. Contact network in a wild Tasmanian devil (*Sarcophilus harrisii*) population : using social network analysis to reveal seasonal variability in social behaviour and its implications for transmission of devil facial tumour disease. *Ecology Letters*, 12 (11) : 1147-1157.

HARLIN, A. D., WURSIG, B., BAKER, C. S. & MARKOWITZ, T. M., 1999. Skin swabbing for genetic analysis : Application to dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). *Marine Mammal Science*, 15 : 409–425.

HINDE, R. A., 1976. Interactions, relationships and social structures. *Man*, 11 : 1-17.

HOLME, P., MIN PARK, S., KIM, B.J., EDLING, C.R., 2007. Korean university life in a network perspective : dynamics of a large affiliation network. *Physica A : Statistical and Theoretical Physics*, 373 : 821–830.

INGRAM, S. N. & ROGAN, E., 2003. *Bottlenose dolphins in the Shannon Estuary and selected areas of the west coast of Ireland* (Report to the National Parks and Wildlife Service, Ireland), 28 p. Retrieved 15 November 2010 from www.shannondolphins.ie.

IWATA, H. & UKAI, Y., 2002. A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity*, 93 : 384–385.

JEFFERSON, T. A., WEBBER, M. A. & PITMAN, R. L., 2008. Marine mammals of the world : a comprehensive guide to their identification. Academic Press, London, 592 p.

KARANTH, K. U., NICHOLS, J. D., KUMAR, N. S. & HINES, J. E., 2006. Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture sampling. *Ecology*, 87 : 2925-2937.

KRUTZEN, M., BARRE, L. M., MOLLER, M. L., HEITHAUS, M. R. & SHERWIN, W. B., 2002. A biopsy system of small cetaceans : Darting success and wound healing in *Tursiops* spp. *Marine Mammal Science*, 18 : 863–878.

LOTT, R., 2004. Group size, social, associations and resident patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Cardigan Bay, Wales. Thesis. School of Biological Sciences, University of Wales, Bangor, 90 p.

LOUIS, M., 2010. Dynamique de population et structure sociale du grand dauphin, *Tursiops truncatus*, en Normandie. Mémoire de Master recherche, Université de la Rochelle, 40 p.

LUSSEAU, D., 2007. Why are male social relationships complex in the Doubtful Sound bottlenose dolphin population? *PLoS ONE* 2 : e348.

LUSSEAU, D., SCHNEIDER, K., BOISSEAU, O. J., HAASE, P., SLOOTEN, E. & DAWSON, S. M., 2003. The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long- lasting associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(4) : 396-405.

LUSSEAU, D. & NEWMAN, M. E. J., 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Biological Sciences)*, 271 : 477-481.

LUSSEAU, D., WILSON, B., HAMMOND, P. S., GRELLIER, K., DURBAN, J. W., PARSONS, K. M., BARTON, T. R. & THOMPSON, P. M., 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75 :14-24.

LUSSEAU, D. & CONRADT, L., 2009. The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 : 1067-1077.

MAGILEVICIUTE, E., 2006. Social network of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Cardigan Bay, Wales. Thesis. School of Biological Sciences, University of Wales, Bangor, 118 p.

MANN, J. 2006. Sociosexual behaviour among Indian Ocean bottlenose dolphins and the development of male-male bonds. In « Homosexual Behaviour in Animals : An Evolutionary Perspective », VASEY, P. & SOMMER, V. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, 107-130.

MANN, J. & SMUTS, B., 1999. Behavioral development in wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops* sp.). *Behaviour*, 136 : 529-566.

MANN, J., CONNOR, R. C., BARRE, L. M. & HEITHAUS, M. R., 2000. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) : life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behavioral Ecology*, 11(2) : 210–219.

MANNO, T. G., 2008. Social networking in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Animal Behaviour*, 75/4 : 1221-1228.

MCBRIDE, A. F. & KRITZLER, H., 1951. Observations on pregnancy, parturition, and postnatal behavior in the bottlenose dolphin. *Journal of Mammalogy*, 32(3) : 251-266.

MENKENS, G. E. & ANDERSON, S. H., 1988. Estimation of Small-Mammal population size. *Ecology*, 69 : 1952-1959.

MONTAGU, G., 1821. Description of a species of *Delphinus* which appears to be new. *Memoirs of the Wernerian Natural History Society*, 3 : 75-82.

NEWMAN, M. E. J., 2004. Fast algorithm for detecting community structure in networks. *Physical Review*, 69 : 1-5.

- OLESIUK, P. F., BIGG M. A. & ELLIS, G. M., 1990. Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12 : 209–242.
- OLSON, P. A. & REILLY, S. B., 2002. Pilot whales. In « Encyclopedia of marine mammals », PERRIN, W. F., WURSIG, B. & THEWISSEN, J. G. M. (eds). Academic Press, San Diego, CA, 898–903.
- OTIS, D. L., BURNHAM, K. P., WHITE, G. C. & ANDERSON, D. R., 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monography*, 62 : 1-135.
- OTTENSMEYER, C. A. & WHITEHEAD, H., 2003. Behavioural evidence for social units in long-finned pilotwhales. *Canadian Journal of Zoology*, 81 : 1327-1338.
- PERRIN, W. F., 1975. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 21 : 1–206.
- PERRIN, W. F., AKIN P. A., KASHIWADA J. V., 1991. Geographic variation in external morphology of the spinner dolphin *Stenella longirostris* in the eastern Pacific and implications for conservation. *Fishery Bulletin*, 89 : 411–428.
- POLLOCK, K. H., 1982. A capture–recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46 : 757–760.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., BROWNIE, C. & HINES, J. E., 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monography*, 107 : 1-97.
- PONCELET, E., 2003. Dynamique d’une population d’orques en déclin dans l’archipel Crozet, Océan Indien : une approche modélisatrice. DEA de l’Université Claude Bernard Lyon 1, 33 p.
- QUEROUIL S., FREITAS L., DINIS A., ALVES F., CASCÃO I., PRIETO R., SILVA M.A., MAGALHÃES S., MATOS J.A., SANTOS R.S., 2010. Sex bias in biopsy samples collected from free-ranging dolphins. *European journal of wildlife research*, 56 : 151–158
- REEVES, R. R., STEWART, B. S., CLAPHAM, P. J. & POWELL, J. A., 2002. Guide to Marine Mammals of the World. National Audobon Society/Alfred A. Knopf, Inc., New York, 528 p.
- REYNOLDS, III, J., WELLS, R. & EIDE, S., 2000. The Bottlenose Dolphin. University Press of Florida, Gainesville, 328 p.
- REYNOLDS, III, J. & R. WELLS, R., 2003. Dolphins, Whales, and Manatees of Floricda. University Press of Florida, Gainesville, 148 p.
- ROCHELLE, C., 2001. Increased avoidance of swimmers by wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) due to long-term exposure to swim-with-dolphin tourism. *Marine Mammal Science*, 17(4) : 689-702.

- ROSEL, P. E., 2003. PCR-based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conservation Genetics*, 4 : 647-649.
- ROWE, L. E. & DAWSON, S. M., 2009. Determining the sex of bottlenose dolphins from Doubtful Sound using dorsal fin photographs. *Marine Mammal Science*, 25 : 19–34.
- SALOMON, J. C. & BRETON, M., 1991. Courants résiduels de marée dans la Manche. Proceedings of the International Colloquium on the environment of epicontinental seas, Lille, 20-22 March 1990. *Oceanologica Acta*, 11 : 47-53.
- SCHWARZ, J. C. & SEBER, G. A. F., 1999. A review of estimating animal abundance III. *Statistical Science*, 14 (4) : 427-456.
- SCOTT, M. D., WELLS, R. S., IRVINE, A. B., MATE, B. R., (1990) Tagging and marking studies on small cetaceans. In « The bottlenose dolphin », LEATHERWOOD, S., REEVES, R. R (eds). Academic Press, San Diego, CA, 489–514.
- SCOTT, E. M., MANN, J., WATSON-CAPPS, J. J., SARGEANT, B. L. & CONNOR, R. C., 2005. Aggression in bottlenose dolphins : Evidence for sexual coercion, male-male competition, and female tolerance through analysis of tooth-rake marks and behaviour. *Behaviour*, 142 : 21–44.
- SEBER, G. A. F., 1982. The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters. ARNOLD (ed), 2nd ed., London, 506 p.
- SHANE, S. H., 1990. Behaviour and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. In « The bottlenose dolphin », LEATHERWOOD, S., REEVES, R. R (eds). Academic Press, San Diego, CA, 245-265.
- SHANE, S. H., 2004. Residence patterns, group characteristics, and association patterns of bottlenose dolphins near Sanibel Island, Florida. *Gulf of Mexico Science*, 1 : 1-12.
- SHANE, S. H., WELLS, R. S. & WÜRSIG, B., 1986. Ecology, behavior, and social organization of the bottlenose dolphin. *Marine Mammal Science*, 2(1) : 34-63.
- SICILIANO, S., RAMOS, R. M. A., DI BENEDITTO, A. P. M., SANTOS, M. C O., FRAGOSO, A. B., BRITO Jr., J. L., AZEVEDO, A. F., VICENTE, A. F. C., ZAMPIROLI, E., ALVARENGA, F. S., BARBOSA, L. & LIMA, N. R. W., 2007. Age and growth of some delphinids in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87 : 293-303.
- SILK, J. B., 2007. Social components of fitness in primate groups. *Science*, 317 : 1347-1351
- SMOLKER, R. A., RICHARDS, A. F., CONNOR, R. & PEPPER, J. W., 1992. Sex differences in patterns of association among Indian ocean bottlenose dolphins. *Behaviour*, 123/1-2 : 38-69.
- STANTON, M. A., GIBSON, Q. A. & MANN, J., 2011. When mum's away : a study of mother and calf ego networks during separations in wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Animal Behaviour*, 82 : 405-412.
- STERCK, E. H. M., 1998. Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs : are they linked to human disturbance? *American Journal of Primatology*, 44 : 235-254.

STRIER, K. B., 1997. Mate preferences of wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. *Folia Primatology*, 68 : 120-133.

SUEUR, C., JACOBS, A., AMBLARD, F., PETIT, O. & KING, A. J., 2011. How can social network analysis improve the Study of primate Behaviour ? *American Journal of Primatology*, 71 : 1-17.

TOLLEY, K. A., READ, A. J., WELLS, R. S., URIAN, K. W., SCOTT, M. D., IRVINE, A. B. & HOHN, A. A., 1995. Sexual dimorphism in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from Sarasota, Florida. *Journal of Mammalogy* 76 : 1190-1198.

TRIGUI, R. J., 2009. Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton. Thèse de l'Ecole doctorale des Sciences de la Nature et de l'Homme, 532 p.

URIAN, K. W., DUFFIELD, D. A., READ, A. J., WELLS, R. S. & SHELL, E. D., 1996. Seasonality of reproduction in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Mammalogy*, 77 (2) : 394-403.

WELLS, R. S., SCOTT, M. D. & IRVINE, A. B., 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. *Current mammalogy*, 1 : 247-305.

WELLS, R. S. & SCOTT, M. D., 1990. Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Science*, 4(2) : 154-162.

WHITEHEAD, H., 1997. Analyzing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53 : 1053-1067.

WHITEHEAD, H., 1999. Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 57 : 26-29.

WHITEHEAD, H., 2008. Analyzing Animal Societies : Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis. University of Chicago Press, Chicago, 336 p.

WHITEHEAD, H., 2009. SOCPROG programs : analyzing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 : 765-778.

WHITEHEAD, H., 2010. Conserving and managing animals that learn socially and share cultures. *Learning & Behavior*, 38 : 329-336.

WHITEHEAD, H. & DUFAULT, S., 1999. Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: review and recommendations. *Advances in the Study of Behaviour*, 28 : 33-74.

WIENS, J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4) : 385-397.

WILSON, B., THOMPSON, P. M. & HAMMOND, P. S., 1997. Skin lesions and physical deformities in bottlenose dolphins in the Moray Firth : Population prevalence and age-sex differences. *Ambio*, 26 : 243-247.

WILSON, B., HAMMOND, P. S. & THOMPSON, P. M., 1999. Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological Applications*, 9(1) : 288-300.

WISZNIEWSKI, J., ALLEN, S. J & MÖLLER, L. M., 2009. Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 77 : 1449-1457.

WÜRSIG, B. & WÜRSIG, M., 1977. The photographic determination of group size, composition, and stability of coastal porpoises (*Tursiops truncatus*). *Science*, 198 : 755–756.

WÜRSIG, B. & JEFFERSON T. A., 1990. Methods of photo-identification for small cetaceans. In : Individual Recognition of Cetaceans : Use of Photo-Identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters, P.S. Hammond, S.A. Mizroch, and G.P. Donovan (eds). Report of the International Whaling Commission, Special Issue, 12 : 43–52.

Sites internet :

DREVES, L., 2011. Les dispositifs de production d'énergie dans le golfe normand-breton. Communication donnée lors du colloque « Biodiversité écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ? ». 2 et 3 novembre 2011. Saint-Malo.

<http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>.

FOUCHER, E., LEGRAND, V., LAURANS, M., BERTHOU, P. et SCHLAICH, I., 2011. La pêche professionnelle dans le golfe normand-breton : diversité des métiers et des ressources. Communication donnée lors du colloque « Biodiversité écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ? ». 2 et 3 novembre 2011. Saint-Malo.

<http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>.

GANGNERY, A., MAZURIE, J., LE MAO, P. et ROLLET, C., 2011. La conchyliculture dans le golfe normand-breton. Communication donnée lors du colloque « Biodiversité écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ? ». 2 et 3 novembre 2011. Saint-Malo.

<http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>.

LE MAO, P., 2011. Le golfe normand-breton : définitions et caractéristiques. Un site à la riche histoire naturaliste et scientifique. Communication donnée lors du colloque « Biodiversité écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ? ». 2 et 3 novembre 2011. Saint-Malo.

<http://archimer.ifremer.fr/doc/00109/22035/19671.pdf>

Annexe

ANNEXE 1 : Fonction de langage R pour le calcul de la couverture de l'échantillon, ou SC.

```
# Couverture echantillon
# structure du document idem mark 010010 1; avec une extension en .inp ou .INP
# dans setwd indiquer le chemin du dossier contenant le script et les fichiers, attention il faut
remplacer les \ par des /
# R ne prend en compte que les / (diviser)
# pour lancer la commande ecrire sam.cover("lenomdufichieravecextension")

setwd("C:/Users/win7/Documents/R")
getwd()
sam.cover<-function(monfichier.inp){
  readLines(monfichier.inp)->CH
  gsub("00","0,0",CH)->CH
  gsub("01","0,1",CH)->CH
  gsub("10","1,0",CH)->CH
  gsub("11","1,1",CH)->CH
  gsub(" 1;","",CH)->CH
  gsub("00","0,0",CH)->CH
  gsub("01","0,1",CH)->CH
  gsub("01","1,0",CH)->CH
  gsub("11","1,1",CH)->CH
  write.table(CH,"temporaryfile.txt",quo=F,sep="","",row=F,col=F)
  as.matrix(read.table("temporaryfile.txt",sep=","))->CH
  matrix(CH,nr=dim(CH)[ 1])->CH
  apply(CH,1,sum)->SUM
  CF<-999
  t<-dim(CH)[ 2]
  for(i in 1:t){
    CF<-c(CF,sum(SUM==i))
  }
  cat("Capture frequencies : ","\n")
  print(rbind(1:i,CF[ -1])->CF)
  f1<-CF[ 2,1]
  f2<-CF[ 2,2]
  f3<-CF[ 2,3]
  cat("Sample coverage estimates : ","\n")
  cat("C1-hat =",1-f1/sum(apply(CF,2,prod)),"\n")
  cat("C2-hat =",1-(f1-2*f2/(t-1))/sum(apply(CF,2,prod)),"\n")
  cat("C3-hat =",1-(f1-2*f2/(t-1)+6*f3/(t-1)/(t-2))/sum(apply(CF,2,prod)),"\n")
}
```


Les grands dauphins sédentaires *Tursiops truncatus* du golfe normand-breton : distribution, estimation et structure sociale de la population entre 2009 et 2013

François Gally

2014

RESUME

Une importante population de grands dauphins, *Tursiops truncatus*, est observée depuis plusieurs années de manière fréquente et régulière dans le golfe normand-breton. Ce golfe, situé en mer de la Manche, subit de fortes pressions anthropiques sur son littoral, en raison de la pêche, de la conchyliculture et de différents projets énergétiques. Ce travail propose de décrire cette population au moyen de plusieurs méthodes, telles que le sexage, l'étude de la distribution spatiale et de la fidélité au site, les estimations de la population, l'observation de la composition des groupes et la structure sociale. Les données utilisées ont été collectées et analysées par le Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin, ou GECC, entre 2009 et 2013, hormis pour l'étude de la structure sociale, qui concerne les années 2009 à 2011.

La méthode de sexage non invasive, élaborée spécifiquement pour cette population, permet de sexer 80% des individus identifiés en 2013. Elle confirme l'existence d'un léger dimorphisme sexuel entre les mâles et les femelles, ainsi qu'une différence de comportement entre les sexes. L'étude de la distribution spatiale et de la fidélité au site montrent que ces animaux sont essentiellement localisés dans le golfe normand-breton et qu'il s'agit d'une population de grands dauphins sédentaires, résidents et côtiers. Les estimations de population prouvent qu'il s'agit d'une des plus importantes populations étudiée en Europe. Les groupes observés sont majoritairement des groupes de petite taille et mixtes. Enfin, la structure sociale met en évidence une population unie et structurée en trois groupes dont la répartition géographique diffère. La division naturelle au sein du réseau, calculée par l'algorithme de Girvan-Newman, affirme qu'un grand nombre d'individus présentent un *betweenness* élevé. Enfin le coefficient d'assortativité atteste que le sexe n'a pas d'influence sur la structure sociale de cette population.

Ces différents résultats mettent en évidence le caractère spécifique de cette population et offrent plusieurs pistes pour affiner l'étude de ces animaux, telles que la mise en place d'un échantillonnage stratifié destiné à améliorer la qualité des données, l'utilisation de Robust Design pour calculer les mouvements migratoires au sein de la population, ou encore l'identification d'individus clés pour anticiper les changements et envisager des mesures de gestion et de préservation adaptées à cette population de grands dauphins.

MOTS-CLES

GRAND DAUPHIN, GOLFE NORMAND-BRETON, SEXAGE, ESTIMATIONS DE POPULATION, TAILLE DES GROUPES, MIXITE, STRUCTURE SOCIALE, BETWEENNESS