

DISTRIBUTION COMPARÉE DU DAUPHIN COMMUN (*DELPHINUS DELPHIS*)
ET DU DAUPHIN BLEU ET BLANC (*STENELLA COERULEOALBA*)
EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALEAlexandre GANNIER¹¹ Groupe de Recherche sur les Cétacés. BP 715. F-06633 Antibes cedex. E-mail: a_o.gannier@sfr.fr

SUMMARY.— *Comparative distribution of Common Dolphin (Delphinus delphis) and Striped Dolphin (Stenella coeruleoalba) in western Mediterranean Sea.*— The summer distribution and habitat of the Striped Dolphin *Stenella coeruleoalba* and Common Dolphin *Delphinus delphis* in the western Mediterranean Sea were investigated with small boat survey data collected from 1988 to 2012. An effective survey effort of 57 912 km enabled to collect 2300 sightings of Striped Dolphin and 46 of Common Dolphin, in most regions of the western basin. High Striped Dolphin relative abundance indices (RAI) were obtained in the northernmost regions and the Alboran Sea, about one dolphin per km of effort, and very low Common Dolphin RAI were obtained off the French continental coast. Common dolphin relative abundance was at the highest in the Alboran Sea (about 0.38 individual/km), moderate in the western Sardinia regions, and significant in other southern regions. Striped and Common Dolphins did not share the same topographic habitat, the former favouring slope and oceanic waters (mean bottom depth 1839 m) and the latter being more frequent in the shelf and slope domains (mean bottom depth 649 m). However, Striped Dolphin was frequently observed in the three habitat types, when Common Dolphin was almost not recorded in the oceanic domain. French stranding statistics were in agreement with our survey results and suggested that Striped Dolphin frequency increased during the 20th century, when Common Dolphin strandings decreased, in particular on French continental shores. However, both species were present in records since the 19th century. While some scientific accounts mentioned Common Dolphin as 'common' and Striped Dolphin as 'rare', erroneous identifications and dubious mentions were identified in the literature. The overall picture suggests that the Striped Dolphin is, and was, a common species in oceanic waters of the western Mediterranean Sea, while the Common Dolphin occupies and occupied a more specific habitat in shallower waters, certainly in relation to its preferred diet. Common Dolphins might have disappeared from regions where their preferred habitat has been overexploited. This study brings new elements to understand Common Dolphin current conservation issues in the Mediterranean Sea.

RÉSUMÉ.— La distribution et l'habitat du Dauphin bleu et blanc et du Dauphin commun ont été étudiés dans le bassin occidental de mer Méditerranée grâce à des prospections estivales réalisées en voilier motorisé de 1988 à 2012. L'effort de prospection de 57 912 km a permis d'obtenir 2300 observations de Dauphin bleu et blanc contre 46 de Dauphin commun, ce dernier étant cependant présent dans la plupart des régions échantillonnées. Pour le Dauphin bleu et blanc, l'indice d'abondance relative (IAR) est élevé dans les régions septentrionales et en mer d'Alboran, avec environ un dauphin observé par kilomètre d'effort. Le Dauphin commun est rare dans les zones proches de la France continentale, et son abondance relative est maximale en mer d'Alboran (0,38 dauphin par km), elle apparaît modérée dans la région ouest Sardaigne, et significative dans les régions du sud du bassin. Pour l'ensemble des régions, l'habitat topographique de chaque espèce est distinct, le Dauphin bleu et blanc favorisant les eaux du talus et le domaine océanique, alors que le Dauphin commun préfère les eaux côtières et le talus supérieur, n'ayant presque jamais été observé dans les eaux très profondes. Les statistiques d'échouage en Méditerranée française sont en accord avec nos observations, mais en plus elles indiquent une baisse de fréquence d'échouage du Dauphin commun depuis 1980, avec généralement moins de 1 % des échouages de delphinidés de nos jours, alors que le Dauphin bleu et blanc représente actuellement environ 80 % des cas. La fréquence d'échouage du Dauphin commun est actuellement plus élevée en Corse que sur le continent, toujours en accord avec les résultats de nos prospections. Selon les données historiques d'échouages, les fréquences des deux espèces étaient plus équilibrées dans la première partie du XXe siècle. Cependant, une partie des mentions anciennes a pu être affectée par des confusions entre les deux espèces. L'ensemble des éléments suggère que le Dauphin bleu et blanc était autrefois présent dans les eaux océaniques au large des côtes françaises, comme aujourd'hui, et que le Dauphin commun était fréquent dans les eaux peu profondes du nord-ouest du bassin occidental.

Le Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) et le Dauphin commun (*Delphinus delphis*) sont résidents en Méditerranée, mais leurs statuts de conservation diffèrent sensiblement : la population méditerranéenne du premier est listée comme « vulnérable » alors que celle du second a été évaluée « en danger » (<http://www.iucnredlist.org/details/20731/3> et 6336/3). De nos jours, le Dauphin commun est une espèce peu fréquente dans les eaux du nord de la Méditerranée occidentale, particulièrement au large des côtes continentales françaises (Bearzi *et al.*, 2003 ; Gannier, 2005). À la suite d'une prospection estivale à grande échelle en 1991 et d'une prospection en mer d'Alboran en 1992, Forcada & Hammond (1998) avaient établi que le Dauphin commun était peu fréquent en Méditerranée nord-occidentale (au nord des îles Baléares et Sardaigne) ainsi qu'au sud du bassin, à l'exception de la mer d'Alboran où l'espèce était aussi abondante que le Dauphin bleu et blanc. Ces auteurs avaient estimé l'abondance à environ 19 000 Dauphins communs en mer d'Alboran. Mais les travaux de Forcada & Hammond (1998) ne couvraient pas l'essentiel de la mer Tyrrhénienne qui reste encore relativement peu documentée du point de vue du peuplement de delphinidés, malgré les résultats de Marini *et al.* (1996) et d'Arcangeli *et al.* (2012). En se basant sur des prospections menées de 1997 à 2001, Gannier (2005) avait confirmé que le Dauphin commun semblait préférer un habitat moins océanique que le Dauphin bleu et blanc, en Méditerranée. Ce dernier était en effet observé majoritairement dans des eaux de profondeur supérieure à 1000 m, au contraire du Dauphin commun (Gannier, 2005). Par contraste, le Dauphin bleu et blanc est reconnu comme l'espèce la plus abondante en Méditerranée nord-occidentale comme dans l'ensemble du bassin (Forcada *et al.*, 1996). Ceci est vérifié pour toutes les régions dans lesquelles des prospections par transect en bateau ou en avion ont été réalisées : les eaux espagnoles (Gomez de Segura *et al.*, 2006), le sud de la mer Tyrrhénienne (Fortuna *et al.*, 2007), le Sanctuaire Pelagos (Gannier, 2006; Panigada *et al.*, 2011). Cependant, dans les cas où les données sont issues de prospections aériennes (Gomez de Segura *et al.*, 2006; Panigada *et al.*, 2011), un nombre non négligeable d'observations de petits delphinidés demeurent non identifiées au niveau de l'espèce, avec la possibilité d'occurrences de Dauphin commun (Pettex *et al.*, 2013).

En Méditerranée, l'analyse des contenus stomacaux des deux espèces a permis de caractériser leurs régimes alimentaires, qui sont assez distincts (Astruc, 2005). Le Dauphin bleu et blanc a une tendance teuthophage, tout en étant très opportuniste selon les régions : les céphalopodes étaient présents dans 93 % des estomacs analysés et représentaient 56 % des proies ingérées, tandis que les poissons étaient présents dans 52 % des estomacs, représentant 37% des proies capturées (Astruc, 2005). Le Dauphin commun a au contraire une tendance ichtyophage assez marquée : des poissons ont été trouvés dans la totalité des estomacs analysés, représentant 61 % des proies ingérées, tandis que les céphalopodes étaient présents dans 71 % des estomacs, représentant 23 % des proies (Astruc, 2005). Parmi les poissons ingérés par le Dauphin bleu et blanc se trouve une majorité d'espèces mésopélagiques (notamment *Merluccius merluccius* et *Micromesistius poutassou*), tandis que le Dauphin commun préfère les poissons épipélagiques, comme l'Anchois *Engraulis encrasicolus* et les Clupéidés (Astruc, 2005 ; Bearzi *et al.*, 2010).

Dans les eaux méditerranéennes françaises, le statut passé du Dauphin commun est sujet à controverse, certains auteurs soutenant que l'espèce aurait subi un fort déclin durant la première partie du XXe siècle (Viale, 1985), alors que d'autres pensent que la grande abondance passée de l'espèce n'est pas prouvée par des éléments matériels (Robineau, 2005). *A contrario*, le Dauphin bleu et blanc pourrait avoir vu son abondance augmenter (Viale, 1985). Mais l'ensemble des auteurs soulignent que la confusion entre les deux espèces, de tailles et d'allures similaires, était extrêmement courante pour des non spécialistes, et même parfois pour des scientifiques examinant des dauphins à terre (voir par exemple Richard, 1936). D'après les statistiques d'échouages exposées par Duguay (1983) pour la période de 1901 à 1982, les mentions vérifiées de Dauphin bleu et blanc sont plus nombreuses que celles de Dauphin commun. Toujours est-il que lorsque des biologistes furent embarqués lors de prospections scientifiques, à partir de la fin des années 70, on

constata que les observations de Dauphins bleu et blanc surclassaient très nettement celles de Dauphins communs (Giordano, 1983 ; Palazolli, 1983). À la même époque, en se fondant essentiellement sur les échouages, Duguay *et al.* (1983) indiquaient que le Dauphin commun était nettement moins fréquent que le Dauphin bleu et blanc au large des côtes méditerranéennes françaises. On constate que le Dauphin commun est peu représenté dans les compte-rendus d'échouage plus récents en Méditerranée française (Dhermain, 2004). Le Dauphin commun serait en déclin dans plusieurs régions de Méditerranée, alors que sa présence demeure peu documentée dans certaines autres (Bearzi *et al.*, 2003).

Nous proposons de décrire la distribution contemporaine et l'habitat topographique de ces deux espèces dans le bassin méditerranéen occidental en analysant des données de prospection obtenues entre 1988 et 2012. La description de la situation actuelle du Dauphin commun et du Dauphin bleu et blanc dans la plupart des régions de Méditerranée occidentale permettra de mieux comprendre quelle a pu être l'évolution passée du statut des deux espèces dans les eaux françaises.

MÉTHODES

MÉTHODES DE PROSPECTION

Entre 1988 et 2012, des prospections estivales ont eu lieu chaque année en Méditerranée occidentale, en utilisant un voilier motorisé (9 mètres de 1988 à 1994 et 12 mètres ensuite) avec à bord une équipe de 3 à 7 observateurs entraînés. Le protocole d'observation a été décrit en détail par Gannier (2005) : deux (1988 et 1989) puis trois observateurs étaient à poste en permanence lorsque les conditions météorologiques étaient favorables à la prospection (vent inférieur ou égal à Beaufort 3, bonne lumière, peu de houle). La recherche visuelle des cétacés s'effectuait à l'œil nu, des jumelles étant employées pour la vérification et l'identification lointaine. Les données consistaient en un relevé régulier des variables environnementales (vent, houle, nébulosité) et d'un indice empirique de détectabilité des cétacés variant de 0, nul, à 6, optimal (voir Tab. I, Gannier, 2005). Pour chaque groupe de cétacés observé, on relevait au minimum les paramètres de détection, la taille estimée du groupe, ainsi que la position Loran-C (jusqu'en 1994), puis GPS. Après une détection, on s'approchait si nécessaire pour lever un doute sur l'identification. À l'exception de deux périodes durant lesquelles on prolongea les observations sur deux espèces particulières (voir ci-dessous), l'observation d'un groupe de cétacés ne durait pas au-delà d'une demi-heure (durée moyenne 17 minutes), un temps suffisant pour collecter les variables sur la composition du groupe et son activité. L'auteur de cette étude était en permanence présent à bord lors des prospections. Deux évolutions méthodologiques ont ponctué la période d'étude : l'adoption à partir de 1994 d'un protocole intégrant l'écoute sous-marine grâce à un hydrophone remorqué (aspect non essentiel pour l'étude présente), et la transition vers un conditionnement numérique des données de prospection, en 2009 (Fusaro *et al.*, 2010). Si les prospections ont été réalisées de manière standardisée pour la détection visuelle des cétacés, les trajets du bateau n'étaient pas précisément définis à l'avance : dans la mesure du possible et en fonction de l'état de la mer, des zigzags ou des segments de lignes droites étaient réalisés dans les secteurs ciblés. En général, les prospections se focalisaient sur des zones de profondeur supérieure à 100 mètres, l'hydrophone étant remorqué avec un câble de cette longueur.

L'identification certaine de chaque espèce lors des prospections s'est faite sur des critères de pigmentation. Pendant les deux premières années d'étude sur le terrain, elle n'a été possible qu'à faible distance ou avec des jumelles. Un ensemble de trois critères a permis de distinguer *D. delphis* : (1) la coloration jaune sur le flanc avant, finement délimitée de la zone gris foncé antéro-dorsale, (2) la délimitation très contrastée du sablier formé par la pigmentation des flancs, notamment sa limite supérieure sur le pédoncule caudal, (3) l'absence des rayures foncées qui courent de la zone oculaire vers les régions pectorale, ombilicale et anale chez *S. coeruleoalba*. Le critère de l'absence d'une « écharpe blanche » pour distinguer un Dauphin commun d'un Dauphin bleu et blanc a été jugé non fiable au bout de la première année de prospection. Ces éléments sont complétés par deux caractères de l'aile dorsal du Dauphin commun, d'une part son aspect plus pointu, et d'autre part, l'occurrence très fréquente chez les adultes d'une tache blanche. Enfin, des critères d'aspect général comme le corps plus fuselé du Dauphin commun ont incité à l'utilisation de jumelles pour vérifier l'identification.

ZONES GÉOGRAPHIQUES

La Méditerranée occidentale est physiquement composée de deux bassins, l'ensemble principal à l'ouest des îles de Corse et de Sardaigne, et le bassin tyrrhénien, situé entre ces deux îles, la péninsule italienne et la Sicile. Les prospections estivales ont été organisées avec une logique d'exploration progressive de l'ensemble, au fur et à mesure de l'augmentation des connaissances nautiques, scientifiques et cétologiques :

- de 1988 à 1990, exploration initiale du bassin principal et de la mer Tyrrhénienne,
- de 1991 à 1995, prospections focalisées sur la zone nord-occidentale (nord de 41°N),

- de 1996 à 2003, nouvelles explorations de l'ensemble occidental (et d'une partie de la Méditerranée orientale), avec le Cachalot (*Physeter macrocephalus*) en espèce focale de 1998 à 2003,
- de 2004 à 2008, prospections complémentaires visant à combler des lacunes dans l'échantillonnage global,
- de 2010 à 2012, prospections focalisées sur le nord-est du bassin, zones provençale, ligure et tyrrhénienne, dans le cadre d'une étude sur le Ziphius (*Ziphius cavirostris*).

La Méditerranée occidentale n'est pas une mer uniforme pour ce qui est de son potentiel trophique, c'est-à-dire de la production primaire : l'ensemble nord-occidental et la mer d'Alboran bénéficient de plus fortes productions phytoplanctoniques que le reste de l'aire (Bosc *et al.*, 2004). Dans le bassin principal et en mer Tyrrhénienne, le 41° parallèle permet de séparer de manière adéquate les zones nord et sud : il situe approximativement la position moyenne du front Nord-Baléares et la limite sud de la zone d'influence des Bouches de Bonifacio. Pour cette étude, la Méditerranée occidentale a été divisée en neuf régions : cinq sont au nord du 41° parallèle, elles appartiennent à l'ensemble nord-occidental, et quatre au sud, formant l'ensemble sud-occidental. Les régions nord-occidentales (Lion, Provence, Ligurie, ouest Corse, nord Tyrrhénienne) incluent toutes des eaux sous souveraineté française. Les régions méridionales sont adjacentes aux premières, à l'exception de la mer d'Alboran qui est une entité distincte directement à l'est du détroit de Gibraltar. Notre aire d'étude s'est ainsi étendue à toutes les régions du bassin occidental à l'exception des eaux au large de l'Afrique du Nord (Fig. 1).

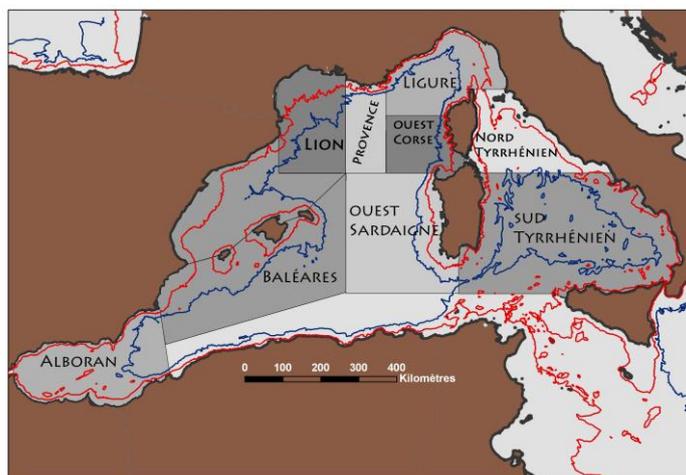


Figure 1.— La Méditerranée occidentale et les limites et noms des régions étudiées. Les isobathes 200 m et 2000 m sont dessinées.

ANALYSES

Pour chacune des neuf régions, plusieurs variables ont été calculées à l'aide des données de prospection : effort effectif de prospection, correspondant à un indice de détectabilité supérieur ou égal à 4 (Fig. 2), nombre d'observations de dauphins, nombre d'individus observés. La fréquence des observations de chacune des deux espèces étudiées a été calculée par rapport au nombre d'observations de tous les delphinidés (Dauphin bleu et blanc (Sc), Dauphin commun (Dd), Grand Dauphin, Dauphin de Risso, Globicéphale noir) :

$$F_{Sc} = n_{obs Sc} / n_{obs delphinidés}, \text{ idem pour } F_{Dd}, \text{ calculé pour chaque région}$$

Pour toute l'aire étudiée, l'habitat a été divisé en trois domaines basés sur la bathymétrie: l'habitat néritique (eau moins profonde que 200 m), la pente ou talus (bathymétrie comprise entre 200 et 2000 m), et le domaine océanique (profondeur supérieure à 2000 m). Le traitement de données s'est fait essentiellement avec ArcGIS 10.1, et notamment de l'option Spatial Analyst. Le premier stade de l'analyse a consisté à spatialiser les données sous forme d'une grille de 3 km x 3 km, dans laquelle a été calculé l'indice d'abondance relative (IAR) pour chaque espèce. Cet indice est égal au rapport du nombre d'individus observés divisé par l'effort de prospection, le IAR par cellule a été exprimé en individu par 100 km. Compte-tenu du type de données et de la finesse de la grille, il y avait un grand nombre de cellules avec un IAR nul (0 ind./100 km) pour chaque région. La distribution des données ne se prêtait donc pas bien à l'expression d'une moyenne et d'un écart-type arithmétique, c'est pourquoi nous avons calculé ces estimateurs avec la méthode de Pennington (1983) :

Estimation de la moyenne :

$$Y_p = m/n \cdot \exp(y_m) \cdot G_m (S^2/2)$$

Estimation de la variance :

$$\text{var}(Y_p) = m/n \cdot \exp(2 \cdot y_m) \cdot [m/n \cdot G_m(S^2/2) - (m - 1/n - 1) \cdot G_m(S^2 \cdot (m - 2)/(m - 1))]$$

Avec Gm défini par :

$$Gm(x) = 1 + (m-1/n) \cdot x + \sum_{j=2}^{\infty} [(m-1)^{2j-1} \cdot x^j] / [m!(m+1)(m+3) \dots (m+2j-3) \cdot j!]$$

Dans ces expressions, n est le nombre d'échantillons par région, m est le nombre de valeurs non nulles, \bar{y}_m est la moyenne des logarithmes naturels de ces valeurs, et S^2 la variance de ces logs naturels. Ces calculs ont été exécutés sous MatLab 7.9. La valeur moyenne du IAR et son écart-type ont été exprimés pour chaque espèce et chaque région. Le IAR moyen a ensuite été calculé globalement pour les trois domaines (néritique, pente, océanique) dans toute la Méditerranée occidentale. Pour donner une représentation complémentaire de l'habitat topographique des espèces, les valeurs moyennes de profondeur d'eau, de distance à la côte et de distance à l'isobathe 200 m ont été calculées pour le Dauphin bleu et blanc, le Dauphin commun, ainsi que les trois autres delphinidés du bassin occidental (à titre documentaire). Ces variables ont été mesurées avec ArcGIS à la position de chaque observation, la profondeur étant fournie par la grille GEBCO (IOC-IHO-BODC, 2003), puis moyennées.

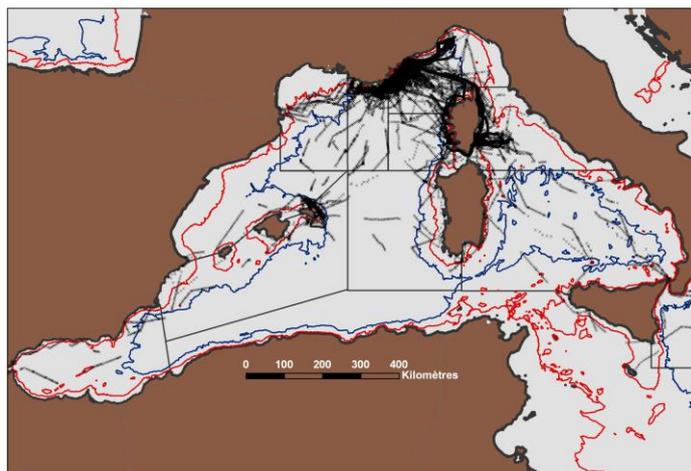


Figure 2.— L'effort effectif de prospection entre 1988 et 2012. Seuls les segments parcourus avec de bonnes conditions de détection (vent inférieur ou égal à force 3, bonne lumière, peu de houle) ont été présentés.

DONNÉES D'ÉCHOUGES HISTORIQUES DES DEUX ESPÈCES

Pour prolonger les résultats obtenus grâce aux prospections sur la période 1988-2012, il a paru intéressant d'utiliser les données disponibles sur les échouages entre 1972 et 2015, dans les eaux françaises. En effet, les prospections en mer étant très rares avant 1980, les statistiques d'échouages procurent une donnée indépendante sur la présence des espèces au large des côtes (Authier *et al.*, 2014). Ces données nous ont été communiquées par l'antenne méditerranéenne du Réseau National d'Échouages, le Groupe d'Études des Cétacés de Méditerranée (Dr Frank Dhermain, communication personnelle). Une synthèse publiée par Duguay (1983) a permis de les compléter par des indications sur les échouages dans la période 1901-1982. Les deux sources combinées ont permis de décrire l'évolution du nombre d'échouages en fonction du temps, depuis 1901.

RÉSULTATS

EFFORT ET OBSERVATIONS

L'effort de prospection effectif a été de 57 912 km en Méditerranée occidentale, avec une répartition hétérogène selon les régions : 29 280 km en zone ligurienne, 6410 km en zone Provence, un peu moins de 1000 km en mer d'Alboran (Tab. I). Sur un total de 2601 observations de delphinidés, 46 ont concerné le Dauphin commun (soit 1,8 %) et 2300, le Dauphin bleu et blanc, soit 88,4 % (Figs 3 & 4). Les observations de groupes mixtes des deux espèces, neuf au total, ont été comptées comme doubles, y compris dans les deux cas (région Provence, ouest Corse) où seuls deux Dauphins communs étaient présents dans un groupe plus important de Dauphins bleu et blanc.

TABLEAU I

Nombre d'observations de Dauphin commun (Dd), de Dauphin bleu et blanc (Sc), et de tous les delphinidés dans les différentes régions (1988-2012)

	Lion	Provence	Ligure	W Corse	N tyrrhénien	S tyrrhénien	W Sardaigne	Baléares	Alboran	TOTAL
n obs. delphinidés	67	289	1775	77	127	61	25	130	50	2601
n obs. Dd	0	1	1	3	5	2	7	6	21	46
n obs. Sc	59	263	1 672	62	89	49	11	76	19	2 300
% Dd	0,0	0,3	0,1	3,9	3,9	3,3	28,0	4,6	42,0	1,8
% Sc	88,1	91,0	94,2	80,5	70,1	80,3	44,0	58,5	38,0	88,4

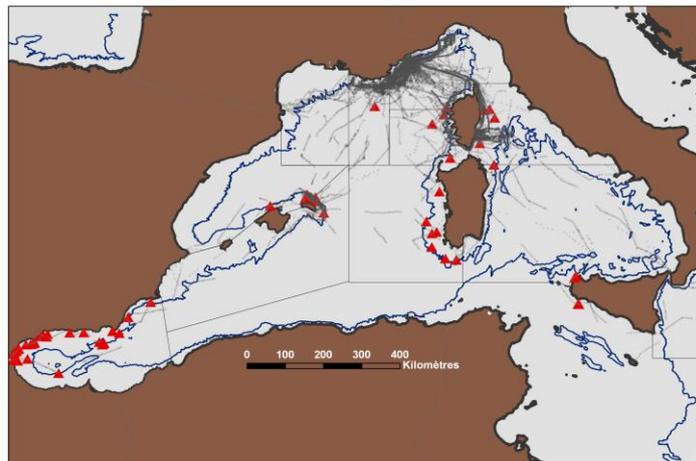


Figure 3.— Observations estivales de Dauphin commun (1988-2012). L'isobathe 1000 m est dessinée.

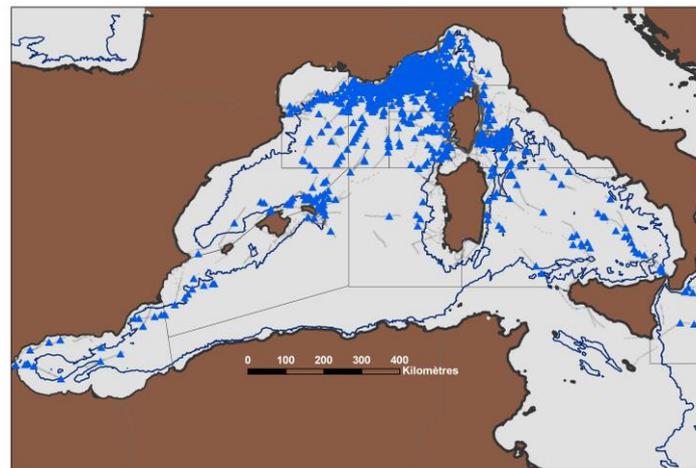


Figure 4.— Observations estivales de Dauphin bleu et blanc (1988-2012). L'isobathe 1000 m est dessinée.

Les deux espèces ont été observées en groupes d'effectifs moyens comparables (20,3 pour le Dauphin bleu et blanc contre 18,8 pour le Dauphin commun), avec une variabilité un peu plus importante pour la première espèce (écart-type de 23,7 contre 20,4 pour le Dauphin commun).

DISTRIBUTION

La fréquence d'observation du Dauphin bleu et blanc est toujours forte, sauf en mer d'Alboran et en zone ouest Sardaigne où elle ne vaut respectivement que 38 et 44 % des delphinidés. Dans les régions les plus septentrionales du bassin, la fréquence du Dauphin bleu et blanc approche ou dépasse 90 % (Tab. I). La fréquence d'observation de Dauphin commun varie beaucoup entre la mer d'Alboran (42 %) ou l'ouest Sardaigne (28 %), et le golfe du Lion ou la mer Ligure, où elle est extrêmement faible (Tab.I). Dans les autres régions, la fréquence d'observation du Dauphin commun se situe dans la fourchette 3 – 5 %, ce qui en fait une espèce peu fréquente, mais pas rare. Pour ce qui est des eaux françaises, les deux façades de la Corse se caractérisent par une fréquence similaire de Dauphin commun, d'une part, et de Dauphin bleu et blanc, d'autre part (Tab. I).

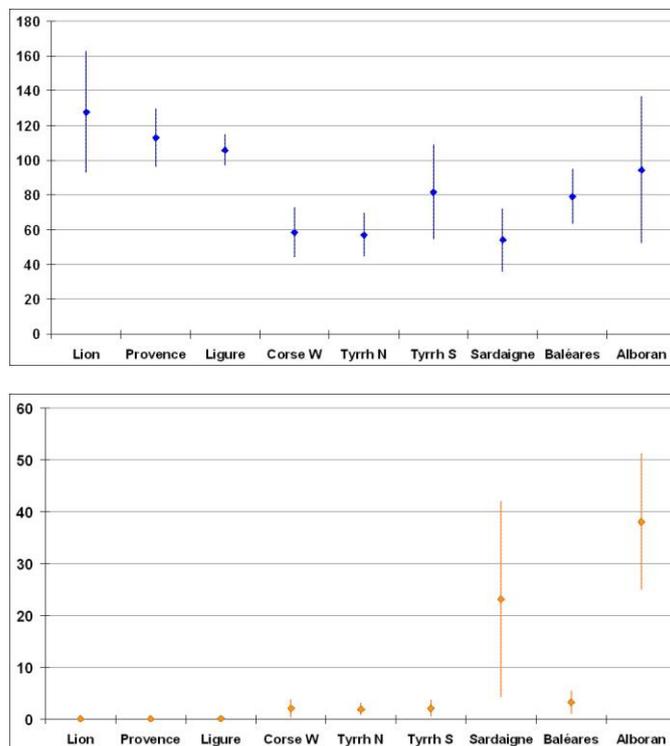


Figure 5.— Abondances relatives régionales du Dauphin bleu et blanc (a, graphique du haut) et du Dauphin commun (b, graphique du bas) estimées entre 1988 et 2012. En individus/100 km, avec l'estimation des moyennes et d'écart-types selon la méthode de Pennington (1983).

En termes d'abondance relative, on observe que les régions où l'abondance relative du Dauphin bleu et blanc est très forte (IAR voisin de 1 individu par km) sont au nord du bassin occidental, et en mer d'Alboran (Fig. 5a). Les régions où le Dauphin commun est moins rare sont au sud du bassin (Fig. 5b), comme en zone sud tyrrhénienne (2,1 ind./100 km) ou Baléares (3,2 ind./100 km). La région ouest Sardaigne présente une situation particulière avec une abondance relative de Dauphin commun plus élevée, mais inférieure à celle du Dauphin bleu et blanc (Tab. II). En mer d'Alboran, le Dauphin bleu et blanc est abondant (94,4 ind./100 km) et le Dauphin

commun se rencontre avec une abondance relative beaucoup plus élevée qu'ailleurs (38,0 ind./100 km).

TABLEAU II

Effort effectif dans les différentes régions, nombre d'individus observés et indices d'abondance relative (Dauphin commun, Dauphin bleu et blanc). L'indice d'abondance relative est exprimé en individus par unité d'effort (100 km), moyenne et écart-type de Pennington

	Lion	Provence	Ligure	W Corse	N tyrrhénien	S tyrrhénien	W Sardaigne	Baléares	Alboran	TOTAL
Effort de prospection km	1 840	6 410	29 280	3 448	6 627	3 269	1 398	4 757	884	57 912
% plateau	15,6	22,7	7,7	19,0	24,0	20,4	42,6	33,2	15,3	15,9
% talus	58,1	39,1	50,3	42,0	75,6	41,6	23,9	56,5	69,9	51,4
% large	26,2	38,2	42,0	39,0	0,4	38,0	33,5	10,3	14,8	32,7
N ind Dd	0	2	20	67	97	55	64	111	341	757
N ind Sc	1 395	5 056	31 808	1 476	2 305	1 022	365	2 058	798	46 280
IAR Dd ind./100 km	0,0 (-)	< 0,1 (0,1)	0,1 (0,1)	2,0 (1,8)	1,9 (1,1)	2,1 (1,5)	23,1 (18,8)	3,2 (2,1)	38,0 (13,1)	-
IAR Sc ind./100 km	127,7 (34,6)	113,0 (13,5)	105,8 (8,7)	58,5 (14,0)	56,9 (12,3)	81,5 (27,0)	54,1 (17,8)	79,2 (15,6)	94,4 (41,9)	-

Ainsi, globalement en Méditerranée occidentale, on trouve quatre régions où le Dauphin bleu et blanc est très abondant en été : la mer d'Alboran et les trois régions les plus septentrionales (Fig. 5a). Pour ces trois régions septentrionales, le golfe du Lion, la Provence, et la mer Ligure, le Dauphin commun a montré une abondance relative très faible ou nulle (Fig. 5b). Pour deux régions seulement, la zone ouest Sardaigne et la mer d'Alboran, le Dauphin commun a montré une abondance relative du même ordre de grandeur que celle du Dauphin bleu et blanc, avec toutefois un écart-type très important pour la Sardaigne (Tab. II).

HABITAT

Les deux espèces ont des descripteurs d'habitat significativement différents sur le plan de la profondeur moyenne et de la distance à l'isobathe 200 m (test de Student, $p < 0.001$) : le Dauphin bleu et blanc se caractérise par une répartition sensiblement plus océanique que le Dauphin commun, étant rencontré sur des profondeurs moyennes presque trois fois plus fortes (1839 m contre 647 m, Tab. III), et observé en moyenne à 29,4 km de l'isobathe 200 m, contre 8,7 pour le Dauphin commun. Pour ce dernier, seules trois observations ont été réalisées sur des profondeurs supérieures à 2000 m, et pour deux d'entre elles il s'agissait de groupes mixtes dans lesquels le Dauphin commun était très minoritaire (deux individus, à chaque fois).

TABLEAU III

Descripteurs topographiques de l'habitat du Dauphin commun, du Dauphin bleu et blanc, ainsi que de trois autres delphinidés (moyennes et écart-types)

	Dauphin bleu et blanc	Dauphin commun	Grand Dauphin	Dauphin de Risso	Globicéphale noir
n observations	2300	46	108	94	53
Profondeur moyenne (m)	1839,2 (1353,6)	647,5 (602,6)	152,6 (183,8)	1413,6 (2787,9)	2206,4 (533,2)
Distance à la côte (km)	37,19 (29,42)	19,80 (16,10)	9,07 (11,29)	27,20 (27,01)	41,26 (23,50)
Distance à l'isobathe 200 m (km)	29,42 (25,53)	8,70 (13,88)	0,56 (7,59)	18,69 (23,31)	32,38 (22,94)

L'indice d'abondance relative estimé globalement pour les trois habitats majeurs reflète les préférences bathymétriques pour les deux espèces. Pour le Dauphin commun, l'affinité est décroissante avec la profondeur, avec un IAR de 8,0 individus/100 km (écart-type ET= 5,2) pour le domaine néritique, contre 5,2 ind./100 km pour le talus (ET= 1,8), et à peine 0,19 ind./100 km (ET= 0,15) pour la province océanique. Ces valeurs sont en contraste total avec celles obtenues pour le Dauphin bleu et blanc : d'une part, les abondances relatives de cette espèce sont toujours plus élevées que celles du Dauphin commun, d'autre part, les IAR du Dauphin bleu et blanc sont croissantes avec la profondeur, du plateau (18,3 ind./100 km, ET= 8,3) au talus (83,0 ind./100 km, ET= 9,0) et jusqu'au domaine océanique (125,5 ind./100 km, ET= 10,2).

Ainsi, l'habitat topographique des deux espèces apparaît complémentaire, le Dauphin bleu et blanc ayant une affinité faible pour le plateau continental, et croissante du talus vers l'habitat océanique, alors que le Dauphin commun a sa plus forte affinité pour l'habitat néritique, sa présence diminuant du talus vers la zone océanique, où elle est très faible.

STATUT PRÉSENT ET PASSÉ DES DEUX ESPÈCES VU AU TRAVERS DES ÉCHOUAGES

Les statistiques d'échouages ont été regroupées par Duguy (1983) pour la période de 1901 à 1982. Elles sont compilées de manière systématique à partir de 1972, en fonction de la couverture du littoral français par des correspondants compétents du RNE. Ce matériel permet de distinguer une période « ancienne », de 1901 à 1971, pour laquelle la statistique est globale, et une période « moderne », pour laquelle les données peuvent être ventilées avec une définition temporelle fine. Durant la période ancienne, les Dauphins bleu et blanc ont représenté 21,8 % des échouages de delphinidés identifiés en Méditerranée contre 16,7 % pour les Dauphins communs. Pour la période 1972-2015, le Dauphin commun n'a représenté que 1,4 % des 1955 delphinidés échoués et identifiés sur le littoral méditerranéen français, et le Dauphin bleu et blanc 78,2 %. En considérant des périodes consécutives de neuf années à partir de 1972, on s'aperçoit que la fréquence du Dauphin commun passe de 5,6 % pour la période 1972-1980 à une fourchette de 0,4 à 1,3 % pour les périodes suivantes (Tab. IV).

TABLEAU IV

Statistiques d'échouages pour la Méditerranée française depuis 1901, avec le Dauphin commun, le Dauphin bleu et blanc, et l'ensemble des delphinidés identifiés. Les deux premières colonnes de pourcentage se réfèrent au nombre total de delphinidés identifiés échoués. Données extraites de la base du Réseau National d'Échouages pour la période 1972-2015 et des tables publiées par Duguy (1983) pour la période 1901-1982 et présentées aussi par périodes de 9 années depuis 1972 (sauf pour 2008-2015).

	Tous les delphinidés	Dauphin commun	Dauphin bleu et blanc	% Dauphin commun	% Dauphin bl. et bl.	% commun / (commun + bleu et blanc)
Période 1901-1971	78	13	17	16,7%	21,8%	43,3%
Période 1972-2015	1955	27	1528	1,4%	78,2%	1,7%
Période 1972-1980	161	9	112	5,6%	69,6%	7,4%
Période 1981-1989	235	3	180	1,3%	76,6%	1,6%
Période 1990-1998	468	5	386	1,1%	82,5%	1,3%
Période 1999-2007	473	2	366	0,4%	77,4%	0,5%
Période 2008-2015	618	8	484	1,3%	78,3%	1,6%

Les statistiques d'échouage indiquent donc une baisse de la fréquence du Dauphin commun entre 1901 et 1981, et une hausse simultanée de la fréquence du Dauphin bleu et blanc. Mais les

données disponibles entre 1901 et 1971 ne permettent pas de savoir à quelle période ce changement a eu lieu.

DISCUSSION

Nos résultats indiquent que le Dauphin bleu et blanc est fréquent dans toutes les régions de Méditerranée occidentale, alors que le Dauphin commun est très rare au nord du 41° parallèle, à l'exception des eaux entourant la Corse (Tab. I & II). Ces résultats globaux émanent d'une prospection qui présente la caractéristique d'être répartie sur le long terme (1988-2012) et spatialement hétérogène (Fig. 2). Si à ce jour aucune prospection systématique couvrant l'ensemble de la Méditerranée occidentale n'a été réalisée, Forcada & Hammond (1998) avaient cependant produit des abondances comparées pour les deux espèces dans le bassin principal de Méditerranée occidentale. Ces travaux se fondaient sur des échantillonnages systématiques à grande échelle réalisés durant les étés 1991 et 1992 : les densités de Dauphin bleu et blanc obtenues par ces auteurs pour les régions du nord et du sud de la Méditerranée sont dans un rapport de 3 à 1, avec 0,24 ind./km² (coefficient de variation CV = 0,26) pour le nord, et 0,08 ind./km² (CV = 0,38) pour le sud, mais 0,20 ind./km² (CV = 0,33) pour la mer d'Alboran. Forcada & Hammond (1998) ont établi que la densité de Dauphin commun était proche de zéro dans le nord du bassin et très faible dans le sud, à l'exception de la mer d'Alboran, où elle était estimée à 0,16 ind./km² (CV = 0,40). Bien que les échantillonnages pratiqués pour cette étude à grande échelle ne favorisent pas la couverture du talus continental, des observations de Dauphin commun ont été réalisées dans les zones ouest Sardaigne, ouest Corse, et nord tyrrhénienne.

DISTRIBUTION ET HABITAT

L'effort d'échantillonnage

Notre effort de prospection a été spatialement hétérogène et il subsiste des lacunes importantes dans la couverture spatiale, particulièrement pour la région Baléares dont seule la partie centrale a été prospectée. Il en résulte que les indices d'abondance relative régionaux peuvent être biaisés du fait de l'hétérogénéité de l'échantillonnage entre les régions : si les bords du plateau et le haut du talus ont été davantage couverts dans une région, cela peut favoriser une estimation plus élevée de l'abondance relative du Dauphin commun, et inversement si la prospection a favorisé le domaine océanique. En se référant aux efforts de prospection par strate (Tab. II), on s'aperçoit que, dans plusieurs régions, le plateau continental a reçu un effort relativement faible par rapport à l'habitat topographique offert : le golfe du Lion (15,3 % de l'effort) et la mer Ligure (7,7 % de l'effort) pourraient ainsi avoir des indices IAR biaisés négativement pour ce qui est du Dauphin commun. À l'opposé, la région Baléares a reçu un effort relativement faible pour ce qui est de l'habitat océanique (10,3 %) et pourrait avoir un indicateur biaisé négativement pour ce qui est du Dauphin bleu et blanc. En raison des méthodes utilisées, l'hétérogénéité d'échantillonnage ne peut pas fausser nos résultats sur la comparaison des préférences des deux delphinidés ; en revanche, il sera nécessaire de considérer avec prudence les comparaisons d'abondance relative d'une région à l'autre.

L'habitat topographique

Nos résultats sur l'habitat topographique montrent sans ambiguïté que le Dauphin bleu et blanc est modérément sélectif, en favorisant les eaux les plus profondes, alors que le Dauphin commun est extrêmement rare dans le domaine océanique, mais favorise le plateau et le talus. Ce résultat est robuste car fourni par un jeu d'indicateurs issus de données différentes émanant des mêmes prospections : d'une part, des statistiques sur les profondeurs moyennes et les distances à

l'isobathe 200 m élaborées à partir des positions des observations, d'autre part des estimations d'abondance relative, IAR, élaborées à partir des informations de présence-absence contenues dans les données d'échantillonnage. Les premières pourraient être affectées d'un biais potentiel, dans l'absolu, car ce qui est observé dérive de la prospection réalisée et donc « transporte » les hétérogénéités de l'effort d'échantillonnage. Mais si l'on considère les deux espèces relativement l'une par rapport à l'autre, le biais potentiel n'est pas déterminant, car les observations des deux dauphins sont issues d'un même effort de prospection. Les estimations de profondeur moyenne et de distance à l'isobathe 200 m ont des écarts-types relativement modérés (Tab. III), ce qui permet d'avoir des résultats statistiquement significatifs, avec par exemple une profondeur moyenne de 1839 m pour le Dauphin bleu et blanc contre 647 m pour le Dauphin commun. On ne trouve pas de résultat similaire à l'échelle globale dans la littérature : Forcada & Hammond (1998) ne donnent pas d'indication précise sur l'habitat, bien qu'ils soulignent que les Dauphins communs ont été généralement côtiers au cours de leurs prospections de 1991 et 1992. Pour l'est de la mer d'Alboran, Cañadas *et al.* (2002) ont également établi que le Dauphin commun faisait partie du peuplement côtier (profondeur moyenne de 339 m) alors que le Dauphin bleu et blanc faisait partie du peuplement profond (z moyen = 844 m). Les rares résultats disponibles confirment donc l'habitat topographique que nous avons obtenu pour les deux espèces. Observons que cette différence d'habitats en Méditerranée occidentale se retrouve également dans le golfe de Gascogne, avec une profondeur médiane de 874 m pour le Dauphin commun contre 3552 m pour le Dauphin bleu et blanc (Kiszka *et al.*, 2007).

L'abondance relative régionale

La comparaison d'abondances relatives obtenues sur différentes plateformes est toujours délicate car le type de plateforme et le protocole de recherche influent largement sur la largeur de détection effective des cétacés, donc sur le nombre de groupes de cétacés détectés par unité d'effort (Barlow *et al.*, 2001) : l'indice en individus/km estimé pour le Dauphin bleu et blanc dans une même région et à une même période sera ainsi plus fort pour un navire doté d'une plateforme élevée (10 m par exemple) que pour un voilier motorisé (pont à 1,50 m de la surface dans notre cas). Cependant, pour deux plateformes distinctes, les rapports des abondances relatives de deux espèces d'aspect similaire obtenues sur chaque vecteur sont robustes, car la plateforme influera de la même façon sur la détection visuelle des deux espèces (Barlow *et al.*, 2001). Les indices d'abondance relative régionaux de cette étude peuvent ainsi être comparés à des résultats similaires menés avec des bateaux différents du nôtre, à condition que les deux espèces de dauphin soient considérées en termes comparatifs pour chaque plateforme.

Les régions de Méditerranée occidentale où les abondances relatives ou absolues des deux espèces ont été quantifiées sont peu nombreuses car, dans de nombreux cas, le Dauphin commun n'a pas été vu ou mentionné dans les résultats. Dans le nord-ouest du bassin, nos estimations suggèrent que l'abondance relative du Dauphin bleu et blanc est du même ordre de grandeur dans les régions Lion, Provence et Ligurie, environ 1 dauphin par km, compte-tenu des écarts-types (Tab. II). Ce point ne peut être discuté faute de résultat comparable dans la littérature passée, à l'exception de l'article de Gannier (1999) qui se basait sur la partie initiale des données exploitées ici. En ce qui concerne les régions Lion et Provence, l'absence ou l'extrême rareté du Dauphin commun a été confortée par les observations réalisées lors du programme GDEGeM sur le Grand Dauphin dans le golfe du Lion (Di-Méglio *et al.*, 2015). Malgré un effort de prospection très important (12 860 km) et centré sur le plateau et le talus proche, le Dauphin commun n'a été vu qu'à deux reprises (Sonia Gara, pers. com., mai 2016), et il s'agissait à chaque fois de deux individus dans un groupe de Dauphins bleu et blanc. Une paire de Dauphins communs a également été observée avec des Dauphins bleu et blanc en mai 2015 en zone Provence (Frank Dhermain, pers. com., mai 2016). Au vu de nos résultats sur l'habitat topographique du Dauphin commun

(Tab. III), on s'attendrait à rencontrer fréquemment l'espèce dans le golfe du Lion ou en Provence occidentale, régions où le plateau continental et le talus supérieur sont assez étendus (Fig. 1).

Sur le plan de l'occurrence des deux espèces dans le nord de la Méditerranée, les études les plus récentes sont à base de survols aériens (Panigada *et al.*, 2011 ; Pettex *et al.*, 2013). Dans le sanctuaire Pelagos, Panigada *et al.* (2011) ont établi une densité de Dauphin bleu et blanc de 0,44 ind./km² en accord avec ce qui avait été obtenu auparavant par transect en bateau (Gannier, 2006). Il n'y a pas d'estimation pour le Dauphin commun, qui n'a pas été formellement identifié lors de cette campagne. Les estimations de Panigada *et al.* (2011) valent également pour les régions nord Tyrrhénienne et ouest Corse, dans lesquelles nous avons observé *D. delphis* en proportion non négligeable (Tab. II). Pettex *et al.* (2013) mentionnent un seul groupe de Dauphins communs, à proximité de la Sardaigne. Dans ces deux exemples de campagnes aériennes, les données comprennent un grand nombre de groupes de petits delphinidés non-identifiés au niveau de l'espèce (Pettex *et al.*, 2013), qui ont été intégrés en tant que Dauphins bleu et blanc lors des estimations d'abondance dans le cas de Panigada *et al.* (2011).

La région nord Tyrrhénienne est une de celles où nous avons trouvé une abondance relative de Dauphin commun assez faible (1,9 ind./100 km) comparée à celle de Dauphin bleu et blanc (56,8 ind./100 km). Ce rapport d'abondance n'est pas éloigné des résultats obtenus par Marini *et al.* (1996) à la suite d'observations réalisées lors de traversées mensuelles en ferry, en toutes saisons : entre septembre 1989 et septembre 1992, les auteurs avaient relevé six observations de *D. delphis* contre 456 de *S. coeruleoalba*, soit un rapport de 1,3 %. Marini *et al.* (1996) indiquent également que les observations de Dauphin commun étaient en majorité localisées dans des eaux modérément profondes, contrairement à celles de Dauphin bleu et blanc. Arcangeli *et al.* (2012) ont confirmé ces résultats à une époque plus récente. Au sud de la mer Tyrrhénienne, Fortuna *et al.* (2007) ont observé principalement des groupes de Dauphins bleu et blanc, avec une densité estimée de 0,26-0,30 ind./km², lors de transects en bateau, mentionnant uniquement la présence de deux Dauphins communs au sein d'un groupe mixte. Dans l'ensemble de cette région sud Tyrrhénienne, nous avons estimé des IAR fortement à l'avantage du Dauphin bleu et blanc (81,5 ind./100 km contre 2,1 pour le Dauphin commun) ; nos observations de Dauphin commun ont été réalisées à proximité immédiate de la Sicile (Fig. 3). Pour la région ouest Sardaigne, les indices d'abondance relative que nous avons estimés pour les deux espèces sont du même ordre de grandeur (54 ind./km pour *S. coeruleoalba* et 23 ind./km pour *D. delphis*). L'occurrence significative du Dauphin commun en zone sud et ouest Sardaigne avait été signalée par Notarbartolo di Sciara *et al.* (1993), à la suite de prospections en bateau. De même, Forcada & Hammond (1998) ont mentionné un groupe de Dauphins communs en région ouest Sardaigne.

Pour l'Est du bassin occidental (régions de mer Ligure, Tyrrhénienne et de la Sardaigne), les statistiques d'échouages du Centro Studi Cetacei italien apportent un éclairage complémentaire utile (Tab. V) : globalement, sur la période 1987-2016, le rapport du nombre d'échouages de Dauphins communs sur celui du total (Dauphins communs et Dauphins bleu et blanc) vaut 1,6 %. Mais il y a un fort contraste entre la région ligure (aucun échouage de *D. delphis* sur la période), les deux régions tyrrhéniennes, et la région sud et ouest Sardaigne où ce rapport vaut 11,3 % (Tab. V). La statistique issue des données d'échouages du Centro Studi Cetacei indique ainsi que la région Sardaigne est la plus favorable au Dauphin commun, à l'instar de notre prospection (Tab. I).

Pour la région Baléares, notre résultat montrant une abondance relative de Dauphin bleu et blanc de 79 ind./100 km, plus faible que celles des régions septentrionales, est à rapprocher de la densité estivale de 0,52 ind./km² obtenue par Gomez de Segura *et al.* (2006) à la suite de prospections aériennes systématiques. Cependant, les zones prospectées par Gomez de Segura *et al.* (2006) s'étendaient au large de la péninsule ibérique, entre la mer d'Alboran et la Catalogne : elles ne correspondent pas aux secteurs couverts par notre étude (Fig. 2). La présence faible mais significative que nous avons relevée pour le Dauphin commun (Tab. II) n'est pas chiffrée de manière précise par les auteurs, même si l'espèce est mentionnée. À nouveau, la méthode de

prospection aérienne ne semble pas favoriser l'identification de groupes de Dauphins communs quand une grande majorité des observations concerne le Dauphin bleu et blanc (Anonyme, 2012).

TABLEAU V

Statistiques d'échouages pour la Méditerranée occidentale italienne depuis 1987, avec les delphinidés identifiés, le Dauphin commun (Dd), le Dauphin bleu et blanc (Sc). Données extraites de la base de données du Centro Studi Cetacei et de l'Université de Pavie (www.mammiferimarini.univpv.it)

Région	Ligure	N Tyrrhénien	S Tyrrhénien	S & W Sardaigne	TOTAL
Delphinidés	631	897	553	246	2327
Dauphin commun	0	5	6	12	23
Dauphin bleu et blanc	393	521	351	148	1413
% Dd/delphinidés	0	0,7	1,1	4,9	1,0
% Sc/delphinidés	62,3	58,1	63,5	60,2	60,7
% Dd / (Sc + Dd)	0,0	1,0	1,7	11,3	1,6

Pour la région Alboran, nos résultats suggèrent que le Dauphin commun est presque trois fois moins abondant que le Dauphin bleu et blanc (Tab. II), alors que la densité estimée à l'issue de prospections estivales en 1991-1992 valait 0,16 ind./km² pour le Dauphin commun contre 0,20 ind./km² pour le Dauphin bleu et blanc (Forcada & Hammond, 1998). Il y aurait donc un désaccord, à moins que l'abondance de Dauphin commun n'ait fortement décru entre 1991-1992 et la période de notre prospection (1999), ce que suggèrent Cañadas & Hammond (2008) pour la partie orientale de cette région. Il est également possible que la distribution de la population de Dauphin commun ait été anormale en 1999, comme l'indiquent Cañadas *et al.* (2002) : selon ces auteurs, une proportion importante des Dauphins communs aurait déserté la zone côtière et le talus durant l'été 1999 pour rejoindre les eaux plus profondes, apparemment en lien avec des facteurs alimentaires. Étant donné que notre échantillonnage comportait une large part de zigzags dans la bande des 20 km côtiers, il est probable que nos estimations aient subi l'influence du phénomène signalé par Cañadas *et al.* (2002), ce qui expliquerait l'écart constaté entre nos résultats et ceux de Forcada & Hammond (1998).

Globalement, nos résultats sur l'abondance relative régionale se trouvent en accord avec ce qui a été publié. Dans les cas où l'on note des écarts, comme en mer d'Alboran ou dans l'ouest Sardaigne, on a pu les expliquer soit par une situation particulière au moment de notre prospection, soit par un échantillonnage déséquilibré. Malgré un échantillonnage hétérogène, notre étude a l'avantage de procurer une vision comparative des deux espèces avec une méthodologie commune à toutes les régions.

ÉLÉMENTS SUR L'ÉVOLUTION DU STATUT DES DEUX ESPÈCES DANS LES EAUX FRANÇAISES

Grâce à ces résultats géographiques, l'étude permet de discuter de l'évolution dans le temps des populations des deux espèces dans les eaux françaises, en faisant l'hypothèse que leurs préférences en termes d'habitat n'ont pas beaucoup changé au cours du temps. L'idée communément admise d'un déclin du Dauphin commun en Méditerranée (Bearzi *et al.*, 2003) s'appuie sur des exemples locaux, comme par exemple les golfes de Kalamos et Vera (Bearzi *et al.*, 2010 ; Cañadas & Hammond, 2008). La *doxa* du déclin de cette espèce semble partagée par certains auteurs qui ont étudié les peuplements dans les eaux françaises (Viale, 1985), tandis que d'autres évoquent le sujet avec prudence (Duguy *et al.*, 1983), voire même indiquent que l'abondance passée du Dauphin commun dans les eaux françaises n'est pas étayée par des données fiables (Robineau, 2005). Par ailleurs, les auteurs sont unanimes pour souligner la possibilité de confusion entre les deux dauphins, lors des observations en mer, mais pas seulement (Duguy *et al.*,

1983 ; Viale, 1985). Exemple de confusion, Richard (1936) relatait l'échouage vivant d'un Dauphin commun mâle près de Monaco le 18 décembre 1909. Le spécimen ayant été photographié, il s'avère qu'il s'agissait d'un Dauphin bleu et blanc adulte. Le risque de confusion entre les deux taxons est tellement élevé que, pour traiter de l'évolution des deux espèces, on doit se concentrer sur les travaux de première main réalisés par des naturalistes ou biologistes spécialistes. Ainsi, l'historique des échouages procure des éléments factuels à partir de la création du réseau national des échouages (R.N.E.), à l'instigation du docteur Duguay.

L'apport des statistiques d'échouage à notre problématique est nécessaire dans la mesure où les données de prospection en mer n'existent pas pour décrire un éventuel changement passé du statut des deux espèces de dauphins. Durant la période 1990-2015, la proportion d'échouages de Dauphin bleu et blanc par rapport à tous les delphinidés en Méditerranée française a évolué dans la fourchette 77,4 - 82,5 % alors que celle de Dauphin commun valait entre 0,4 et 1,3 % (Tab. IV), contre respectivement 69,6 % et 8,0 % entre 1972 et 1980. Le ratio des échouages (Dauphin commun) / (Dauphin bleu et blanc + Dauphin commun) a ainsi évolué entre 7,4 % en 1972-1980 et 0,5 - 1,6 % pour les périodes suivantes. Cette évolution est significative au niveau de confiance 95 % sur la base d'un test de comparaison de pourcentages (Saporta, 1990). La fréquence relative d'échouage des deux espèces est un indicateur utilisable de leur abondance relative en mer Méditerranée, comme en Atlantique (Authier *et al.*, 2014), même si l'habitat plus côtier du Dauphin commun favorise certainement sa représentation dans les statistiques d'échouage. Ainsi, de 1990 à 2015, un total de 1236 Dauphins bleu et blanc était comptabilisé sur le littoral méditerranéen français, contre 15 Dauphins communs, ce qui donne un rapport de 1,2 pour 100. Pour les cinq régions septentrionales, le rapport des individus observés durant nos prospections est d'environ 0,5% (Tab. I). On observe de plus qu'entre 1990 et 2015, les deux tiers des 15 échouages de Dauphin commun ont eu lieu sur le littoral de la Corse, autour de laquelle se trouvent deux régions où notre fréquence d'observation de cette espèce a été significative (Tab. I).

Les éléments compilés par Duguay (1983) nous ont servi d'indicateur pour décrire l'évolution temporelle de la fréquence des deux espèces pour la période de 1901 à 1971. À la charnière de cette époque « ancienne » et de notre série de prospections, des biologistes spécialisés avaient commencé à recenser les cétacés lors de prospections en bateau, apportant des données nouvelles en complément des échouages. Leurs travaux s'accordent sur une faible présence du Dauphin commun dans les eaux continentales françaises à la fin des années 70 et au début des années 80 : Giordano (1983) n'observa que des Dauphins bleu et blanc (20 groupes) lors de prospections effectuées en hiver et au printemps au large des côtes continentales françaises (zones Ligure, Provence et Lion), Palazzoli (1983) observa 25 groupes de Dauphins bleu et blanc, un groupe de Dauphins communs et six de dauphins non identifiés lors de 27 prospections mensuelles en mer Ligure occidentale (effort de 2564 km entre 1980 et 1982), tandis que Viale (1985) mentionne l'observation de 636 Dauphins bleu et blanc et 170 Dauphins communs lors de prospections côtières au printemps entre 1978 et 1981. Lors de traversées en navire de commerce entre la Corse et le continent, Viale & Bardin (1983) dénombrement 172 individus Dauphins bleu et blanc et 12 Dauphins communs. Jean-François Noblet a de son côté identifié 549 *S. coeruleoalba* et 3 *D. delphis* lors de 30 traversées Corse-continent entre mai 1982 et septembre 1992 (pers. com., avril 2017). Cet ensemble d'observations en mer semble en accord avec les nombres d'échouages pour la période de 1972 à 1980 : sur 161 delphinidés échoués on recense alors 112 Dauphins bleu et blanc et 9 Dauphins communs, soit un ratio Dd/Sc de 8 %.

Duguay (1983) fait état d'une proportion plus importante de Dauphin commun de 1901 à 1971, période durant laquelle le Dauphin bleu et blanc était quand même majoritaire (Tab. IV) : le ratio Dd/Sc était alors de 76,5%. En faisant l'hypothèse que les données de la première partie du XXe siècle n'étaient pas fortement biaisées en faveur d'une espèce ou de l'autre, les statistiques de Duguay (1983) suggèrent donc que les deux taxons étaient à cette époque représentés de manière équilibrée au voisinage du littoral français, marquant une nette différence avec la période 1972-

1980. Il est plausible que les fréquences d'échouage des deux espèces aient évolué progressivement au cours de la période 1901-1971 pour rejoindre les niveaux observés dans les statistiques de 1972 à 1980, mais on ne peut exclure que cette variation se soit produite rapidement. Seul un examen détaillé des données d'échouage utilisées par Duguy (1983) permettrait d'avoir un éclairage plus fin sur le phénomène.

La situation encore plus ancienne des deux espèces de dauphins au large des côtes continentales françaises ne peut être appréhendée qu'au travers de quelques travaux publiés par des scientifiques de renom, et des textes issus de naturalistes amateurs. Cependant, du XIXe au début du XXe siècle, la distinction taxinomique entre *D. delphis* et le Dauphin bleu et blanc est parfois problématique. Parmi les cétacés présents dans la région de Nice au XIXe siècle, Risso (1826) décrit un petit delphinidé, le plus petit des cétacés qu'il classe dans le genre *Delphinus*, sans toutefois mentionner un critère diagnostique d'une espèce ou de l'autre. À partir d'examens ostéologiques ou d'individus échoués sur la côte du golfe du Lion, Gervais (1864) indique que *D. delphis* est sédentaire le long de la côte française, tout en précisant qu'il a examiné auparavant deux spécimens échoués de *Delphinus tethyos*, nom synonyme désignant le Dauphin bleu et blanc. Par ailleurs, Gervais précise que le dauphin *Tursiops tursio* (le Grand Dauphin) n'est pas rare dans la région, mais beaucoup moins « commun que le *Delphinus delphis* ». Van Beneden (1889) reprend les éléments de Gervais (1859) permettant de différencier les deux espèces « Dauphin » et « Dauphin de Tethys » qu'il rattache à deux genres, *Eudelphinus* et *Prodelphinus*. Van Beneden (1889) indique ensuite que *Eudelphinus delphis* est commun en Méditerranée et mer Noire, mais ne se prononce pas sur la fréquence de *Prodelphinus tethyos* en Méditerranée, mentionnant cependant sa capture à Valras, Port-Vendres et Nice.

Contrairement aux travaux scientifiques précédents, les écrits dans des journaux naturalistes locaux ou dans des ouvrages encyclopédiques régionaux ne permettent pas de discriminer les observations des auteurs de ce qui appartenait au socle commun des connaissances de l'époque. Par exemple, Caziot (1913) indique que *Delphinus delphis* est connu « par les grands dégâts qu'il fait dans les filets » et qu'un spécimen de *Prodelphinus tethyos* a été capturé à Nice. Mais le même auteur indique aussi que le Marsouin, *Phocaena communis*, Fr. Cuvier, est la seule espèce qui vit dans la région de Nice. De son côté, Vayssière (1914) affirme que deux espèces sont communes dans la région de Marseille : « en dehors du Dauphin, *Delphinus delphis*, L. et du Marsouin, *Phocaena communis*, Fr. Cuv., que l'on rencontre souvent [...], les autres espèces ne se montrent le long de nos côtes que d'une manière accidentelle » et « le Marsouin, *Phocaena communis*, Fr. Cuv., bien que moins abondant, se rencontre encore assez souvent ». Enfin, Jahandiez (1929) écrit « nous signalerons le passage de marsouins et de dauphins, passages assez fréquents dans les rades d'Hyères et de Giens. Ces cétacés appartiennent surtout aux trois espèces suivantes: Marsouin commun, *Phocoena communis* Cuv., Dauphin vulgaire, *Delphinus delphis* Lin., et Grand dauphin, *D. tursio* Bonnaterre ». L'occurrence des marsouins rapportée par Caziot (1913), Vayssière (1914) et Jahandiez (1929) illustre la confusion créée par la transposition d'un nom vernaculaire dans une publication scientifique. Les petits dauphins étaient très souvent appelés « marsouins » par les gens de mer en Méditerranée, comme ailleurs dans le sud de la France (Fischer, 1881). Il a été spécifié que le Marsouin commun était absent de Méditerranée française à l'époque historique (Richard, 1936 ; Duguy & Cyrus, 1973 ; Duguy, 1983), aucune pièce ostéologique se rapportant à cette espèce n'ayant été identifiée (Robineau, 2005). Les « marsouins » de ces auteurs pouvaient ainsi désigner l'une ou l'autre des petites espèces de dauphins fréquentant au début du XXe siècle le voisinage des côtes entre la frontière italienne et la frontière espagnole.

En résumé, les éléments objectifs suggèrent que les abondances respectives du Dauphin bleu et blanc et du Dauphin commun au voisinage de la France ont évolué au cours du XXe siècle : si les deux espèces sont présentes dans les données françaises d'échouages et de captures depuis le XIXe siècle, la fréquence relative du Dauphin commun a baissé dans les relevés alors que celle du Dauphin bleu et blanc a augmenté. L'habitat plus côtier du Dauphin commun a probablement

favorisé sa visibilité sur une large portion occidentale du littoral continental, mais la présence côtière du Dauphin bleu et blanc dans les régions accores de l'Est Provence et de l'ouest de la mer Ligure n'est pas contestable depuis la fin du XIXe siècle.

Si la diminution d'abondance du Dauphin commun dans le nord-ouest du bassin semble avérée, peut-on identifier les causes potentielles de cette raréfaction ? Bearzi *et al.* (2010) mettent en évidence la compétition entre cette espèce et les pêcheries locales au « poisson bleu » (clupéidés, engraulidés, scombridés). Astruc (2005) a identifié l'anchois comme proie préférentielle du Dauphin commun en Méditerranée occidentale, or la biomasse de ce poisson dans le golfe du Lion est soumise à des variations interannuelles très fortes, de même que ses captures (Campillo, 1992 ; Biseau, 2011). Une baisse drastique de la biomasse d'anchois pendant plusieurs années aurait-elle pu conduire à la quasi-disparition du Dauphin commun dans cette région ? Campillo (1992) note à cet égard que les captures d'anchois en 1985 n'avaient été que de 968 tonnes, contre une moyenne de 2000 tonnes à cette période. Le même auteur indique également que la pêche avait changé de nature au milieu des années 80, avec une transition majoritaire de la senne vers le chalut pélagique, y compris avec le mode de pêche « en bœufs ». Ces modes de pêche sont, depuis plusieurs années, responsables d'une mortalité de Dauphin commun très importante dans le golfe de Gascogne (Peltier *et al.*, 2016). Une autre hypothèse serait la destruction volontaire massive des Dauphins communs, à une époque à laquelle ces mammifères étaient considérés comme des animaux nuisibles, concurrents des pêcheurs (Caziot, 1913), et n'étaient pas protégés par la loi. Si aucun élément matériel n'a pu être trouvé pour étayer cette hypothèse, elle n'en demeure pas moins plausible. Seules des données historiques complémentaires permettraient d'élucider les causes du phénomène.

CONCLUSION

Le Dauphin bleu et blanc monopolise pratiquement le peuplement de petits delphinidés dans la plupart des régions de Méditerranée occidentale, mais le Dauphin commun est bien présent dans les régions méridionales du bassin. Les prospections estivales réalisées depuis 1988 ont permis de montrer que les habitats topographiques du Dauphin bleu et blanc et du Dauphin commun en Méditerranée occidentale étaient distincts, le premier favorisant des eaux plus profondes que le second, tout en étant opportuniste. Dans les eaux françaises, les statistiques d'échouages montrent par ailleurs que le Dauphin commun était davantage présent avant 1970 que dans la période récente. Comme dans le passé, le Dauphin commun a certainement occupé un domaine moins profond que le Dauphin bleu et blanc, il a pu passer pour l'espèce prépondérante dans le nord du bassin, avant que les prospections en mer ne mettent en évidence l'abondance du Dauphin bleu et blanc dans le domaine océanique. Si la raréfaction passée du Dauphin commun dans une partie du domaine côtier est plus que vraisemblable, les causes du phénomène demeurent incertaines.

REMERCIEMENTS

Un grand merci aux membres du GREC et nombreux observateurs bénévoles qui ont participé aux prospections en Méditerranée, particulièrement aux plus assidus d'entre eux : Stéphane Bourreau, Violaine Drouot, Odile Gannier, Adrien Gannier, Sophie Laran. Merci à Jean-Nicolas Magnan (Museum d'Histoire naturelle de Marseille) et Olivier Van Canneyt (Centre de Recherche sur les Mammifères Marins, La Rochelle) pour m'avoir transmis des éléments bibliographiques difficiles à trouver. Les traités anciens ont été obtenus grâce à Gallica, Bibliothèque nationale de France (www.gallica.bnf.fr). Un merci particulier au Dr Frank Dhermain (Réseau National des Échouages) pour avoir mis à ma disposition les statistiques d'échouages de delphinidés en Méditerranée. Merci au Centro Studi Cetacei et à l'Université de Pavie pour l'accès aux données d'échouages italiennes. Je remercie deux relecteurs anonymes et l'éditeur pour leurs suggestions et remarques qui m'ont permis de bien améliorer une première version du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ANONYME (2012).— *Comparación de vuelos y cruceros para censos de cetáceos y tortugas marinas*. Generalitat Valenciana, Direcció general del Medio Natural.
- ARCANGELI, A., MARINI, L. & CROSTI, R. (2012).— Changes in cetacean presence, relative abundance and distribution over 20 years along a trans-regional fixed line transect in the Central Tyrrhenian Sea. *Mar. Ecol.* (2012) : 1-12.
- ASTRUC, G. (2005).— *Exploitation des chaînes trophiques marines de Méditerranée par les cétacés*. Mémoire de l'École Pratique des Hautes Études, Montpellier.
- AUTHIER, M., PELTIER, H., DORÉMUS, G., DABIN, W., VAN CANNEYT, O. & RIDOUX, V. (2014).— How much are stranding records affected by variation in reporting rates? A case study of small delphinids in the Bay of Biscay. *Biodiv. & Conserv.*, 23: 2591-612.
- BARLOW, J., GERRODETTE, T. & FORCADA, J. (2001).— Factors affecting perpendicular sighting distances on shipboard line-transect surveys for cetaceans. *J. Cetacean Res. Manage.*, 3: 201-212.
- BEARZI, G., AGAZZI, S., GONZALVO, J., BONIZZONI, S., COSTA, M. & PETROSELLI, A. (2010).— Biomass removal by dolphins and fisheries in a Mediterranean Sea coastal area: do dolphins have an ecological impact on fisheries? *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 20: 549-559.
- BEARZI, G., REEVES, R., NOTARBARTOLO DI SCIARA, G., POLITI, E., CAÑADAS, A., FRANTZIS, A. & MUSSI, B. (2003).— Ecology, status and conservation of short-beaked common dolphins *Delphinus delphis* in the Mediterranean Sea. *Mammal Rev.*, 33: 224-252.
- BISEAU, A. (2011).— *Situation en 2011 des ressources exploitées par les flottilles françaises*. Rapport IFREMER RBE/2011/01.
- BOSC, E., BRICAUD, A. & ANTOINE, D. (2004).— Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from four years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochem. Cycles*, 18, GB1005, doi:10.1029/2003GB002034.
- CAMPILLO, A. (1992).— *Les pêcheries françaises de Méditerranée: synthèse des connaissances*. Rapport IFREMER RI DRV 92-019 RH/Sète.
- CAÑADAS, A. & HAMMOND, P. (2008).— Abundance and habitat preferences of the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the southwestern Mediterranean: implications for conservation. *Endang. Species Res.*, 4 : 309-331.
- CAÑADAS, A., SAGARMINAGA, R. & GARCIA-TISCAR, S. (2002).— Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep Sea Res.* I, 49: 2053-2073.
- CAZIOT, Cdt. (1913).— Liste des cétacés de la mer de Nice avec indications permettant de les reconnaître. *Bulletin de l'association des naturalistes de Nice et des Alpes Maritimes*, 2 : 1-15.
- DHERMAIN, F. (2004).— Échouages de cétacés en Méditerranée française : plus de 30 années de suivi - 1972/2003. Pp 92-100 in: *Actes de la 13e Conférence Internationale sur les Cétacés de Méditerranée (RIMMO)*, Nice (13-14 novembre).
- DI-MÉGLIO, N., ROUL, M., DAVID, L., GIMENEZ, O., AZZINARI, C., JOURDAN, J., BARBIER, M. & LABACH, H. (2015).— *Abondance et répartition spatio-temporelle et fonctionnelle du Grand dauphin dans le Golfe du Lion*. Projet GDEGeM Grand dauphin. Étude et Gestion en Méditerranée 2013-2015. Rapport GIS3M, fait par EcoOcéan Institut, BREACH et le GECEM.
- DUGUY, R. (1983).— Les cétacés des côtes de France. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime, Supp.*, 1-112.
- DUGUY, R., CASINOS, A., DI NATALE, A., FILELLA, S., KTARI-CHAKROUN, F., LLOZE, R. & MARCHESSAUX, D. (1983).— Répartition et fréquence des mammifères marins en Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28: 223-230.
- DUGUY, R. & CYRUS, J.L. (1973).— Note préliminaire à l'étude des cétacés des côtes françaises de Méditerranée. *Rev. Trav. Inst. Pêches maritimes*, 37: 151-158.
- FISCHER, P. (1881).— *Cétacés du sud-ouest de la France*. F. Savy, Paris.
- FORCADA, J., AGUILAR, A., HAMMOND, P., PASTOR, X. & AGUILAR, R. (1996).— Distribution and abundance of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the Western Mediterranean during summer. *J. Zool. London*, 238: 23-31.
- FORCADA, J. & HAMMOND P. (1998).— Geographical variation in abundance of striped and common dolphins of the western Mediterranean. *J. Sea Res.*, 39: 313-325.
- FORTUNA, C., CANESE, S., GIUSTI, M., REVELLI, E., CONSOLI, P., FLORIO, G., GRECO, S., ROMEO, T., ANDALORO, F., FOSSI, M., & LAURIANO, G. (2007).— An insight into the status of the striped dolphins, *Stenella coeruleoalba*, of the southern Tyrrhenian Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 87: 1321-1326.
- FUSARO, D. & GANNIER, A. (2010).— A system for monitoring acoustic emissions of cetaceans. *24th Conference of the ECS* (Stralsund 22-24 March 2010). Abstract book, 131.
- GANNIER A. (2005).— Summer distribution and relative abundance of delphinids in the Mediterranean Sea. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 60: 223-238.

- GANNIER A. (2006).— Le peuplement estival de cétacés dans le Sanctuaire Marin Pelagos (Méditerranée nord-occidentale): distribution et abondance. *Mammalia*, 70: 17-27.
- GERVAIS, P. (1859).— *Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. Arthus-Bertrand, Paris.
- GERVAIS, P. (1864).— Cétacés des côtes françaises de la Méditerranée. *CR hebdomadaire. Séances Acad. Sci.*, 59: 876-881.
- GIORDANO, A. (1983).— Recensement et observation en milieu naturel de *Stenella coeruleoalba* dans la Méditerranée nord-occidentale en conditions hivernales et printanières. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28: 209-210.
- GOMEZ DE SEGURA, A., CRESPO, E., PEDRAZA S., HAMMOND, P. & RAGA, J. (2006).— Abundance of small cetaceans in waters of the central Spanish Mediterranean. *Mar. Biol.*, 150: 149-160.
- IOC-IHO-BODC (2003).— *Centenary Edition of the GEBCO Digital Atlas*. The Intergovernmental Oceanographic Commission, the International Hydrographic Organization and the British Oceanographic Data Centre, Liverpool, UK.
- JAHANDIEZ, E. (1929).— *Les Iles d'Hyères—Monographie des Iles d'Or*. Rébufat & Rouard, Toulon.
- KISZKA, J., MACLEOD, K., VAN CANNEYT, O., WALKER, D. & RIDOUX, V. (2007).— Distribution, encounter rates, and habitat characteristics of toothed cetaceans in the Bay of Biscay and adjacent waters from platform-of-opportunity data. *ICES J. Mar. Sc.*, 64: 1033-1043.
- MARINI, L., CONSIGLIO, C., ANGRADI, A., CATALANO, B., FINOIA, M., VILLETI, G. & SANNA, A. (1996).— Distribution and seasonality of cetaceans sighted during scheduled ferry transects in Central Tyrrhenian Sea: 1989-1992. *Ital. J. Zool.*, 63: 381-388.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA, G., VENTURINO, M.C., ZANARDELLI, M., BEARZI, G., BORSANI, F. & CAVALLONI, B. (1993).— Cetaceans in the central Mediterranean Sea: distribution and sighting frequencies. *Ital. J. Zool.*, 60: 131-138.
- PALAZZOLI, I. (1983).— Note préliminaire: Étude des Cétacés dans le bassin liguro-provençal par observation directe à la mer. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28: 217-218.
- PANIGADA, S., LAURIANO, G., BURT, L., PIERANTONIO, N. & DONOVAN, G. (2011).— Monitoring winter and summer abundance of cetaceans in the Pelagos Sanctuary (Northwestern Mediterranean Sea) through aerial surveys. *PLOS One*, 6(7).
- PELTIER, H., AUTHIER, M., DEAVILLE, R., DABIN, W., JEPSON, P.D., VAN CANNEYT, O., DANIEL, P. & RIDOUX, V. (2016).— Small cetacean bycatch as estimated from stranding schemes: The common dolphin case in the northeast Atlantic. *Envir. Science & Policy*, 63: 7-18.
- PENNINGTON, M. (1983).— Efficient estimators of abundance for fish and plankton surveys. *Biometrics*, 39: 281-286.
- PETTEX, E., FALCHETTO, H., DORÉMUS, G., VAN CANNEYT, O., STÉPHAN, E., DAVID, L., STERCKEMAN, A. & RIDOUX, V. (2013).— *Suivi aérien de la mégafaune marine en France métropolitaine*. Rapport intermédiaire Agences des Aires Marines protégées.
- RICHARD, J. (1936).— *Documents sur les cétacés et pinnipèdes provenant des campagnes du Prince Albert 1er de Monaco*. Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert 1er Prince souverain de Monaco, 94.
- RISSE, A. (1826).— *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes*. Tome 3.
- ROBINEAU, D. (2005).— *Cétacés de France*. Faune de France, 89. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles (57 rue Cuvier, 75232 Paris cedex 05).
- SAPORTA, G. (1995).— *Probabilités, analyses des données et statistique*. Editions Technip, Paris.
- VAN BENEDEN, P.J. (1889).— *Histoire Naturelle des cétacés des mer d'Europe*. Bruxelles.
- VAYSSIÈRE, A. (1914).— *Encyclopédie des Bouches du Rhône*, 12: 374-375.
- VIALE, D. (1985).— Cetaceans in the northwestern Mediterranean: their place in the ecosystem. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23: 491-571.
- VIALE, D. & BARDIN, J.P. (1983).— Recensement de cétacés par observation visuelle à partir d'un bateau de ligne entre les côtes française et Corse. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28: 215-216.