

**VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON**

Année 2017 - Thèse n°003

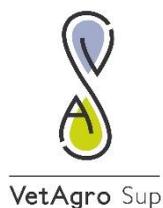
***APPORTS DE DEUX MÉTHODES COMPLÉMENTAIRES POUR
L'ÉVALUATION D'UNE POPULATION DE CÉTACÉS :
L'EXEMPLE DU ZIPHIUS (ZIPHIUS CAVIROSTRIS) AU NORD
DE LA MER TYRRHÉNIENNE***

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 28 avril 2017
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

GANNIER Adrien
Né le 11 septembre 1991
à *Bordeaux*



**VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON**

Année 2017 - Thèse n°003

***APPORTS DE DEUX MÉTHODES COMPLÉMENTAIRES POUR
L'ÉVALUATION D'UNE POPULATION DE CÉTACÉS :
L'EXEMPLE DU ZIPHIUS (ZIPHIUS CAVIROSTRIS) AU NORD
DE LA MER TYRRHÉNIENNE***

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 28 avril 2017
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

GANNIER Adrien
Né le 11 septembre 1991
à *Bordeaux*





Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification

LISTE DES ENSEIGNANTS DU CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Mise à jour le 09 juin 2015

Civilité	Nom	Prénom	Unités pédagogiques	Grade
M.	ALOGNINOUIWA	Théodore	UP Pathologie du bétail	Professeur
M.	ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	UP Gestion des élevages	Maître de conférences
Mme	ARCANGIOLI	Marie-Anne	UP Pathologie du bétail	Maître de conférences
M.	ARTOIS	Marc	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
M.	BARTHELEMY	Anthony	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences Contractuel
Mme	BECKER	Claire	UP Pathologie du bétail	Maître de conférences
Mme	BELLUCO	Sara	UP Pathologie morphologique et clinique des animaux de compagnie	Maître de conférences
Mme	BENAMOU-SMITH	Agnès	UP Equine	Maître de conférences
M.	BENOIT	Etienne	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
M.	BERNY	Philippe	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
Mme	BERTHELET	Marie-Anne	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
Mme	BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
Mme	BOULOCHER	Caroline	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
M.	BOURDOISEAU	Gilles	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
M.	BOURGOIN	Gilles	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
M.	BRUYERE	Pierre	UP Biotechnologies et pathologie de la reproduction	Maître de conférences
M.	BUFF	Samuel	UP Biotechnologies et pathologie de la reproduction	Maître de conférences
M.	BURONFOSSE	Thierry	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
M.	CACHON	Thibaut	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
M.	CADORE	Jean-Luc	UP Pathologie médicale des animaux de compagnie	Professeur
Mme	CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
M.	CAROZZO	Claude	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
M.	CHABANNE	Luc	UP Pathologie médicale des animaux de compagnie	Professeur
Mme	CHALVET-MONFRAY	Karine	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
M.	COMMUN	Loic	UP Gestion des élevages	Maître de conférences
Mme	DE BOYER DES ROCHES	Alice	UP Gestion des élevages	Maître de conférences
Mme	DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
M.	DEMONT	Pierre	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
Mme	DESJARDINS PESSON	Isabelle	UP Equine	Maître de conférences Contractuel
Mme	DJELOUADJI	Zorée	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
Mme	ESCRIOU	Catherine	UP Pathologie médicale des animaux de compagnie	Maître de conférences
M.	FAU	Didier	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Professeur
Mme	FOURNEL	Corinne	UP Pathologie morphologique et clinique des animaux de compagnie	Professeur
M.	FREYBURGER	Ludovic	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
M.	FRIKHA	Mohamed-Ridha	UP Pathologie du bétail	Maître de conférences
Mme	GILOT-FROMONT	Emmanuelle	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
M.	GONTHIER	Alain	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
Mme	GRAIN	Françoise	UP Gestion des élevages	Professeur
M.	GRANCHER	Denis	UP Gestion des élevages	Maître de conférences
Mme	GREZEL	Delphine	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
M.	GUERIN	Pierre	UP Biotechnologies et pathologie de la reproduction	Professeur
Mme	HUGONNARD	Marine	UP Pathologie médicale des animaux de compagnie	Maître de conférences
M.	JUNOT	Stéphane	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
M.	KECK	Gérard	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
M.	KODJO	Angeli	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
Mme	LAABERKI	Maria-Halima	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
M.	LACHERETZ	Antoine	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
Mme	LAMBERT	Véronique	UP Gestion des élevages	Maître de conférences
Mme	LATTARD	Virginie	UP Biologie fonctionnelle	Maître de conférences
Mme	LE GRAND	Dominique	UP Pathologie du bétail	Professeur
Mme	LEBLOND	Agnès	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
Mme	LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	UP Equine	Maître de conférences
M.	LEPAGE	Olivier	UP Equine	Professeur
Mme	LOUZIER	Vanessa	UP Biologie fonctionnelle	Maître de conférences
M.	MARCHAL	Thierry	UP Pathologie morphologique et clinique des animaux de compagnie	Professeur
M.	MOUNIER	Luc	UP Gestion des élevages	Maître de conférences
M.	PEPIN	Michel	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur
M.	PIN	Didier	UP Pathologie morphologique et clinique des animaux de compagnie	Maître de conférences
Mme	PONCE	Frédérique	UP Pathologie médicale des animaux de compagnie	Maître de conférences
Mme	PORTIER	Karine	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
Mme	POUZOT-NEVORET	Céline	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
Mme	PROUILLAC	Caroline	UP Biologie fonctionnelle	Maître de conférences
Mme	REMY	Denise	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Professeur
Mme	RENE MARTELLET	Magalie	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences stagiaire
M.	ROGER	Thierry	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Professeur
M.	SABATIER	Philippe	UP Biologie fonctionnelle	Professeur
M.	SAWAYA	Serge	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences
M.	SCHRAMME	Serge	UP Equine	Professeur associé
Mme	SEGARD	Emilie	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences Contractuel
Mme	SERGENTET	Delphine	UP Santé Publique et Vétérinaire	Maître de conférences
Mme	SONET	Juliette	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Maître de conférences Contractuel
M.	THIEBAULT	Jean-Jacques	UP Biologie fonctionnelle	Maître de conférences
M.	TORTEREAU	Antonin	UP Pathologie morphologique et clinique des animaux de compagnie	Maître de conférences stagiaire
M.	VIGUIER	Eric	UP Anatomie Chirurgie (ACSAI)	Professeur
Mme	VIRIEUX-WATRELOT	Dorothee	UP Pathologie morphologique et clinique des animaux de compagnie	Maître de conférences Contractuel
M.	ZENNER	Lionel	UP Santé Publique et Vétérinaire	Professeur

REMERCIEMENTS

À mon jury de thèse

À Monsieur le **Professeur Gilbert KIRKORIAN**,

De la Faculté de Médecine de Lyon,

Qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider mon jury de thèse.

Hommages respectueux.

À Monsieur le **Professeur Jean-Luc CADORÉ**,

De VetAgro Sup – Campus vétérinaire de Lyon,

Qui a encadré ce travail.

Pour son soutien et sa patience,

Sincère reconnaissance.

À Madame le **Docteur Caroline BOULOCHER**,

De VetAgro Sup – Campus vétérinaire de Lyon,

Qui a accepté de siéger à mon jury de thèse.

Sincères remerciements.

REMERCIEMENTS

Au Groupe de Recherche sur les Cétacés – et en particulier, bien sûr, à ses deux membres centraux pour leur soutien de nature variée au quotidien – sans qui cette thèse n’aurait pas vu le jour.

Au Docteur Luca Bittau (*Dipnet / SeaMe Sardinia*) dont les images ont considérablement étoffé le catalogue de photo-identification utilisé dans une partie de ce travail. *Grazie mille !*

À l’ensemble des équipiers ayant pris part aux campagnes *Ziphius*.

À toutes les personnes m’ayant encadré ou aidé lors des nombreux stages réalisés tout au long du cursus, et notamment à Gabriel Dubecq parti trop tôt.

À l’équipe de la clinique *NAC – Faune Sauvage* de l’École Nationale Vétérinaire de Toulouse, pour sa compétence et sa sympathie au cours de l’enseignement optionnel de cinquième année.

À l’équipe de l’enseignement optionnel *Biologie des Populations Sauvages*, et en particulier aux Professeurs Gilot-Fromont, Artois et Berny, pour sa détermination à vouloir élargir nos connaissances.

À l’équipe *Lynx* de l’ONC, qui m’a amené à réaliser cette thèse sur le *Ziphius*.

À toutes les amitiés tissées à l’école ou autour, et notamment à Clémentine, Leïla, Chloé, Claire, Oscar, Morgan, Rémi, Juliette et Marine pour notre victoire collective sur l’adversité des cliniques.

Et évidemment aux *Ziphius*, qui ont bien voulu se laisser étudier. Enfin, parfois.

TABLE DES MATIÈRES

Table des figures	15
Table des tableaux	17
Introduction	19
I. Les Ziphius de mer Tyrrhénienne	21
I.A. Biologie et écologie du Ziphius	21
I.A.1. Taxonomie et place dans le règne animal	21
I.A.1.a. Établissement de l'espèce <i>Ziphius cavirostris</i>	21
I.A.1.b. La famille des Ziphiidés	22
I.A.2. Description morphologique et diagnose de l'espèce	25
I.A.3. Niche écologique et distribution du Ziphius	27
I.A.3.a. Distribution globale	27
I.A.3.b. Comportement prédateur du Ziphius	29
I.A.3.b.i. Régime alimentaire	29
I.A.3.b.ii. Mode d'alimentation	30
I.A.3.c. Niche écologique	31
I.A.4. Traits comportementaux notables	32
I.A.4.a. Spécificité du cycle de sonde	32
I.A.4.b. Interactions sociales	35
I.B. Méconnaissance des populations et des menaces auxquelles elles sont soumises	36
I.B.1. Méthodes de travail adaptées à l'étude des Ziphius	36
I.B.1.a. Exploitation des données d'échouages	36
I.B.1.b. Étude des animaux depuis la côte	37
I.B.1.c. Recueil de données en mer	38

I.B.1.c.i. Observations visuelles	38
I.B.1.c.ii. Utilisation de l'acoustique.....	40
I.B.1.c.iii. Chasse	41
I.B.1.d. Bilan	42
I.B.2. Abondance globale	43
I.B.3. Mortalité naturelle	43
I.B.3.a. Contexte.....	43
I.B.3.b. Agressions intraspécifiques	44
I.B.3.c. Macroprédateurs tuant les Ziphius pour s'en nourrir	44
I.B.3.d. Macroparasites externes	44
I.B.3.e. Macroparasites internes	45
I.B.3.f. Microorganismes.....	45
I.B.3.g. Échouages inexplicables	47
I.B.4. Mortalité d'origine anthropique	48
I.B.4.a. Contexte.....	48
I.B.4.b. Mortalité induite par les sons de forte intensité	48
I.B.4.b.i. Historique	48
I.B.4.b.ii. Lésions observées	50
I.B.4.b.iii. Principales hypothèses explicatives	52
I.B.4.b.iv. Protocoles de diminution des risques	53
I.B.4.c. Collisions	55
I.B.4.d. Captures volontaires ou accidentelles	57
I.B.4.e. Pollutions physico-chimiques.....	57
I.B.4.f. Autres dégradations d'habitat	59
I.C. La population nord-tyrrhénienne.....	61
I.C.1. Principales caractéristiques éco-géographiques	61
I.C.1.a. Localisation	61

I.C.1.b. Bathymétrie	62
I.C.1.c. Traits océanographiques d'intérêt	64
I.C.1.c.i. Courants dominants	64
I.C.1.c.ii. Température et productivité chlorophyllienne	65
I.C.2. Présence de Ziphius.....	67
I.C.2.a. Données historiques.....	67
I.C.2.b. Analyse récente	69
I.C.3. Vulnérabilité et statut de protection	70
I.C.3.a. Potentielle précarité de la population	70
I.C.3.b. Statut de protection.....	71
I.D. Synthèse	75
II. Étude de l'abondance des Ziphius au Nord de la mer Tyrrhénienne.....	77
II.A. Problématique et définitions	77
II.B. Estimation de la taille de la population par photo-identification.....	79
II.B.1 Principes.....	79
II.B.1.a. Capture-marquage-recapture	79
II.B.1.b. Adaptation à l'étude des cétacés	80
II.B.1.b.i. Une variante de la méthode CMR : la photo-identification.....	80
II.B.1.b.ii. Spécificités des cétacés océaniques	82
II.B.2. Conception d'un catalogue de photo-identification.....	82
II.B.2.a. Origine des données	82
II.B.2.b. Marques d'intérêt chez le Ziphius.....	83
II.B.2.c. Sélection des images et construction du catalogue	86
II.B.2.c.i. Objectifs idéaux	86
II.B.2.c.ii. Sur le terrain.....	87
II.B.2.c.iii. Critère de qualité.....	87
II.B.2.c.iv. Exclusion de certains individus.....	89

II.B.2.c.v. Établissement du catalogue	90
II.B.3. Recensement des recaptures au sein du catalogue	91
II.B.4. Estimation de la taille de la population étudiée	93
II.B.4.a. Choix d'un modèle cohérent	93
II.B.4.a.i. Définition d'une session de capture	93
II.B.4.a.ii. Incompatibilité du modèle fermé	94
II.B.4.a.iii. Vers l'adoption d'un modèle à population ouverte	96
II.B.4.b. Résultats et discussion complémentaire.....	99
II.B.4.b.i. Estimations de N obtenues pour deux sous-modèles.....	99
II.B.4.b.ii. Éléments de réflexion supplémentaires	100
II.B.4.b.iii. Comparaison avec d'autres zones géographiques	102
II.C. Évaluation de l'abondance par transect linéaire	104
II.C.1. Présentation générale de la méthode.....	104
II.C.1.a. Principe fondamental.....	104
II.C.1.b. Hypothèses de travail	105
II.C.1.c. Aperçu succinct du raisonnement mathématique.....	106
II.C.2. Étude des termes de l'équation	110
II.C.2.a. Caractéristiques des détections de Ziphius.....	110
II.C.2.a.i. Importance au sein du travail	110
II.C.2.a.ii. Nature des données utilisées	111
II.C.2.a.iii. Demi-largeur effective de la bande d'échantillonnage	112
II.C.2.a.iv. Taille moyenne des groupes.....	114
II.C.2.b. Correction de l'indisponibilité	115
II.C.2.b.i. Rappel de la problématique	115
II.C.2.b.ii. Moyens de correction.....	116
II.C.2.b.iii. Approximation d'un coefficient adapté	117
II.C.2.c. Paramètres spatiaux.....	119

II.C.2.c.i. Définition de la zone de travail	119
II.C.2.c.ii. Longueur du transect et nombre d'observations	120
II.C.2.c.iii. Surface à laquelle sera extrapolée la densité estimée	122
II.C.3. Calcul de l'estimation et comparaison avec d'autres travaux.....	124
II.C.3.a. Application numérique de la formule.....	124
II.C.3.b. Comparaison avec des études similaires.....	124
II.D. Synthèse.....	127
Conclusion.....	129
Bibliographie.....	131

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Tête de Ziphius	21
Figure 2 : Arbre phylogénétique des Vertébrés.....	23
Figure 3 : Tête et dents d'un Ziphius mâle.....	26
Figure 4 : Variabilité de la pigmentation.....	27
Figure 5 : Dessin d'Histioteuthis bonnellii (Jereb, Roper 2010).....	30
Figure 6 : Deux navires à grande vitesse.....	56
Figure 7 : Situation géographique de la mer Tyrrhénienne.....	61
Figure 8 : Aspect bathymétrique de la mer Tyrrhénienne.....	62
Figure 9 : Aspect bathymétrique du Nord de la mer Tyrrhénienne.....	63
Figure 10 : Courants marins en mer Tyrrhénienne	65
Figure 11 : Température de surface en mer Tyrrhénienne	66
Figure 12 : Productivité primaire en mer Tyrrhénienne.....	67
Figure 13 : Dessin d'un Ziphius échoué à Bastia (Doumet 1842)	68
Figure 14 : Paires de cicatrices linéaires parallèles sur le flanc d'un Ziphius.....	86
Figure 15 : Photo-identification complète d'un Ziphius	88
Figure 16 : Recapture photographique d'un Ziphius.....	90
Figure 17 : Schématisation de la distance perpendiculaire au segment de transect	106
Figure 18 : Schématisation de la demi-largeur effective de la bande d'échantillonnage.....	108
Figure 19 : Illustration graphique de la fonction de détection obtenue.....	113
Figure 20 : Correction du biais de disponibilité grâce à une simulation MATLAB	118
Figure 21 : Délimitation géographique de la zone de travail	120
Figure 22 : Représentation géographique des données utilisées	122

Toutes les figures sont des productions originales de l'auteur de cette thèse, à l'exception des figures 5 (Jereb, Roper 2010) et 13 (Doumet 1842). Les photographies ont été réalisées en mer au cours de campagnes menées par le Groupe de Recherche sur les Cétacés.

TABLE DES TABLEAUX

Tableau I : Classification du Ziphius	22
Tableau II : Échouages collectifs de Ziphius provoqués par un sonar	50
Tableau III : Identifications contenues dans le catalogue des Ziphius nord-tyrrhéniens	91
Tableau IV : Recaptures contenues dans le catalogue des Ziphius nord-tyrrhéniens	93
Tableau V : Estimations de la taille de la population étudiée	100

INTRODUCTION

Les cétacés font partie, en apparence, des animaux les plus connus du grand public : les images de « baleines et dauphins » circulent en quantité sur tous les canaux d'information, et rares sont ceux qui n'en ont pas entendu parler. Mais cette connaissance est en pratique très ciblée sur quelques représentants particulièrement photogéniques, qui n'appartiennent en fait qu'à une poignée d'espèces, alors que l'ordre des Cétacés en compte près de 90 !

Le *Ziphius* (*Ziphius cavirostris*) est un cétacé de taille moyenne appartenant non seulement à cette majorité anonyme auprès du public, ce qui n'est pas réellement notable en soi, mais appartenant également à une minorité méconnue du monde scientifique, ce qui est de nos jours de plus en plus rare. Son mode de vie discret explique en grande partie ce manque de connaissances ; son apparente sensibilité aux activités humaines souligne malheureusement la nécessité de combler rapidement ce manque afin de pouvoir lui procurer une protection efficace.

En mer Méditerranée, plusieurs régions semblent abriter des *Ziphius*. La mer Tyrrhénienne, localisée entre l'archipel corso-sarde et l'Italie continentale, est de celles-ci, mais le nombre d'individus présents est inconnu ; cette information est pourtant importante dans le cadre de la mise en œuvre de stratégies de conservation, et nous tâcherons donc au cours de ce travail de la fournir.

Nous présenterons dans un premier temps les caractéristiques biologiques générales du *Ziphius*, et nous aborderons ensuite la quantification de sa présence dans la partie Nord de la mer Tyrrhénienne, en procédant par photo-identification puis par prospection visuelle en transect linéaire.

I. LES ZIPHIUS DE MER TYRRHÉNIENNE

I.A. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU ZIPHIUS

I.A.1. Taxonomie et place dans le règne animal

I.A.1.a. Établissement de l'espèce *Ziphius cavirostris*

Si les premières mentions de l'appellation « Ziphius » – dérivé du grec *xiphos*, l'épée – associée à un monstre marin remontent au Moyen Âge (Van Duzer 2013), il faudra attendre le début du XIX^e siècle pour que ce terme prenne une réelle dimension scientifique : c'est en effet en 1823, au cours de la réédition enrichie de ses *Recherches sur les ossements fossiles*, que Georges Cuvier propose la création du genre *Ziphius* au sein de sa classification paléontologique. Sur la base de critères anatomiques, il définit ce genre comme appartenant à l'ordre des Cétacés au sein de la classe des Mammifères, et, constatant la présence de dents sur les échantillons dont il dispose, le place plus précisément dans le sous-ordre des odontocètes. Il y inclut notamment, à partir d'un crâne (l'aspect de la tête d'un animal vivant est visible sur la [figure 1](#)) découvert en piètre état dans les Bouches-du-Rhône vingt ans plus tôt, l'espèce *Ziphius cavirostris*, qu'il considère comme éteinte (Cuvier 1823).



Figure 1 : Tête de *Ziphius cavirostris* dans son milieu naturel

C'est ensuite en 1850 que Paul Gervais, après avoir examiné le cadavre d'un animal échoué, et ayant noté les récentes propositions de plusieurs nouvelles espèces morphologiquement semblables, décide de comparer les crânes de ces animaux contemporains avec celui décrit plus tôt par Cuvier. Constatant la similarité, il définit les espèces nouvellement décrites comme étant en réalité synonymes du *Ziphius cavirostris*, taxon qu'il ramène donc à la vie (Gervais 1850), en reprenant l'emplacement taxonomique proposé par Cuvier et dont nous présentons une actualisation dans le tableau I (MacLeod 2014).

Tableau I : Place de *Ziphius cavirostris* au sein de la classification traditionnelle.

Règne	Animal
Embranchement	Chordés
Sous-embranchement	Vertébrés
Classe	Mammifères
Ordre	Cétacés
Sous-ordre	Odontocètes
Famille	Ziphiidés
Genre	<i>Ziphius</i>
Espèce	<i>cavirostris</i>

I.A.1.b. La famille des Ziphiidés

Au contraire de nombreuses autres espèces animales dont la classification et l'apparement supposé a considérablement varié au fur et à mesure de l'avancement des connaissances, la place de *Ziphius cavirostris* au sein du règne animal n'a que très peu évolué depuis 1823. Cuvier, en effet, avait décrit le crâne dont il disposait comme très ressemblant à ceux de grands odontocètes de haute mer, les Hyperoodons. En 1850, Gervais confirme ce sentiment et propose l'appellation de *Cétacés Ziphioides* pour désigner ce groupe d'espèces, dérivant ainsi le nom du genre établi par Cuvier. Plus d'un siècle et demi plus tard, on ne peut que constater que les deux hommes avaient vu juste, puisque les genres *Hyperoodon* et *Ziphius* demeurent

étroitement liés dans la classification actuelle, au sein de la famille des Ziphiidés. L'apparition de nouvelles méthodes et le développement de l'aspect phylogénétique n'ont fait que confirmer la validité de cette famille, même si des changements ont eu lieu à plus haut niveau, notamment par le rapprochement de l'ordre des Cétacés avec celui des Artiodactyles (ongulés à doigts pairs) (Thewissen et al. 2007) comme le résume la figure 2.

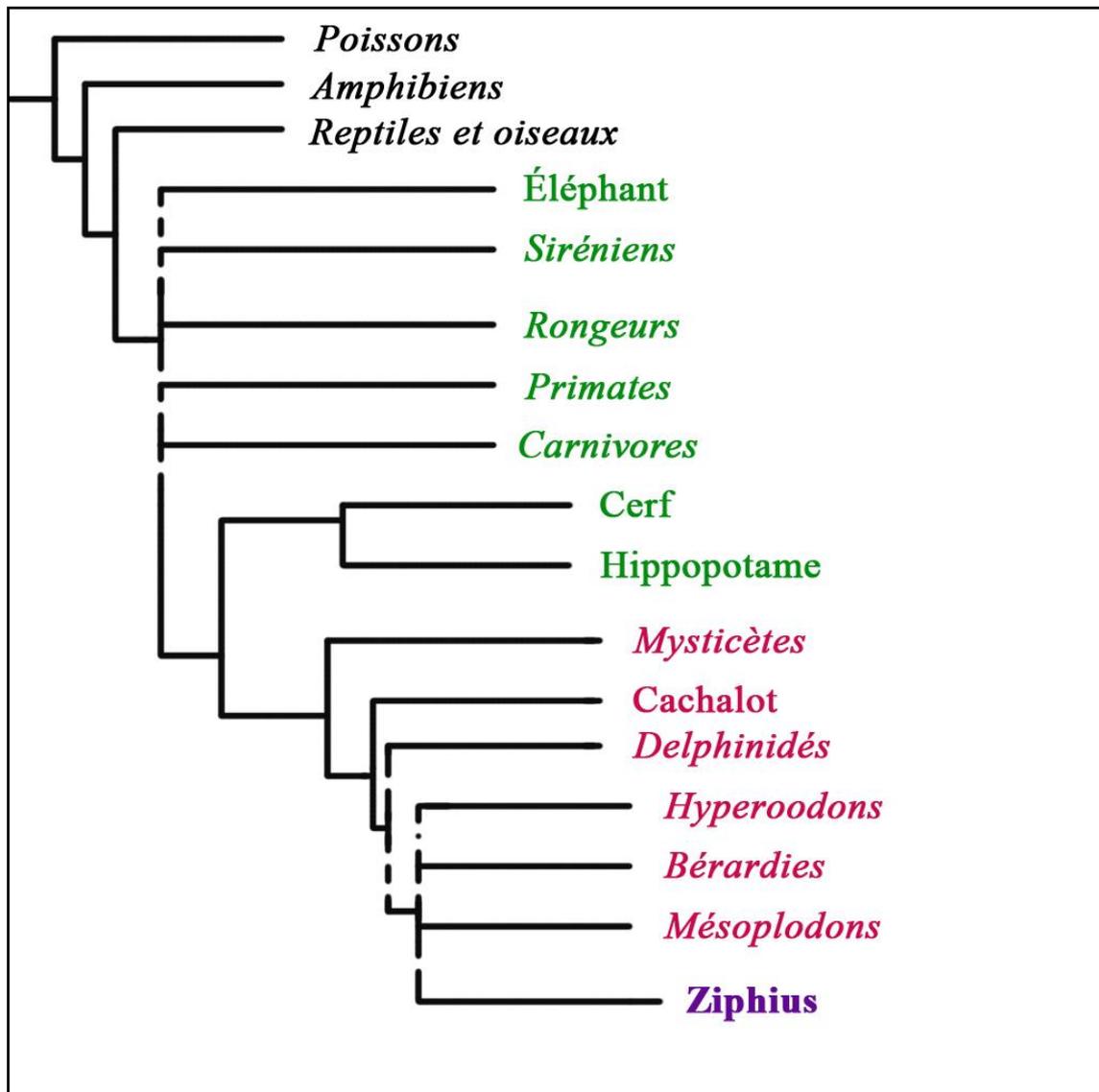


Figure 2 : Extrême simplification de l'arbre phylogénétique des Vertébrés

La famille des Ziphiidés regroupe des odontocètes (par opposition aux mysticètes, c'est-à-dire les cétacés à fanons) de taille moyenne (4 mètres pour le Mésoplodon du Pérou, 13 mètres pour la Bérardie de Baird) (MacLeod 2006) qui partagent assez étroitement certains traits morphologiques et comportementaux. Ce sont en particulier des animaux vivant et chassant dans des eaux de grande profondeur, et étant souvent très discrets en surface, ce qui explique que ces cétacés sont parmi les plus méconnus même de nos jours (les connaissances sur certaines espèces se limitent presque uniquement à quelques individus retrouvés échoués).

Cette famille est néanmoins la deuxième famille de cétacés la plus représentée en termes de diversité (derrière la famille des Delphinidés), puisqu'elle compte entre vingt et vingt-cinq espèces. Ce nombre est variable (dans le temps et selon les auteurs) puisque du fait de la mauvaise connaissance globale de ces espèces, la classification est sujette à des modifications régulières (description d'une espèce réellement nouvelle, regroupement de deux espèces en une seule, scission d'une espèce en deux (Morin et al. 2016), résurrection d'une espèce qui avait été considérée comme non valable (Dalebout et al. 2014), etc...).

Notons que malgré la découverte de nombreux autres Ziphiidés depuis l'époque de Cuvier, le genre *Ziphius* est resté monotypique, avec *Ziphius cavirostris* comme seule espèce. C'est donc assez naturellement que l'espèce a reçu et conservé le nom vernaculaire de Ziphius (Gervais 1864), terme que nous utiliserons fréquemment pendant la suite de ce travail.

Au rang des caractères morphologiques communs à l'ensemble des Ziphiidés, on note en particulier un aileron dorsal placé assez postérieurement sur l'animal, à la façon des *baleines* du langage courant, ainsi qu'un rostre souvent proéminent. Cet aspect général, additionné à leur taille plutôt élevée, ont conduit à ce que les Ziphiidés soient communément désignés sous le terme de *baleines à bec*, le Ziphius étant ainsi baptisé « Baleine à bec de Cuvier ». Cette appellation étant considérée par certains auteurs comme une simple copie du terme anglais *Cuvier's beaked whale* (Robineau 2005), et allant de plus à l'encontre du principe qu'en langue française seuls les mysticètes soient appelés *baleines*, nous ne l'utiliserons qu'assez peu au cours de notre travail.

I.A.2. Description morphologique et diagnose de l'espèce

Le Ziphius est un cétacé de taille moyenne, mesurant entre 5 et 6 mètres à l'âge adulte (MacLeod 2006), pour un poids d'environ 3 tonnes (MacLeod 2014). Il présente un corps fusiforme doté d'un aileron dorsal de faible taille, de forme triangulaire à falciforme, situé au tiers postérieur du corps (Heyning 1989).

La tête est relativement petite pour un cétacé de ce gabarit. Le melon graisseux, servant à focaliser les faisceaux d'écholocation, est nettement discernable ; il est délimité en partie postérieure par une dépression, visible de profil, où se trouve l'évent. Celui-ci, situé légèrement à gauche de la ligne médiane comme chez la plupart des odontocètes, est « simple », c'est-à-dire constitué d'une ouverture unique, contrairement aux mysticètes chez lesquels il est double. Il correspond à l'extrémité supérieure de l'arbre respiratoire et rappelle que le Ziphius, tout animal marin qu'il est, est doté de poumons typiques de mammifères au même titre que l'ensemble des cétacés. Les yeux sont positionnés très latéralement et assez postérieurement ; on note également qu'ils sont relativement bas sur le profil de l'animal puisque placés dans l'alignement de la commissure buccale. En face ventrale, on remarque la présence de deux sillons jugulaires grossièrement parallèles aux deux branches de la mandibule. L'extrémité antérieure du melon, plus ou moins marquée selon les individus, souligne la présence d'un rostre court mais nettement distinct, formé par les deux mâchoires de l'animal. La mandibule étant plus longue que la mâchoire supérieure, les Ziphius sont très souvent prognathes même si cela reste en général discret. La dentition du Ziphius est très simple, puisqu'uniquement constituée de deux dents (une par héli-mâchoire) situées à l'extrémité de la mandibule de l'adulte, c'est-à-dire à l'extérieur de la cavité buccale. Il faut de plus préciser que ces deux dents ne font éruption de la gencive (de quelques centimètres) que chez les mâles adultes (voir [figure 3](#)) ; les jeunes mâles et les femelles de tout âge ne présenteront donc aucune dent visible. Cette particularité, par ailleurs commune à de nombreux autres Ziphidés, constituera un indice important lorsqu'il s'agira de déterminer le sexe d'un individu observé en mer. Nous pouvons également souligner l'importance de l'examen visuel ou photographique de la tête de l'animal lorsqu'un Ziphidé est rencontré en mer ou sous forme de cadavre échoué : la morphologie de la tête sera d'une grande aide pour déterminer avec précision l'espèce impliquée ; de plus si l'animal est un mâle adulte la forme et la position précise des dents constitueront le meilleur critère diagnostique.



Figure 3 : Tête d'un Ziphius mâle, avec ses deux dents visibles à gauche de l'image

La pigmentation est très variable selon les individus, les zones géographiques et les saisons. Il semble néanmoins que les individus jeunes soient plus foncés (voire presque noirs chez les nouveau-nés) tandis que les individus âgés deviennent progressivement plus clairs, jusqu'à être potentiellement entièrement blancs voire rosés, comme on peut le voir sur la figure 4 qui montre trois individus d'âge différent. Cet éclaircissement commence en général sur la partie crâniale du dos de l'animal puis s'étend peu à peu. Un dimorphisme (les mâles blanchiraient plus, ou plus vite, que les femelles) est suspecté mais pas clairement établi. Le sexe de l'individu influe en revanche nettement sur le nombre de cicatrices portées par l'animal, les mâles en présentant nettement plus (Coomber et al. 2016) ; une grande quantité de cicatrices pouvant donner une teinte générale nettement plus claire à un animal, cela tend à donner aux vieux mâles un aspect plus pâle que celui des femelles de même âge. Il est également à noter qu'il est fréquent, notamment au printemps et dans certaines zones géographiques propices, que l'épiderme des animaux soit recouvert d'une couche de microalgues, les diatomées. Ces algues donnant un aspect vert clair à l'animal qui les transporte, cela renforce encore la diversité des pigmentations rencontrables chez les Ziphius, qui peuvent donc être noirs, marrons, verts, gris, blancs, rose pâle, ...voire, comme c'est fréquemment le cas, un mélange de toutes ces teintes.



Figure 4 : Un mâle âgé, une femelle couverte de diatomées et un nouveau-né

I.A.3. Niche écologique et distribution du Ziphius

I.A.3.a. Distribution globale

Il est apparu très tôt, même lorsque les principales données de présence de cétacés se résumaient aux animaux trouvés échoués sur les côtes, que l'aire de distribution globale du *Ziphius* était très étendue. Les prospections cétologiques dédiées ont par la suite confirmé ce sentiment, et il est aujourd'hui admis que le *Ziphius* est le Ziphiidé le plus largement répandu (Taylor et al. 2008).

Les observations de *Ziphius*, vivants ou morts, indiquent en effet une répartition couvrant tous les océans du globe (Macleod et al. 2006) ; il semble néanmoins absent des latitudes polaires et de certaines mers semi-fermées (mer Noire et mer Baltique, notamment). Notons que le *Ziphius* est le seul Ziphiidé régulièrement rencontré en mer Méditerranée.

Plus précisément, les campagnes de recherche en mer ont montré que les *Ziphius* fréquentaient rarement des eaux de profondeur inférieure à 500 m ; en outre, certaines zones aux caractéristiques sous-marines atypiques semblent être particulièrement propices à la présence de *Ziphius*, qui paraissent y former localement des petites populations résidentes (Cañadas, Vázquez 2014).

À titre d'exemple, nous pouvons retenir que D'Amico *et al.* notent que la présence de *Ziphius* semble reliée à la présence de canyons sous-marins en mer Ligure (D'Amico *et al.* 2003), tandis que MacLeod décrit les *Ziphius* comme fréquentant préférentiellement les talus à fort gradient de bathymétrie aux Bahamas (MacLeod, Hauser, Peckham 2004). Signalons que ce dernier constat est néanmoins contredit par Falcone *et al.* (Falcone *et al.* 2009), qui, au cours de prospections dédiées au large de la Californie, enregistrent leurs observations de *Ziphius* sur des fonds de profondeur variable autour de 1580 m mais avec une faible pente, mettant ainsi en évidence la variabilité des caractéristiques des zones propices selon les localisations géographiques.

Au vu de l'hétérogénéité des constats, l'heure est à présent à l'analyse d'habitat en fonction de paramètres océanographiques. Les tentatives ne sont pas encore absolument probantes, mais notons par exemple qu'Azzellino *et al.* (Azzellino 2012) suspectent une corrélation avec la teneur en chlorophylle de l'eau (pouvant être un indicateur de la richesse biologique d'une zone), alors que Lanfredi *et al.* proposent (Lanfredi *et al.* 2016) la profondeur d'oxygénation maximale comme paramètre significativement corrélé à la présence de *Ziphius* : l'explication proposée ici suppose que plus la profondeur où le taux d'oxygène dissous dans l'eau s'avère maximal est grande, plus cela sous-entend un mélange vertical des masses d'eau d'intensité importante, qui serait lui-même propice à une plus grande concentration de proies susceptibles d'être chassées par le *Ziphius*.

Plus généralement, ce rapport étroit entre la présence de proies et la présence de l'animal étudié est observé chez de très nombreux prédateurs, cétacés compris ; néanmoins, dans le cas du *Ziphius*, le fait qu'il soit cosmopolite et que ses environnements de prédilection soient variables selon les zones géographiques indique un caractère adaptable et opportuniste quant à la nature de ses proies (MacLeod, Santos, Pierce 2003).

I.A.3.b. Comportement prédateur du Ziphius

I.A.3.b.i. Régime alimentaire

Cette variabilité au niveau de la nature précise de ses proies est confirmée par les études portant sur son régime alimentaire, notamment via l'analyse de contenus stomacaux : Santos rapporte en effet que, si la majorité des proies retrouvées sont des céphalopodes vivant à grande profondeur – d'espèces et de taille variables, pouvant peser jusqu'à plusieurs kilogrammes –, la famille la plus représentée n'est pas toujours la même selon la localisation géographique (Gonatidés en Alaska et au Japon, Cranchiidés en Nouvelle-Zélande et en Atlantique Nord-Est, Histiotéuthidés en Méditerranée (illustrés sur la [figure 5](#)), ...) (Santos et al. 2001). Il précise néanmoins que le Ziphius n'est pas un teuthophage strict, puisque des restes d'autres proies d'eaux profondes sont parfois également retrouvés dans les contenus stomacaux. Ainsi il relève des occurrences de restes de poissons en Atlantique Nord-Est, au large de l'Afrique du Sud ou dans le Pacifique Nord-Ouest, tandis que MacLeod *et al.* en 2003 soupçonnent que la fréquence des poissons dans le régime alimentaire des Ziphius, tel qu'évalué lors des autopsies post-échouages, puisse être sous-estimée en raison de la digestion plus rapide des débris de poissons par rapport à celle des débris de céphalopodes (MacLeod, Santos, Pierce 2003). Des restes de crustacés sont également parfois présents dans les estomacs de Ziphius, comme le décrivent par exemple Ohizumi et Kishiro (Ohizumi, Kishiro 2003), ce qui pourrait être corroboré, selon Woodside *et al.* (Woodside et al. 2006), par la découverte de traces de fouille sur certains sols profonds biologiquement riches de Méditerranée orientale.

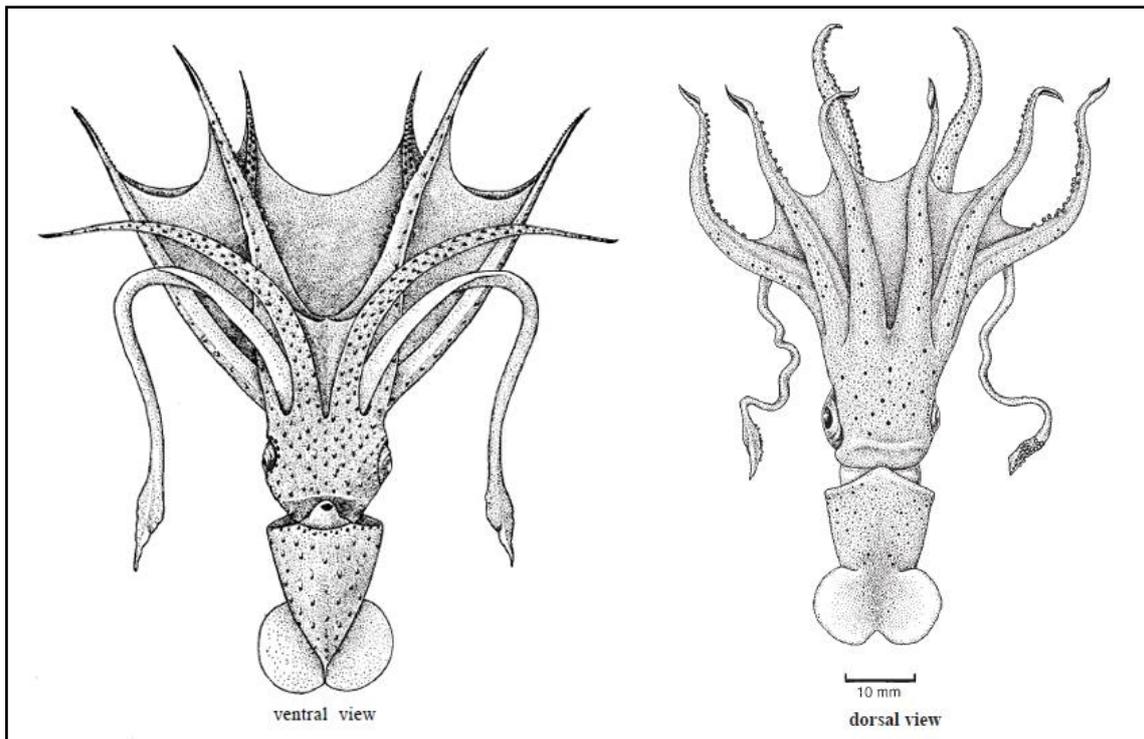


Figure 5 : *Histioteuthis bonnellii* (en vue ventrale (à gauche) et dorsale (à droite)) (Jereb, Roper 2010)

1.A.3.b.ii. Mode d'alimentation

A l'instar de la grande majorité des odontocètes, et notamment de ceux qui chassent à des profondeurs où l'obscurité règne, les *Ziphius* ont recours à leur sens auditif pour trouver leur nourriture puisqu'ils pratiquent l'écholocation afin de localiser leurs proies. Le doute persistait jusqu'à ce que Frantzis *et al.* (Frantzis *et al.* 2002) en 2002 enregistrent des impulsions sonores (appelées « clics ») produites par des *Ziphius*, puis que Johnson *et al.* (Johnson *et al.* 2004) vérifient que ces clics étaient bien produits dans un cadre de prédation, selon le principe du biosonar déjà largement connu chez d'autres cétacés et chauves-souris (c'est-à-dire émission de son par un organe aérien situé sous l'évent, focalisation du son vers la cible par le melon graisseux, puis réception du son après sa réflexion sur la cible) (Cranford *et al.* 2008). Les clics sont décrits comme durants en moyenne 175 μ s, et sont considérés comme clics à haute fréquence puisque le pic énergétique correspond à une fréquence de 42 kHz (le clic a néanmoins un spectre fréquentiel relativement étendu, et a une énergie significative jusqu'à une fréquence de 12 kHz environ ; rappelons que l'acuité auditive humaine s'étend à peu près de 20 Hz à 18 kHz).

En étudiant le comportement acoustique des *Ziphius*, Johnson *et al.* indiquent qu'en moyenne approximativement 27 proies sont consommées par sonde de chasse. Ils notent aussi que les clics d'écholocation ne sont en moyenne émis qu'à des profondeurs supérieures à 475 m (Johnson *et al.* 2004), ce qui est cohérent avec les examens de contenus stomacaux qui montraient surtout des proies vivant en profondeur.

Par ailleurs, sur le plan de la capture physique de la proie, il est intéressant de remarquer que le régime alimentaire majoritairement teuthophage décrit précédemment est cohérent avec les observations relatives à la cavité buccale de l'animal : Johnston et Berta (Johnston, Berta 2011) établissent divers caractères anatomiques présents entre autres chez le *Ziphius*, tels que l'absence de dents fonctionnelles ou la présence de sillons jugulaires pouvant créer une dépression dans l'oropharynx, comme révélateurs d'un mode de capture par succion (plutôt que par préhension) ; elles relient parallèlement ce type de capture à un régime riche en céphalopodes.

I.A.3.c. Niche écologique

On comprend donc que le *Ziphius* est un teuthophage majoritaire opportuniste, consommant principalement des calmars de taille moyenne en eau profonde. Cela soulève des interrogations en termes de niche écologique – rappelons que cette notion repose entre autres sur des caractères géographiques et alimentaires et définit la place « fonctionnelle » d'une espèce au sein d'un environnement, et que, selon le principe d'exclusion compétitive, deux espèces aux niches écologiques identiques ne sont pas censées pouvoir coexister puisque celle qui sera réellement la plus adaptée au milieu prendra l'ascendant sur l'autre qui disparaîtra –, puisque cet emplacement dans la chaîne trophique est convoité par de nombreux prétendants, et notamment par d'autres cétacés. S'il est probable que l'adaptabilité du *Ziphius* soit un avantage dans cette compétition, la réalité de l'occupation de cette niche écologique est encore méconnue. MacLeod, en 2005, s'appuie entre autres sur les tailles des céphalopodes consommés pour préciser le partage des proies entre les *Ziphiidés* de l'Atlantique Nord (MacLeod 2005). Il propose un critère de taille pour différencier les niches des *Mésoplodons* et des grands *Ziphiidés* (*Ziphius* et *Hyperoodon* boréal dans ce cas), les premiers consommant des proies de plus faible

taille en moyenne, et un critère spatio-temporel pour différencier la niche de l'Hyperoodon boréal de celle du Ziphius (leurs aires de répartition respectives se chevauchent largement si l'on ne tient pas compte des saisons, mais se recoupent beaucoup moins si l'on prend en compte un effet migratoire au cours de l'année ; la « frontière » entre les deux espèces oscille donc légèrement du Nord au Sud sur une année complète, l'Hyperoodon boréal restant toujours plus septentrional que le Ziphius). La question de la similarité des niches écologiques en Atlantique Nord se pose également avec le Cachalot, qui occupe souvent un habitat assez similaire à celui des Ziphiidés (Waring et al. 2001), l'hypothèse proposée étant encore une fois que les Cachalots, plus grands que l'Hyperoodon boréal et le Ziphius, consomment des proies légèrement plus grandes que celles visées par les Ziphiidés. Ces questions se trouvent légèrement simplifiées en Méditerranée, du fait de la quasi-absence d'autres Ziphiidés ; elles n'en sont pas pour autant évidentes, puisque lorsqu'Astruc décrit des contenus stomacaux dominés par *Histioteuthis bonnellii* et *Histioteuthis reversa* pour des Ziphius échoués en Méditerranée, elle indique également que ces proies sont retrouvées en quantité moyenne à importante dans les contenus stomacaux méditerranéens de Cachalots, de Globicéphales noirs et de Dauphins de Risso, ce qui montre bien que le partage de l'habitat entre espèces potentiellement concurrentes est également complexe en Méditerranée (Astruc 2005).

Il est par ailleurs intéressant de noter qu'il n'est pas impossible, du fait du chevauchement des niches écologiques du Ziphius et du Cachalot, que la réduction conséquente de la population globale de ce dernier par la chasse industrielle – estimation minimale de 760.000 Cachalots tués au XX^e siècle (Rocha, Clapham, Ivashchenko 2015) – ait pu bénéficier aux Ziphius, bien que cette hypothèse soit pratiquement impossible à vérifier.

I.A.4. Traits comportementaux notables

I.A.4.a. Spécificité du cycle de sonde

Nous avons vu que l'alimentation du Ziphius était en grande partie constituée de céphalopodes, qui sont des proies assez pauvres sur le plan nutritif, et que ceux-ci étaient de taille faible à moyenne, imposant donc aux Ziphius d'en consommer une quantité substantielle pour subvenir à leurs besoins physiologiques (MacLeod et al. 2006).

Si l'on considère en plus le fait que ces céphalopodes vivent en eau profonde, et que le *Ziphius* aura donc besoin d'un certain temps pour descendre vers son domaine de chasse puis pour remonter, on peut finalement considérer qu'au contraire de certains cétacés qui vivent en surface et plongent pour se nourrir, le *Ziphius* vit en profondeur et remonte en surface pour respirer.

Il est important de remarquer que, contrairement à d'autres plongeurs profonds (Cachalots notamment) qui ont un cycle de sonde très simple sur le modèle d'une sonde longue (une quarantaine de minutes par exemple) suivie d'une période de respiration en surface d'une dizaine de minutes précédant le départ pour une nouvelle sonde longue, toutes les observations indiquent que le cycle de sonde du *Ziphius*, à l'instar de ceux d'autres *Ziphiidés*, est complexe.

Ce comportement est décrit en 2006 par Tyack *et al.* d'une part (Tyack et al. 2006) sur des *Ziphius* méditerranéens, et par Baird *et al.* d'autre part (Baird et al. 2006) sur des individus hawaïens, puis sera largement confirmé par des études postérieures. Leurs résultats ne sont pas complètement identiques, probablement surtout du fait des faibles tailles d'échantillons, mais ils pourraient être synthétisés ainsi : une sonde longue d'à peu près une heure est suivie par à peu près trois minutes de « surface » (notons que l'animal n'est pas forcément physiquement émergé pendant la totalité de cette période, puisqu'il replonge fréquemment à quelques mètres de profondeur entre deux respirations), puis par trois à quatre sondes courtes d'une quinzaine de minutes (elles-mêmes séparées par environ trois minutes en « surface »), puis l'animal repart en sonde longue et le cycle recommence, sans qu'il ne semble y avoir de période clairement dévolue au repos.

Les données de profondeur et les indices acoustiques indiquent de plus que seule la sonde longue voit l'animal descendre réellement en profondeur (en moyenne aux alentours de 1000 m), alors que l'animal ne plonge en moyenne qu'à environ 200 m lors des sondes courtes, et que les clics d'écholocation ne sont émis que lors des sondes longues, indiquant que l'animal ne chasse que pendant sa sonde longue.

L'implication évidente de ces observations est qu'un *Ziphius* passe une très faible proportion de son temps en surface, et qu'il est donc très facile pour quelqu'un le cherchant de passer au-dessus d'un *Ziphius* sans que celui-ci ne soit observable. Nous pouvons illustrer approximativement ceci en reprenant les chiffres approchés que nous avons mentionnés plus haut : nous obtenons un pourcentage de temps passé en « surface » d'environ 11%, ce qui

illustre les difficultés rencontrées lors de la recherche visuelle d'un Ziphius qui est pourtant physiquement présent dans la zone prospectée.

D'autres questions moins évidentes sont soulevées par ces constats : on peut notamment s'interroger sur l'avantage fonctionnel de ces sondes courtes par rapport à un animal qui aurait un cycle de sonde simple comme le Cachalot. Tyack *et al.* (Tyack et al. 2006) proposent plusieurs pistes en se concentrant sur l'aspect métabolique : ils font en particulier l'hypothèse que du fait de sa taille relativement peu élevée, un Ziphius ne peut pas fixer (via la myoglobine musculaire) autant d'oxygène que ne le fait un Cachalot, et que ses sondes longues, à visée prédatrice, se font donc vraisemblablement en anaérobiose avec accumulation d'acide lactique ; ainsi sous cette hypothèse ils proposent que les sondes courtes soient des sondes de récupération au cours desquelles l'acide lactique est métabolisé. Des théories dans lesquelles ces sondes courtes seraient une réponse à l'hypersaturation en azote des tissus sont également discutées mais sont jugées moins probables.

Baird *et al.* affinent leurs observations et décrivent en 2008 des cycles de sonde différant significativement entre le jour et la nuit (Baird et al. 2008) – leurs résultats étant statistiquement moyennement fiables du fait du faible nombre d'échantillons, mais étant néanmoins confirmés par des travaux postérieurs (Schorr et al. 2014) – : les Ziphius passent selon ces travaux plus de temps en surface (ou à peu de profondeur) la nuit que le jour, font moins de sondes courtes la nuit que le jour et font plus de sondes longues la nuit que le jour. Ces données incitent ainsi les auteurs à considérer que les sondes courtes à moyenne profondeur n'ont pas de signification métabolique (si cela avait été le cas il ne devrait pas y avoir de variation nyctémérale), mais auraient plutôt une fonction de dissimulation vis-à-vis des prédateurs diurnes se servant de leur vision pour chasser à faible profondeur, comme par exemple le Grand requin blanc, le Requin tigre ou l'Orque épaulard (Baird et al. 2008), et auraient donc une utilité nettement réduite la nuit, durant laquelle l'obscurité supposée protectrice règne à toutes profondeurs. Nous pouvons cependant noter que l'abondance des prédateurs cités varie substantiellement selon les zones géographiques, tandis que les cycles de sonde semblent assez homogènes toutes régions confondues, ce qui ne renforce pas cette hypothèse.

De nombreuses zones d'ombre demeurent donc à ce propos (ce qui est d'ailleurs habituel pour la quasi-totalité des informations relatives aux Ziphiidés), mais en attendant de trouver les explications aux diverses subtilités nous sommes forcés de constater que la stratégie de sonde mise en œuvre par le Ziphius est efficace, puisque Schorr *et al.* décrivent des performances égalées par aucun autre mammifère, après avoir enregistré des Ziphius plongeant jusqu'à 2992

mètres de profondeur pour des durées d'immersion allant jusqu'à plus de 137 minutes (Schorr et al. 2014).

I.A.4.b. Interactions sociales

La connaissance du comportement social d'une espèce de cétacé est l'une des informations les plus difficiles à obtenir, puisqu'elle demande d'avoir observé, de manière non-invasive, de nombreux groupes pendant des périodes prolongées.

On comprend donc, après avoir discuté de la difficulté d'obtenir une observation de durée acceptable de *Ziphius* en surface, que leur vie sociale est encore largement méconnue.

Même si le budget-temps des *Ziphius* est principalement dédié à la prédation, certains constats indiquent que leurs relations sociales n'en sont pas pour autant limitées. Le simple fait que ces animaux soient en général rencontrés associés par deux ou trois (Heyning 1989 ; Wade, Gerrodette 1993) laisse ainsi penser que la vie en groupe revêt une certaine importance (ces groupes apparaissent cependant très fluides puisqu'ils semblent se former et se dissoudre fréquemment (Rosso et al. 2007)). De même, l'observation sur les individus matures de nombreuses cicatrices provenant d'interactions entre congénères (Heyning 1989) prouve que les *Ziphius* ont un comportement social développé.

Pour le cas de ces cicatrices, leur présence nettement plus importante chez les mâles (Coomber et al. 2016), combinée au fait que seuls les mâles matures présentent des dents développées, indique une probable compétition lors de la reproduction.

À part cette probable rivalité entre mâles pour l'accès aux femelles, peu d'informations relatives au comportement reproducteur des *Ziphius* sont connues. La durée de gestation est évaluée à une douzaine de mois (MacLeod 2014), pour un nourrisson mesurant un peu moins de 2,7 mètres à la naissance (Mead 1984 ; Gallo-Reynoso, Hoyos-Padilla 2015) ; les autres paramètres (âge de maturité sexuelle, intervalle de temps entre deux gestations, ...) qui pourraient aider à comprendre les dynamiques de population ne peuvent pour l'instant être que subodorés.

I.B. MÉCONNAISSANCE DES POPULATIONS ET DES MENACES AUXQUELLES ELLES SONT SOUMISES

I.B.1. Méthodes de travail adaptées à l'étude des Ziphius

I.B.1.a. Exploitation des données d'échouages

Cette méthode a été la première à être utilisée de manière scientifique, puisque c'est souvent grâce aux animaux trouvés échoués que les espèces de cétacés étaient décrites ; cela a en particulier été le cas pour le Ziphius comme nous l'avons mentionné plus haut dans ce travail. Ce n'est pas pour autant qu'elle est désuète, puisque les échouages apportent encore fréquemment des informations, même si celles-ci sont souvent limitées de par leur nature.

Une des utilisations les plus évidentes des données d'échouages consiste à extrapoler l'aire de distribution d'un cétacé à partir des emplacements géographiques des cadavres retrouvés. Ce principe a été rapidement utilisé concernant le Ziphius en Europe, et constitue encore une des seules sources d'information dans certaines régions du monde. Les principales limites résultent du transport des cadavres avant que ceux-ci ne soient retrouvés : la distance parcourue après la mort de l'animal peut être potentiellement importante, et peut faire croire que des Ziphius vivent non loin d'une côte où a été retrouvé un cadavre, alors qu'en réalité aucun Ziphius ne vit à proximité, la dépouille de l'animal ayant été amenée à cet endroit par le jeu des courants de surface. Ce problème peut néanmoins être partiellement résolu en jugeant de l'état de décomposition du cadavre, et en ayant une bonne connaissance des courants à l'œuvre en face de la côte d'intérêt.

Le grand avantage que présente un animal échoué, si son état de conservation est bon, par rapport à un animal rencontré vivant en mer provient de la disponibilité de l'ensemble du corps et des organes pour analyses. Celles-ci peuvent être simplement anatomiques, mais peuvent aussi renseigner sur l'état de pollution d'un environnement (métaux lourds, résidus de pesticides ou de rejets industriels (Capelli et al. 2008)) ou sur la structure des populations via des analyses génétiques.

Les données provenant d'animaux échoués peuvent également être riches d'enseignements lorsqu'il s'agit d'étudier les habitudes de vie d'animaux difficilement observables dans leur

milieu naturel : l'étude des contenus stomacaux donnera ainsi des informations sur le régime alimentaire de l'animal (même s'il n'est pas sûr que tous les types de proies persistent de façon similaire dans l'estomac du Ziphius, ce qui peut conduire à un biais si toutes les données alimentaires proviennent d'échouages), tandis que certains paramètres reproductifs pourront être évalués (taille des jeunes individus retrouvés (qu'on peut mettre en rapport avec un contenu alimentaire lacté ou non), saisonnalité éventuelle concernant la trouvaille de femelles gestantes ou de nouveau-nés échoués permettant d'approximer les périodes de reproduction des animaux vivants, etc...). Notons enfin que pour une côte donnée, l'étude sur le long terme de la phénologie des échouages permet d'établir des hypothèses à propos de phénomènes migratoires cycliques (Macleod, Pierce, Santos 2004).

La raison précise de l'échouage d'un animal en particulier n'est pas toujours déterminable (et ne l'est que très rarement si l'état de décomposition est trop avancé), mais l'autopsie mettra souvent en évidence la présence de pathogènes. Ceux-ci pourront parfois être soupçonnés d'avoir conduit à la mort, mais même si ce n'est pas le cas leur découverte améliorera la compréhension de l'état de santé des animaux vivants. Remarquons que la raison de l'échouage est souvent plus facile à comprendre lorsque plusieurs animaux sont retrouvés en même temps.

I.B.1.b. Étude des animaux depuis la côte

L'étude de cétacés vivants depuis la terre ferme peut se faire de deux façons : acoustique ou visuelle.

La méthode acoustique consiste à disposer des hydrophones fixes au large de la côte, et à étudier les sons recueillis en temps réel. Cette méthode est pratique pour étudier les niveaux de pollution sonore (bruit anthropique) ou pour surveiller la présence d'animaux particulièrement bruyants (Cachalots ou Mégaptères par exemple), mais elle n'est que rarement utilisée.

La seconde possibilité repose sur l'observation visuelle des individus, si possible depuis des points de vue surélevés (falaises ou promontoires construits spécifiquement pour l'observation des cétacés). Elle peut se faire à l'œil nu ou à l'aide de jumelles à fort grossissement, mais est dépendante d'une mer calme et d'une bonne visibilité atmosphérique (Arranz et al. 2014).

Elle est souvent utilisée pour étudier les dauphins côtiers ou les mysticètes migrateurs, puisqu'elle suppose la présence du cétacé à portée de vue. Cette limitation la rend impropre à l'étude des Ziphiidés dans la majorité des cas, puisque ceux-ci préfèrent les fonds profonds qui sont souvent assez éloignés des côtes. Notons qu'elle est néanmoins utilisée dans quelques régions où les talus sont particulièrement proches du trait de côte, et où des Ziphiidés se nourrissent donc relativement proches de la rive, ce qui est par exemple le cas des archipels océaniques volcaniques : citons notamment les Açores ou les Canaries, où des *Ziphius* sont visibles de cette manière.

Nous ne parlerons pas ici de l'étude en bassin d'animaux vivants puisque, si elle est largement pratiquée sur les cétacés usuellement présentés en delphinarium, elle n'est pas réalisable sur des cétacés plongeurs profonds tels que les *Ziphius* du fait de l'impossibilité de les maintenir en bassins (Mead 2002).

I.B.1.c. Recueil de données en mer

I.B.1.c.i. Observations visuelles

Les observations visuelles de cétacés en mer permettent de récolter une multitude de paramètres, mais ceux-ci sont restreints à ce qui est apparent en surface, ce qui constitue une limite importante lorsqu'on étudie un cétacé.

Elles peuvent se faire de façon opportuniste à partir de plateformes non-dédiées ou lors de prospections systématiques. Dans le premier cas, l'embarquement d'observateurs à bord de ferries commerciaux par exemple peut permettre des économies financières importantes, et la régularité avec laquelle les traversées sont effectuées permet de répéter l'opération autant que souhaité afin d'affiner une étude ; en revanche, il est dans ce cas inconcevable que le ferry se dérouté ou s'arrête pour prolonger une observation. Cette méthode permet notamment de documenter la présence de *Ziphius* aux Canaries ou en Méditerranée (Marini et al. 1992). Le second cas permet, idéalement, une flexibilité maximale et un déroulement de prospection adapté aux objectifs fixés par les différents chercheurs, mais au prix d'une contrainte logistique et financière importante.

Les prospections dédiées peuvent notamment permettre, selon leur conception :

- d'étudier le comportement de surface des cétacés, et de mieux identifier les potentielles sources de dérangement, notamment anthropiques
- de compter avec une précision correcte le nombre d'individus présents dans un groupe, en précisant leur taille ou leur âge approximatif, donc de comprendre l'organisation sociale des animaux
- d'étudier la distribution d'une espèce en particulier, ainsi que ses variations dans le temps, puis de la relier à des paramètres environnementaux qui pourront éventuellement permettre la conception de modèles d'habitat
- d'évaluer l'abondance locale de cétacés résidents, c'est-à-dire la taille d'une population résidente, via des études de photo-identification (celles-ci permettent aussi d'apprécier la structure sociale des animaux au cours du temps)
- de calculer la densité d'une espèce de cétacés, selon les zones et les périodes de temps, via des techniques de transect, et d'en extrapoler leur abondance
- d'approcher suffisamment des animaux afin de prélever des échantillons qui pourront faire l'objet d'analyses variées (génétiques, toxicologiques, ...)
- de profiter de la proximité des cétacés pour leur fixer des balises temporaires, qui recueilleront en particulier des données spatiales ou acoustiques.

Les principales difficultés rencontrées lors de telles prospections découlent de l'évidente nécessité d'apercevoir les animaux : cela requiert des conditions météorologiques correctes (plus le temps est mauvais et la mer agitée, plus la détection d'animaux pourtant présents est difficile ; ainsi lorsque la mer est trop mauvaise on considère que les données recueillies sont uniquement des données de présence et non d'absence, puisque la non-vision d'animaux pourra être due soit à leur absence soit à leur non-détection malgré leur présence), et cela sera d'autant plus facile que l'espèce étudiée sera turbulente en surface d'une part, et passera une forte proportion de son temps en surface d'autre part.

Ces techniques font partie des plus utilisées en ce qui concerne les Ziphius, mais les limites sont spécialement contraignantes dans leur cas : en effet, les Ziphius ont un comportement en surface discret, et demandent donc des excellentes conditions de visibilité pour permettre leur détection, et ils passent de plus une très faible fraction de leur temps en surface comme nous l'avons mentionné plus haut. On a donc beaucoup de probabilités de ne pas voir un groupe de Ziphius alors même qu'on prospecte au bon endroit. Si l'on ajoute cela au fait que les Ziphius vivent souvent au large donc dans des régions d'accès potentiellement compliqué, on comprend que

les études par observations visuelles sont d'une difficulté nettement plus importante pour cette espèce qu'elles ne le seraient pour un delphinidé côtier au comportement démonstratif, par exemple.

Nous pouvons signaler que des techniques dérivées sont parfois utilisées, en utilisant des drones aériens ou en prospectant par avion plutôt que par bateau. Cette dernière variation permet en particulier des économies de temps mais est nettement plus coûteuse ; il y a de plus souvent des difficultés d'identification des espèces par voie aérienne. Ces techniques ne sont pas habituellement utilisées pour étudier les Ziphius.

I.B.1.c.ii. Utilisation de l'acoustique

Les cétacés, et en particulier les odontocètes, étant des animaux relativement bruyants lors de leurs évolutions sous-marines, l'utilisation de l'acoustique est un complément naturel aux observations visuelles, tant que le bruit d'origine anthropique ne pollue pas trop les enregistrements.

Il est possible de mener des prospections acoustiques « à l'aveugle » grâce à un hydrophone remorqué. Un comptage des animaux entendus peut ainsi avoir lieu, permettant d'en déduire des informations relatives à la distribution et à l'abondance des animaux entendus. Cette technique est néanmoins plus adaptée à des animaux solitaires et bruyants, comme le Cachalot par exemple. En ce qui concerne le Ziphius, qui n'émet comme nous l'avons noté plus haut des sons qu'à grande profondeur lors de sa sonde longue, et dont les clics sont peu audibles par l'opérateur humain en plus d'être absorbés rapidement avec la distance en raison de leur fréquence élevée, cette technique est très peu sensible (Barlow et al. 2013) et est donc peu utilisable.

Il est également possible d'utiliser l'acoustique en complément, une fois l'animal détecté visuellement. L'étude des sons recueillis par l'hydrophone sera ici tout à fait complémentaire à l'étude des événements ayant lieu en surface, et on pourra en déduire par exemple le nombre de proies chassées par l'animal en profondeur. Cette technique est utilisable sur des Ziphius, mais demande, outre un matériel adapté aux hautes fréquences, de rester à peu près à la verticale des animaux pendant leur chasse pour éviter que les sons qu'ils émettent ne soient trop absorbés par l'eau lors de leur diffusion jusqu'à l'hydrophone.

Des variantes sont mises en place, notamment par bouées acoustiques (Matsumoto et al. 2013) ou hydrophones robotisés déposés à proximité des animaux (Klinck et al. 2012). Elles sont utilisées sur quelques populations de *Ziphius* particulièrement étudiées (Hawaïi, Canaries, ...) et permettent l'obtention des mêmes informations.

La dernière – et non la moindre – modalité d'étude acoustique repose sur la fixation, lors d'observations visuelles rapprochées, de balises à ventouses sur les cétacés. Cette technique est très utilisée sur les *Ziphius*, et a conduit aux premières découvertes relatives à leur pratique de l'écholocation (Tyack et al. 2006). Les données recueillies sont acoustiques (on s'affranchit ici totalement de l'absorption des clics par le milieu puisque la balise est située directement sur l'animal) et spatiales : la mesure de la bathymétrie en continu permet de déterminer à quelle profondeur les animaux écholocalisent et donc se nourrissent, et permet de mesurer la profondeur atteinte pendant les sondes courtes même lorsque l'animal est silencieux. L'étude des données telles que les vitesses de descente et de remontées, couplées à des informations d'accélérométrie indiquant si l'animal nage de manière tonique ou plus relâchée, peut être riche d'enseignements au sujet du métabolisme de ces animaux. Enfin, un module de géolocalisation est souvent intégré dans ces balises acoustiques, et apporte des informations concernant les déplacements horizontaux de l'animal étudié, permettant de mieux comprendre comment il utilise son environnement. Ces balises sont néanmoins coûteuses (et sont parfois perdues) et sont difficiles à fixer (sans compter que la procédure de pose est dérangeante pour les animaux, et que la balise peut ensuite légèrement gêner l'animal (van der Hoop et al. 2014)) ; les données obtenues, de plus, ne sont pas toujours comparables avec les données obtenues par observations visuelles, puisque certaines balises considèrent par exemple un animal comme étant en surface dès qu'il est à moins de cinq mètres de profondeur, ce qui est gênant lorsqu'un *Ziphius* passe toute une sonde courte dans cette gamme de profondeur (Schorr et al. 2014).

I.B.1.c.iii. Chasse

Des informations relatives au mode de vie des cétacés peuvent être recueillies sur des animaux fraîchement chassés (cette chasse peut être primitivement commerciale ou peut être déclarée comme à but scientifique, comme c'est principalement le cas depuis 1986 et l'entrée en vigueur du moratoire proscrivant la chasse commerciale). Les données ainsi obtenues sont similaires à celles obtenues sur les animaux échoués, à ceci près que les animaux sont absolument frais, étaient présumablement en bonne santé avant leur mort et qu'il est possible de mettre en relation

les trouvailles avec les caractéristiques précises de l'environnement dans lequel ils viennent d'être tués (potentiellement utile notamment pour les contenus stomacaux). L'inconvénient évident de cette méthode est qu'elle est la technique la plus invasive qui soit puisqu'elle implique la mort de l'animal étudié, et est donc extrêmement discutable sur le plan éthique (et l'est encore plus si l'on prend en compte le fait que les cétacés tués dans un but officiellement scientifique sont parfois retrouvés au sein des filières alimentaires commerciales). Enfin, outre l'aspect moral, il peut selon les espèces être dangereux de prélever des animaux dont les populations ont déjà été considérablement amenuisées par plusieurs siècles d'exploitation commerciale, et dont les cycles de reproduction sont lents.

Les résultats provenant de la chasse baleinière sont peu nombreux pour les Ziphius, puisqu'aucune chasse industrielle ne les a visés spécifiquement en raison de leurs habitudes discrètes et de leur faible valeur commerciale. Plusieurs dizaines d'animaux ont néanmoins été tués de manière opportuniste par des Japonais dans le cadre de la chasse des Bérardies, ce qui a donné lieu à quelques publications, mais ces prises ont normalement cessé (Heyning 1989).

I.B.1.d. Bilan

Nous avons donc vu que trois types de données sont de nos jours principalement utilisés pour étudier les Ziphius : les données d'échouage, les données obtenues par balises ventousées et les données visuelles obtenues à bord de navires de recherche. Il est important de remarquer que seules les données de ce dernier type (en particulier via photo-identification ou prospection par transect (Hammond 2001)) sont utilisables pour déterminer les tailles des différentes populations de Ziphius, qui seront d'une grande importance dans une optique de conservation des espèces.

Les limites importantes que nous avons mentionnées pour chaque technique, et qui sont communes à l'ensemble des Ziphiidés notamment en ce qui concerne leur discrétion en surface, conduisent à une méconnaissance globale de l'espèce, qui entrave la mise en place de mesures de protection efficaces.

I.B.2. Abondance globale

Malgré l'importance d'une telle information, aucun chiffre précis n'est disponible concernant l'abondance totale de *Ziphius*.

Des estimations approximatives sont avancées pour certaines zones géographiques, mais du fait de méthodes différentes les valeurs sont très variables selon les études, y compris pour une même zone, et doivent donc être considérées avec précaution. Dalebout a proposé, en se basant sur la variété génétique entre individus, une population globale comptant entre 456.000 et 916.000 *Ziphius* adultes, en soulignant toutefois l'approximativité de la technique employée (Dalebout et al. 2005).

L'union internationale pour la conservation de la nature (UICN), via Taylor *et al.*, estime pour sa part que l'abondance totale de *Ziphius* est vraisemblablement nettement supérieure à 100.000 individus (Taylor et al. 2008). C'est, entre autres, la combinaison de ce chiffre relativement élevé et de la répartition globale de l'espèce qui a motivé, en 2008, le changement du statut du *Ziphius* sur la liste rouge de l'UICN, passant de « Données insuffisantes » à « Préoccupation mineure » (c'est-à-dire l'échelon correspondant aux espèces non menacées d'extinction à court terme, au même titre, par exemple, que le moineau domestique ou l'humain).

I.B.3. Mortalité naturelle

I.B.3.a. Contexte

La durée de vie maximale d'un *Ziphius* n'est pas connue ; le comptage des couches de ciment dentaire pourrait néanmoins sous-entendre qu'elle soit supérieure à 60 ans (Fordyce, Mattlin, Wilson 1979).

Les causes de mortalité naturelle sont mal identifiées mais semblent relativement peu nombreuses, notamment du fait de la taille plutôt importante d'un *Ziphius* adulte. On peut énumérer un certain nombre de facteurs pouvant altérer la santé d'un *Ziphius*, même si leur potentiel de nuisance est souvent simplement supposé, sans qu'on ait de preuve qu'ils puissent réellement conduire à la mort de l'animal.

I.B.3.b. Agressions intraspécifiques

De nombreuses cicatrices résultant d'interactions agressives entre individus sont retrouvées sur les Ziphius (Heyning 1989) ; elles semblent en général bénignes mais il n'est pas exclu que l'accumulation rapide de ces blessures puisse éventuellement compromettre la santé d'un individu.

I.B.3.c. Macroprédateurs tuant les Ziphius pour s'en nourrir

McSweeney *et al.* présentent une photographie d'un Ziphius ayant été attaqué par un requin de grande taille d'espèce inconnue (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007). Baird *et al.* suspectent en particulier, pour la région d'Hawaii, les Grands requins blancs, les Requins tigres et les Requins des Galápagos d'être des prédateurs occasionnels du Ziphius (Baird et al. 2008).

Notarbartolo di Sciarra mentionne l'observation d'un Orque se nourrissant sur la carcasse d'un Ziphius adulte en Méditerranée (Notarbartolo di Sciarra 1987) ; l'acte de prédation en lui-même n'a pas été observé mais est suspecté ; des cicatrices trouvées sur des Ziphius vivants et correspondant en priorité à des traces laissées par des Orques ou des Pseudorques prouvent en tout cas que des interactions agressives ont parfois lieu (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007).

I.B.3.d. Macroparasites externes

Ils sont de plusieurs types, ce sont notamment des crustacés (plusieurs espèces de bernacles (*Conchoderma auritum*, *Xenobalanus globicipitis*) ou de pennelles (*Pennella filosa*) (Robineau 2005)) ou des poissons à comportement parasite (lamproies marines et surtout squalélets (petits requins du genre *Isistius* arrachant des morceaux de chair aux cétacés, et laissant des cicatrices blanchâtres ovales qui peuvent dans certaines régions donner un aspect entièrement tacheté aux Ziphius) (Heyning 1989)).

Leur impact est limité mais les blessures qu'ils occasionnent peuvent affaiblir le Ziphius et éventuellement provoquer des complications infectieuses qui peuvent altérer la santé de l'animal.

I.B.3.e. Macroparasites internes

On peut considérer qu'ils infestent la totalité des cétacés (Cowan 2002). Les effets néfastes pour les cétacés relèvent soit de l'affaiblissement (négligeable à important, selon les cas) consécutif aux prélèvements vitaux du parasite, soit de désordres liés à leur présence physique. Ce sont souvent ces derniers qui sont les plus dommageables, et qui peuvent provoquer la mort de l'animal dans les cas les plus sévères : ulcères digestifs perforants (suite à infestation par des *Anisakidae* par exemple), broncho-pneumonies vermineuses (consécutives à la présence de nématodes de la famille des *Pseudaliidae* notamment), endommagement de structures nerveuses (Dierauf, Gulland 2001)... Pour ce qui est des *Ziphius*, s'il est probable qu'ils sont hôtes potentiels de la majorité des parasites retrouvés chez les autres cétacés, Robineau souligne la présence avérée de plusieurs genres d'helminthes, comme les cestodes du genre *Phyllobothrium* et les nématodes des genres *Anisakis* et *Crassicauda* (notons que si le tropisme de ces derniers est principalement uro-génital, ils peuvent également être responsables de lésions nerveuses et osseuses) (Robineau 2005). Les cycles parasitaires sont méconnus mais peuvent impliquer des céphalopodes en tant qu'hôtes paraténiques (Abollo et al. 1998).

I.B.3.f. Microorganismes

Les cétacés sont touchés par le même spectre de microorganismes pathogènes que les mammifères terrestres (les risques zoonotiques sont d'ailleurs nombreux) ; peu d'informations sont disponibles concernant spécifiquement les *Ziphius*, mais on peut supposer qu'ils sont susceptibles d'être victimes des mêmes agents que d'autres cétacés mieux connus.

Ces pathogènes sont fréquemment isolés *post-mortem*, sur des cadavres dont l'état de conservation laisse souvent à désirer, et il est en général difficile, en particulier dans le cas des bactéries, de déterminer si la prolifération a eu lieu *ante-mortem* et si c'est ce microorganisme qui est véritablement responsable du décès de l'animal.

Des bactéries habituellement commensales peuvent de plus parfois avoir un effet pathogène suite à la détérioration de la santé et de l'état immunitaire de l'individu, concourant à sa mort mais sans forcément en constituer la cause « primitive », ce qui complique encore l'interprétation des résultats d'autopsie.

Nous pouvons illustrer ces incertitudes en mentionnant la description comme nouvelle espèce de *Flavobacterium ceti* à partir de deux *Ziphius* ne présentant aucun signe indiquant la

pathogénicité de cette bactérie (Vela et al. 2007), puis la publication 7 ans plus tard d'un cas de méningite à *Flavobacterium ceti* chez une femme de 66 ans (Park, Ryoo 2016), sous-entendant de ce fait un potentiel pouvoir pathogène de cette bactérie chez le Ziphius.

Les jeunes individus pourraient être spécialement sensibles aux infections bactériennes comme en témoignent par exemple les descriptions d'une septicémie néonatale à *Citrobacter freundii* (Fernández et al. 2011) et d'une pneumonie à *Klebsiella pneumoniae* (Dhermain et al. 2015) chez des nouveau-nés.

En parallèle de l'aspect potentiellement zoonotique des pathogènes, Bogomolni *et al.* signalent l'examen d'un Ziphius (sur lequel ont été retrouvées des bactéries des genres *Acinetobacter*, *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Photobacterium*, *Pseudomonas* et *Staphylococcus*, ainsi que des levures de l'espèce *Candida glabrata*) pour lequel 7 isolats sur 8 étaient résistants à plus de quatre antibiotiques, soulevant des interrogations en matière de santé publique (Bogomolni et al. 2008).

Les cétacés peuvent également être touchés par des viroses variées (Dierauf, Gulland 2001). Van Bresseem *et al.* notent en particulier que sur une dizaine de familles virales concernées, quatre (les *Paramyxoviridae* en premier lieu – épizooties de morbilliviroses à morbidité et mortalité élevées, avec un tableau clinique méconnu mais qui comprendrait notamment pneumonie broncho-interstitielle (en relation avec une transmission horizontale par inhalation d'aérosols), avortement éventuel, encéphalite et immunosuppression, cette dernière accentuant encore le polymorphisme des troubles par des surinfections et un accroissement des infestations parasitaires (Van Bresseem et al. 2014) –, dans une moindre mesure les *Poxviridae* – troubles cutanés sans gravité chez l'adulte mais probable facteur de mortalité chez les jeunes individus – et les *Papovaviridae* – papillomes pouvant parfois empêcher la reproduction –, puis enfin les *Herpesviridae*) ont une pathogénicité avérée (Van Bresseem, Van Waerebeek, Raga 1999). Malgré la pauvreté des informations concernant le Ziphius, on peut supposer qu'il subit cette même variété de viroses. De fait, une nécrose sévère du tissu lymphoïde provoquée par un Herpesvirus a été mise en évidence sur un Ziphius échoué aux Canaries (Arbelo et al. 2010), tandis que l'examen d'un Ziphius fraîchement échoué à Hawaii a révélé son infection par un Morbillivirus de la souche nouvellement établie BMWV, BW correspondant à *Beaked Whale* (Jacob et al. 2016).

I.B.3.g. Échouages inexplicés

Il n'est pas rare que l'autopsie d'un Ziphius échoué ne soit pas conclusive quant à la cause précise de la mort. Les étiologies que nous avons évoquées précédemment semblent parfois insuffisantes pour expliquer le décès de l'animal. Si l'animal semble âgé, on peut faire l'hypothèse d'une mort naturelle due à son âge avancé (défaillance organique conduisant à une faiblesse ou à la mort).

Certaines causes de mortalité ont été prouvées – accumulation de toxines algales (notamment saxitoxine ou acide domoïque, à toxicité principalement nerveuse) au sein de la chaîne alimentaire (Lefebvre et al. 2016) – ou supposées – échouages d'animaux égarés suite des anomalies magnétiques (Klinowska 1985), par exemple – chez d'autres cétacés mais ne sont pas établies chez le Ziphius.

I.B.4. Mortalité d'origine anthropique

I.B.4.a. Contexte

La mortalité résultant d'activités humaines est de nos jours plus préoccupante pour la préservation de l'espèce que la mortalité naturelle (Taylor et al. 2008), et peut découler de plusieurs menaces distinctes (MacLeod 2014). Compte tenu de l'augmentation de l'utilisation par l'homme de la zone hauturière à laquelle nous assistons au XXI^e siècle, il est important, dans une optique de conservation du milieu sauvage et des espèces y évoluant, de cerner ces menaces afin de réduire leurs impacts.

I.B.4.b. Mortalité induite par les sons de forte intensité

I.B.4.b.i. Historique

Les échouages concernant plusieurs cétacés (échouages dits « de masse ») ont été observés depuis plusieurs siècles, donnant lieu à l'émission de multiples hypothèses concernant leur cause (Simmonds 1997).

Une nouvelle hypothèse est émise en 1998 par Frantzis, après l'observation d'un échouage de masse se démarquant sensiblement du schéma habituel : entre le matin du 12 mai 1996 et le soir du 13 mai 1996, il constate l'échouage de 12 *Ziphius* vivants, qui sont retrouvés le long de plus de 38 kilomètres de côte, séparés les uns des autres par une distance moyenne de 3,5 kilomètres (Frantzis, others 1998). Cet événement est qualifié d'échouage atypique puisque les échouages de masse d'animaux vivants (ils meurent rapidement par la suite) voient en général tous les animaux être regroupés en un point au même moment, et que les échouages de masse s'étendant sur plusieurs jours et sur une zone géographique étendue concernent au contraire plutôt des animaux morts au large. Les estomacs des animaux autopsiés étaient, de plus, remplis de contenu alimentaire, indiquant que les animaux se nourrissaient normalement, et étaient présumablement en bonne santé, peu avant l'échouage (Frantzis, others 1998). A la recherche d'une explication pour cet échouage atypique, Frantzis constata qu'un exercice militaire sous-marin avait lieu de manière concomitante dans la zone concernée, mettant en œuvre des dispositifs d'émissions acoustiques de type sonar, de fréquence basse à moyenne (600 Hz à

3 kHz) et d'intensité (notons que ceci est un abus de langage, le terme technique adéquat est le *niveau de source* qui s'exprime en $dB\ re\ 1\mu Pa@1m$ que nous simplifierons par *décibels*) modérée à élevée (226 à 228 décibels) (D'Amico et al. 2009), et soupçonna fortement ces émissions sonores (ayant un but de détection de mines ou sous-marins ennemis dans le cadre d'une lutte anti sous-marine militaire) d'être responsables de l'échouage des 12 Ziphius.

Cette hypothèse est encore renforcée en mars 2000, lors de l'échouage de 17 cétacés (dont 9 Ziphius, et six autres Ziphiidés) pendant un exercice naval américain mettant en œuvre des sonars à moyenne fréquence (2,6 kHz à 8,2kHz) et d'intensité moyenne à forte (223 à 235 décibels) aux Bahamas (England et al. 2001), et sera à nouveau confirmée pour des événements postérieurs. On note que lors de ces épisodes les Ziphiidés semblent particulièrement touchés par rapport à d'autres cétacés.

L'établissement de cette hypothèse permet en outre de prendre du recul sur d'autres échouages similaires de Ziphiidés ayant été documentés par le passé – Duguy mentionne anecdotiquement en 1983, concernant la côte atlantique française, que les échouages de Ziphius sont en nette augmentation depuis la fin des années 1970 et qu'ils surviennent généralement par séries pendant une même période et dans des secteurs voisins (Duguy 1983), et nous pouvons par ailleurs noter *a posteriori* que des frégates de lutte anti-sous-marine avec sonars moyenne fréquence (5 kHz) ont été mises en service dans la marine française dans le courant des années 1970 (Prézelin 2008 ; Friedman 2006), ce qui pourrait donc être une coïncidence intéressante – , puis de vérifier si une activité militaire (exercice naval comprenant des navires équipés de sonars) aurait pu y être associée, même si cela est très compliqué considérant le temps parfois long écoulé depuis les échouages en question et la nature potentiellement sensible des renseignements militaires à obtenir ; nous pouvons par exemple citer le travail de D'Amico *et al.* qui ont étudié rétrospectivement des échouages collectifs (deux animaux ou plus) de Ziphiidés survenus entre 1874 et 2004 (D'Amico et al. 2009), mettant en évidence *a posteriori* la responsabilité des sonars dans au moins une quinzaine de cas (voir, à titre d'illustration, un recueil de quelques-uns de ces événements dans le tableau II).

Tableau II : Quelques échouages de deux Ziphius ou plus pour lesquels la responsabilité de sonars est établie ou très fortement suspectée. Note : pour les cas observés aux Canaries ou aux Bahamas, d'autres espèces de Ziphiidés ont également été retrouvées. Informations adaptées à partir des publications de D'Amico *et al.*, (D'Amico et al. 2009), Dhermain *et al.*, (Dhermain et al. 2011) et Podestà *et al.*, (Podestà et al. 2016).

Date	Lieu	Nombre de Ziphius échoués
11 mai 1963	Italie	15
9 novembre 1963	Italie	15
15 novembre 1966	Italie	3
8 février 1985	Canaries (Espagne)	12
25 novembre 1988	Canaries (Espagne)	3
19 octobre 1989	Canaries (Espagne)	19
11 décembre 1991	Canaries (Espagne)	2
25-26 février 1996	Espagne	2
12-13 mai 1996	Grèce	12
2-5 octobre 1997	Grèce	12
14-16 mars 2000	Bahamas	9
10-14 mai 2000	Madère (Portugal)	3
24-27 septembre 2002	Canaries (Espagne)	9
21-26 juillet 2004	Canaries (Espagne)	4
26-27 janvier 2006	Espagne	4
13-14 octobre 2008	France	2
8 février 2011	Italie	2
30 novembre - 19 décembre 2011	Grèce - Italie	12
1-6 avril 2014	Grèce	6
Total pour ces événements : 146 individus minimum		

1.B.4.b.ii. Lésions observées

Le lien exact entre l'émission de sons et l'échouage des animaux est mal compris, et fait l'objet de diverses théories. Des autopsies ont été effectuées sur les cadavres des Ziphius morts, mais ne sont pas absolument conclusives.

L'examen des animaux échoués révèle notamment que :

- Le plus grand nombre des animaux échoués ne présentent pas de traumatismes extérieurement visibles.
- Certains animaux échoués sont raccompagnés au large, et semblent pouvoir survivre. Parmi ceux-ci, quelques animaux se rééchouent dans les heures ou les jours suivant leur sauvetage.
- Certains animaux échoués décèdent très rapidement et ne sont pas raccompagnables au large. Certains cadavres d'animaux morts sont également trouvés en mer, et sont éventuellement ramenés à la côte, selon les courants locaux.

Cela indique donc que l'état des animaux n'est pas le même pour tous ; certains *Ziphius* semblent être plus touchés que d'autres, possiblement en fonction de l'intensité ou de la durée d'exposition au sonar. Les chiffres obtenus lors des échouages sont à relativiser, puisque certains animaux échoués ne meurent pas et sont raccompagnés en mer avec aide humaine ; mais, inversement, certains animaux meurent en mer et ne sont pas forcément retrouvés sur la côte et ne sont donc pas comptabilisés.

Les autopsies effectuées sur les individus morts ne révèlent pas toutes les mêmes informations (D'Amico et al. 2009), mais certains traits sont répandus (Cox et al. 2006) :

- Animaux en bon état général (notamment embonpoint) avec l'estomac rempli de contenu alimentaire ; en outre aucun signe d'infection, de processus inflammatoire généralisé, de néoplasie ou d'autre affection n'est en général présent (Frantzis, others 1998 ; Arbelo et al. 2007 ; Balcomb, Claridge 2001) ; cela tend à prouver leur bonne santé préalable.
- Congestion généralisée et hémorragies multifocales, en particulier au niveau des reins, des poumons et plèvres, de la graisse mandibulaire, de la région péri-auriculaire, des structures intra-cochléaires, des méninges intracrâniennes et du système nerveux central (England et al. 2001 ; Fernandez et al. 2005).
- Présence d'embolies gazeuses dans le système circulatoire, et observation de signes témoignant d'un syndrome d'embolie graisseuse dans plusieurs organes vitaux (Fernandez et al. 2005 ; Arbelo et al. 2007).

I.B.4.b.iii. Principales hypothèses explicatives

Ces lésions ne sont pas réellement expliquées ; de nombreuses théories sont avancées pour les raccorder à l'utilisation de sonars, mais aucune n'est suffisante. Il est très probable que plusieurs théories sont partiellement vraies et que les échouages résultent d'une combinaison de plusieurs mécanismes ; nous pouvons notamment mentionner les suivants, d'après une sélection de Cox *et al.* (Cox *et al.* 2006) :

- Changements comportementaux : c'est l'hypothèse la plus simple ; elle suppose que les animaux, effrayés par le bruit intense, fuient dans la direction opposée jusqu'à s'échouer malencontreusement. Le comportement de fuite à l'approche de la source sonore est confirmé par des études comportementales (DeRuiter *et al.* 2013). Cette théorie, partiellement basée sur les échouages de masse de Globicéphales par exemple qui voient des animaux apparemment initialement sains mourir à cause du stress physique causé par l'échouage (hyperthermie, difficultés cardiorespiratoires dues à la nette diminution de la poussée d'Archimède lorsque l'animal est émergé, blessures traumatiques sur le sable ou les rochers), est attrayante dans les cas où la topographie locale semble constituer une nasse où les animaux peuvent être pris au piège (Bahamas par exemple), mais n'explique pas tous les symptômes observés chez les *Ziphius* échoués suite à une exposition à un sonar.
- Changements comportementaux induisant des dommages tissulaires : cette théorie s'appuie sur les grandes profondeurs (jusqu'à 3000 m) atteintes par les *Ziphius* lors de leurs plongées de prédation. Lors de ces plongées, la pression ambiante est énorme (on peut l'approximer par la formule « $P(\text{bar}) = (\text{Profondeur}(\text{mètres})/10) + 1$ », ce qui donnerait à peu près 300 bars à 3000 m de profondeur), et l'azote contenu dans l'air pulmonaire respiré par l'animal en surface avant sa sonde est donc fortement dissous dans le sang, puis dans les tissus ; dans les conditions normales, le *Ziphius* remonte progressivement des profondeurs et l'hypersaturation en azote diminue au fur et à mesure de la remontée. Dans le cas où un animal serait effrayé par des émissions sonores de forte intensité telles que les sonars, on peut par exemple faire l'hypothèse que sa fuite s'accompagne d'une modification de son schéma de sonde et d'une brusque remontée en surface alors que les tissus de l'animal sont encore hypersaturés en azote, ce qui pourrait donc provoquer un accident de décompression avec embolie gazeuse et dommages tissulaires (y compris dans le tissu adipeux pour lequel l'azote a une bonne affinité, pouvant mener à une embolie graisseuse), puis éventuellement mort de

l'animal. Signalons néanmoins que certaines études expérimentales ont montré des Ziphius réagissant à des simulations de sonars par une fuite horizontale sans remontée (DeRuiter et al. 2013), ce qui n'irait pas strictement dans le sens de cette hypothèse. Les modèles d'échanges gazeux lors des plongées sont de plus largement dépendants d'une donnée indisponible, qui est la profondeur à laquelle les poumons du Ziphius se collabent sous l'effet de la pression hydrostatique, empêchant donc une grande partie des échanges entre le torrent circulatoire et l'air repoussé dans la trachée ; cette profondeur est souvent approximée à 70 m par analogie avec ce qui est observé chez le Grand Dauphin (Tyack et al. 2006), mais cette estimation est très imprécise alors que l'information est importante.

- Dommages tissulaires provoqués par l'onde sonore : l'onde acoustique de forte puissance générée par le sonar pourrait avoir des effets physiques sur l'animal. Elle pourrait par exemple induire la résonance de cavités (notamment intra-auriculaires) et provoquer des hémorragies (qui pourraient selon leurs localisations mener à la mort de l'animal, ou « seulement » à sa désorientation si l'oreille interne est touchée) – voire des fractures, selon une des hypothèses avancées par Yamato *et al.* après examen de plusieurs bulles tympaniques fracturées, dont une de Ziphiidé (Yamato et al. 2016) –, ou induire l'agrégation de microbulles d'azote en macrobulles dans le cadre de l'état hypersaturé en azote de l'animal.
- Dommages liés à des modifications physiologiques suite au stress : il est possible que l'hypocoagulabilité naturelle des cétacés favorise l'apparition d'hémorragies lors de stress intense ; d'autres informations sont cependant requises, notamment pour comprendre pour quelle raison les Ziphiidés sont presque exclusivement concernés, et quel degré d'intensité devrait avoir un stress pour aboutir à de tels résultats.

I.B.4.b.iv. Protocoles de diminution des risques

Ces échouages, s'ils ne représentent pas un danger pour la survie globale de l'espèce à court terme (à condition, bien entendu, qu'ils ne se multiplient pas outre mesure), peuvent en revanche faire peser un lourd poids sur des populations locales de taille réduite, pour lesquelles le « prélèvement » soudain d'une quinzaine d'individus reproducteurs en bonne santé peut être significatif sur le plan démographique (Cañadas 2012), et doivent par conséquent être évités autant que possible.

Plusieurs lignes directrices ont été proposées afin de réduire ces impacts ; on peut par exemple en retrouver certaines dans la résolution 4.17 de l'ACCOBAMS (Accord sur la conservation des cétacés de la Mer Noire, de la Méditerranée et de la zone Atlantique adjacente). Les grands axes sont les suivants (ACCOBAMS 2010) :

- Une préparation bibliographique rigoureuse devra avoir lieu en amont, afin de faire en sorte que les sons soient émis dans une zone géographique contenant peu de cétacés, et dont la topographie ne constitue pas un « piège » pour ceux-ci.
- Une prospection visuelle et acoustique sera idéalement effectuée dans la zone avant le début des émissions afin de vérifier qu'aucun cétacé n'est présent (sachant que, le son se propageant d'autant plus loin que sa fréquence est basse, la surface à risque pourra être importante dans le cas de sonars à basse fréquence).
- Des observateurs devront être présents sur les navires impliqués ; les émissions devront être stoppées si la présence d'un cétacé est suspectée.
- Les émissions ne devraient pas avoir lieu si la visibilité est trop mauvaise (surtout considérant la difficulté de détection des Ziphiidés), c'est-à-dire notamment la nuit ou par mauvais temps.
- Les émissions sonores devront débuter à faible intensité, et augmenter progressivement jusqu'à l'intensité finale, afin de donner le temps à des animaux initialement non détectés de fuir.
- Les réseaux de surveillance des échouages ou les organismes locaux compétents devraient être prévenus préalablement à l'émission d'ondes sonores potentiellement dangereuses, et des recherches spécifiques à la recherche de cadavres échoués devraient avoir lieu une fois l'exercice terminé, avec nécropsies rapides (éventuellement ciblées en priorité sur les organes à risque) le cas échéant.

Il est bien évident que ces dispositions sont conçues pour être utilisées dans le cas d'exercices d'utilisation de sonars, en temps de paix, et non dans une situation réelle de combat anti sous-marin. Elles n'ont de toutes façons pas valeur d'obligations légales, et sont mises en œuvre selon le bon vouloir des intervenants. Notons que certaines marines semblent réceptives aux critiques, ce qui est tout à fait positif bien qu'il ne puisse pas être absolument exclu que cette attention vise davantage à éviter les réactions négatives du grand public qu'à sauvegarder les populations de Ziphiidés. D'autres, au contraire, voient avec grande circonspection des mesures qui pourraient être contraignantes vis-à-vis des activités économiques ou militaires.

Si les sonars militaires semblent constituer le principal danger, les autres sources de bruit intense sont également pointées du doigt. Les explosions sous-marines (mines, grenades, dynamite utilisée militairement ou dans le cadre de travaux industriels,...) pourraient avoir les mêmes effets que ceux décrits précédemment pour un Ziphius se trouvant à proximité. Les prospections sismiques, par exemple afin de localiser des gisements d'hydrocarbures, émettent également des sons de forte intensité grâce à des canons à air comprimé, et sont suspectées d'affecter les Ziphius, comme en témoigne la découverte de deux individus échoués vivants puis décédés, quelques heures après l'émission de sons de forte intensité (263 décibels à 100 Hz) par un navire de recherche (Taylor et al. 2004). Ces activités étant considérées comme à risque, il est recommandé d'appliquer des mesures de précaution du même type que celles que nous venons d'exposer.

I.B.4.c. Collisions

L'augmentation du trafic maritime (de plus en plus de navires, toujours plus lourds et toujours plus rapides) s'est accompagnée de l'augmentation de la fréquence des collisions avec les cétacés, et de l'augmentation de la mortalité associée à celles-ci, du fait des vitesses élevées de certains grands navires.

Si les grands cétacés (Cachalots et mysticètes) sont les plus touchés, le Ziphius n'est pas épargné malgré le peu de temps qu'il passe en surface ; à titre d'illustration, un quart des animaux retrouvés morts à la suite de collisions à Tenerife (Canaries) entre 1991 et 2007 sont des Ziphius (Carrillo, Ritter 2010). L'exemple des Canaries n'est toutefois pas forcément généralisable à toutes les régions, puisqu'il s'agit d'un archipel océanique, abritant des Ziphiidés assez proches des côtes, et que ses îles sont reliées entre elles par des mouvements de navires fréquents. De plus, le transport de passagers ayant une part non négligeable dans le trafic total, la rapidité des liaisons est un argument commercial important ; de nombreux navires à grande vitesse (voir par exemple la [figure 6](#)) ont donc été mis en service (Rodriguez, Garcia, Poleo 2005), augmentant encore le risque de mortalité lors des collisions.



Figure 6 : Deux exemples de transport de passagers par navires à grande vitesse, atteignant des vitesses de 70 à 80 km/h et représentant donc un danger mortel pour des Zhiphius

La vitesse du navire joue un rôle important tant du point de vue de la capacité de l'animal à éviter le navire – notons toutefois qu'il semble que la stratification des couches d'eau puisse tromper le cétacé, puisque sous certaines conditions l'intensité de bruit perçue par l'animal diminuera lorsque le navire arrivera dans son voisinage immédiat, faussant ainsi sa réaction d'évitement (Gannier, Marty 2015) – que de celui de la capacité du navire à dévier de sa route pour éviter un cétacé, et a également une influence notable sur la létalité de la blessure infligée. Vanderlaan et Taggart estiment que la probabilité qu'une blessure infligée à un grand cétacé soit mortelle est inférieure à 0,5 tant que le navire navigue à moins de 11,8 nœuds (à peu près 22 km/h) ; cette probabilité devient très proche de 1 lorsque la vitesse est de 20 nœuds (37 km/h) ou plus (Vanderlaan, Taggart 2007). Ces valeurs de vitesse sont probablement plus faibles pour des Zhiphius étant donné leur taille et poids plus réduits que ceux des grands cétacés étudiés par ces auteurs. Cela met cependant en évidence l'intérêt de réduire la vitesse des navires dans les

zones connues pour être riches en cétacés, ce qui est par exemple appliqué avec succès sur la côte Est des USA pour sauvegarder les menacées Baleines franches (Conn, Silber 2013).

I.B.4.d. Captures volontaires ou accidentelles

Les Ziphius n'ont jamais fait l'objet d'une chasse intense dédiée, au contraire d'autres cétacés. Ils ont été capturés de manière opportuniste au cours de campagnes baleinières japonaises visant des Bérardies de Baird, un autre Ziphiidé, mais cela n'est normalement plus le cas (Heyning 1989). Dalebout *et al.* mentionnent cependant que de la viande de cétacé obtenue dans le commerce en Corée dans les années 1990 a été identifiée génétiquement comme provenant d'un Ziphius (Dalebout *et al.* 1998). Quelques Ziphius sont également chassés de manière anecdotique aux Antilles, en Indonésie, au Pérou et au Chili (Dalebout *et al.* 2005). D'autres ont été victimes de tirs d'armes à feu pour raisons inconnues, possiblement en tant qu'entraînement militaire en mer, mais cela n'est normalement plus pratiqué (Bompar 2000).

La capture accidentelle dans des filets de pêche est également problématique localement. Les animaux sont emmêlés en profondeur et meurent d'asphyxie ; les cadavres sont ensuite souvent rejetés ou conservés discrètement, ce qui ne facilite pas l'évaluation des dégâts réels. Des solutions peuvent être proposées, comme par exemple la mise en place sur les filets de *pingers*, petits dispositifs émettant des sons à intervalles réguliers et permettant aux cétacés de repérer le filet ; Carretta *et al.* décrivent un bon résultat concernant les Ziphiidés en Californie, puisque 33 (dont 21 Ziphius) ont été retrouvés dans les filets étudiés dans les 6 ans précédant le déploiement des *pingers*, puis plus aucun au cours des onze années suivantes (Carretta, Barlow, Enriquez 2008).

I.B.4.e. Pollutions physico-chimiques

Depuis le début de l'ère industrielle, la pollution physico-chimique de l'habitat s'est imposée comme une menace majeure pour le milieu marin (Reijnders, Aguilar 2002).

La première forme principale de pollution est représentée par les rejets industriels, notamment métaux lourds (en particulier mercure, plomb et cadmium) et organochlorés mais aussi hydrocarbures aromatiques polycycliques. Les cétacés étant au sommet de la chaîne

alimentaire, ils sont d'autant plus victimes de l'accumulation de ces contaminants. Knap et Jickells étudient ces concentrations (à l'exception du mercure et des hydrocarbures) dans différents organes de quatre *Ziphius* échoués en 1981, et constatent que les valeurs obtenues sont du même ordre de grandeur que pour d'autres odontocètes (Knap, Jickells 1983) ; les concentrations sont maximales dans le foie et les reins pour les métaux, et dans le tissu adipeux pour les organochlorés. Capelli *et al.* confirment ces résultats pour les métaux, et ajoutent que le mercure suit la même tendance ; ils ne disposent cependant que d'un *Ziphius*, alors même que leurs résultats pour d'autres espèces montrent d'importantes variations intraspécifiques (Capelli *et al.* 2008), probablement en fonction de l'âge et de la localisation géographique. Bilandzic *et al.* étudient la concentration en mercure et sélénium en disposant de trois *Ziphius*, et constatent effectivement une importante variation entre individus : les reins d'un *Ziphius* contenaient par exemple 4,78 microgramme de mercure par gramme de poids vif, alors que ceux d'un autre individu en contenaient 181 µg/g (Bilandzic *et al.* 2015).

La toxicité éventuelle de ces polluants est suspectée mais mal prouvée. L'étude de populations de cétacés vivant dans des zones particulièrement polluées, comme par exemple les Bélougas du Saint-Laurent, tendrait à indiquer que ces polluants industriels provoquent une diminution de la compétence du système immunitaire, une augmentation de l'incidence des néoplasies ainsi qu'une altération des paramètres reproducteurs (Lair, Measures, Martineau 2016). Des législations visant à diminuer le rejet de ces effluents sont en place dans divers pays mais auront un effet uniquement sur le long terme ; une certaine diminution pourrait commencer à être mesurable en Méditerranée d'après les analyses effectuées sur les cétacés échoués (Dhermain *et al.* 2015), ce qui est positif.

La deuxième forme importante de pollution concerne les macro-déchets. Ceux-ci peuvent se trouver dans les zones de convergence de courants ou de tourbillons qui sont également des zones trophiquement riches, y compris en calamars, et peuvent potentiellement être avalés en même temps qu'une proie du fait du mode d'alimentation par succion, ou tout simplement être confondus avec un céphalopode et avalés par erreur (Cañadas 2012).

Les exemples de nécropsies de *Ziphius* au cours desquelles des bouts de plastique sont découverts dans le tube digestif sont nombreux, mais il est rare que la pollution soit désignée comme cause de la mort. Citons le cas contraire d'un *Ziphius* trouvé échoué sur la côte Atlantique française : son état physique émacié indiquait un affaiblissement par dénutrition, qui

a été corroboré par la découverte au sein de ses chambres stomacales de 33 kg de plastique, occupant un volume de près de 60 litres et empêchant probablement l'alimentation correcte de l'animal (Poncelet, Van Canneyt, Boubert 2000).

D'autres déchets peuvent être ingérés par des cétacés, comme en témoigne l'exemple d'un *Ziphius* nécropsié au Brésil dont le tube digestif ne montrait pas de trace d'une alimentation récente mais était obstrué proximale par un débris de filet de pêche, dont l'ingestion a donc vraisemblablement causé la mort de l'animal (Bortolotto et al. 2016).

I.B.4.f. Autres dégradations d'habitat

D'autres facteurs peuvent compromettre la survie des *Ziphius* à l'échelle de la population, sans réellement provoquer de mortalité individuelle : ce sont divers types de dégradations de l'habitat, qui vont rendre le milieu moins propice à une vie normale de *Ziphius* et qui pourront éventuellement impacter négativement l'abondance d'une population locale, que ce soit par déplacement des individus ou par diminution de la reproduction. Nous pouvons en particulier mentionner :

- Le dérangement par pollution acoustique : il ne s'agit pas ici de sons violents comme ceux que nous avons mentionnés précédemment, mais davantage d'une gêne – dérangement ponctuel dû au passage d'un navire bruyant à proximité d'un groupe de *Ziphius*, ou éventuellement bruit de fond permanent (zone de fort trafic maritime, ferme éolienne, station d'épuration, ...) – les animaux au cours de leurs relations sociales ou de leurs chasses (qui reposent, comme nous l'avons signalé précédemment, sur l'utilisation de sons). Aguilar Soto *et al.* décrivent un *Ziphius* qui, sous l'effet d'un navire bruyant passant presque à sa verticale, réduit sa sonde de quinze minutes par rapport à ses plongées de prédation habituelles (avec un temps passé à écholocaliser, donc à chasser en profondeur, divisé par deux (17 minutes au lieu des 34 minutes moyennes de cet individu)), montrant qu'un impact peut exister (Aguilar Soto et al. 2006).

- Le dérangement par des interactions humaines en surface : cet impact est prononcé pour d'autres espèces mais concerne peu le Ziphius. Son comportement discret et son allure atypique en font en effet un animal peu prisé des plaisanciers ou des opérateurs de *Whale-Watching*, ce qui est positif pour sa tranquillité.
- La raréfaction de ses proies : quelques céphalopodes appartenant au régime alimentaire du Ziphius sont exploités par l'homme, comme par exemple l'encornet atlantoboréal *Gonatus fabricii* (Jereb, Roper 2010). De nombreux taxons consommés par le Ziphius, notamment les Histiotéuthidés, sont cependant considérés comme peu attractifs pour l'homme du fait de leur richesse en ammoniacque (Astruc 2005), même si des procédés pourraient être prochainement mis au point pour permettre leur consommation et donc leur exploitation commerciale (Arkhipkin et al. 2015), ce qui ferait peser un poids certain sur les populations de calamars et pourrait donc avoir une incidence sur les Ziphius.
- Le dérèglement climatique : il est trop tôt pour pouvoir prédire l'impact du changement climatique sur les populations de Ziphius. En effet, si dans une vision simpliste de réchauffement global des eaux la première conséquence pourrait être l'extension de l'aire de répartition du Ziphius en direction des eaux polaires qu'il ne fréquente pas actuellement, les effets indirects (impacts sur la circulation océanique, sur les paramètres physico-chimiques de l'eau, sur les populations de proies, sur les animaux concurrents du Ziphius, sur les pathogènes, etc..) seront en réalité nombreux et ne sont pas tous prévisibles pour le moment (Learmonth et al. 2006). Étant donné son caractère opportuniste et sa répartition globale, il paraît cependant plausible que le Ziphius ne soit pas le cétacé le plus touché par un dérèglement climatique.

I.C. LA POPULATION NORD-TYRRHÉNIENNE

I.C.1. Principales caractéristiques éco-géographiques

I.C.1.a. Localisation

La mer Tyrrhénienne est une subdivision de la mer Méditerranée ; elle est située à l'Est de son bassin occidental.

Elle a une forme grossièrement triangulaire (voir la figure 7), avec des frontières naturelles pour deux côtés du triangle, et une frontière « arbitraire » définie par l'Organisation Hydrographique Internationale pour le troisième côté (Bureau Hydrographique International 1953) :

- À l'Ouest, la frontière est constituée par les côtes orientales de Corse et de Sardaigne.
- Au Nord-Est, elle est délimitée par la côte de l'Italie continentale.
- Au Sud, la frontière est en partie naturelle (la côte Nord de la Sicile) et en partie arbitraire, selon une ligne reliant le cap Lilibeo (pointe occidentale de la Sicile) au cap Teulada (extrême Sud de la Sardaigne).



Figure 7 : Situation de la mer Tyrrhénienne (en bleu ciel) au sein du bassin méditerranéen (*Échelle approximative : l'ensemble Corse-Sardaigne mesure 450 kilomètres du Nord au Sud*)

I.C.1.b. Bathymétrie

La mer Tyrrhénienne est une mer relativement profonde puisque la plaine abyssale située légèrement au Sud-Est présente une profondeur de plus de 3700 mètres (Doumenge 1992), constituant d'ailleurs la seule zone du bassin méditerranéen occidental contenant des fonds de plus de 3000 m, comme illustré sur la figure 8.

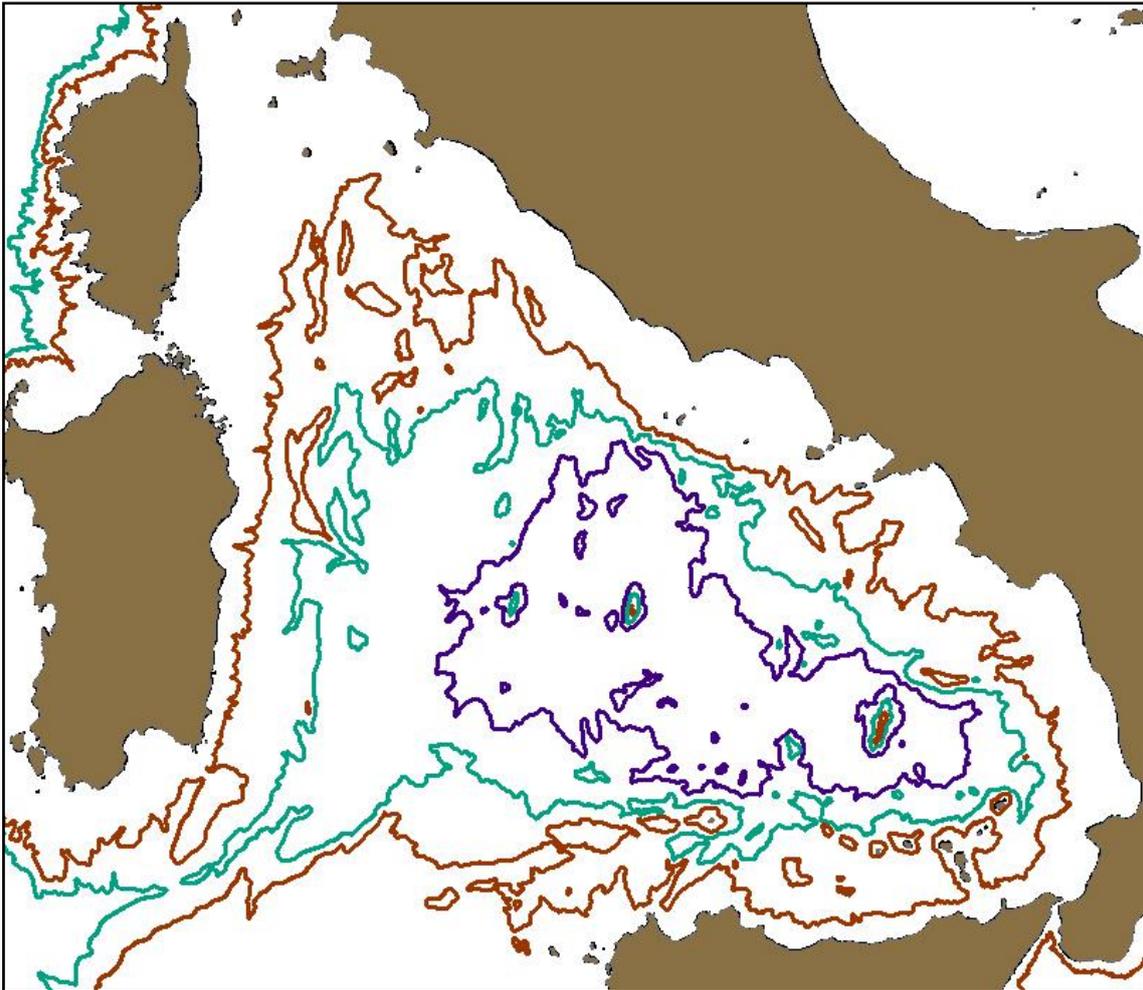


Figure 8 : Aspect bathymétrique de la mer Tyrrhénienne (légende : en rouge, l'isobathe 1000 m ; en turquoise, l'isobathe 2000 m ; en bleu marine, l'isobathe 3000 m) (Échelle approximative : l'ensemble Corse-Sardaigne mesure 450 kilomètres du Nord au Sud)

Il est cependant notable, surtout si l'on prend d'autres zones (façade Ouest de la Corse par exemple) comme points de comparaison, que cette profondeur importante n'est pas atteinte rapidement via un talus abrupt, mais est plutôt atteinte de façon progressive et irrégulière.

Ce constat est encore plus flagrant si on considère le Nord de la mer Tyrrhénienne, comme on peut le voir sur la [figure 9](#) ; on observe que cette zone présente un relief compliqué, avec de nombreuses montagnes et vallées sous-marines ayant une profondeur comprise entre 800 et 2000 mètres, ce qui constitue un biotope remarquable propice à une certaine productivité trophique (Fiori et al. 2016).

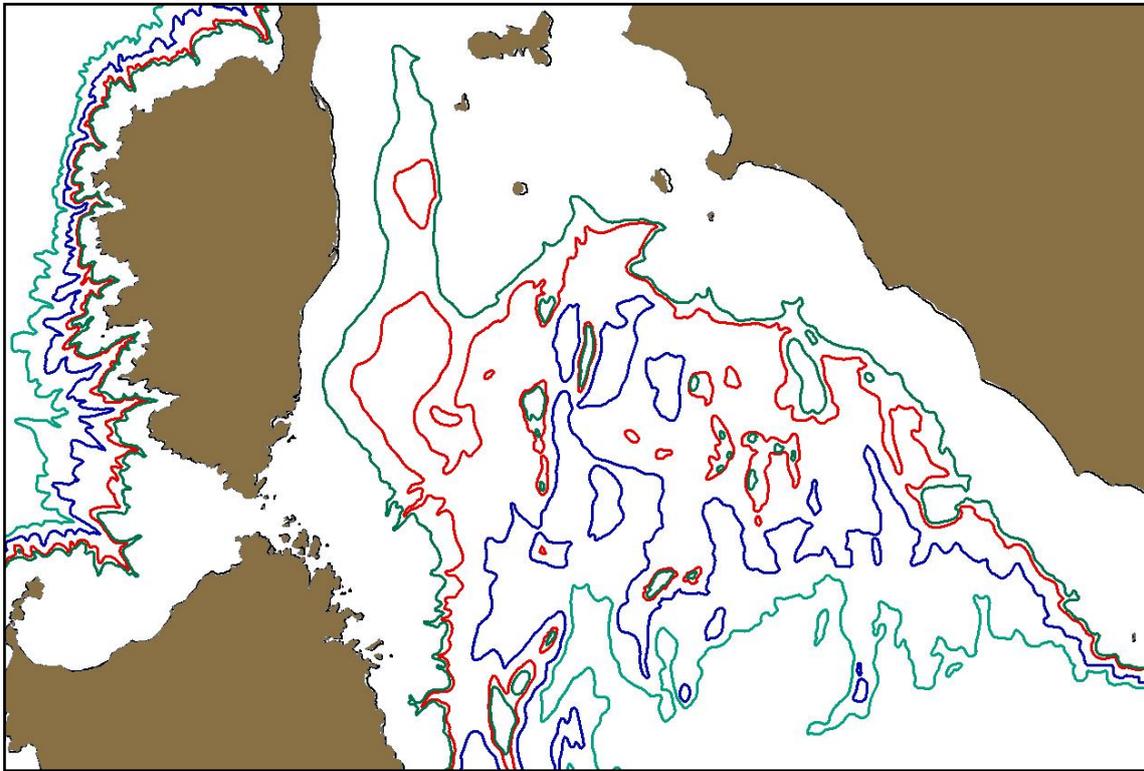


Figure 9 : Aspect bathymétrique du Nord de la mer Tyrrhénienne (légende : en vert, l'isobathe 600 m ; en rouge, l'isobathe 800 m ; en bleu roi, l'isobathe 1400 m ; en turquoise, l'isobathe 2000 m ; les autres isobathes ne sont pas représentés par souci de lisibilité) (Échelle approximative : la partie visible de la Corse mesure 175 kilomètres du Nord au Sud)

I.C.1.c. Traits océanographiques d'intérêt

I.C.1.c.i. Courants dominants

Il faut discerner les courants de surface et les courants profonds.

En effet, au vu de la topographie sous-marine en mer Tyrrhénienne, ces derniers n'ont comme seule porte de communication le côté Sud-Ouest, entre la Sardaigne et la Sicile, puisque le canal de Corse (ouverture Nord de la mer Tyrrhénienne), les bouches de Bonifacio (séparant la Corse de la Sardaigne) et le détroit de Messine (séparant l'Italie continentale de la Sicile) ont une profondeur trop faible pour permettre leur passage ; les courants profonds provenant du bassin oriental et de l'Ouest du bassin occidental entrèrent donc par le Sud-Ouest puis ressortirent par la même issue (voir l'illustration figure 10), après avoir suivi un chemin grossièrement circulaire en sens anti-horaire, longeant les côtes de l'Italie continentale puis celles de la Sardaigne (Millot 1999).

Les courants de surface suivront grossièrement le même parcours mais pourront en partie continuer leur route vers le Nord pour passer en mer Ligure via le canal de Corse (Millot 1999). Ils pourront en outre être renforcés par des courants de surface entrant en mer Tyrrhénienne par les Bouches de Bonifacio.

La particularité notable des courants de surface par rapport à leurs homologues profonds est qu'ils pourront être légèrement influencés par les vents dominants. Ceci est notamment remarquable au Nord de la mer Tyrrhénienne, en face des Bouches de Bonifacio, puisque ces dernières permettent le passage d'un vent allant majoritairement d'Ouest en Est (Mistral en particulier). Cela influence donc le courant de surface à l'Est des Bouches, en y ajoutant une composante dirigée vers l'Est. Celle-ci aura pour effet de créer deux grands tourbillons (schématisés sur la figure 10) : un tourbillon à sens anti-horaire (gyre cyclonique) au Nord-Est des Bouches, et un tourbillon à sens horaire au Sud-Est des Bouches (Artale et al. 1994). Ces deux tourbillons favoriseront les échanges d'eau verticaux (notamment phénomène d'*upwelling*, c'est-à-dire pompage de l'eau profonde vers la surface grâce à la force de Coriolis, dans le tourbillon cyclonique au Nord-Est de Bonifacio) ce qui est favorable à une bonne productivité trophique locale.

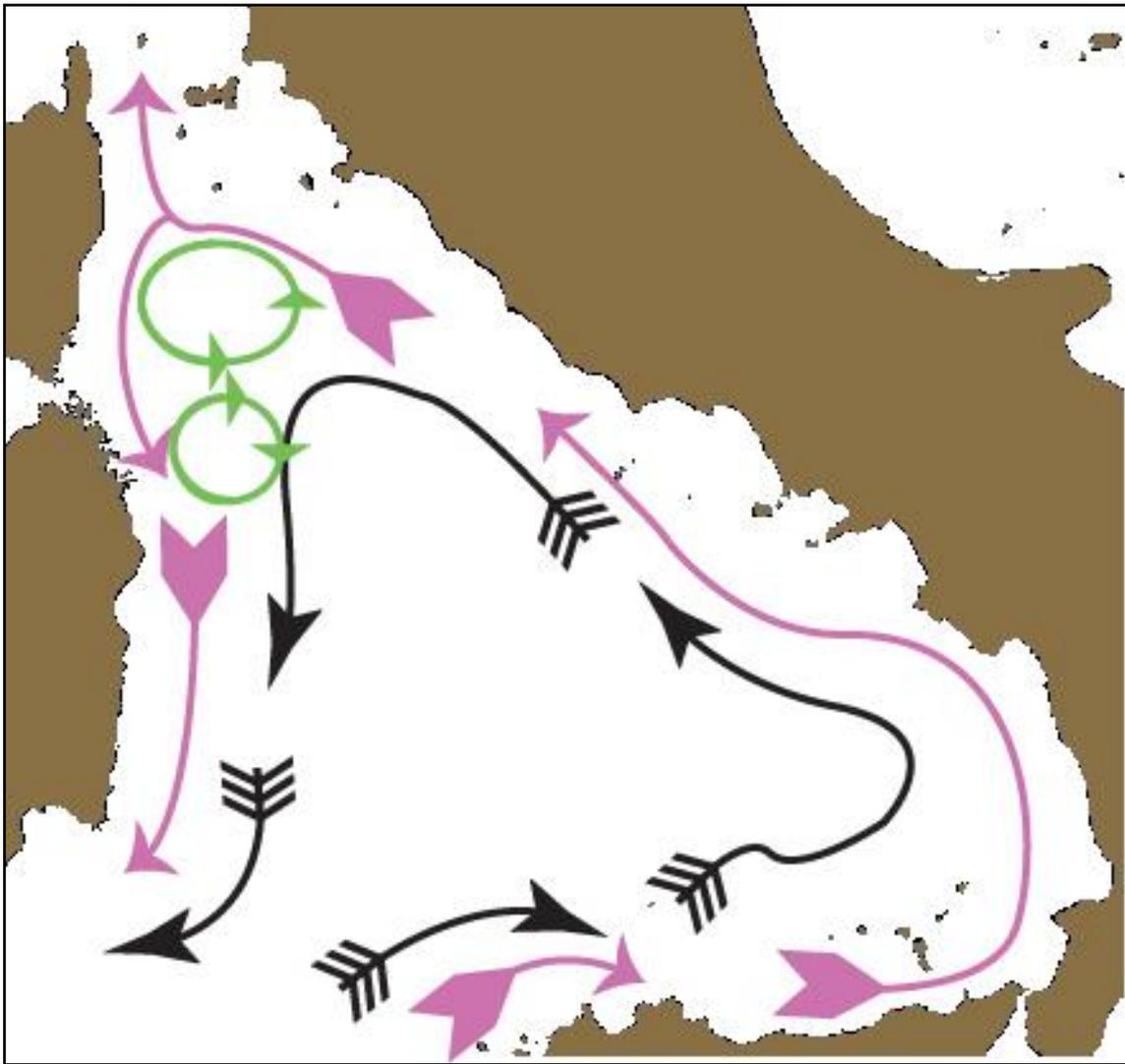


Figure 10 : Représentation très simplifiée des courants marins en mer Tyrrhénienne (*légende : les flèches noires symbolisent les courants profonds ; les flèches roses symbolisent les courants plus superficiels ; les flèches vertes symbolisent les deux tourbillons de l'Est des Bouches de Bonifacio*)
(Échelle approximative : l'ensemble Corse-Sardaigne mesure 450 kilomètres du Nord au Sud)

I.C.1.c.ii. Température et productivité chlorophyllienne

La température de surface et la productivité primaire sur une échelle de temps élevée peuvent être observées sur les cartes satellitaires. Vis-à-vis de ces paramètres, la mer Tyrrhénienne est assez semblable au reste du bassin méditerranéen occidental, avec des valeurs de température oscillant annuellement entre à peu près 13°C (en hiver) et à peu près 27°C (en été), et une productivité primaire (approximée par la teneur en chlorophylle) faible.

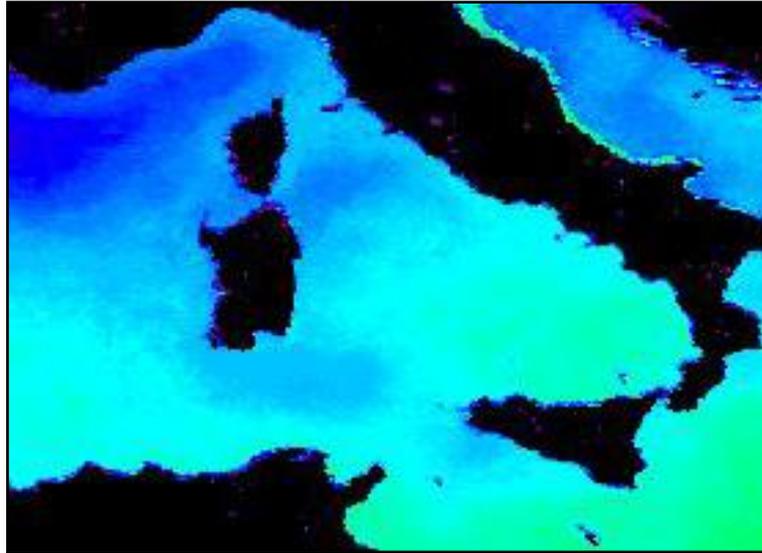


Figure 11 : Représentation des moyennes annuelles de température de surface en mer Tyrrhénienne, montrant notamment une eau légèrement plus froide au Nord-Est de Bonifacio (*légende : les eaux froides sont en bleu roi ; les eaux chaudes sont en vert ; les eaux intermédiaires sont donc en turquoise avec une teinte proportionnelle à leur température*) (Échelle approximative : l'ensemble Corse-Sardaigne mesure 450 kilomètres du Nord au Sud)

Il est néanmoins possible de constater, au sein de la mer Tyrrhénienne, quelques tendances locales (observables sur la figure 11 pour la température, et sur la figure 12 pour la richesse en chlorophylle), notamment reliées aux courants de surface que nous avons présentés précédemment et en particulier au transport d'eau profonde vers les couches superficielles que nous avons mentionné (Artale et al. 1994). De l'eau légèrement plus froide est ainsi présente en surface au Nord de la mer Tyrrhénienne, et la productivité primaire y est également légèrement plus élevée du fait du transport vertical de nutriments provenant des profondeurs.

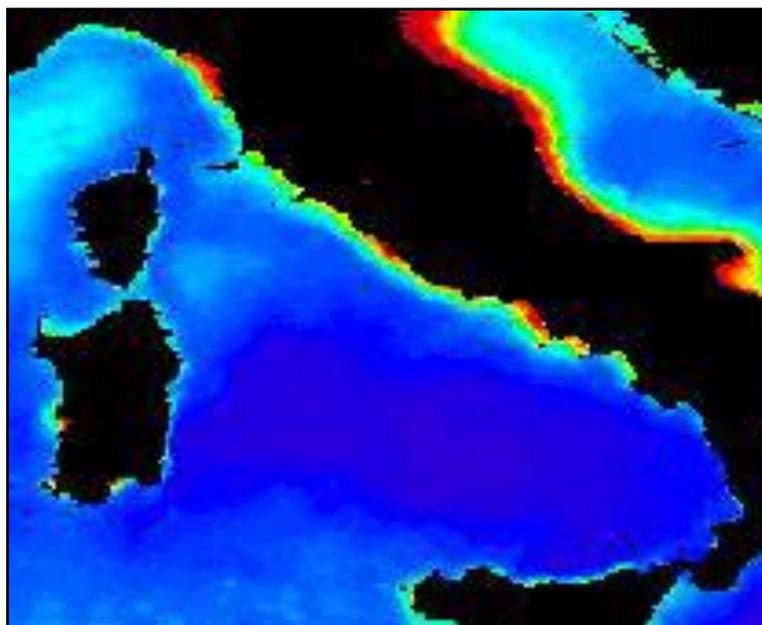


Figure 12 : Représentation de la productivité primaire approximée par la richesse moyenne annuelle en chlorophylle en mer Tyrrhénienne, montrant notamment une eau légèrement plus riche au Nord-Est de Bonifacio (*légende : les eaux pauvres sont en bleu roi ; les eaux riches sont en vert puis rouge ; les eaux intermédiaires sont donc en turquoise avec une teinte proportionnelle à leur richesse en chlorophylle*) (Échelle approximative : l'ensemble Corse-Sardaigne mesure 450 kilomètres du Nord au Sud)

I.C.2. Présence de Ziphius

I.C.2.a. Données historiques

Les caractéristiques océanographiques que nous venons de souligner indiquent que la mer Tyrrhénienne, et en particulier sa partie Nord, constitue un biotope spécifique et relativement riche, et nous pouvons donc nous attendre à y trouver des animaux représentant tous les étages de la chaîne alimentaire, et notamment des cétacés voire des Ziphiidés.

C'est Doumet, en juillet 1842, qui fait ce qui est vraisemblablement la première description d'un Ziphius en mer Tyrrhénienne. L'Hyperoodon boréal étant à l'époque une espèce plus connue, c'est à ce Ziphiidé qu'il relie le cétacé dont le cadavre avait été retrouvé vers Bastia. Il note cependant avec étonnement que la localisation géographique ne correspond pas du tout aux régions fréquentées habituellement par les Hyperoodons, et décrit (tant par son texte que

par le dessin qu'il joint, présenté figure 13) son animal en des termes qui dépeignent parfaitement un Ziphius (Doumet 1842). Quelques années plus tard, Gervais considérera d'ailleurs que cet animal était selon toutes probabilités un Ziphius (Gervais 1850).

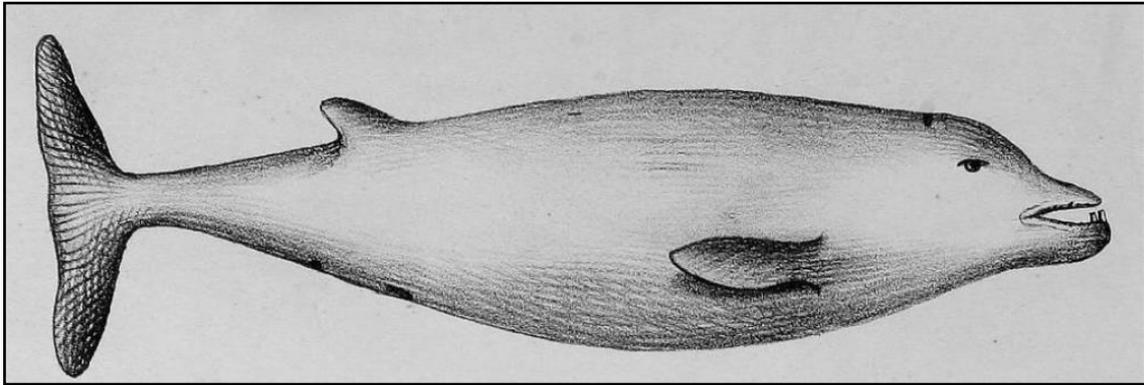


Figure 13 : Représentation d'époque du faux Hyperoodon de Bastia (Doumet 1842)

L'espèce, naturellement discrète comme nous l'avons plusieurs fois noté (et ce d'autant plus que nous avons vu que l'augmentation de profondeur était assez progressive en mer Tyrrhénienne, n'offrant donc pas d'eaux profondes à proximité immédiate des côtes), n'y a par la suite pas été spécialement cherchée ; les recherches visant spécifiquement le Ziphius (celles-ci étaient d'ailleurs peu répandues avant que ne soit découverte la sensibilité de ces animaux aux sons d'origine anthropique) étant plutôt effectuées dans d'autres zones considérées comme plus peuplées en Ziphius, ou plus pratiques d'accès. Il n'est ainsi, par exemple, aucunement fait mention de la mer Tyrrhénienne dans une étude qui recense les régions-clés pour la présence de Ziphiidés, ce travail de 2006 mettant plutôt en évidence, en ce qui concerne la Méditerranée, trois zones plus prospectées que sont le golfe de Gênes, la mer d'Alboran et les eaux grecques (MacLeod, Mitchell 2006).

Des Ziphius échoués sont néanmoins retrouvés sur les côtes bordant la mer Tyrrhénienne, en nombre d'ailleurs non négligeable. Lorsque les premiers rapports du réseau-échouages italien sont publiés à la fin des années 1980, les Ziphius tyrrhéniens ne sont pas en reste puisque, par exemple, sur cinq Ziphius retrouvés échoués en 1987 sur l'ensemble des côtes italiennes (y compris, donc, les côtes du golfe de Gênes connu pour abriter de nombreux Ziphius, ou les côtes du Sud-Est faisant face aux eaux grecques, connues elles aussi pour être riches en Ziphius), quatre ont été retrouvés sur les côtes orientales de la Sardaigne (le cinquième était

échoué dans le golfe de Gênes) ; de la même manière, pour l'année 1988, les quatre Ziphius trouvés échoués sur les côtes italiennes provenaient de mer Tyrrhénienne (trois échoués sur les côtes du Latium (Italie continentale), et un sur la côte Est de la Sardaigne (Marini et al. 1992), ce qui tendrait donc à sous-entendre que la mer Tyrrhénienne aurait une population de Ziphius comparable à celles d'autres eaux plus réputées.

Plusieurs observations d'animaux vivants sont également notées au début des années 1990 : Marini *et al.* signalent quatre rencontres (trois groupes de deux animaux et un individu isolé) lors de prospections opportunistes à bord de navires commerciaux dans le Nord de la mer Tyrrhénienne (Marini et al. 1992), confirmant l'existence d'une population de Ziphius dans ces eaux.

I.C.2.b. Analyse récente

Au cours des années 2000, les inquiétudes portant sur la vulnérabilité des Ziphiidés vis-à-vis des activités humaines, et notamment des sons intenses, grandissent au sein de la communauté scientifique ; une connaissance plus fine des populations à risque apparaît alors indispensable, notamment du point de vue de la distribution de ces animaux et de leur sélection d'habitat, afin de pouvoir définir des zones à éviter lors de ces activités à risque.

La mer Tyrrhénienne, et notamment sa partie Nord, a donc été prospectée plus systématiquement, et il est apparu que les taux d'observation de Ziphius y étaient importants (1,9 groupe tous les 100 kilomètres d'effort en moyenne), voire peut-être même supérieurs aux valeurs obtenues pour d'autres régions méditerranéennes telles que le golfe de Gênes, même si des méthodes de travail différentes selon les équipes et les régions rendent les comparaisons hasardeuses (Gannier 2011). Au-delà des comparaisons chiffrées entre régions, ces études confirmaient en tout cas que le Nord de la mer Tyrrhénienne était fréquenté de manière non anecdotique par des Ziphius.

Plusieurs études d'habitat ont été de ce fait menées, que ce soit de manière comparative par rapport à d'autres régions (Azzellino 2012) ou de façon indépendante (Arcangeli et al. 2016). Les enseignements à en tirer sont encore vagues ; Arcangeli *et al.* décrivent néanmoins une possible augmentation récente de la population de Ziphius nord-tyrrhéniens, et insistent sur l'existence d'une variabilité dans la sélection d'habitat au cours du temps au sein d'une même zone géographique qui est la partie Nord de la mer Tyrrhénienne (Arcangeli et al. 2016). On

peut, en attente de résultats complémentaires, interpréter cette variabilité comme étant un signe supplémentaire du caractère opportuniste du *Ziphius* que nous avons déjà mentionné au cours de ce travail.

Ces études convergent en tout cas pour affirmer que le Nord de la mer Tyrrhénienne, probablement en raison de ses caractéristiques bathymétriques atypiques et de ses atouts océanographiques, héberge des *Ziphius* en quantité notable.

I.C.3. Vulnérabilité et statut de protection

I.C.3.a. Potentielle précarité de la population

Dans une optique de conservation de la biodiversité, il est bien sûr fondamental d'accorder de l'attention à chaque espèce, mais il est également important de protéger les différentes variations géographiques, voire sous-espèces, au sein de chaque espèce.

Si l'espèce *Ziphius cavirostris* ne présente pas (au moins pour le moment ; il n'est pas exclu que cela soit amené à changer compte tenu de l'affinage régulier des connaissances) de sous-espèce au sens strict du terme (MacLeod 2014), il est possible de constater un certain degré d'isolement entre différentes populations (Dalebout et al. 2005). Dalebout, sur la base d'analyses génétiques, propose même l'absence de communication entre la population de *Ziphius* d'Atlantique Nord et la population de *Ziphius* de Méditerranée. Cette dernière a, de fait, un statut différent au sein de la liste rouge de l'UICN puisqu'elle est encore classée « Données insuffisantes » (Cañadas 2012) alors que l'espèce à l'échelle globale est classée « Préoccupation mineure » depuis 2008 (Taylor et al. 2008).

Bien qu'une faible communication entre populations animales de grande taille ne soit pas forcément inquiétante en soi et puisse d'ailleurs faire partie d'un processus de spéciation, cela peut se révéler plus problématique pour les populations de faible taille, pour lesquelles un isolement (naturel ou consécutif à une fragmentation de l'habitat par anthropisation) peut se révéler néfaste (consanguinité excessive et absence d'immigration pour compenser les pertes

d'individus). Il est donc important d'évaluer les liens entre populations, et de protéger avec d'autant plus d'application une population qui paraîtrait isolée.

Les liens que la population nord-tyrrhénienne de *Ziphius* entretient avec d'autres populations méditerranéennes sont inconnus. Il est néanmoins possible que ceux-ci soient très réduits, en raison de la délimitation de la mer Tyrrhénienne par des zones de profondeur modérée peu propices à être visitées régulièrement par des *Ziphius*. Une étude préliminaire (comparaison, à échelle réduite, de photographies) n'a pas mis en évidence de lien entre la population du golfe de Gênes et celle du Nord de la mer Tyrrhénienne (Rosso, Tepsich, Moulins 2014 ; Gannier 2012), qui sont pourtant géographiquement proches, ce qui pourrait donc signifier que la profondeur du canal de Corse n'est pas suffisante pour permettre la communication régulière entre ces deux populations.

Si cet isolement, qui reste pour l'instant hypothétique, s'avérait réel, il soulignerait la nécessité d'une protection rigoureuse de ces *Ziphius* qui, du fait de leur localisation, sont soumis à une pression anthropique toujours croissante (Arcangeli et al. 2016).

I.C.3.b. Statut de protection

Les *Ziphius*, à l'instar de beaucoup d'autres cétacés, sont des animaux compliqués à protéger, en raison de leur mode de vie qui les conduit à des endroits où la protection effective est difficile à assurer. La situation géographique des *Ziphius* nord-tyrrhéniens, situés entre les eaux territoriales françaises et italiennes, augmente encore un peu plus cette difficulté.

Ils sont néanmoins, en théorie, protégés de manière souvent redondante par de nombreux textes, émanant de plusieurs niveaux ; on peut en particulier retenir :

- Au niveau mondial :
 - o La convention de Washington (CITES 1973) régit le commerce international ; le *Ziphius* y étant inscrit en annexe II (espèces non menacées d'extinction actuellement mais qui pourraient le devenir en cas de commerce non-régulé), un commerce international éventuel sera donc rigoureusement soumis à un certificat d'exportation en provenance du pays d'origine (il sera

donc en particulier impossible d'exporter un animal à partir d'un pays interdisant sa capture). La France et l'Italie font partie des signataires.

- La convention de Bonn (CMS 1979) est relative à la protection des espèces migratrices au niveau global ; le *Ziphius* dans son ensemble y est classé en annexe II (espèces pour lesquelles des accords doivent être conclus dans un but de conservation et de gestion), mais la sous-population de *Ziphius* méditerranéenne a été inscrite en 2014 sur l'annexe I (espèces auxquelles une protection immédiate (portant sur autant d'aspects que possible, y compris interdiction des prélèvements, conservation de son habitat, etc...) doit être accordée). La France et l'Italie font partie des signataires.

- Au niveau régional :

- La convention de Berne (Conseil de l'Europe 1979) traite de la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel en Europe ; le *Ziphius* y est inscrit en annexe II (espèces animales strictement protégées, notamment du point de vue du prélèvement, de la perturbation ou de la détérioration d'habitat lorsque ceux-ci sont intentionnels, selon l'article 6 ; des dérogations, pour prétextes multiples, sont néanmoins permises par l'article 9). La France et l'Italie font partie des signataires.
- La directive 92/43/CEE du Conseil de l'Union Européenne (Directive Habitats 1992) concerne la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages au sein de l'Union Européenne ; le *Ziphius* y est classé dans l'annexe IV a) (espèces animales d'intérêt communautaire nécessitant une protection stricte), qui offre peu de différences concrètes par rapport à la convention de Berne. La France et l'Italie sont naturellement concernées par cette directive européenne.
- L'accord sur la conservation des cétacés de la mer Noire, de la Méditerranée et de la zone atlantique adjacente (ACCOBAMS 1996) a pour but la protection des cétacés des eaux méditerranéennes au sens large ; le *Ziphius* est naturellement concerné. Il interdit tout prélèvement délibéré de cétacé et établit une liste de points sur lesquels les signataires doivent légiférer, notamment au niveau de la protection de l'habitat, du dérangement, ou encore des captures accidentelles

dans les engins de pêche, afin d'assurer une bonne conservation des cétacés. La France et l'Italie font partie des signataires.

- Au niveau local :

L'accord relatif à la création en Méditerranée d'un sanctuaire pour les mammifères marins (Pelagos 1999) qui marque la mise en place du sanctuaire Pelagos. Au sein de celui-ci les parties signataires s'engagent à protéger les mammifères marins de toutes espèces, via une interdiction des prélèvements couplée à la mise en place de règlements visant d'une part à éviter leur perturbation ou les dégradations de leur habitat de toutes formes (et en particulier celles consécutives aux activités humaines), et d'autre part à favoriser la recherche scientifique et la conservation. Ce sanctuaire englobe des eaux françaises, italiennes et monégasques ; il est délimité à l'Ouest par une droite allant de la presqu'île de Giens (Sud de la France) au Nord-Ouest de la Sardaigne, et à l'Est par une droite reliant le Nord-Est de la Sardaigne à Fosso Chiarone (Nord-Ouest de Rome) ; il comprend donc en particulier la totalité de la Corse. Le *Ziphius* est évidemment concerné par ce sanctuaire, mais la population nord-tyrrhénienne (au contraire de celle du golfe de Gênes par exemple) n'est que modérément prise en compte puisque la frontière Est du sanctuaire coupe la mer Tyrrhénienne très au Nord.

- Au niveau national :

Comme nous l'avons précisé les *Ziphius* nord-tyrrhéniens ne vivent pas au cœur des eaux territoriales d'un seul pays, et les législations nationales ont donc un peu moins d'importance pour leur conservation ; précisons toutefois qu'en France, les *Ziphius* (comme les autres cétacés) sont protégés par l'arrêté du 01/07/2011 qui interdit notamment tout prélèvement mais aussi toute perturbation intentionnelle ainsi que toute dégradation de leurs sites de reproduction ou de leurs aires de repos (Journal officiel de la République française 2011).

Ces diverses dispositions réglementaires assurent normalement une protection convenable, au moins sur le papier, aux *Ziphius* en mer Tyrrhénienne ou ailleurs. Elles sont complétées par de

nombreux autres textes légiférant sur des facettes en apparence moins liées aux *Ziphius* mais néanmoins importantes ; citons par exemple la convention de Barcelone (1976) luttant contre les pollutions en Méditerranée ou divers règlements de l'Union Européenne relatifs aux engins de pêche et à l'évitement des captures accidentelles de cétacés.

I.D. SYNTHÈSE

Nous avons donc compris au cours des parties précédentes de ce travail que le Ziphius est un cétacé de taille moyenne effectuant régulièrement des plongées de longue durée à grande profondeur, et passant très peu de temps en surface. Il résulte de ces habitudes une nette méconnaissance de l'espèce et un manque d'information préjudiciable à la conservation de l'espèce, malgré les efforts déployés pour l'étudier de diverses manières complémentaires.

Le Nord de la mer Tyrrhénienne est fréquenté par des Ziphius en nombre non négligeable du fait de ses caractéristiques bathymétriques et océanographiques ; cette population pourrait, d'après quelques indices convergents, être l'une des plus importantes de Méditerranée, et devrait donc le cas échéant être protégée avec attention, en particulier vis-à-vis des nombreuses menaces d'origine anthropique. Il n'existe cependant à ce jour aucune estimation, même approximative, de sa taille, alors que cette information est fondamentale dans une optique de conservation.

II. ÉTUDE DE L'ABONDANCE DES ZIPHIUS AU NORD DE LA MER TYRRHÉNIENNE

II.A. PROBLÉMATIQUE ET DÉFINITIONS

Comme nous l'avons exposé dans la première partie de notre travail, les Ziphius, du fait notamment de leurs lieux de vie souvent peu accessibles, du faible temps qu'ils passent en surface ou encore de leur discrétion (tant visuellement lorsqu'ils sont en surface qu'acoustiquement lorsqu'ils sont en plongée), sont des animaux dont l'étude est difficile.

L'estimation de la taille d'une population locale, en particulier, est un défi puisqu'elle demande d'avoir une vision globale d'un ensemble d'individus, alors que l'observation d'un seul individu est déjà relativement compliquée (Heyning 1989). Cette information est cependant importante afin de pouvoir mettre en place des mesures de conservation appropriées.

La première délicatesse réside dans la définition du terme « population ». Hammond insiste sur la difficulté voire l'impossibilité de borner une population de cétacés vivant dans une mer ouverte, en particulier lorsque des échanges sont possibles avec des populations voisines. Il explique ainsi qu'il est adapté de définir une population de cétacés comme un groupe d'organismes de la même espèce occupant un endroit particulier à un moment particulier ; ses limites dans le temps et l'espace sont vagues et sont fixées arbitrairement par l'observateur afin de délimiter des unités biologiques fonctionnelles (Hammond 2001).

On comprend donc que la détermination de ces limites peut faire varier considérablement les résultats, notamment s'il s'agit de déterminer la taille de la population : s'il est assez instinctif que des limites géographiques larges mèneront à une population plus importante que si l'on avait choisi de délimiter une zone dix fois plus petite, c'est également le cas avec le critère temporel, puisque la population des animaux fréquentant une zone sur une période de dix ans sera presque toujours plus grande que si l'on avait défini une période d'intérêt de deux semaines.

On peut ainsi noter la différence existant entre abondance et taille de population : l'abondance d'une espèce dans une zone géographique sera une information ponctuelle étroitement reliée à la densité de cette espèce dans cette zone au moment de l'étude ; la taille de la population sera en revanche beaucoup plus dépendante des bornes spatio-temporelles qu'on lui aura fixées.

Il appartient ensuite à l'observateur de lier ces deux valeurs de manière plus ou moins directe, selon les définitions et méthodes qu'il a utilisées, ainsi que selon les caractéristiques propres à l'espèce qu'il étudie.

Les méthodes disponibles pour évaluer ces paramètres varient selon le type d'être vivant étudié. Concernant les cétacés, deux techniques sont principalement utilisées (Hammond 2001 ; Buckland, York 2002) : les études de capture-marque-recapture par photo-identification (qui mènent plutôt à des informations sur la taille des populations) et les prospections visuelles en transect (qui par nature évaluent plutôt une densité permettant ensuite l'obtention de valeurs d'abondance).

Nous tenterons au cours de notre travail d'appliquer ces deux méthodes l'une après l'autre. Si nous voulons employer les termes strictement adéquats, la première quantité étudiée sera donc la taille de la population de *Ziphius* fréquentant le Nord de la mer Tyrrhénienne, tandis que la seconde portera sur l'abondance des *Ziphius* dans cette zone. Étant données les caractéristiques géographiques de la zone et les caractéristiques biologiques des animaux étudiés, nous pouvons néanmoins nous attendre à ce que ces deux quantités soient peu différentes.

II.B. ESTIMATION DE LA TAILLE DE LA POPULATION PAR PHOTO-IDENTIFICATION

II.B.1 Principes

II.B.1.a. Capture-marquage-recapture

La méthode de capture-marquage-recapture (*CMR*) est fréquemment utilisée lors de l'étude d'animaux terrestres ; elle se déroule, comme son nom l'indique, en trois temps, selon un principe simple (Hammond 2001) :

- Première étape : capture d'un nombre n_1 d'individus appartenant à la population étudiée de taille totale N
- Deuxième étape : marquage (bague, boucle d'oreille, puce électronique ou toute autre marque persistante dans le temps qui ne handicape pas l'animal qui la porte) de ces n_1 individus qui sont ensuite relâchés dans leur milieu
- Troisième étape : après une période de transition suite aux deux étapes précédentes, on capture n_2 individus dans la population ; parmi ceux-ci, on compte combien (m) sont marqués et avaient donc été capturés lors de la première étape

Si on fait l'hypothèse que tous les individus de la population ont la même probabilité d'être capturés et que la population reste identique entre les deux séances de capture (modèle de Lincoln-Petersen), on peut poser la relation $\frac{n_1}{N} = \frac{m}{n_2}$.

Il est ensuite facile, si l'on veut estimer la taille N de la population, d'obtenir $N = \frac{n_1 n_2}{m}$, N étant nommé estimateur de Petersen (également noté \hat{N} , l'accent circonflexe soulignant que la valeur obtenue n'est qu'une estimation).

Cet estimateur très simple est par ailleurs en phase avec le raisonnement instinctif qui admet que la population totale est probablement très grande si aucun des n_1 individus marqués à la première étape n'est recapturé lors de la troisième étape, et probablement assez petite (voire pourrait se résumer aux n_1 individus capturés initialement) si tous les individus capturés à la troisième étape se révèlent avoir été marqués lors de la première étape.

En partant de ce principe fondamental, il est possible de dériver la méthode en organisant des sessions de capture (assorties éventuellement de nouveaux marquages) supplémentaires, ou de proposer de nombreuses autres formules, qui peuvent par exemple offrir la possibilité de calculer les écarts-types associés aux estimations de population, être plus robustes vis-à-vis d'échantillons de faible taille ou encore permettre de modéliser des populations dites ouvertes (c'est-à-dire avec possibilité que la population subisse des entrées (naissances ou immigration) ou des sorties (décès ou émigration) d'individus), dont on pourra ensuite évaluer différents paramètres démographiques.

II.B.1.b. Adaptation à l'étude des cétacés

II.B.1.b.i. Une variante de la méthode CMR : la photo-identification

La technique *CMR* basique que nous avons décrit plus haut supposait deux captures et un marquage, donc (au moins) un contact physique avec l'opérateur et l'organisme étudié. Cela peut se révéler problématique lorsque le sujet de l'étude est un animal très farouche, difficilement marquable ou difficilement capturable. Il est néanmoins possible de dériver le principe de la *CMR* vers des méthodes non invasives, sans contact physique ; les dénominations des étapes (capture, marquage, ...) pourront continuer à être utilisées mais seront à considérer au sens figuré (Buckland, York 2002).

En particulier, une adaptation « à distance » de la technique *CMR* fréquemment utilisée pour l'étude de faune sauvage repose sur le principe de la photo-identification :

- On considère qu'un animal est capturé et marqué lorsqu'il est photographié et que certains caractères individuels, reconnaissables et stables dans le temps, sont isolés et consignés dans une base de données
- On considère que l'animal est recapturé lorsqu'il est photographié une deuxième fois et que l'étude des images permet de déterminer que l'animal avait déjà été inscrit dans la base de données ; si des marques individuelles supplémentaires sont remarquées sur cet animal, on met à jour son profil dans le fichier pour affiner son identité propre et faciliter les comparaisons futures dans le cas où l'animal serait amené à être photographié une troisième fois.

Si on désire mettre en place un protocole similaire à celui décrit plus haut pour la méthode *CMR* simple à deux prélèvements, il suffit d'organiser deux sessions de photographies séparées dans le temps, et puis de faire l'analogie avec les termes utilisés précédemment, c'est-à-dire avec n_1 correspondant au nombre d'animaux photo-identifiés individuellement lors de la première session, n_2 au nombre d'animaux photo-identifiés individuellement lors de la seconde session et m le nombre d'animaux qui avaient été initialement identifiés lors de la première session et que l'on a photographiés (et reconnus) lors de la seconde session.

Si cette technique de travail offre, par rapport à l'usage de la méthode *CMR* au sens strict, une certaine praticité d'utilisation puisqu'elle ne nécessite pas de besoin physique avec l'animal, elle n'a pas que des avantages puisqu'elle est notamment dépendante de la qualité des images utilisées, des compétences des opérateurs qui vérifieront les recaptures photographiques, ainsi que de la « reconnaissabilité » des animaux concernés.

Cette dernière varie considérablement avec l'espèce étudiée, ce qui réduit donc le spectre des espèces pour lesquelles il est possible d'estimer une taille de population via photo-identification :

- il peut en particulier s'agir d'une reconnaissance basée sur la morphologie ou la pigmentation, lorsque celles-ci sont propres à chaque individu et sont stables dans le temps (cas des lynx, par exemple, dont la fourrure tachetée est différente pour chaque animal (Alonso et al. 2015))
- l'identification peut également porter sur des signes distinctifs acquis (cicatrices en particulier) à condition que ces caractères ne soient pas, ou peu, remodelés au cours du temps, afin que l'animal puisse être reconnu sans erreur s'il est recapturé par la suite. Notons par contre que, si des animaux de très nombreuses espèces peuvent parfois porter un caractère permettant une reconnaissance individuelle, qui pourra être anecdotiquement utilisée pour des considérations diverses (utilisation du territoire, relations sociales, etc...), il est cependant nécessaire pour utiliser efficacement la méthode *CMR* que la grande majorité des individus de l'espèce porte ce type de caractères, afin que la quasi-totalité des individus photographiés puissent être considérés comme étant photo-identifiés et donc « marqués ».

II.B.1.b.ii. Spécificités des cétacés océaniques

Des contraintes supplémentaires apparaissent rapidement lorsque l'on désire travailler par photo-identification sur des cétacés vivant au large. Il faudra en particulier veiller à ce que le protocole d'étude tienne compte :

- de la surface très élevée de l'aire d'intérêt, qui peut atteindre plusieurs dizaines (voire centaines) de milliers de kilomètres carrés même dans le cas d'animaux relativement sédentaires
- de la faible disponibilité en surface des animaux, surtout dans le cas des animaux effectuant des plongées de longue durée
- de la forte influence des aléas météorologiques, qui empêchent fréquemment tout travail pendant plusieurs jours d'affilée.

Ces paramètres amènent à une faible probabilité globale de rencontre avec un animal cible, ce qui se traduira par un nombre assez peu élevé d'animaux identifiés puis d'animaux recapturés, et donc une précision assez faible des estimations. De plus, contrairement à de nombreuses espèces terrestres, l'automatisation ne sera d'aucune aide puisque les cétacés ne peuvent pas être capturés par des pièges photographiques.

II.B.2. Conception d'un catalogue de photo-identification

II.B.2.a. Origine des données

Les images utilisées pour construire ce catalogue de photo-identification des *Ziphius* nord-tyrrhéniens ont deux origines :

- Données recueillies par le Groupe de Recherche sur les Cétacés : ces *Ziphius* ont été photographiés dans le Nord de la mer Tyrrhénienne durant les saisons estivales 2006 à 2012 (les conditions météorologiques n'ont pas permis de maintenir un effort constant pendant ces sept années, et on soulignera notamment l'absence de données convenables

pour la saison 2009) à partir d'un voilier de recherche, au cours d'observations qui visaient principalement à étudier le comportement normal des Ziphius. Cet objectif prioritaire nécessitait d'être non-invasif afin de ne pas provoquer de réaction de la part des animaux, et les observateurs étaient donc à distance élevée (plus de 250 m) des animaux sauf si ceux-ci finissaient par s'approcher volontairement du voilier. Aucune manœuvre particulière n'était effectuée pour améliorer la qualité des images ; celles-ci étaient prises grâce à des appareils photographiques numériques de type *Reflex* munis de téléobjectifs (focales variant de 150 à 500 mm selon les situations) afin de pallier autant que possible le problème des distances importantes. Les expositions, de qualité variable (certaines photographies étaient à contrejour), ne pouvaient pas être optimisées, de même que les angles de prise de vue, parfois non idéaux.

- Images fournies par le Docteur Luca Bittau (*Dipnet / SeaMe Sardinia*) : elles ont été recueillies dans le Nord de la mer Tyrrhénienne pendant les étés 2011, 2012, 2013 et 2014, au cours de sorties cétoologiques en vedette motorisée à partir du Nord-Est de la Sardaigne. Les observations de Ziphius avaient pour but principal la photo-identification des individus. Les animaux étaient photographiés en utilisant un matériel similaire à celui décrit précédemment ; le format de l'embarcation et la conception des missions permettaient une optimisation convenable des conditions de prise de vue.

La qualité des images disponibles pour composer le catalogue est donc relativement hétérogène ; les photographies provenant de l'équipe sarde sont globalement plus adaptées au travail de photo-identification mais le jeu de données français présente l'avantage notable de couvrir une période de sept ans.

II.B.2.b. Marques d'intérêt chez le Ziphius

Nous avons souligné précédemment que l'utilisation de la photo-identification ne pouvait être efficace que pour des espèces dont les représentants présentent des signes extérieurs permettant de les identifier individuellement.

Malheureusement la morphologie générale des Ziphius est peu diversifiée parmi les différents individus, et il serait donc illusoire de vouloir distinguer de façon certaine deux animaux à partir de la forme de leur dos ou de leur aileron dorsal. De même, bien que les pigmentations soient, comme nous l'avons noté, assez variables selon les individus, ces variations proviennent

souvent d'une différence de sexe ou de classe d'âge (Coomber et al. 2016), et ne sont donc pas suffisantes pour identifier formellement un individu. Ces livrées sont de plus fréquemment altérées par la présence d'un film de diatomées collé à la peau de l'animal, lui ajoutant une teinte verdâtre (Bennett 1920) ; cette dernière ne peut même pas être considérée comme caractère permanent puisque les proliférations de diatomées varient selon les saisons et selon les années (Rigual-Hernandez et al. 2013).

Une relative uniformité règne donc à première vue ; elle est cependant réfutée, lorsque l'on observe un individu plus finement, par l'accumulation de cicatrices constatée chez de nombreux *Ziphius*, comme nous avons déjà eu l'occasion de le signaler dans ce travail. McSweeney *et al.*, qui travaillent sur des *Ziphius* à Hawaii, parviennent à des identifications individuelles très convenables en se basant sur les encoches présentes sur les ailerons dorsaux, les cicatrices linéaires consécutives aux interactions intraspécifiques agressives, et les taches blanchâtres résultant de rencontres avec des squalelets (petits requins – les adultes mesurent de 40 à 50 cm – du genre *Isistius*) (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007). Ces derniers, appelés de manière imagée *cookie-cutter sharks* en anglais, ont en effet la particularité d'arracher par morsure des petites bouchées de chair et de lard sous-cutané, et de provoquer ainsi l'apparition progressive d'une multitude de cicatrices ovales sur certains grands cétacés, dont les *Ziphius*, ce qui sera d'une grande utilité pour un photo-identificateur : McSweeney *et al.* décrivent ces taches blanchâtres comme les indices les plus utiles (d'autant plus qu'une fois présentes, elles semblent ne subir aucune modification postérieure sur une période d'au moins onze ans, ce qui souligne leur fiabilité dans le cadre d'une étude de longue durée), et s'en servent non seulement pour identifier les individus, mais aussi pour évaluer grossièrement leur classe d'âge en supposant que le nombre de ces cicatrices est proportionnel à l'âge du *Ziphius* (un individu adulte peut en présenter plusieurs centaines) ; combinées aux cicatrices linéaires (retrouvées chez tous les individus subadultes ou adultes observés), ces marques permettent aux cétologues étudiant cette population de considérer tous les adultes comme reconnaissables individuellement, de même que la majorité des subadultes (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007).

Cette situation n'est cependant pas forcément généralisable à toutes les populations de *Ziphius*, notamment pour ce qui est des cicatrices ovales provenant des squalelets puisque ceux-ci ont une aire de répartition principalement circumtropicale (Jahn, Haedrich 1988).

De fait, Rosso *et al.*, en étudiant les marques présentes sur les *Ziphius* du golfe de Gênes, ne comptent que peu de taches blanchâtres (celles-ci représentent moins de 7% des marques observées, et il n'y en a, en moyenne, que deux à trois par animal). Les cicatrices linéaires

correspondant notamment aux interactions intraspécifiques sont en revanche bien présentes (elles représentent à peu près 65% des marques observées, et on en trouve en moyenne entre 26 et 27 par individu, avec de fortes hétérogénéités puisque ce compte va de 0 à 156 selon les individus, les mâles adultes en comptant notamment en moyenne plus de cinq fois plus que les femelles adultes, signe d'une probable compétition entre mâles dans le cadre de la reproduction) (Rosso et al. 2011).

En comparant les photographies d'individus rencontrés à plusieurs reprises, Rosso *et al.* calculent les taux de disparition pour différents types de marques ; notons qu'ils choisissent de faire abstraction de l'origine de ces marques, qui peut être intraspécifique (cette origine est en particulier établie avec certitude dans le cas où on observe deux cicatrices linéaires parallèles (tel que visible sur l'animal présenté sur la [figure 14](#)), chaque trait correspondant à une des deux dents du mâle responsable) ou interspécifique (la cicatrice peut alors résulter de l'action d'un parasite (poisson ou arthropode), d'un prédateur (grand odontocète ou requin), d'un humain (via hélices ou engins de pêche), voire éventuellement d'une proie), et se concentrent plutôt sur leurs caractéristiques physiques (largeur, profondeur, ...). Ils en concluent que seules les encoches (sur l'aileron dorsal ou sur le tiers post-aileron du dos (dit « pédoncule caudal »)) et les cicatrices larges ou profondes (linéaires (d'origine intraspécifique) ou non) semblent conservées de manière certaine au cours du temps, et devraient donc être utilisées en priorité lors d'études de photo-identification sur le long terme. Parmi les adultes, dont 100% sont marqués, 100% des mâles et 94% des femelles présentent au moins une de ces marques « indélébiles » (les subadultes, dont le sexe est en général indéterminable en mer, sont également tous marqués mais ne sont que 68% à présenter au moins une marque indélébile), ce qui indique qu'un travail de photo-identification de qualité correcte pourra être mené en Méditerranée, même en l'absence des cicatrices de squalelets dont l'utilité avait été soulignée par McSweeney *et al.* (Rosso et al. 2011).



Figure 14 : Plusieurs paires de cicatrices linéaires parallèles (résultant d'une agression par un *Ziphius* mâle) sur le flanc gauche de cette femelle adulte ; ces marques sont vraisemblablement indélébiles

II.B.2.c. Sélection des images et construction du catalogue

II.B.2.c.i. Objectifs idéaux

La mise en place du catalogue de photo-identification des *Ziphius* rencontrés dans la partie Nord de la mer Tyrrhénienne a nécessité l'établissement d'un certain nombre de critères régissant l'inclusion ou non d'une photographie dans le catalogue.

Celui-ci, idéalement, devrait :

- Contenir la totalité des individus rencontrés dans la zone étudiée
- Permettre un accès aisé aux informations de terrain recueillies pendant l'observation de chaque animal identifié
- Présenter autant d'identifications complètes que de rencontres lorsqu'un animal a été observé à plusieurs reprises
- Ne contenir que des images de bonne qualité (mise au point correcte, animal occupant tout le cadre de la photographie, luminosité adaptée à l'analyse précise de toutes les cicatrices) permettant de travailler facilement

- Contenir assez d'images pour que l'entièreté du corps de l'animal soit analysable visuellement, et que chaque partie soit exposée de manière optimale.

Ce catalogue idéal relève malheureusement de l'utopie, en particulier dans le cas des Ziphius, puisqu'étant donnée la faible durée qu'ils passent en général en surface entre deux sondes, le chercheur a très peu de temps devant lui pour détecter des Ziphius qui viendraient de remonter (s'ils sont, bien sûr, à portée de vue), puis pour les approcher et se positionner de manière à pouvoir prendre les photographies désirées, tout en prenant soin de ne pas provoquer la fuite des animaux. Afin de s'en rapprocher, plusieurs lignes de conduite ont été suivies.

II.B.2.c.ii. Sur le terrain

Pendant les observations, les photographes essaient, autant que possible, de se répartir les animaux afin que tous soient photographiés. Ils tâchent également de photographier un maximum de zones anatomiques de l'animal : en particulier, il est souhaitable de prendre en photo les deux côtés de l'animal et d'avoir si possible, en plus d'une image montrant le dos et son aileron, une image montrant la tête (y compris le bout de la mandibule afin d'y voir d'éventuelles dents), et une montrant le tiers du corps postérieur à l'aileron dorsal (sur un mâle dont le dos sera naturellement blanchâtre et présentera « trop » de cicatrices, il peut être plus facile de travailler sur cette zone). D'un point de vue technique, les photographes essaient évidemment d'obtenir des images nettes, avec un animal occupant la majeure partie du cadre et un éclairage permettant de discerner correctement les cicatrices ; les animaux devraient être photographiés parfaitement de profil afin de pouvoir analyser également la forme des ailerons dorsaux et des encoches qui pourraient y être présentes.

II.B.2.c.iii. Critère de qualité

Lors du nécessaire tri des images, il s'agira d'en sélectionner assez pour permettre une identification optimale de l'animal, si possible sans redondance pour un meilleur confort de travail (avec des images de bonne qualité, deux ou trois images par côté peuvent suffire ; voir par exemple une identification « compacte » de qualité très acceptable sur la [figure 15](#)).



Figure 15 : « Carte d'identité » de l'individu Zc112058_A ; ses deux dents (elles sont ici de petite taille donc peu visibles sans agrandir l'image) indiquent un mâle, ce qui est cohérent avec son schéma de pigmentation et la quantité de cicatrices qu'il porte ; l'identification du côté gauche a bénéficié d'une respiration très dynamique de l'animal et est excellente, tandis que celle du côté droit est moins bonne du fait d'un corps peu émergé et du reflet du soleil qui gêne légèrement l'examen des marques

Parallèlement, si une image est de qualité trop mauvaise (quelle qu'en soit la raison) et ne permet pas du tout d'identifier l'animal, elle ne pourra pas figurer dans le catalogue ; ceci est logique dans le cas d'animaux déjà bien photographiés, mais cela signifie également qu'un Ziphius qui ne serait identifié que par une très mauvaise photographie ne sera pas répertorié dans le catalogue et sera considéré comme « non-vu ». En raison du nombre de données limité, les identifications reposant sur des images de qualité médiocre sont en revanche conservées (le travail est dans ce cas plus laborieux qu'avec des images parfaites mais demeure possible du fait de la quantité souvent importante des marques et de leurs localisations variées).

II.B.2.c.iv. Exclusion de certains individus

Contrairement à certains auteurs qui préfèrent ne travailler qu'avec les individus les plus marqués (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007), nous choisirons de tout de même inclure dans notre catalogue les adultes peu marqués.

Ceci permet de ne pas se priver d'une partie des femelles adultes qui sont souvent assez peu marquées (le pourtour de la région génitale fait fréquemment exception à cette généralité, comme déjà mentionné par Coomber *et al.* (Coomber *et al.* 2016), ce qui pourrait par ailleurs sous-entendre une certaine pression provenant des mâles, mais cette zone est rarement photographiée correctement et ne peut donc pas servir de base de comparaison régulière) ; la pratique montre que le travail de photo-identification reste réalisable (voir par exemple la [figure 16](#) qui illustre la recapture d'un adulte peu marqué), et que le faible taux d'apparition des cicatrices sur ces femelles adultes (Rosso *et al.* 2011) peut même se muer en avantage puisqu'il induit une apparence assez stable dans le temps (exemple anecdotique de l'observation personnelle d'une femelle du golfe de Gênes dont le dos est resté identique pendant une période de plus de douze ans).



Figure 16 : Recapture de *Zc107072_B*, aisément détectable lors de la comparaison des flancs gauches de deux identifications ayant eu lieu à un peu plus de treize mois d'intervalle ; on peut voir que l'aspect de cette femelle adulte n'a que très peu changé entre les deux captures ; les photographies ont été prises autant de profil que possible mais l'angle de prise de vue n'est malgré tout pas exactement identique, ce qui donne l'impression d'une légère variation de l'emplacement des marques ; la forme de l'aileron dorsal semble légèrement variable entre les deux images, certainement du fait d'une flexion du dos de l'animal différente lors des deux photographies

Pour ce qui est des jeunes individus, Rosso *et al.* signalent en revanche que plus de 60% d'entre eux ne sont pas marqués de manière indélébile (15% ne présentent d'ailleurs aucune marque) (Rosso et al. 2011), ce qui en fait de mauvais candidats aux études de photo-identification, d'autant plus qu'il n'est pas acquis que certains caractères physiques (tels que la forme de l'aileron dorsal notamment) considérés comme stables chez l'adulte le soient chez un juvénile en croissance ; nous choisirons donc de ne pas les inclure dans notre catalogue.

II.B.2.c.v. Établissement du catalogue

Un catalogue de photo-identification des *Ziphius* nord-tyrrhéniens est donc constitué en tenant compte des différents aspects que nous venons de mentionner. Les différents animaux identifiés sont nommés par un code individuel, les photographies les caractérisant sont triées et classées, et des informations additionnelles (date, position, codes des autres observations dans le cas d'un animal recapturé, composition éventuelle du groupe, forme de l'aileron dorsal, pigmentation dominante, quantité approximative de cicatrices visibles, âge subjectif, présence de dents visibles, localisation des cicatrices les plus notables, etc...) sont consignées dans une base de

données lorsqu'elles sont disponibles, avec malheureusement une forte hétérogénéité dans leur disponibilité en raison de la double origine des données, de la qualité variable des identifications et des contraintes de terrain.

À partir de plusieurs milliers de photographies de Ziphius, on obtient ainsi un catalogue comptant 1186 images réparties en 162 identifications (indiquées dans le tableau III), que nous allons ensuite pouvoir comparer entre elles.

Tableau III : Bilan des identifications contenues dans le catalogue des Ziphius nord-tyrrhéniens.

Saison estivale	Nombre d'identifications
2006	4
2007	15
2008	14
2009	0
2010	8
2011	22
2012	31
2013	37
2014	31
Total : 162 identifications	

II.B.3. Recensement des recaptures au sein du catalogue

Une fois le catalogue établi peut commencer la laborieuse recherche de recaptures. Elle consiste à comparer entre eux les 162 Ziphius identifiés afin de déceler combien de ces animaux sont identifiés à plusieurs reprises ; ce travail est fondamental pour pouvoir mettre en œuvre la méthode de capture-marquage-recapture ; les chances de trouver des Ziphius identifiés plusieurs fois ne sont pas être négligeables puisqu'un caractère sédentaire est parfois noté chez ces animaux (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007 ; Cañadas, Vázquez 2014).

Il est difficile pour deux raisons principales qui sont l'hétérogénéité de la qualité des identifications (idéalement, un catalogue ne contenant que des images parfaites serait bien sûr

beaucoup plus confortable à étudier) d'une part, et l'évolution de l'apparence des animaux au cours du temps d'autre part.

Concernant ce dernier point, son influence est normalement réduite puisque, comme nous l'expliquions précédemment, nous choisissons de travailler avec des marques « indélébiles », mais deux paramètres compliquent tout de même légèrement les choses, surtout si plusieurs années séparent la capture de la recapture. Premièrement, les changements de pigmentation des animaux (blanchiment progressif du dos ou fixation d'un film de diatomées sur l'ensemble du corps) peuvent rendre plus difficile la reconnaissance d'une marque (et peuvent, à l'échelle de l'animal entier, changer complètement son apparence globale, empêchant toute reconnaissance « instinctive »). Ensuite, le principe d'une marque indélébile se base sur le fait qu'elle ne s'effacera pas (ou s'effacera très lentement) naturellement, mais elle peut tout de même être effacée *de facto* par d'autres marques qui s'accumuleront au cours du temps au même endroit et qui la masqueront (les mâles adultes ayant un taux d'apparition de cicatrices nettement supérieur à ceux des autres individus (Rosso et al. 2011), ce seront eux qui seront en général concernés par ce détail). À ce sujet, signalons que McSweeney *et al.* notent sensiblement plus de recaptures à long terme pour les *Ziphius* femelles que pour les mâles, et hésitent sur la manière d'interpréter ce résultat (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007) ; il n'est peut-être pas impossible que les modifications d'apparence plus rapides chez les mâles que chez les femelles puissent, en compliquant la détection des recaptures, être impliquées dans ce constat.

Nous avons décelé, parmi les 162 identifications cataloguées, 53 recaptures ; en d'autres termes, 53 identifications parmi les 162 consignées dans le catalogue sont des doublons et correspondent à des animaux identifiés à plusieurs reprises, donc vus lors de plusieurs observations indépendantes. On en déduit par un raisonnement très simple que notre catalogue qui comptait en apparence 162 identifications ne contient en fait que 109 individus distincts. Parmi ces 109 individus, 80 n'ont été identifiés qu'à une seule reprise, 6 ont été identifiés à plusieurs reprises mais au cours d'une unique saison (ils ont provoqué 8 recaptures), et 23 ont été identifiés lors de deux saisons distinctes ou plus (donnant lieu à 45 recaptures). Ces observations, qui confirment un certain degré de fidélité régionale, sont synthétisées au sein du tableau IV.

Tableau IV : Synthèse de l'analyse des recaptures contenues dans le catalogue.

Historique des individus	Nombre d'identifications originales	Nombre de recaptures
Individus identifiés une seule fois	80	0
Individus identifiés plusieurs fois au cours d'une unique saison	6	8
Individus identifiés lors de deux saisons distinctes	19	31
Individus identifiés lors de trois saisons distinctes	3	8
Individus identifiés lors de quatre saisons distinctes	1	6
Tous individus	109	53
Total des identifications	162	

II.B.4. Estimation de la taille de la population étudiée

II.B.4.a. Choix d'un modèle cohérent

II.B.4.a.i. Définition d'une session de capture

Afin de simplifier le travail d'un point de vue méthodologique en nous rapprochant du schéma basique de capture-marquage-recapture que nous avons introduit précédemment, nous devons déterminer un pas de temps qui délimitera les différentes « sessions de capture ». Ce pas doit être choisi de manière à être cohérent vis-à-vis des prospections ayant réellement eu lieu et à avoir des sessions représentant un effort approximativement similaire, en n'étant pas trop court pour éviter que trop de sessions n'aient donné lieu à aucune capture (une session d'un jour de prospection est donc inadaptée) tout en n'étant pas non plus trop long pour ne pas que trop de recaptures soient passées sous silence car ayant eu lieu au sein d'une seule session (le découpage en deux sessions de cinq ans est donc également inadapté).

Un compromis est adopté en considérant chaque saison estivale comme une session de capture, comme cela a par exemple été fait dans d'autres études de photo-identification sur des Ziphiidés des Bahamas (Claridge et al. 2012) ou d'Hawaii (Baird et al. 2009). Les animaux que nous avons identifiés plusieurs fois par an ne seront donc comptabilisés qu'une fois par saison, ce qui implique de se priver de 25 recaptures et de n'en considérer finalement que 28 sur les 53 recensées initialement.

Une matrice contenant l'historique de capture de chaque individu, et qui nous servira comme base pratique de travail, peut ensuite être constituée sur un principe très simple : pour chaque session de capture, la ligne de la matrice correspondant à chaque animal contiendra un 0 si l'animal n'a pas été identifié, et un 1 si l'animal a été identifié. La ligne correspondant à un animal (théorique) vu chaque année ne sera donc constituée que d'une suite de 1 (autant de 1 que de saisons), et celle d'un animal identifié lors d'une seule session (cas de 86 de nos individus) sera constituée d'un seul 1 (placé dans la colonne de l'année où il a été vu) entouré de 0. Les nombreux cas intermédiaires verront la ligne de leur historique de capture renseignée sur le même principe (au vu de ce que nous avons rapporté précédemment, 19 historiques contiendront donc deux 1, 3 historiques contiendront trois 1 et un seul historique contiendra quatre 1).

II.B.4.a.ii. Incompatibilité du modèle fermé

Nous avons expliqué, lors de la présentation des principes du modèle général de capture-marquage-recapture, que l'estimateur le plus simple pour évaluer la taille d'une population par *CMR* était celui de Petersen.

Nous pourrions donc penser qu'il serait suffisant, puisque nous considérons une saison de prospection comme une session de capture, de travailler sur des paires de saisons consécutives et de calculer l'estimateur de Petersen (ou plutôt sa version adaptée aux faibles effectifs, Chapman proposant $\hat{N} = \frac{(n_1+1)(n_2+1)}{(m+1)} - 1$, en reprenant les notations introduites précédemment (Buckland, York 2002)) grâce aux animaux recapturés d'une saison sur l'autre.

Ce n'est cependant pas le cas, puisque nous avons précisé que ces estimateurs n'étaient valables qu'à certaines conditions, et en particulier (Hammond 2001) :

- Les marques ne sont pas perdues pendant la durée de l'étude (entre les deux sessions de capture), n'influencent pas le comportement (ou la survie bien entendu) de l'animal marqué, et sont toujours repérées lors de la recapture d'un animal marqué
- Les animaux sont capturés au hasard, et tous les individus de la population (marqués – donc déjà capturés lors de la première session – ou non) ont la même probabilité de se faire capturer par l'opérateur (homogénéité de capture avec un échantillonnage aléatoire)
- La population étudiée reste identique entre les deux sessions de capture (la population est donc « fermée »).

Ces trois hypothèses sont mal respectées dans notre cas. La première court en effet le risque d'être éventuellement transgressée dans le cas où un animal marqué ne serait pas reconnu comme tel (recapture non décelée lors de la comparaison des identifications, par défaillance de l'opérateur) ; la stabilité des marques (les marques que nous utilisons sont normalement indélébiles) et leur non-influence sur les animaux sont en revanche très plausibles. La deuxième peut être bancal car bien qu'aucun choix ne soit fait lors de la capture d'un individu, une hétérogénéité de capture peut exister étant donné que certaines zones de l'habitat présumé de la population ont été plus prospectées que d'autres. Enfin, les sessions de capture étant espacées entre elles d'un an, la fermeture stricte de la population est très peu vraisemblable : outre la naissance de nouveaux animaux (ou plutôt, dans notre cas, la croissance de juvéniles qui les ferait passer dans la classe d'âge « cataloguable ») et la mort d'animaux (« marqués », c'est-à-dire photographiés lors de la première session du couple de saisons considéré, ou non), il n'est pas impossible que des émigrations ou des immigrations aient lieu, pas forcément à l'échelle de la mer Tyrrhénienne dans sa globalité mais de manière quasi-certaine à l'échelle de sa partie Nord.

Ces différentes transgressions aux hypothèses de travail du modèle de Lincoln-Petersen à population fermée, que nous aurions pu de prime abord être tentés de privilégier, conduisent donc à envisager un autre axe de travail.

II.B.4.a.iii. Vers l'adoption d'un modèle à population ouverte

Notre but est donc de trouver un modèle général qui est plus adapté à nos contraintes de travail et à la structure supposée de notre population de Ziphuis. Nous nous souvenons que lors de l'examen des hypothèses du modèle fermé de Lincoln-Petersen, la première (qui concernait les caractéristiques des marques) était assez vraisemblable, et que les points qui posaient surtout problème portaient sur l'hétérogénéité de capture et sur la fermeture de la population.

L'hétérogénéité de capture, inhérente à la manière dont ont été collectées les données, pourra difficilement être contournée ; les caractéristiques démographiques de la population peuvent en revanche être prises en compte de manière plus satisfaisante (car moins stricte) en considérant la population comme ouverte. Il est de plus possible que la considération d'une population ouverte puisse diminuer légèrement les conséquences de l'hétérogénéité de capture, puisque des animaux qui deviendraient moins disponibles à la capture car fréquentant une zone moins prospectée de la région étudiée pourraient être considérés comme sortant de la population ouverte (tout en nous rappelant cependant que des émigrations ou immigrations temporaires peuvent également amener d'autres biais dans un modèle).

Nous choisissons donc de nous diriger vers un modèle, dit *de Jolly-Seber*, à population ouverte ; les hypothèses sont assez semblables à celles du modèle de Lincoln-Petersen que nous avons déjà présentées, en étant moins strictes sur la structure démographique de la population et en étant par nature plus adaptées à des sessions d'échantillonnage multiples (Xu et al. 2015) :

- Les marques ne sont pas perdues pendant la durée de l'étude, n'influencent pas le comportement ni la survie de l'animal marqué, et sont toujours repérées lors de la recapture d'un animal marqué
- Les animaux sont capturés au hasard, et tous les individus de la population (marqués ou non) ont la même probabilité de se faire capturer par l'opérateur
- Les animaux sont capturés, marqués (ou se font lire leur marque) et relâchés de manière instantanée
- Tous les animaux (marqués ou non) ont la même probabilité de survie entre deux sessions de capture consécutives (survie homogène)

Aucune de ces hypothèses n'est *a priori* franchement transgressée par notre protocole, mais comme précédemment certaines réserves existent notamment du point de vue de l'hétérogénéité de capture puisque la partie Nord-Ouest de la zone d'intérêt a reçu un effort de prospection plus

conséquent que les autres zones d'habitat de la population étudiée, en particulier du fait que les ports d'attache des navires opérateurs s'y situaient.

Ce modèle est exploré grâce au logiciel *MARK* et en particulier à son traitement de données de type *Population Analysis* (couramment désigné sous le terme « *POPAN* »), utilisé par de nombreuses autres études céatologiques plus ou moins similaires à la nôtre (par exemple sur des petits delphinidés fréquentant régulièrement un estuaire (Xu et al. 2015), sur une population très réduite de Baleines franches du Pacifique Nord (Wade et al. 2011) ou sur une population plus importante de Rorquals communs (Ramp et al. 2014), entre autres) et qui se base sur l'existence d'une « super-population » théorique qui contiendrait tous les animaux visés par l'étude de photo-identification (y compris, et c'est son but, ceux qui, pendant la durée du travail, entreraient ou sortiraient de la population *réellement* échantillonnée puisque cette dernière est ouverte).

Le traitement *POPAN* se base, dans le cadre du modèle de Jolly-Seber que nous avons introduit précédemment, sur trois types de paramètres afin de donner la taille N de la population ouverte étudiée :

- La probabilité de survie Φ_i qu'un animal survive entre la session de capture i et la session de capture $i+1$; celle-ci peut éventuellement varier au cours de l'étude (Φ_{2007} peut être différente de Φ_{2012} par exemple) mais doit, selon les hypothèses du modèle Jolly-Seber que nous avons énoncées auparavant, être la même pour tous les individus
- La probabilité de capture p_i qu'un animal susceptible d'être capturé (donc vivant, et faisant partie à ce moment de la population *réellement* échantillonnée) lors de la i^e session de capture le soit effectivement
- La probabilité d'entrée $PENT_i$ qu'un animal faisant partie de la « super-population » théorique entre dans la population *réellement* échantillonnée entre les sessions de capture i et $i+1$ (puis survive jusqu'à la session de capture $i+1$).

La seule information à introduire dans le programme *POPAN* par l'opérateur est la matrice contenant les historiques de capture de tous les individus rencontrés pendant l'étude.

Il faut ensuite que l'opérateur choisisse quel sous-modèle le logiciel devra tester : le sous-modèle qui fait le moins d'hypothèses est le sous-modèle entièrement dépendant du temps $\{\Phi(t), p(t), PENT(t)\}$, où les paramètres Φ_i , p_i et $PENT_i$ sont réévalués pour chaque session de

capture ; les sept autres sous-modèles (les trois paramètres pouvant chacun être supposés dépendants du temps ou stables pendant toute l'étude, huit sous-modèles de base sont potentiellement évaluables) peuvent être également demandés par l'opérateur selon les hypothèses qu'il juge crédibles, et pourront éventuellement être départagés en se basant sur le critère d'information d'Akaike corrigé pour les faibles effectifs (noté AIC_C) ; ces sous-modèles ne pourront cependant être utilisés avec confiance que si le jeu de données utilisé est assez bien ajusté à un jeu de données théorique qui correspondrait parfaitement au modèle général de Jolly-Seber.

Nous avons donc exécuté le logiciel *MARK* et son programme *POPAN* sur notre jeu de données. La matrice des historiques est préalablement adaptée en retirant l'année 2009 qui n'offre aucun résultat puis en spécifiant au logiciel que l'intervalle entre la troisième et la quatrième session de capture est de deux ans au lieu d'un afin qu'il puisse tenir compte de cette particularité lors de l'exécution de ses calculs.

Un test d'ajustement (module *RELEASE*) est réalisé et ne révèle malheureusement pas un bon ajustement des données au modèle idéal, en pointant en priorité leur quantité insuffisante ; une tentative est effectuée – en s'inspirant du travail de Rendell *et al.* sur des Cachalots (Rendell et al. 2014) – avec un jeu de données réduit aux années 2011, 2012, 2013 et 2014 (ces années concentrant la majorité des identifications, le but recherché ici est de proposer des données proportionnellement plus « riches »), mais le verdict du module *RELEASE* est similaire et ce jeu réduit n'est donc pas plus exploité par la suite.

Conscients de la faible significativité des résultats à venir, nous avons tout de même réalisé quelques analyses sur ce modèle, qui paraît relativement adapté à notre étude malgré la quantité insuffisante de nos données. L'ajustement au modèle n'étant à la base pas satisfaisant, les critères d'information AIC_C ne sont pas utilisés pour sélectionner un sous-modèle par rapport aux autres. En l'absence de données suffisamment étoffées pour pouvoir utiliser avec confiance ce type de sélection, nous avons réfléchi aux hypothèses relatives aux paramètres Φ_i , p_i et $PENT_i$ que nous pouvions raisonnablement faire dans le cas de notre étude :

- À propos de la probabilité de survie Φ_i : nous n'identifions pas de raison particulière qui l'amènerait à varier significativement au cours de l'étude (aucun échouage de masse n'a par exemple été documenté en mer Tyrrhénienne pendant notre étude) ; il serait donc

cohérent de la considérer stable (notée $\Phi(\bullet)$ pour souligner sa non-dépendance au temps) du début à la fin de notre travail

- Concernant la probabilité de capture p_i : l'effort de recherche n'ayant pas été identique pour toutes les sessions de capture, il semble assez logique que p_i ne soit pas la même pour toutes les saisons ; l'hypothèse de la variation au cours du temps est donc vraisemblable
- Enfin, en ce qui concerne la probabilité d'entrée dans la population $PENT_i$: les paramètres démographiques (notamment au niveau des mouvements de population au sein de la mer Tyrrhénienne ou du bassin méditerranéen dans son ensemble) étant extrêmement mal connus, il nous a semblé préférable de laisser à $PENT_i$ la possibilité de varier au cours du temps

Les deux sous-modèles finalement considérés sont donc le sous-modèle général $\{\Phi(t), p(t), PENT(t)\}$ faisant un minimum d'hypothèses, et le sous-modèle $\{\Phi(\bullet), p(t), PENT(t)\}$ dont les hypothèses, légèrement plus contraignantes que celles du sous-modèle général, nous semblent les plus adaptées à notre situation.

II.B.4.b. Résultats et discussion complémentaire

II.B.4.b.i. Estimations de N obtenues pour deux sous-modèles

Le modèle de Jolly-Seber pour population ouverte semble donc constituer un cadre général compatible avec nos conditions d'expérimentation, et nous avons, malgré la quantité insuffisante de nos données, choisi d'obtenir des évaluations de la taille de la population étudiée pour les sous-modèles $\{\Phi(t), p(t), PENT(t)\}$ et $\{\Phi(\bullet), p(t), PENT(t)\}$, ce dernier étant *a priori* plus adapté à notre étude.

Les résultats, à considérer avec beaucoup de défiance comme nous l'avons déjà souligné, sont présentés dans le tableau V.

Tableau V : Estimations de la taille de la population étudiée, accompagnées de leur erreur type et de leur intervalle de confiance à 95%, pour le sous-modèle entièrement temps-dépendant et le sous-modèle supposant la stabilité de la probabilité de survie.

Sous-modèle	Estimation de N	Erreur type	IC à 95%
$\{\Phi(t), p(t), PENT(t)\}$	1255 individus	906	[401–4597]
$\{\Phi(\bullet), p(t), PENT(t)\}$	409 individus	101	[267–679]

Il faut bien noter que ces deux estimations de N sont obtenues à partir du catalogue de photo-identification dont nous avons détaillé la création précédemment, et ne peuvent donc représenter que ce que nous avons inclus dans le catalogue : elles représentent donc la population des *Ziphius* subadultes et adultes (les nourrissons et juvéniles ne sont pas comptabilisés puisqu'ils étaient exclus du travail de *CMR*) fréquentant le Nord de la mer Tyrrhénienne, ou l'ayant fréquenté pendant les neuf ans qu'a duré notre étude.

II.B.4.b.ii. Éléments de réflexion supplémentaires

Plusieurs des hypothèses et suppositions que nous avons été amené à formuler au cours de notre raisonnement ont déjà été discutées au fur et à mesure de l'avancement de la réflexion ; certaines méritent toutefois que nous y revenions succinctement.

Premièrement, il faut se souvenir que lors d'une étude utilisant le principe de photo-identification, la comparaison entre les différentes identifications et la détection des recaptures est le point crucial sur lequel repose la suite du travail. Il est important que ce travail soit donc effectué sans erreur, et si possible plusieurs fois par des opérateurs différents. L'erreur la plus commune sera la non-détection d'une recapture (rupture de l'hypothèse de la lecture infaillible des marques, qui est une des hypothèses de travail des modèles de Lincoln-Petersen et de Jolly-Seber) ; celle-ci, surtout en cas de données peu nombreuses, pourra induire un biais vers le haut lors de l'estimation de la taille de la population, puisque le même individu vu deux fois sera malencontreusement comptabilisé comme deux individus distincts, augmentant artificiellement la population. Ce risque d'erreur peut être réduit au maximum en n'utilisant dans le catalogue que des photographies de bonne qualité afin de n'avoir que des identifications parfaites, mais cette restriction diminuera encore plus la quantité de données qui était déjà dans notre cas

insuffisante... Nous pouvons relativiser quelque peu ce risque lors d'un travail sur des Ziphius puisque, ces animaux exhibant souvent un nombre important de marques, situées à des endroits variés, la comparaison des individus est souvent possible même lorsque la qualité des identifications laisse à désirer ; un biais vers le haut de nos estimations ne pourra néanmoins pas être totalement écarté.

S'agissant du respect des autres hypothèses de travail du modèle de Jolly-Seber, deux autres aspects avaient pour l'instant été passés sous silence :

- Concernant l'hypothèse de l'égalité de probabilité de capture parmi tous les individus, nous avons signalé que l'échantillonnage inégal dans la zone d'intérêt pouvait induire une hétérogénéité de capture, mais il faut aussi noter qu'une hétérogénéité de capture peut également découler du comportement individuel de chaque animal (le tempérament propre à un animal, son vécu positif ou négatif avec des embarcations humaines, son âge, son sexe, son statut physiologique (femelle suitée en particulier) sont autant de paramètres susceptibles de conduire un animal à être étudiable facilement ou au contraire à fuir rapidement à l'approche des photographes) ; notons en revanche qu'il ne devrait pas y avoir de phénomène de réponse à la capture qui modifierait la probabilité de capture d'un individu qui aurait déjà été capturé une première fois, puisque la capture est uniquement photographique et non physique comme lors des expériences de *CMR* traditionnelles.
- Les spécificités individuelles peuvent également jouer sur un deuxième aspect, mettant cette fois en péril l'hypothèse de la survie entre deux sessions de capture homogène pour tous les individus étudiés, puisqu'il apparaît par exemple assez logique qu'un animal très vieux ait en fait une probabilité de survie entre deux saisons plus faible que celle d'un animal d'âge intermédiaire.

Ces deux points peuvent donc menacer le respect des hypothèses du modèle, et biaiser les estimations. Il existe un moyen de minimiser leur influence puisqu'il « suffirait » de séparer les animaux en différentes classes selon par exemple leur âge, leur sexe, ou leur accompagnement par un nourrisson, et de permettre ensuite aux paramètres Φ , p et $PENT$ de varier en fonction de la classe de l'animal considéré (mais aussi du temps si désiré, bien entendu). C'est une situation idéale mais qui demande d'avoir un nombre important de données, et nous ne pourrions donc pas y prétendre.

La multiplicité et la validité parfois peu évidente des hypothèses que nous avons dû formuler pour finalement proposer une estimation de 409 [267-679] individus fréquentant la zone nord-tyrrhénienne ont rendu cette estimation très peu fiable (elle n'est cependant pas complètement aberrante puisque du même ordre de grandeur, par exemple, que celle de 400 Cachalots obtenue par Rendell *et al.* dans le Nord-Ouest du bassin méditerranéen (Rendell et al. 2014)). Nous avons de plus vu que, après avoir persisté à utiliser le modèle de Jolly-Seber sans avoir malheureusement obtenu l'assurance que notre jeu de données s'y ajustait correctement, le choix du sous-modèle peut constituer une nouvelle étape lourde de conséquences puisque les deux estimations obtenues pour deux sous-modèles distincts sont sensiblement différentes.

Ce choix aurait indéniablement été plus facile si nos données avaient été en quantité supérieure et si le jeu de données avait été correctement ajusté au modèle théorique, mais ce n'est pas pour autant que notre initiative de favoriser le sous-modèle $\{\Phi(\bullet), p(t), PENT(t)\}$ est forcément malvenue, puisque certains travaux portant sur des situations relativement similaires à la nôtre (mais avec une quantité de données supérieure et un ajustement des données au modèle théorique nettement meilleur que le nôtre) et s'étant conformés aux critères d'information AIC_C lors du choix du sous-modèle ont eux aussi abouti à la sélection d'une probabilité de survie stable au cours du temps (Reisinger, de Bruyn, Bester 2011 ; Wade et al. 2011).

II.B.4.b.iii. Comparaison avec d'autres zones géographiques

Si notre estimation d'une population de *Ziphius* nord-tyrrhéniens comptant 409 [267-679] individus ne doit pas être considérée comme exacte, on peut néanmoins s'en servir comme d'un ordre de grandeur approximatif.

Cet ordre de grandeur est sensiblement plus élevé que les résultats publiés pour d'autres zones géographiques où des *Ziphius* ont été étudiés par photo-identification.

Cette différence peut être due uniquement à une malfonction de notre modèle ou peut provenir d'une population réellement plus élevée dans notre zone d'étude que dans les autres zones concernées.

Il est vraisemblable qu'une différence réelle existe entre le Nord de la mer Tyrrhénienne, qui présente un large territoire de mer ouverte propice aux *Ziphius*, et les archipels océaniques où des populations résidentes de petite taille ont été identifiées autour de certaines îles, comme par exemple l'île d'Hawaii (estimation de 56 individus (Baird et al. 2009)) ou l'île d'El Hierro aux

Canaries (estimation de 44 individus (Marrero Perez 2014)) ; notons que pour ces deux exemples les *Ziphius* cohabitent également avec d'autres Ziphiidés résidents.

La responsabilité de notre modèle est peut-être plus impliquée lorsque l'on compare notre estimation à celle d'une centaine d'individus proposée par Rosso *et al.* dans le golfe de Gênes (Rosso, Tepsich, Moulins 2014), qui constitue un type d'habitat plus similaire au nôtre et qui est considéré comme une zone fortement abondante en *Ziphius* (MacLeod, Mitchell 2006).

Il existe néanmoins une raison de penser que la valeur supérieure de notre estimation par rapport à celles d'autres régions n'est pas uniquement consécutive à un modèle inadapté : elle repose sur la simple quantité d'individus uniques identifiés (qui est d'ailleurs le seul indicateur présenté dans certaines publications).

Ainsi, nous avons au cours de notre étude identifié 109 individus uniques (sans compter les nourrissons et juvéniles) au sein de notre catalogue ; c'est plus que les 35 identifiés à Hawaii (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007), les 32 identifiés autour de l'île mexicaine de Guadalupe (Cárdenas-Hinojosa, Hoyos-Padilla, Rojas-Bracho 2015), ou les 58 identifiés au large de l'île californienne de San Clemente (Falcone et al. 2009), et c'est approximativement similaire aux 92 identifiés (Ballardini et al. 2006) dans le golfe de Gênes, pour ne citer que quelques exemples de catalogues représentant des zones considérées comme riches en *Ziphius*.

Cela tend à montrer que quelle que soit la validité précise de notre estimation, son ordre de grandeur sous-entendant une population de taille importante est probablement réaliste.

II.C. ÉVALUATION DE L'ABONDANCE PAR TRANSECT LINÉAIRE

II.C.1. Présentation générale de la méthode

II.C.1.a. Principe fondamental

Nous avons au cours de la partie précédente étudié la population des Ziphius fréquentant le Nord de la mer Tyrrhénienne en nous focalisant sur les individus qui la constituent. Afin d'élargir notre vision de cette population et de sa taille, nous allons tenter d'aborder son étude par une autre approche indépendante, davantage basée sur la détermination de la « richesse en Ziphius » du milieu fréquenté par notre population.

Cette méthode repose sur l'observation d'animaux dans une zone d'intérêt, prospectée via plusieurs segments de transect linéaire (ceux-ci devront être conçus de manière à couvrir représentativement l'ensemble de la zone étudiée) (Buckland, York 2002). Les observations effectuées, et leurs caractéristiques (espèce, nombre d'individus, distance de détection, etc...), sont soigneusement consignées au cours de cet échantillonnage.

Lors de ce type de travail, de nombreuses données cétozoologiques habituellement intéressantes (sur la composition précise des groupes, le comportement, la reconnaissance individuelle des animaux, etc...) importent peu (dans l'idéal, il ne faut pas dévier de la route ni s'arrêter pour observer les animaux détectés donc ces informations seront souvent non recueillies), tandis que des informations très basiques sur les conditions de la détection en elle-même (gisement angulaire par rapport à la route du navire et distance radiale des animaux au moment où ils sont repérés par les observateurs, notamment) vont être ciblées en priorité, et seront ensuite utilisées pour calculer analytiquement la densité (puis l'abondance absolue) des cétacés étudiés dans la zone en question.

Pour ce qui concerne les cétacés, les segments sont en général parcourus sur un navire de recherche avec un équipage formé à la détection visuelle de ces animaux ; ils peuvent également, plus rarement, être survolés par avion sous certaines conditions. Notons qu'il est

éventuellement possible pour certaines espèces de remplacer les observations visuelles par des détections acoustiques au moyen d'un hydrophone, mais comme nous l'avons déjà souligné précédemment cette variation est mal adaptée au Ziphius et nous ne la développerons donc pas.

Si les bases théoriques de la méthode sont assez simples, il est souvent un peu plus difficile d'obtenir des résultats précis sans faire appel à des logiciels spécialisés. Nous nous appuyerons notamment au cours de ce travail sur le logiciel *DISTANCE* (Buckland et al. 1993).

II.C.1.b. Hypothèses de travail

Afin de maximiser l'exactitude des estimations de densité et d'abondance que nous allons tenter d'obtenir, certaines règles doivent être respectées (totalement, dans l'idéal) lors de la collecte des données, afin que les hypothèses qu'il sera nécessaire de formuler au cours des calculs soient aussi réalistes que possible.

Au niveau de la conception des trajets que parcourra le navire, les segments devraient être placés de façon aléatoire dans la zone d'intérêt, en veillant à ce qu'ils couvrent la zone de manière représentative et à ce que l'effort soit homogène (Buckland, York 2002).

Pour ce qui est des animaux et de leur détection, les hypothèses suivantes seront formulées lors du calcul :

- Les animaux situés exactement sur le trajet du bateau sont détectés à coup sûr (ce ne sera malheureusement pas le cas étant donné le faible temps que passe un Ziphius en surface mais nous parviendrons par la suite à tenir compte de ce problème)
- Les animaux sont détectés avant qu'ils ne réagissent à la présence du navire, et leur vitesse de déplacement horizontal en l'absence de dérangement est faible par rapport à la vitesse du navire (cette hypothèse est en général respectée, le travail en voilier offrant l'avantage de faire très peu réagir les Ziphius)
- La distance perpendiculaire au segment de transect en cours est mesurée correctement pour chaque détection (ce ne sera en pratique pas le cas sur un navire puisque les données mesurées avec une précision acceptable seront la distance radiale des animaux (notée r) et leur gisement angulaire par rapport au trajet du bateau (noté θ) au moment

de la détection ; la distance perpendiculaire au segment (notée x) est néanmoins facilement déductible par trigonométrie en appliquant $x = r \sin \theta$, comme illustré sur la figure 17)

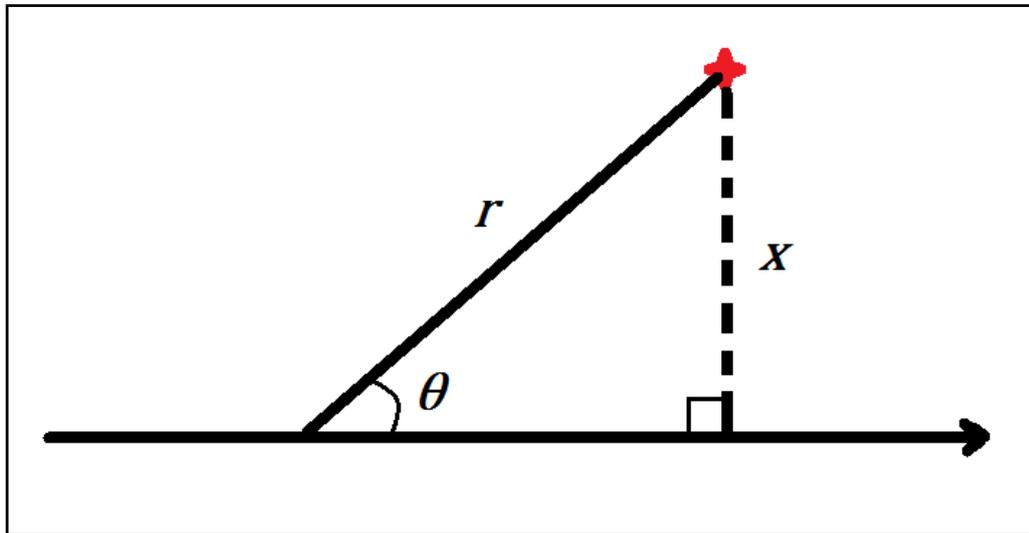


Figure 17 : Méthode de calcul de la distance perpendiculaire au segment x (légende : le trajet du navire est représenté par la flèche noire, le groupe de Ziphius détecté est symbolisé par la croix rouge)

- La détection d'un animal est indépendante de la détection d'un autre animal (cela ne sera notamment pas le cas dans le cas d'animaux vivant en groupes, comme le Ziphius ; nous pourrions passer outre ceci en considérant l'unité détectée comme le groupe plutôt que l'individu)

II.C.1.c. Aperçu succinct du raisonnement mathématique

Le principe du calcul, si l'on désire calculer l'abondance d'une espèce en particulier dans la zone prospectée, est ensuite extrêmement simple (Buckland et al. 1993).

Considérons par exemple que :

- nous avons parcouru lors de notre transect une distance de L kilomètres
- les observateurs détectent uniquement, mais sans en rater aucun, tout animal situé à moins de w kilomètres du trajet suivi par le bateau (c'est donc une distance perpendiculaire par rapport au segment de transect)
- nous avons observé, au total, n animaux de l'espèce étudiée.

La densité D (notable \widehat{D} pour souligner que ce n'est qu'une estimation) le long de la route que nous avons suivie s'exprime facilement ainsi (en animaux de l'espèce concernée par kilomètre carré) :

$$\widehat{D} = \frac{n}{2wL}$$

Si nous avons conçu correctement notre étude de la zone, les segments de transect ont été disposés de manière à couvrir de façon représentative toute la zone d'intérêt, et nous pouvons donc admettre que la densité estimée \widehat{D} est une moyenne valable pour la globalité de la zone ; on estime ainsi très simplement l'abondance absolue de l'espèce étudiée dans cette zone (de surface totale A en kilomètres carrés), avec la formule suivante :

$$\widehat{N} = A \times \widehat{D} = \frac{An}{2wL}$$

Nous nous rappelons que nous avons considéré que la totalité des animaux situés à une distance perpendiculaire de moins de w kilomètres du trajet du bateau étaient détectés (mais seulement eux). Cette hypothèse était pourtant hasardeuse, pour deux raisons principales :

- Les observateurs pourront parfois détecter certains animaux situés plus loin que la distance perpendiculaire w , et ne détecteront en réalité pas avec la même facilité tous les animaux situés à moins de w kilomètres du trajet du bateau : en pratique, leur efficacité de détection est donc maximale à proximité du bateau puis dépend de la distance des animaux par rapport au segment parcouru.
 - Nous appellerons g la fonction de détection qui représente la diminution de la détectabilité des animaux avec l'augmentation de leur distance perpendiculaire au trajet du bateau (variable notée x), et qui, par définition, présente comme valeurs particulières $g(0) = 1$ et $\lim_{x \rightarrow +\infty} g(x) = 0$
 - Nous pouvons introduire, pour tenir compte de cet aspect, la valeur μ , aussi appelée demi-largeur effective de la bande d'échantillonnage ; c'est la distance théorique pour laquelle il y a autant d'animaux situés à une distance perpendiculaire inférieure à μ non détectés qu'il y a d'animaux situés à une distance perpendiculaire supérieure à μ détectés. En d'autres termes, μ est

définie telle que $\int_0^\mu 1 dx - \int_0^\mu g(x) dx = \int_\mu^{+\infty} g(x) dx$, ce qu'on peut illustrer par la figure 18 ; nous pouvons par la suite déduire très rapidement que $\int_0^\mu 1 dx = \int_\mu^{+\infty} g(x) dx + \int_0^\mu g(x) dx$, d'où $\mu = \int_0^{+\infty} g(x) dx$

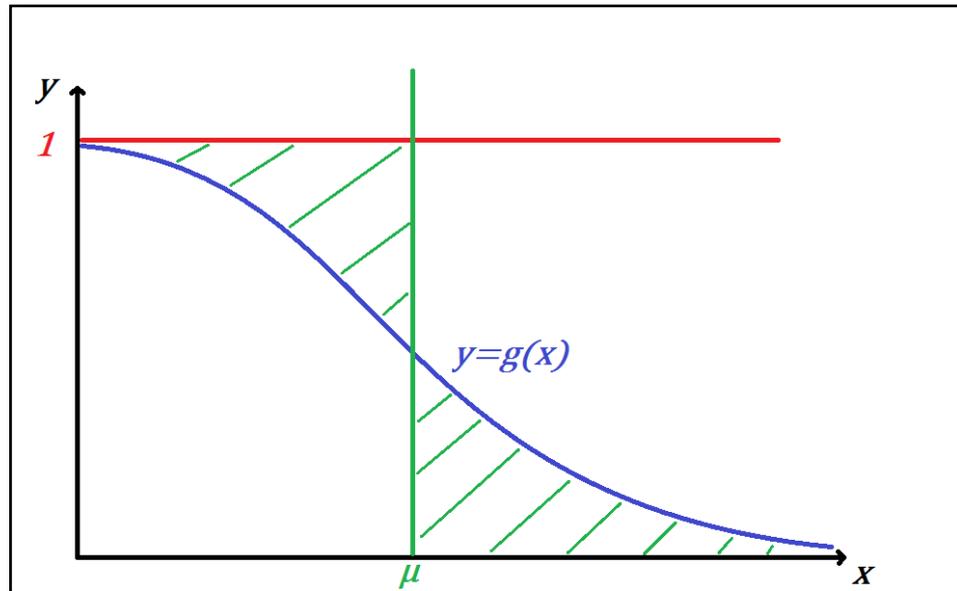


Figure 18 : Illustration de la définition de la demi-largeur effective de la bande d'échantillonnage μ ; les deux zones hachurées en vert ont la même aire

- Un animal qui serait situé exactement sur le trajet du bateau, et qui devrait donc théoriquement être détecté à coup sûr, peut en fait parfois ne pas l'être : c'est la situation où l'animal n'est en réalité pas « disponible » pour les observateurs, par exemple parce qu'il est en sonde en profondeur au moment où le bateau passe à sa verticale. Dans ce cas particulier, $g(0)$ n'est donc pas égale à 1 mais est égale à la proportion des animaux situés sur le segment de transect qui sera réellement détectée par les observateurs.

En présence d'une de ces situations où $g(0) < 1$, il est nécessaire de recalibrer la fonction g afin de nous trouver à nouveau dans le cas général où $g(0) = 1$, qui sert de base de travail théorique et qui nous avait notamment permis de définir μ .

Nous définirons donc un facteur $g_0 = g(0)$, dont nous nous servirons par la suite pour corriger l'estimation d'abondance et qu'il faut donc retenir précieusement (il sera introduit au dénominateur de \hat{D} et \hat{N} pour aboutir à $\hat{D}_{corrigée}$ et $\hat{N}_{corrigée}$), puis nous oublierons l'aspect des animaux non disponibles et redéfinirons g telle que nous l'avons définie initialement, en considérant que tous les animaux sont disponibles et que $g(0) = 1$.

D'un point de vue pratique, il est intéressant de remarquer que cette manipulation revient simplement à travailler, dans tous les cas, uniquement sur les animaux disponibles, puis à introduire à la fin du raisonnement un facteur correctif g_0 , qui sera inutile dans le cas basique (tous les animaux sont disponibles donc $g_0 = g(0) = 1$), mais qui sera utile dans les cas particuliers ($g_0 < 1$) que nous venons de présenter.

Nous pouvons ainsi corriger notre équation pour tenir compte de ces imprécisions (qui, nous le devinons d'après ce que nous avons décrit du comportement du Ziphius au début de ce travail, revêtiront une certaine importance), et l'écrire sous cette forme :

$$\hat{N}_{corrigée} = A \times n \times \frac{1}{2\mu L} \times \frac{1}{g_0} = \frac{An}{2\mu L g_0}$$

Enfin, remarquons que cette formule est adaptée dans le cas d'animaux solitaires, mais est peu pratique dans le cas d'animaux vivant communément en groupes. De plus, lorsque les animaux vivent en groupe, l'hypothèse de travail qui stipulait que la détection d'un animal est indépendante de la détection d'un autre animal n'est plus valable. Pour les animaux grégaires nous remplacerons donc le nombre n d'animaux par le produit du nombre n_{obs} d'observations et de la taille moyenne $E(s)$ d'un groupe.

L'équation finale prête à être utilisée est donc la suivante (Hammond 2001) :

$$\hat{N}_{corrigée} = \frac{An_{obs}E(s)}{2\mu L g_0}$$

Il ne reste à présent plus qu'à déterminer la valeur des différents éléments constituant la formule pour obtenir une estimation de l'abondance absolue de l'espèce d'intérêt dans la zone étudiée (donc, dans notre cas, du Ziphius dans le Nord de la mer Tyrrhénienne); ce n'est malheureusement pas toujours immédiat, et cela demande souvent de formuler des hypothèses supplémentaires qui constitueront autant de risques de biais.

II.C.2. Étude des termes de l'équation

II.C.2.a. Caractéristiques des détections de Ziphius

II.C.2.a.i. Importance au sein du travail

L'étude des caractéristiques basiques des détections (nombre d'individus composant le groupe détecté, distance radiale et gisement angulaire par rapport à la route du bateau) est capitale lors de l'application des méthodes de prospection par transect linéaire. Elles serviront en particulier à déterminer la fonction de détection g que nous avons introduite précédemment. Celle-ci sera elle-même nécessaire au calcul de la demi-largeur effective de la bande d'échantillonnage, c'est-à-dire le terme μ de notre formule fondamentale (Buckland et al. 1993).

Elles pourront aussi, avec une importance légèrement moindre, permettre d'estimer la taille moyenne du groupe $\overline{E(s)}$, qui pourra être égale à une simple moyenne arithmétique de la taille des groupes que nous avons observés, ou pourra être légèrement différente si une corrélation est constatée entre la taille des groupes et la distance de leur détection (un immense groupe de cétacés sera souvent plus facilement détectable à longue distance qu'un individu isolé (du fait du simple nombre d'individus disponibles pour être vus par l'observateur, mais aussi du fait des comportements sociaux démonstratifs plus fréquents dans les groupes de grande taille), faussant ainsi (biais positif) notre moyenne arithmétique).

II.C.2.a.ii. Nature des données utilisées

Afin d'étudier les caractéristiques des observations, un jeu de 41 détections de Ziphius est utilisé.

Ces 41 observations, représentant 107 animaux, ont été effectuées par le Groupe de Recherche sur les Cétacés au cours de prospections visuelles, en mer Tyrrhénienne mais aussi dans le reste de la Méditerranée, ou ailleurs dans le monde.

Elles ont été sélectionnées dans la base de données de manière à ce qu'elles aient toutes été recueillies dans des conditions standardisées, qui sont :

- Détection à partir d'un voilier de recherche de petite taille (12 mètres), naviguant de manière relativement discrète (voile et moteur peu bruyant) à vitesse modérée (2,5 mètres par seconde)
- Trois observateurs expérimentés sont opérationnels, scrutant chacun soixante degrés d'angle, afin que le secteur avant du bateau soit surveillé entièrement, depuis la proximité immédiate jusqu'à l'horizon
- Conditions de visibilité très bonnes (soit luminosité correcte, air clair, hauteur de houle inférieure à 30 cm, vent de force Beaufort 1 à 2 (*i.e.* vitesse du vent comprise entre 1 et 11 km/h)) à parfaites (soit luminosité correcte, air clair, absence de houle, vent de force Beaufort 0 (*i.e.* vitesse du vent inférieure à 1 km/h))
- Les trois informations fondamentales (distance radiale au moment de la détection, gisement angulaire des animaux par rapport à la route du navire, nombre d'individus présents dans le groupe) ont été acquises avec une précision acceptable et consignées.

L'ensemble de données ainsi créé est donc assez homogène, dans le but de maximiser la fiabilité des estimations que nous allons obtenir.

II.C.2.a.iii. Demi-largeur effective de la bande d'échantillonnage

L'estimation de μ découle immédiatement de l'estimation de la fonction de détection g qui exprime la probabilité de détection d'un groupe de Ziphius en fonction de la distance perpendiculaire de celui-ci par rapport au segment de transect parcouru par le bateau (variable x).

Pour estimer cette fonction, nous ferons appel à un logiciel spécialisé dans le traitement de ce type de données, *DISTANCE*.

Les trois informations fondamentales de chaque détection sont formatées afin d'être pris en charge par le logiciel. Nous paramétrons celui-ci afin qu'il tienne compte d'une certaine approximation ayant pu avoir lieu lors de la mesure des informations de détection sur le terrain, en accord avec les bonnes pratiques décrites par Buckland *et al.* (Buckland et al. 1993) : on considère que les mesures comprenaient une incertitude de 10 degrés sur le gisement θ et de 15% sur la distance radiale r , et les observations effectuées à une distance perpendiculaire x supérieure à 1500 m ne sont pas exploitées, ce qui exclut de l'analyse environ 5% des observations.

Nous choisissons de comparer plusieurs modèles de fonctions de détection théoriques (le logiciel calcule ensuite lui-même les paramètres les plus adaptés afin de tracer, dans le cadre de chaque modèle de définition théorique de g , une courbe qui épouse au maximum l'histogramme correspondant à nos détections).

Quatre types de fonction sont disponibles (semi-normale, uniforme, exponentielle négative et taux de hasard) et peuvent être combinées avec trois méthodes d'ajustement (cosinusale, polynomiale simple, et polynomiale d'Hermite). Il y a peu de différences entre les différentes fonctions de détection essayées ; en utilisant le critère d'information d'Akaike (*AIC*), nous sélectionnons la fonction de type semi-normale avec ajustement cosinusale comme étant celle ayant la meilleure correspondance aux données. Cette fonction g est représentée sur la [figure 19](#).

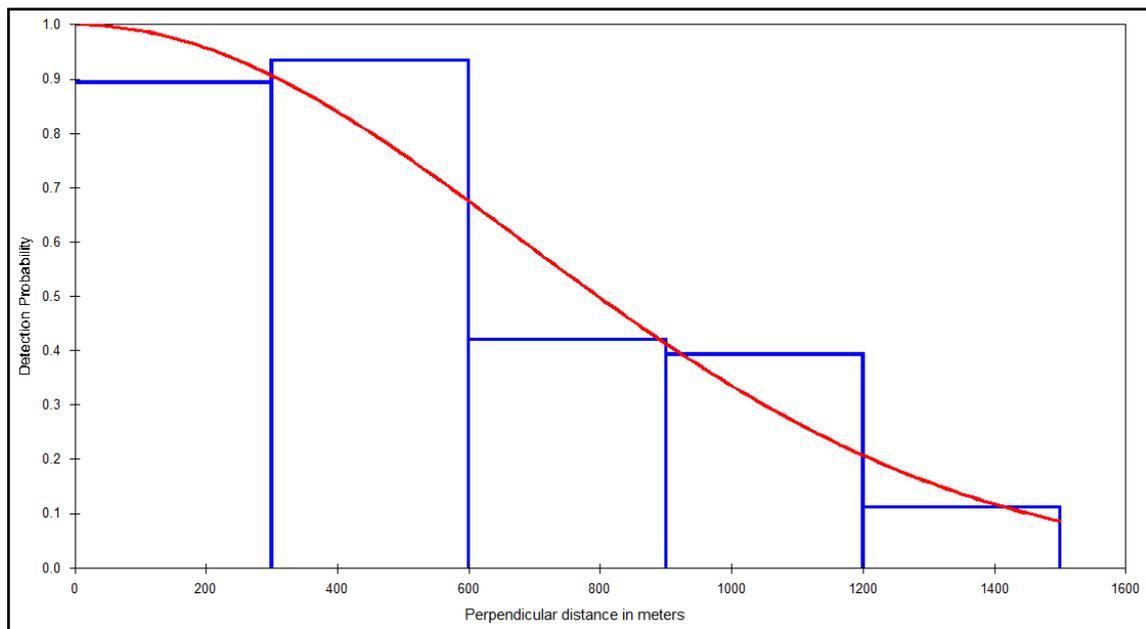


Figure 19 : Fonction de détection g correspondant à la détectabilité des groupes de Ziphius dans nos conditions d’observation (légende : en abscisse, la distance perpendiculaire x ; en ordonnée, la probabilité de détection $g(x)$ non corrigée ; l’histogramme bleu correspond à nos données de terrain ; la courbe rouge représente la fonction g et est fournie par *DISTANCE*)

La fonction de détection g étant estimée, nous pouvons obtenir la valeur de μ associée (qui, d’après la définition que nous en avons donnée et en tenant compte de l’exclusion des observations situées à plus de 1500 m, répond à l’expression $\mu = \int_0^{1500} g(x) dx$) ; elle est calculée automatiquement par *DISTANCE*, qui nous indique donc une demi-largeur effective de bande d’échantillonnage $\hat{\mu} \approx 0,825 \text{ km}$, avec un intervalle de confiance à 95% couvrant les valeurs [628-1085] mètres.

Nous pouvons signaler que, si la sélection d’une fonction semi-normale pour estimer g a été choisie sur la base du critère d’information d’Akaike, ce choix est loin d’être inédit si l’on se réfère à la littérature ; s’agissant de Ziphidiés, ce type de fonction est par exemple choisi par Pettex *et al.* (Pettex et al. 2014) ou par Moore et Barlow (Moore, Barlow 2013).

La valeur de μ que nous avons estimée est difficilement comparable avec d’autres études étant donné qu’elle est très spécifique aux conditions dans lesquelles ont été obtenues les

observations qui nous ont permis de la calculer. Wade et Gerrodette ont obtenu pour leur part une valeur de 0,86 kilomètre (Wade, Gerrodette 1993), tandis que Barlow liste différentes estimations provenant de divers travaux et comprises entre 0,23 et 1,79 kilomètre (Barlow et al. 2006), ce qui souligne la variabilité potentielle de μ en fonction des études.

II.C.2.a.iv. Taille moyenne des groupes

La taille moyenne réelle des groupes est en pratique calculée par *DISTANCE* en même temps que la demi-largeur effective de bande d'échantillonnage que nous venons d'aborder.

Afin de déterminer s'il existe une corrélation entre la taille des groupes observés et leur éloignement, le meilleur indicateur sur lequel peut s'appuyer le logiciel est en fait l'analyse de la corrélation entre, pour chaque groupe détecté, la valeur du logarithme népérien de son nombre d'individus et la valeur de sa probabilité de détection $g(x)$ (Buckland et al. 1993).

Dans notre cas, une corrélation négative significative ($p \approx 0,018$) est obtenue.

Cela n'est pas forcément surprenant puisque cela signifie que le logarithme népérien du nombre d'individu d'un groupe observé a tendance à diminuer lorsque $g(x)$ augmente ; la fonction \ln étant croissante et la fonction g décroissante, c'est donc que la taille d'un groupe observé a tendance à diminuer lorsque x (sa distance perpendiculaire au segment de transect) diminue, et donc qu'inversement la taille d'un groupe observé a tendance à augmenter lorsque x augmente.

La taille des groupes d'animaux (détectés ou non) étant *a priori* indépendante de sa localisation par rapport au navire, la tendance remarquée provient simplement du fait qu'un groupe situé à grande distance sera d'autant plus facilement détecté par les observateurs qu'il est de taille importante, faussant ainsi notre perception de la taille moyenne des groupes en la biaisant positivement : nous nous trouvons donc, de fait, dans la situation que nous avons présentée, et jugée vraisemblable, précédemment, et une simple moyenne arithmétique ($\frac{107}{41} \approx 2,61$ individus par groupe) surestimera donc la taille moyenne *réelle* des groupes de Ziphius.

DISTANCE estime donc par régression linéaire ce nombre moyen réel de Ziphius par groupe, et nous obtenons ainsi $\widehat{E}(s) \approx 2,18$ animaux par groupe, avec un intervalle de confiance à 95% couvrant les valeurs [1,79-2,65] animaux par groupe.

Cette valeur est, comme nous l'avions prévu, inférieure à la moyenne arithmétique mais elle est semblable aux valeurs obtenues de cette manière disponibles dans la littérature, Wade et Gerrodette indiquant par exemple une valeur moyenne de 2,2 individus par groupe (sur 91 groupes, le coefficient de variation étant faible (6%)) dans l'est de l'océan Pacifique tropical (Wade, Gerrodette 1993).

II.C.2.b. Correction de l'indisponibilité

II.C.2.b.i. Rappel de la problématique

Nous avons déjà abordé à de nombreuses reprises au cours de ce travail les difficultés découlant du comportement de sonde du Ziphius, et en particulier du fait qu'il ne soit disponible (donc éventuellement détectable par un observateur) en surface qu'une faible proportion du temps (nous avons évoqué au début de ce travail une moyenne d'environ 11%).

Un certain nombre de Ziphius seront donc indisponibles lorsque le navire et ses observateurs prospectionneront en surface et ne seront simplement pas comptés, même s'ils sont situés exactement sur le trajet du navire ($x = 0 \text{ m}$); C'est la transgression de l'hypothèse fondamentale $g(0) = 1$ que nous avons soulignée lors de la présentation des principes généraux de la prospection par transect linéaire.

Notons que lors de certaines études (par avion notamment), l'hypothèse $g(0) = 1$ peut également être transgressée par un biais de perception (qui s'ajoute au biais de disponibilité) qui correspond à un individu détectable (présent en surface) à distance $x = 0 \text{ m}$ mais non détecté du fait par exemple de mauvaises conditions météorologiques (Barlow 2015) ou de l'inexpérience des observateurs (Laake et al. 1997). Dans notre cas, lorsque nous travaillons en conditions standardisées (observateurs expérimentés, bonnes conditions de visibilité), nous considérerons le biais de perception comme négligeable (tel que, par exemple, considéré par Cañadas et Vasquez dans une situation similaire (Cañadas, Vázquez 2014)) pour les animaux présents en surface à distance détectable sur la route du navire, et nous nous focaliserons donc sur le biais de disponibilité.

II.C.2.b.ii. Moyens de correction

Nous nous rappelons qu'il suffit, pour respecter à nouveau l'hypothèse fondamentale et éviter des biais potentiellement considérables, de corriger nos estimations de densité et d'abondance par l'ajout au dénominateur d'un coefficient g_0 égal à la proportion des Ziphius situés sur le segment de transect (*i.e.* $x = 0 m$) qui est réellement détectée par les observateurs.

La détermination de ce coefficient peut parfois être difficile. Deux types de méthodes sont principalement utilisés dans ce but (Barlow et al. 2006) :

- L'utilisation d'une « double plateforme », qui consiste, sur le terrain, à estimer combien d'animaux n'ont pas été vus par le navire principal en utilisant en parallèle un deuxième navire ou une autre source d'observation (avion, personnel à terre) ; cette méthode est plutôt plus utilisée pour corriger les biais de perception (la double plateforme peut alors simplement être constituée de deux équipes indépendantes sur la même plateforme (Hammond et al. 2013)) que les biais de disponibilité
- La conception de simulations qui tiennent compte du comportement de sonde des animaux étudiés et des contraintes techniques et environnementales présentes sur le terrain (Barlow 1999).

Le coefficient g_0 à appliquer ne devrait de plus pas être le même pour toutes les études, puisqu'il est par nature variable selon les conditions de prospection ou l'expérience des observateurs comme nous l'avons déjà signalé, mais aussi bien sûr selon l'espèce étudiée. De nombreux auteurs publiant sur l'abondance de cétacés ont donc renoncé à corriger leurs estimations (Barlow et al. 2006 ; Wade, Gerrodette 1993 ; Mullin, Fulling 2004), mais la tendance actuelle est tout de même à la correction par les moyens cités précédemment.

Concernant le Ziphius, l'estimation de $g_0 \approx 0,23$ obtenue par Barlow (Barlow 1999) par simulation a souvent été prise pour référence, mais nos conditions de travail sont différentes des siennes (navire de recherche américain de grande taille naviguant à vitesse relativement élevée, observateurs postés en hauteur et équipés de jumelles à fort grossissement, etc...) et nous ne pourrions donc pas réutiliser cette valeur.

II.C.2.b.iii. Approximation d'un coefficient adapté

Une simulation basique, aux principes similaires à ceux utilisés par Barlow (Barlow 1999), est donc conçue à l'aide du logiciel *MATLAB* afin de pouvoir obtenir un coefficient g_0 adapté à nos conditions de recherche de Ziphius.

Elle dispose simplement des groupes de Ziphius sur le trajet rectiligne d'un navire imaginaire, et les fait sonder de manière semi-aléatoire : chaque groupe (tous les animaux le composant sont considérés comme synchronisés vis-à-vis de leurs sondes puisque c'est ce qui est observé sur le terrain) suit son propre cycle de sonde, dont les valeurs sont variables (selon une loi normale) autour de moyennes indiquées par l'opérateur (afin de maximiser la cohérence entre les différents facteurs estimés au cours de ce travail, les valeurs utilisées seront celles mesurées par le Groupe de Recherche sur les Cétacés en Méditerranée, qui sont d'ailleurs très semblables à celles que nous avons mentionnées précédemment) ; les différents groupes ne sont pas synchronisés entre eux.

La distance maximale de détection des Ziphius par les observateurs (dépendante des conditions de visibilité, de la morphologie et du comportement des animaux, et de l'expérience des observateurs ; par cohérence avec les conditions de prospection considérées précédemment nous tronquons cette distance à 1500 m) et la vitesse du navire (2,5 mètres par seconde dans notre cas) sont fixées par l'opérateur.

Le navire avance ensuite sur son segment rectiligne à vitesse constante, et l'ordinateur évalue quelle proportion des groupes de Ziphius présents sur son trajet est effectivement détectée.

L'expérience est ensuite recommencée un grand nombre de fois afin de pouvoir apporter une indication de la précision de l'estimation de g_0 , puis l'ordinateur affiche les valeurs obtenues comme illustré sur la [figure 20](#).

```

>> Gzero
Longueur parcourue par le navire de recherche, en kilometres ? 100000
Cétacé à cycle de sonde complexe (tapez 1) ou classique (tapez 0) ? 1
Combien de sondes courtes par cycle en moyenne ? 4
Ecart-type associé ? 1
Durée moyenne d'une sonde courte, en minutes ? 13
Ecart-type associé ? 3
Durée moyenne d'une sonde longue, en minutes ? 61
Ecart-type associé ? 10
Durée moyenne entre deux sondes (durée en "surface", donc), en minutes ? 3
Ecart-type associé ? 1
Distance maximale d'efficacité des observateurs, en mètres ? 1500
Nombre de répétitions du trajet ? 100
Nombre de groupes présents sur le trajet du navire ? 1000
Vitesse du navire, en mètres par seconde ? 2.5
Proportion des groupes ayant été détectés en moyenne lors d'un parcours de trajet :
    0.4777

Ecart-type associé :
    0.0163

```

Figure 20 : Estimation par *MATLAB* du coefficient g_0 corrigeant le biais de disponibilité d'un groupe de Ziphius dans nos conditions de travail

Nous utiliserons donc, pour apporter une correction aux estimations de densité et d'abondance, la valeur $\widehat{g}_0 \approx 0,48$.

Cette simulation est très simple, et le réalisme des valeurs qu'elle fournit est donc questionnable, mais elle présente l'avantage d'être adaptable à tous types de conditions de travail et tous types d'espèces. Notre estimation de 0,48 est par ailleurs cohérente vis-à-vis d'autres valeurs employées récemment pour les Ziphius (Cañadas et Vasquez utilisent des valeurs de g_0 comprises entre 0,70 et 0,38 selon les vitesses et les hauteurs de plateforme (Cañadas, Vázquez 2014)) ; de même, il est intéressant de constater qu'un paramétrage de notre simulation correspondant aux conditions utilisées par Barlow (Barlow 1999) nous fournit une estimation $\widehat{g}_0 \approx 0,234$, soit une valeur très proche du $\widehat{g}_0 \approx 0,23$ qu'il présentait.

II.C.2.c. Paramètres spatiaux

II.C.2.c.i. Définition de la zone de travail

Nous avons donc approximé les paramètres relatifs à la détection des groupes de Ziphius ; il nous faut maintenant définir les termes correspondant aux caractéristiques techniques de notre prospection.

Lors de la première partie de ce travail, nous avons noté que le Nord de la mer Tyrrhénienne semblait être une région attractive pour les cétacés, et en particulier les Ziphius, en raison de ses caractéristiques bathymétriques et océanographiques. Il est nécessaire de délimiter une zone de travail que nous choisirons de manière à ce qu'elle épouse la zone *a priori* propice à la présence de Ziphius.

Nous incluons naturellement l'environnement dont nous avons déjà souligné l'intérêt à plusieurs reprises, qui comporte des irrégularités bathymétriques comprises entre 800 et 2000 mètres de profondeur et une zone de productivité primaire relativement importante. Pour décider de ses frontières précises, nous nous appuyerons en particulier sur la présence apparemment relativement réduite des Ziphius au sud de la mer Tyrrhénienne (Santoro et al. 2015), leur faible attirance pour les plaines abyssales profondes (telles que celle située au centre de la mer Tyrrhénienne) constatée dans d'autres zones de Méditerranée nord-occidentale (données non publiées recueillies par le Groupe de Recherche sur les Cétacés) et la proportion quasi-négligeable de Ziphius fréquentant des zones de moins de 800 mètres de profondeur dans notre région nord-tyrrhénienne (Arcangeli et al. 2016).

Notre zone de travail sera donc établie selon deux critères : deux frontières, visibles sur la figure 21, délimiteront les limites générales Nord et Sud, puis à l'intérieur de ces limites la zone sera plus finement définie comme correspondant aux eaux de profondeur comprise entre 800 et 2000 mètres.

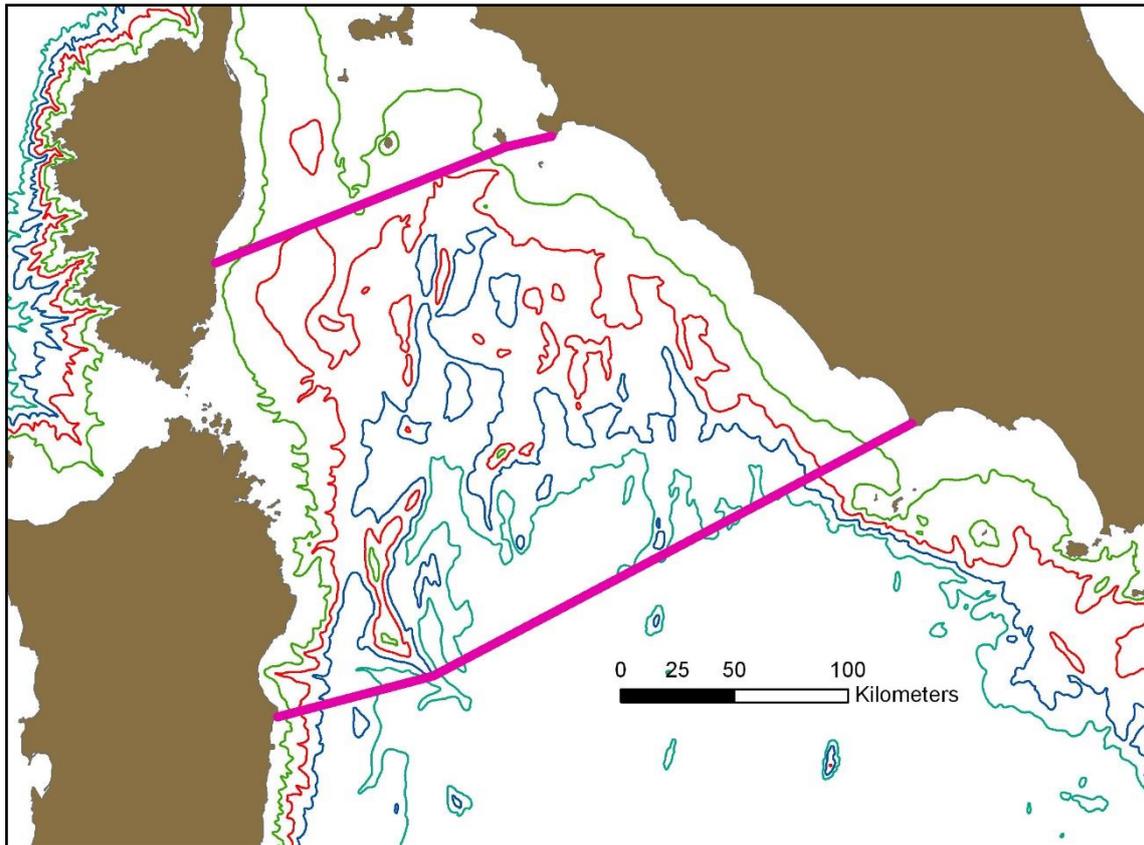


Figure 21 : Délimitation de notre zone de travail, représentée par les deux traits roses au Nord et au Sud, et par les isobathes 800 m et 2000 m à l'intérieur de cette zone (*légende : en vert, l'isobathe 200 m ; en rouge, l'isobathe 800 m ; en bleu roi, l'isobathe 1400 m ; en turquoise, l'isobathe 2000 m ; les autres isobathes ne sont pas représentés par souci de lisibilité*)

II.C.2.c.ii. Longueur du transect et nombre d'observations

Il s'agit à présent de définir la longueur totale du transect dont nous nous servirons lors du calcul de densité et d'abondance.

Nous sélectionnerons les segments à comptabiliser dans notre analyse selon deux critères :

- Les segments devront avoir été parcourus dans les mêmes conditions standardisées que celles que nous avons utilisées lors de la sélection des observations à analyser, afin d'être cohérent avec les estimations des paramètres de détection obtenues précédemment ; en particulier :
 - Petit voilier discret naviguant à 2,5 mètres par seconde
 - Secteur avant entièrement surveillé par trois observateurs expérimentés
 - Conditions de visibilité très bonnes à parfaites

- Les segments devront avoir été parcourus dans la zone de travail que nous venons de définir.

Les observations de Ziphius seront comptabilisées uniquement si elles ont été consignées de manière correcte et si elles ont été effectuées le long des segments de transect que nous venons de définir. Ainsi, une observation effectuée en dehors de la zone de travail ne sera bien évidemment pas comptabilisée, mais nous ne retiendrons pas non plus des observations qui auraient été faites lors d'un déplacement erratique du navire qui serait disjoint des segments de transect sélectionnés.

Sous ces conditions, nous sélectionnons au total 24 segments, représentant une longueur prospectée totale de 1288 kilomètres et ayant permis l'observation de 26 groupes de Ziphius au total (par souci de cohérence, ce nombre d'observations sera légèrement réduit par *DISTANCE* (qui donnera une valeur équivalente à un peu moins de 24 observations utilisables) afin de tenir compte des pratiques conventionnelles (troncation au-delà d'une distance perpendiculaire au segment de 1500 mètres et incertitudes de mesure, en particulier) que nous avons utilisées lors de l'analyse des paramètres de détection). Ces segments et ces observations sont représentés sur la figure 22 ; les segments ont été parcourus au cours de saisons estivales entre 2006 et 2012 et ne devraient donc pas être faussés par d'éventuelles variations annuelles. Une éventuelle variabilité saisonnière ne serait en revanche pas détectée par notre travail ; notons que McSweeney *et al.* décrivent néanmoins une stabilité géographique au fil des saisons pour les individus hawaïens (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007) (une différence avec les individus méditerranéens ne peut toutefois pas être exclue).

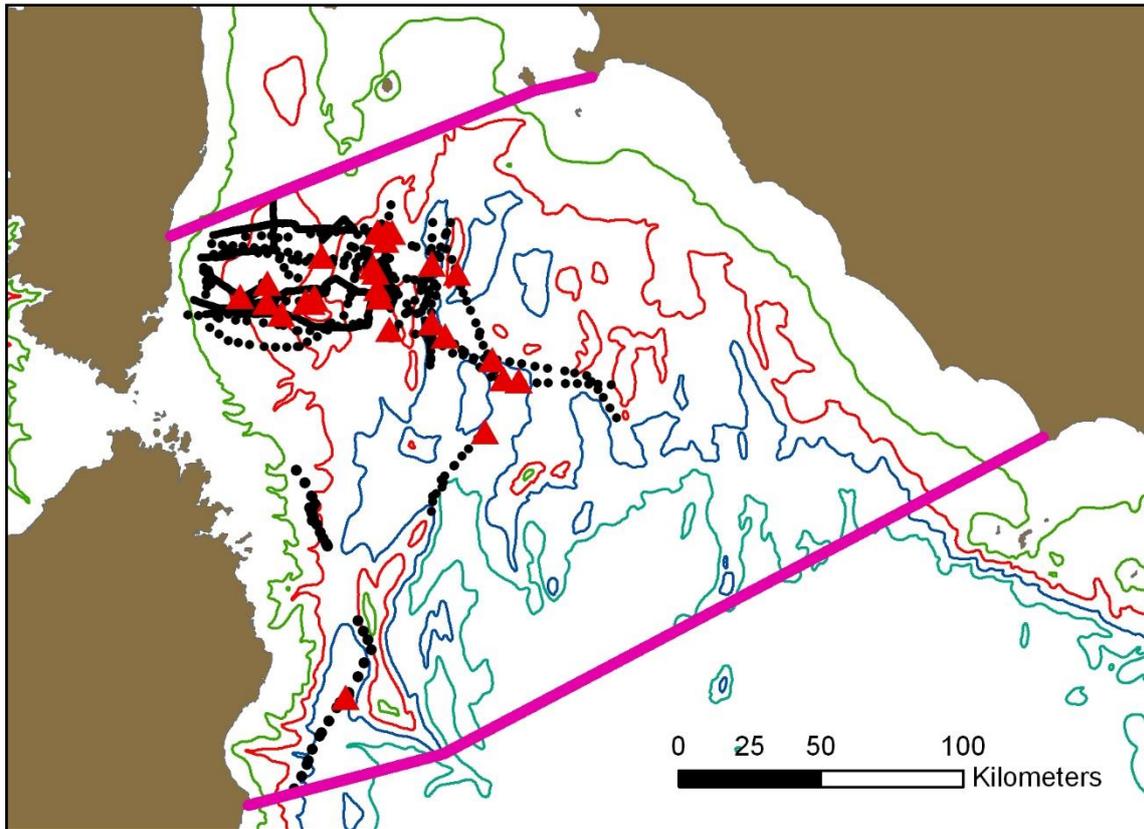


Figure 22 : Représentation des données prises en compte pour le calcul du nombre d'observations n_{obs} et de la longueur L de transect linéaire parcourue (légende : les segments de transect linéaire utilisés par notre calcul sont symbolisés par les enchainements de points noirs ; les observations de groupes de *Ziphius* utilisées par notre calcul sont symbolisées par les triangles rouges ; le fond de carte est identique à celui de la figure précédente)

II.C.2.c.iii. Surface à laquelle sera extrapolée la densité estimée

L'aire de la zone d'intérêt sera le facteur multiplicatif final qui nous permettra d'estimer une abondance à partir d'une densité, et aura donc une influence considérable sur la valeur obtenue.

Étant donné que nous avons sélectionné nos segments de transect de manière à ce qu'ils soient compris dans la zone de travail définie précédemment, nous choisirons de calculer notre surface (qui sera donc notre facteur multiplicatif) en suivant exactement les limites de cette même zone ; nous obtenons ainsi une aire totale d'habitat du *Ziphius* en mer Nord-Tyrrhénienne d'environ 22.600 kilomètres carrés.

Ce choix est lourd de conséquences et extrêmement discutable.

Un examen visuel de la répartition géographique des segments de transect nous indique que notre effort au sein de la zone de travail est nettement hétérogène.

Les segments de transect ne sont pas distribués aléatoirement dans la zone étudiée ce qui va à l'encontre d'une de nos hypothèses de travail. L'hypothèse serait respectée si nous restreignions le calcul de la surface utilisée pour le calcul d'abondance à la partie Nord-Ouest de la zone d'étude, qui a été prospectée le plus intensivement ; mais cela aurait par contre peu de sens d'un point de vue écologique, puisque le reste du milieu abrite également des animaux (nous pouvons par exemple citer Arcangeli *et al.* (Arcangeli et al. 2016) qui présentent 34 observations de *Ziphius* réparties à peu près uniformément le long de trajets rectilignes traversant notre zone de travail de l'Ouest au Nord-Est) qui appartiennent probablement au même ensemble biologique.

Il est en revanche possible de légitimer l'extrapolation de la densité obtenue via nos segments de transect à l'entièreté de notre zone de travail si nous faisons l'hypothèse que les *Ziphius* sont répartis uniformément dans toute cette zone (Buckland, York 2002) (ce qui ne serait pas aberrant puisque nous avons défini notre zone d'étude de manière à ce qu'elle épouse les contours de l'habitat présumé propice aux *Ziphius*). Sous cette hypothèse, une densité obtenue pour une partie de la zone serait généralisable à l'ensemble de la zone, et la surface entière pourrait donc être utilisée lors du calcul de l'abondance totale.

C'est donc cette dernière hypothèse que nous utiliserons comme base de calcul ; elle est probablement mal respectée (la productivité primaire, sur les cartes satellitaires, semble par exemple légèrement plus importante dans la partie Nord-Ouest de la zone, et il est donc possible que l'hypothèse utilisée biaise positivement l'estimation d'abondance) mais cela semble être le meilleur compromis de travail.

II.C.3. Calcul de l'estimation et comparaison avec d'autres travaux

II.C.3.a. Application numérique de la formule

Nous venons de détailler comment obtenir, avec l'aide notamment du logiciel *DISTANCE*, tous les termes de l'équation fondamentale qui va nous permettre d'estimer la densité puis l'abondance des *Ziphius* dans le Nord de la mer Tyrrhénienne.

Comme nous l'avons cependant vu, des imprécisions sont présentes à chaque étape des calculs, et les nombreuses hypothèses que nous avons dû formuler constituent autant de risques de biais de l'estimation finale. Les valeurs que nous allons obtenir sont donc à considérer avec méfiance, et à utiliser comme ordres de grandeur plutôt que comme valeurs précises.

L'application finale de la formule est effectuée par *DISTANCE*, permettant d'obtenir en parallèle des intervalles de confiance à 95%.

Nous obtenons $\hat{D}_{corrigée} \approx 0,0505$ individu par kilomètre carré (l'intervalle de confiance à 95% couvre les valeurs [0,0289-0,0883] ind./km²), ce qui aboutit à $\hat{N}_{corrigée} \approx 1141$ individus dans le Nord de la mer Tyrrhénienne, avec un intervalle de confiance à 95% ayant pour valeur basse 653 individus et pour valeur haute 1996 individus.

II.C.3.b. Comparaison avec des études similaires

Du fait des nombreuses difficultés (et des risques de biais qui en découlent) intervenant lors de l'estimation de l'abondance de *Ziphius* sur la base de prospections visuelles en transect linéaire, peu de travaux scientifiques ont été publiés sur le sujet.

En outre, les détails méthodologiques différents selon les auteurs peuvent parfois compliquer les comparaisons.

Plusieurs études, en majorité américaines, font état de prospections visuelles à grande échelle en zone océanique ; la méthode du transect linéaire est utilisée et l'abondance des *Ziphius* est

estimée (de même que celles des nombreuses autres espèces de cétacés rencontrées), mais les surfaces sont immenses et comprennent des zones souvent peu propices à la présence de *Ziphius*, ce qui conduit à une faible précision des résultats ; nous pouvons mentionner à titre d'exemple que :

- Wade et Gerrodette proposent une estimation de 20.000 *Ziphius* (intervalle de confiance à 95% de [13.800-34.500] individus) peuplant une région de plus de 19 millions de kilomètres carrés (soit une densité approximative de 0,0010 individu par kilomètre carré) dans l'Est de l'océan Pacifique tropical (Wade, Gerrodette 1993), mais ils n'appliquent aucune correction vis-à-vis du biais de disponibilité.
- Barlow travaille sur les 2,45 millions de kilomètres carrés de la zone économique exclusive hawaïenne ; après correction du biais de disponibilité, il aboutit à une estimation d'abondance de 15.242 *Ziphius* (soit une densité approximative de 0,0062 individu par kilomètre carré), mais le coefficient de variation est de 143% puisque l'estimation se base sur seulement deux observations (Barlow 2006) ; notons par ailleurs que son estimation est de zéro individus (correspondant en fait à une absence d'observation) pour la sous-région entourant l'île principale d'Hawaii, alors qu'il est connu que cette zone abrite en réalité une population résidente de *Ziphius* (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007).

Plus récemment et sur une surface plus réduite, Pettex *et al.* fournissent une estimation d'abondance estivale de 7002 *Ziphiidés* (intervalle de confiance à 95% de [3055-17.318]) obtenue par transect linéaire (parcouru par avion) dans une zone couvrant 282.140 km² au sein du golfe de Gascogne et tenant compte du biais de disponibilité (Pettex *et al.* 2014). On obtient facilement une densité moyenne sur l'ensemble de la zone de 0,0248 individu par kilomètre carré, ce qui est du même ordre de grandeur que la densité que nous avons estimée au Nord de la mer Tyrrhénienne. L'examen des cartes schématisant leurs observations (Pettex *et al.* 2014) indique de plus que les observations de *Ziphiidés* (qui sont en quasi-totalité des *Ziphius*) ayant mené au calcul de l'estimation globale sont presque exclusivement situées au Sud de leur zone de prospection, sous-entendant ainsi que la densité y est focalement égale ou supérieure à la nôtre (ce qui est d'ailleurs cohérent puisque cette zone est souvent considérée comme une région-clé vis-à-vis des *Ziphiidés* (MacLeod, Mitchell 2006)).

Nous avons vu au cours de notre calcul que la définition de la surface à laquelle va être extrapolée l'abondance calculée est une étape importante et problématique.

Une variante à la simple prospection visuelle par transect linéaire existe et vise à s'affranchir de ce problème (même si des imprécisions d'autres natures apparaissent malheureusement) : elle consiste à mener, en parallèle de l'exploitation des données de transect, une étude d'habitat (les paramètres étudiés pour chaque observation sont par exemple la profondeur, le taux de chlorophylle, la pente bathymétrique, la température de l'eau, ...), puis à concaténer les deux types d'information afin d'aboutir à un modèle spatial de densité se basant sur plusieurs paramètres environnementaux. Ainsi, plutôt que de multiplier une densité par la surface de la zone étudiée, on applique ce modèle spatial de densité à toute la zone d'intérêt, et on en déduit la densité théorique attendue pour chaque endroit précis de la région étudiée.

Peu de régions ont été étudiées suivant ce protocole pour des *Ziphius* ; en Méditerranée, la mer d'Alboran (extrême Ouest du bassin occidental, considérée comme une zone riche en *Ziphius* (Podestà et al. 2016)) a néanmoins fait l'objet d'une publication sur ce thème par Cañadas et Vasquez en 2014. Ils indiquent, pour l'ensemble de la mer d'Alboran (soit une surface totale de 79.532 km²), une abondance (corrigée pour le biais de disponibilité) de 429 *Ziphius* (intervalle de confiance à 95% de [334-557] individus), soit une densité approximative de 0,0054 individu par kilomètre carré si on considère l'ensemble de la région (Cañadas, Vázquez 2014). Cette densité n'est pas très élevée, mais il faut se souvenir qu'elle concerne la totalité de la mer d'Alboran, qui présente certes en son centre un habitat adapté aux *Ziphius* mais qui présente également une quantité non négligeable d'environnement peu propice à leur présence. Si nous considérons uniquement la zone centrale, la densité locale atteint, selon leur estimation, 0,044 individu par kilomètre carré, ce qui est cette fois nettement plus proche de la valeur que nous avons estimée pour le Nord de la mer Tyrrhénienne.

Ces différentes comparaisons ne doivent pas occulter le fait que notre estimation est imprécise et potentiellement biaisée vers le haut, mais semblent néanmoins corroborer la relative « richesse » en *Ziphius* de la mer Nord-Tyrrhénienne.

II.D. SYNTHÈSE

Nous avons donc dans un premier temps obtenu une estimation de la taille de la population des *Ziphius* fréquentant le Nord de la mer Tyrrhénienne, puis dans un second temps estimé l'abondance des *Ziphius* au Nord de la mer Tyrrhénienne.

L'équivalence des deux paramètres mesurés n'est pas forcément évidente. Selon les habitudes des animaux étudiés et les caractéristiques géographiques de la zone considérée, la première quantité peut éventuellement englober la seconde (cas théorique d'un endroit où une espèce étudiée passe régulièrement au cours de ses mouvements migratoires, et donc où la population le fréquentant sur une échelle de temps étendue peut être très supérieure à l'abondance ponctuelle de l'espèce dans cette même zone). Dans notre cas, ces deux notions sont *a priori* approximativement équivalentes, du fait de la délimitation de la zone étudiée par un environnement assez peu propice au passage de *Ziphius* (pour la partie Nord, le canal de Corse peu profond séparant la mer Tyrrhénienne du golfe de Gênes ne semble pas franchi d'après une étude préliminaire (Rosso, Tepsich, Moulins 2014 ; Gannier 2012)) et de la fidélité régionale de ces animaux constatée dans plusieurs régions du monde (McSweeney, Baird, Mahaffy 2007).

Sous cette hypothèse, nous aurions théoriquement dû obtenir deux estimations approximativement égales pour ces paramètres, alors que les valeurs obtenues ont été respectivement de 409 (intervalle de confiance à 95% couvrant les valeurs [267-679]) et 1141 (intervalle de confiance à 95% couvrant les valeurs [653-1996]) individus. Cette différence, couplée au fait que la seconde valeur aurait théoriquement dû être inférieure ou égale à la première et non supérieure, souligne l'imprécision de nos valeurs, et nous rappelle que les nombreuses hypothèses formulées à chaque étape ont vraisemblablement introduit plusieurs biais dans nos estimations. La considération de nos résultats comme des valeurs précises est donc proscrite, mais ils peuvent en revanche être regardés comme des ordres de grandeur, indiquant la présence probable d'au moins plusieurs centaines de *Ziphius* au Nord de la mer Tyrrhénienne et confirmant donc cette zone comme une région-clé dans une optique de conservation des *Ziphius* en mer Méditerranée (Gannier 2011 ; Arcangeli et al. 2016 ; Podestà et al. 2016).

Les deux valeurs obtenues se basent sur des données recueillies pendant des saisons estivales ; elles sont donc comparables entre elles de ce point de vue mais ne sont en théorie valables que

pour cette période de l'année. Aucun changement saisonnier n'a cependant été observé en mer d'Alboran par exemple (Cañadas, Vázquez 2014), pour ne citer qu'une situation méditerranéenne, et il est donc plausible que les ordres de grandeur que nous avons estimés en été soient valables tout au long de l'année.

L'incertitude des estimations souligne la nécessité d'obtenir plus de données (afin notamment de gagner en précision lors des calculs et de faciliter la sélection des modèles) et de faire en sorte qu'elles soient mieux réparties dans l'ensemble de la zone d'intérêt (ce qui permettrait en particulier de réduire le probable biais induit par l'extrapolation à la totalité de la région de données réparties de façon hétérogène).

L'utilisation de deux techniques indépendantes pour aborder la problématique permet d'avoir plus de recul sur les résultats obtenus.

La prise en compte de davantage de variables environnementales permettrait de caractériser l'habitat préférentiel des *Ziphius* avec plus de précision et d'en déduire des modèles de densité plus fins, et constitue donc un axe de travail prometteur.

CONCLUSION

Les Ziphius sont des cétacés méconnus dont l'étude est laborieuse, du fait d'un comportement très discret et d'un milieu de vie souvent difficile d'accès. Naguère considérés comme rares, ils semblent en réalité relativement nombreux dans certaines régions aux caractéristiques bathymétriques et océanographiques particulières. Des travaux ont récemment montré que le Nord de la mer Tyrrhénienne abrite une population non négligeable de Ziphius.

Nous avons tenté d'estimer cette quantité en utilisant deux méthodes distinctes, la capture-marquage-recapture par photo-identification et le calcul d'abondance basé sur des prospections visuelles en transect linéaire.

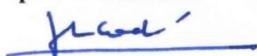
Du fait de la quantité insuffisante des données et des nombreuses hypothèses qu'il a été nécessaire de formuler, les résultats ne constituent pas des estimations robustes, mais auront permis d'établir plusieurs points. Ils ont en particulier confirmé l'importance du Nord de la mer Tyrrhénienne en tant qu'habitat propice aux Ziphius puisqu'au moins plusieurs centaines d'individus y vivent. Ils ont également mis en évidence l'intérêt méthodologique de l'utilisation parallèle de deux estimateurs indépendants. Ils ont enfin souligné le besoin de davantage de données de terrain dans le cadre de l'amélioration de notre connaissance de l'espèce.

À l'avenir, ce travail devrait être affiné, notamment grâce à l'apport de nouveaux échantillonnages, dans le but d'obtenir une vision plus globale de la population étudiée. Dans une optique de conservation de la biodiversité au XXI^e siècle, une bonne connaissance des populations de Ziphius est en effet indispensable, et devra être couplée à une meilleure compréhension de leur niche écologique et de leur vulnérabilité aux activités humaines en vue d'aboutir à leur protection efficace dans un environnement marin de plus en plus anthropisé.

Thèse de M. Adrien GANNIER

Le Professeur responsable

VetAgro Sup campus vétérinaire



Le Directeur général

VetAgro Sup

Par Délégation
Dr. L. FREYBURGER
Directeur de l'Enseignement
et de la Vie Etudiante
VetAgro Sup Campus Vétérinaire

Le Président de la thèse

G. KIRKORIAN



Vu et permis d'imprimer

Lyon, le

07 AVR. 2017



Pour Le Président de l'Université,

Le Président du Comité de Coordination des Etudes Médicales

Professeur Pierre COCHAT

BIBLIOGRAPHIE

ABOLLO, E., GESTAL, C., LÓPEZ, A., GONZÁLEZ, A.F., GUERRA, A. et PASCUAL, S., 1998. Squid as trophic bridges for parasite flow within marine ecosystems: the case of *Anisakis simplex* (Nematoda: Anisakidae), or when the wrong way can be right. *South African Journal of Marine Science*. décembre 1998. Vol. 20, n° 1, pp. 223-232.

ACCOBAMS, 1996. *Accord sur la Conservation des Cétacés de la Mer Noire, de la Méditerranée et de la zone Atlantique adjacente* [en ligne]. 1996. Disponible à l'adresse : http://www.accobams.org/images/stories/Accord/francais_text%20of%20the%20agreement%20french.pdf

ACCOBAMS, 2010. *Rapport de la quatrième réunion des parties contractantes à l'ACCOBAMS*. Monaco.

AGUILAR SOTO, N., JOHNSON, M., MADSEN, P.T., TYACK, P.L., BOCCONCELLI, A. et FABRIZIO BORSANI, J., 2006. Does intense ship noise disrupt foraging in deep-diving Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*)? *Marine Mammal Science*. juillet 2006. Vol. 22, n° 3, pp. 690-699.

ALONSO, R.S., MCCLINTOCK, B.T., LYREN, L.M., BOYDSTON, E.E. et CROOKS, K.R., 2015. Mark-recapture and mark-resight methods for estimating abundance with remote cameras: a carnivore case study. *PloS one*. 2015. Vol. 10, n° 3.

ARBELO, M., SIERRA, E., ESPERÓN, F., WATANABE, T., BELLIERE, E., ESPINOSA DE LOS MONTEROS, A. et FERNÁNDEZ, A., 2010. Herpesvirus infection with severe lymphoid necrosis affecting a beaked whale stranded in the Canary Islands. *Diseases of Aquatic Organisms*. 9 avril 2010. Vol. 89, pp. 261-264.

ARBELO, M., SIERRA, E., MENDEZ, M., GODINHO, A., RAMIREZ, G., CABALLERO, M.J. et FERNANDEZ, A., 2007. Atypical beaked whale mass stranding in Almeria's coasts: pathological study. In : *21st Conference of the European Cetacean Society*. San Sebastian. 2007.

ARCANGELI, A., CAMPANA, I., MARINI, L. et MACLEOD, C.D., 2016. Long-term presence and habitat use of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in the Central Tyrrhenian Sea. *Marine Ecology*. avril 2016. Vol. 37, n° 2, pp. 269-282.

ARKHIPKIN, A.I., RODHOUSE, P.G.K., PIERCE, G.J., SAUER, W., SAKAI, M., ALLCOCK, L., ARGUELLES, J., BOWER, J.R., CASTILLO, G., CERIOLA, L., CHEN, C.-S., CHEN, X., DIAZ-SANTANA, M., DOWNEY, N., GONZÁLEZ, A.F., GRANADOS AMORES, J., GREEN, C.P., GUERRA, A., HENDRICKSON, L.C., IBÁÑEZ, C., ITO, K., JEREB, P., KATO, Y., KATUGIN, O.N., KAWANO, M., KIDOKORO, H., KULIK, V.V., LAPTIKHOVSKY, V.V., LIPINSKI, M.R., LIU, B., MARIÁTEGUI, L., MARIN, W., MEDINA, A., MIKI, K., MIYAHARA, K., MOLTSCHANIWSKYJ, N., MOUSTAHFID, H., NABHITABHATA, J., NANJO, N., NIGMATULLIN, C.M., OHTANI, T., PECL, G., PEREZ, J.A.A., PIATKOWSKI, U., SAIKLIANG, P., SALINAS-ZAVALA, C.A., STEER, M., TIAN, Y., UETA, Y., VIJAI, D., WAKABAYASHI, T., YAMAGUCHI, T., YAMASHIRO, C., YAMASHITA, N. et ZEIDBERG, L.D., 2015. World Squid Fisheries. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. 3 avril 2015. Vol. 23, n° 2, pp. 92-252.

ARRANZ, P., BORCHERS, D.L., DE SOTO, N.A., JOHNSON, M.P. et COX, M.J., 2014. A new method to study inshore whale cue distribution from land-based observations. *Marine Mammal Science*. avril 2014. Vol. 30, n° 2, pp. 810-818.

ARTALE, V., ASTRALDI, M., BUFFONI, G. et GASPARINI, G.P., 1994. Seasonal variability of gyre-scale circulation in the northern Tyrrhenian Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1994. Vol. 99, n° C7, pp. 14127-14137.

ASTRUC, G., 2005. *Exploitation des chaines trophiques marines de Mediterranee par les populations de cetaces*. Memoire. Montpellier : Ecole Pratique des Hautes Etudes.

AZZELLINO, A., 2012. *Habitat Modeling and Preferences of Marine Mammals as a Function of Oceanographic Characteristics; Development of Predictive Tools for Assessing the Risks and the Impacts Due to Sound Emissions* [en ligne]. DTIC Document. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://oai.dtic.mil/oai/oai?verb=getRecord&metadataPrefix=html&identifiant=ADA577137>

BAIRD, R.W., MCSWEENEY, D.J., MAHAFFY, S.D., WEBSTER, D.L., BARLOW, J., HANSON, M.B., TURNER, J.P., ANDREWS, R.D. et SCHORR, G.S., 2009. *Studies of Beaked Whales in Hawaii: Population Size, Movements, Trophic Ecology, Social Organization and Behavior* [en ligne]. DTIC Document. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://oai.dtic.mil/oai/oai?verb=getRecord&metadataPrefix=html&identifiant=ADA538849>

BAIRD, R.W., SCHORR, G.S., WEBSTER, D.L. et MCSWEENEY, D.J., 2008. Diel variation in beaked whale diving behavior. [en ligne]. 2008.

BAIRD, R.W., WEBSTER, D.L., MCSWEENEY, D.J., LIGON, A.D., SCHORR, G.S. et BARLOW, J., 2006. Diving behaviour of Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Blainville's (*Mesoplodon densirostris*) beaked whales in Hawai'i. *Canadian Journal of Zoology*. 2006. Vol. 84, pp. 1120-1128.

BALCOMB, K.C. et CLARIDGE, D.E., 2001. A mass stranding of cetaceans caused by naval sonar in the Bahamas. *Bahamas Journal of Science*. 2001. pp. 2-12.

- BALLARDINI, M., ROSSO, M., MOULINS, A., PUSSER, T. et WURTZ, M., 2006. Photographic identification of Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*): using natural marks to identify different individuals. In : *20th Conference of the European Cetacean Society*. Gdynia. 2006.
- BARLOW, J., FERGUSON, M.C., PERRIN, W.F., BALLANCE, L., GERRODETTE, T., JOYCE, G., MACLEOD, C.D., MULLIN, K., PALKA, D.L. et WARING, G., 2006. Abundance and densities of beaked and bottlenose whales (family Ziphiidae). *Journal of Cetacean Research and Management*. 2006. Vol. 7, n° 3, pp. 263-270.
- BARLOW, J., TYACK, P.L., JOHNSON, M.P., BAIRD, R.W., SCHORR, G.S., ANDREWS, R.D. et DE SOTO, N.A., 2013. Trackline and point detection probabilities for acoustic surveys of Cuvier's and Blainville's beaked whales. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2013. Vol. 134, n° 3, pp. 2486-2496.
- BARLOW, J., 1999. Trackline detection probability for long-diving whales. *Marine Mammal Survey and Assessment Methods*. 1999. pp. 209-221.
- BARLOW, J., 2006. Cetacean abundance in Hawaiian waters estimated from a summer/fall survey in 2002. *Marine Mammal Science*. avril 2006. Vol. 22, n° 2, pp. 446-464.
- BARLOW, J., 2015. Inferring trackline detection probabilities, $g(0)$, for cetaceans from apparent densities in different survey conditions. *Marine Mammal Science*. juillet 2015. Vol. 31, n° 3, pp. 923-943.
- BENNETT, A.G., 1920. On the occurrence of diatoms on the skin of whales. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*. 1920. Vol. 91, n° 641, pp. 352-357.
- BILANDZIC, N., SEDAK, M., DJOKIC, M., DJURAS, M., GOMERCIC, T., BENIC, M. et SIMIC, B., 2015. Concentration of mercury and selenium in tissues of five cetacean species from Croatian coastal waters. *Archives of Biological Sciences*. 2015. Vol. 67, n° 4, pp. 1377-1389.
- BOGOMOLNI, A., GAST, R., ELLIS, J., DENNETT, M., PUGLIARES, K., LENTELL, B. et MOORE, M., 2008. Victims or vectors: a survey of marine vertebrate zoonoses from coastal waters of the Northwest Atlantic. *Diseases of Aquatic Organisms*. 19 août 2008. Vol. 81, pp. 13-38.
- BOMPAR, J.-M., 2000. *Les Cétacés de Méditerranée*. Aix-en-Provence : Edisud.
- BORTOLOTTI, G.A., MORAIS, I.O.B., FERREIRA, P.R.B., REIS, M. do S.S. dos et SOUTO, L.R.A., 2016. Anthropogenic impact on a pregnant Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) stranded in Brazil. *Marine Biodiversity Records* [en ligne]. décembre 2016. Vol. 9, n° 1.
- BUCKLAND, S.T., ANDERSON, D.R., BURNHAM, K.P. et LAAKE, J.L., 1993. *Distance Sampling, Estimating Abundance of Biological Populations*. London : Chapman and Hall.
- BUCKLAND, S.T. et YORK, A.E., 2002. Abundance Estimation. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego-London : Academic Press.

BUREAU HYDROGRAPHIQUE INTERNATIONAL, 1953. *Limites des Océans et des Mers*. 1953.

CAÑADAS, A. et VÁZQUEZ, J.A., 2014. Conserving Cuvier's beaked whales in the Alboran Sea (SW Mediterranean): Identification of high density areas to be avoided by intense man-made sound. *Biological Conservation*. octobre 2014. Vol. 178, pp. 155-162.

CAÑADAS, A., 2012. *Ziphius cavirostris* : Mediterranean subpopulation The IUCN Red List of Threatened Species 2008. IUCN.

CAPELLI, R., DAS, K., PELLEGRINI, R.D., DRAVA, G., LEPOINT, G., MIGLIO, C., MINGANTI, V. et POGGI, R., 2008. Distribution of trace elements in organs of six species of cetaceans from the Ligurian Sea (Mediterranean), and the relationship with stable carbon and nitrogen ratios. *Science of The Total Environment*. 15 février 2008. Vol. 390, n° 2-3, pp. 569-578.

CÁRDENAS-HINOJOSA, G., HOYOS-PADILLA, M. et ROJAS-BRACHO, L., 2015. Occurrence of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) at Guadalupe Island, Mexico, from 2006 to 2009. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*. 24 août 2015. Vol. 10, n° 1, pp. 38.

CARRETTA, J.V., BARLOW, J. et ENRIQUEZ, L., 2008. Acoustic pingers eliminate beaked whale bycatch in a gill net fishery. *Marine Mammal Science*. juillet 2008. pp. ???-???

CARRILLO, M. et RITTER, F., 2010. Increasing numbers of ship strikes in the Canary Islands: proposals for immediate action to reduce risk of vessel-whale collisions. *Journal of Cetacean Research and Management*. 2010. Vol. 11, n° 2, pp. 131-138.

CITES, 1973. *Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction* [en ligne]. 1973. Disponible à l'adresse : <https://cites.org/fra/disc/text.php>

CLARIDGE, D.E., DURBAN, J.W., MORIN, P., YLITALO, G. et HERMAN, D., 2012. *Distribution, Abundance and Population Structuring of Beaked Whales in the Great Bahama Canyon, Northern Bahamas* [en ligne]. DTIC Document. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://oai.dtic.mil/oai/oai?verb=getRecord&metadataPrefix=html&identifiant=ADA571055>

CMS, 1979. *Convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage* [en ligne]. 1979. Disponible à l'adresse : <http://www.cms.int/fr/page/texte-de-la-convention>

CONN, P.B. et SILBER, G.K., 2013. Vessel speed restrictions reduce risk of collision-related mortality for North Atlantic right whales. *Ecosphere*. avril 2013. Vol. 4, n° 4, pp. art43.

CONSEIL DE L'EUROPE, 1979. *Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe* [en ligne]. 1979. Disponible à l'adresse : <http://www.coe.int/fr/web/conventions/full-list/-/conventions/treaty/104>

COOMBER, F., MOULINS, A., TEPISICH, P. et ROSSO, M., 2016. Sexing free-ranging adult Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) using natural marking thresholds and pigmentation patterns. *Journal of Mammalogy*. 9 juin 2016. Vol. 97, n° 3, pp. 879-890.

COWAN, D.F., 2002. Pathology. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego-London : Academic Press.

COX, T.M., RAGEN, T.J., READ, A.J., VOS, E., BAIRD, R.W., BALCOMB, K., BARLOW, J., CALDWELL, J., CRANFORD, T. et CRUM, L., 2006. *Understanding the impacts of anthropogenic sound on beaked whales* [en ligne]. DTIC Document. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://oai.dtic.mil/oai/oai?verb=getRecord&metadataPrefix=html&identifier=ADA593622>

CRANFORD, T.W., MCKENNA, M.F., SOLDEVILLA, M.S., WIGGINS, S.M., GOLDBOGEN, J.A., SHADWICK, R.E., KRYSL, P., ST. LEGER, J.A. et HILDEBRAND, J.A., 2008. Anatomic Geometry of Sound Transmission and Reception in Cuvier's Beaked Whale (*Ziphius cavirostris*). *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. avril 2008. Vol. 291, n° 4, pp. 353-378.

CUVIER, G., 1823. Des Ossemens fossiles de Narvals et de Cétacés voisins des Hyperoodons et des Cachalots. In : *Recherche sur les Ossemens Fossiles*. Paris : G. Dufour et E. D'Ocagne. pp. 349-357.

DALEBOUT, M.L., ROBERTSON, K.M., FRANTZIS, A., ENGELHAUPT, D., MIGNUCCI-GIANNONI, A.A., ROSARIO-DELESTRE, R.J. et BAKER, C.S., 2005. Worldwide structure of mtDNA diversity among Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*): implications for threatened populations. *Molecular Ecology*. octobre 2005. Vol. 14, n° 11, pp. 3353-3371.

DALEBOUT, M.L., SCOTT BAKER, C., STEEL, D., THOMPSON, K., ROBERTSON, K.M., CHIVERS, S.J., PERRIN, W.F., GOONATILAKE, M., CHARLES ANDERSON, R., MEAD, J.G., POTTER, C.W., THOMPSON, L., JUPITER, D. et YAMADA, T.K., 2014. Resurrection of *Mesoplodon hotaula* Deraniyagala 1963: A new species of beaked whale in the tropical Indo-Pacific. *Marine Mammal Science*. juillet 2014. Vol. 30, n° 3, pp. 1081-1108.

DALEBOUT, M.L., VAN HELDEN, A., VAN WAEREBEEK, K. et BAKER, C.S., 1998. Molecular genetic identification of southern hemisphere beaked whales (Cetacea: Ziphiidae). *Molecular Ecology*. juin 1998. Vol. 7, n° 6, pp. 687-694.

D'AMICO, A., BERGAMASCO, A., ZANASCA, P., CARNIEL, S., NACINI, E., PORTUNATO, N., TELONI, V., MORI, C. et BARBANTI, R., 2003. Qualitative correlation of marine mammals with physical and biological parameters in the ligurian sea. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*. janvier 2003. Vol. 28, n° 1, pp. 29-43.

D'AMICO, A., GISINER, R.C., KETTEN, D.R., HAMMOCK, J.A., JOHNSON, C., TYACK, P.L. et MEAD, J.G., 2009. Beaked Whales strandings and Naval Exercises. *Aquatic Mammals*. 2009. Vol. 35, n° 4, pp. 452-472.

DERUITER, S.L., SOUTHALL, B.L., CALAMBOKIDIS, J., ZIMMER, W.M.X., SADYKOVA, D., FALCONE, E.A., FRIEDLAENDER, A.S., JOSEPH, J.E., MORETTI, D., SCHORR, G.S., THOMAS, L. et TYACK, P.L., 2013. First direct measurements of behavioural responses by Cuvier's beaked whales to mid-frequency active sonar. *Biology Letters*. 3 juillet 2013. Vol. 9, n° 4.

DHERMAIN, F., ASTRUC, G., CESARINI, C., DUPONT, L., DUPRAZ, F., GODENIR, J., KECK, N., LABACH, H. et WAFO, E., 2015. Recensement des échouages de cétacés sur les côtes françaises de Méditerranée, entre 2010 et 2012. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*. 2015. Vol. 29, pp. 103–126.

DHERMAIN, F., DUPRAZ, F., DUPONT, L., KECK, N., GODENIR, J., CESARINI, C. et WAFO, E., 2011. Recensement des échouages de cétacés sur les côtes françaises de Méditerranée. Années 2005-2009. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*. 2011. Vol. 25, pp. 121–141.

DIERAUF, Leslie A. et GULLAND, Frances M. D. (éd.), 2001. *CRC handbook of marine mammal medicine*. 2nd ed. Boca Raton, FL : CRC Press. ISBN 978-0-8493-0839-0. SF997.5.M35 C73 2001

DIRECTIVE HABITATS, 1992. *Directive 92/43/CEE du Conseil, du 21 mai 1992, concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages* [en ligne]. 1992. Disponible à l'adresse : <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CELEX:31992L0043:FR:HTML>

DOUMENGE, F., 1992. Méditerranée : Bathymétrie et nomenclature des bassins et reliefs. *Encyclopaedia Universalis*.

DOUMET, 1842. Note sur un Hyperoodon observé sur les côtes de la Corse. *Revue Zoologique, par la société cuvierienne*. 1842. pp. 207-208.

DUGUY, R., 1983. *Les Cétacés des côtes de France (Supplément)*. Musée océanographique de La Rochelle. Annales de la société des sciences naturelles de la Charente-Maritime.

ENGLAND, G.R., EVANS, D., LAUTENBACHER, C., MORRISSEY, S., HOGARTH, W. et OTHERS, 2001. Joint interim report Bahamas marine mammal stranding event of 15-16 March 2000. *US Department of Commerce, US Secretary of the Navy* [en ligne]. 2001.

FALCONE, E.A., SCHORR, G.S., DOUGLAS, A.B., CALAMBOKIDIS, J., HENDERSON, E., MCKENNA, M.F., HILDEBRAND, J. et MORETTI, D., 2009. Sighting characteristics and photo-identification of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) near San Clemente Island, California: a key area for beaked whales and the military? *Marine Biology*. novembre 2009. Vol. 156, n° 12, pp. 2631-2640.

FERNANDEZ, A., EDWARDS, J.F., RODRIGUEZ, F., DE LOS MONTEROS, A.E., HERRAEZ, P., CASTRO, P., JABER, J.R., MARTIN, V. et ARBELO, M., 2005. « Gas and Fat Embolic Syndrome » Involving a Mass Stranding of Beaked Whales (Family Ziphiidae) Exposed to Anthropogenic Sonar Signals. *Veterinary Pathology*. 1 juillet 2005. Vol. 42, n° 4, pp. 446-457.

FERNÁNDEZ, A., VELA, A.I., ANDRADA, M., HERRAEZ, P., DÍAZ-DELGADO, J., DOMÍNGUEZ, L. et ARBELO, M., 2011. *Citrobacter freundii* septicemia in a stranded newborn Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Journal of wildlife diseases*. 2011. Vol. 47, n° 4, pp. 1043–1046.

- FIORI, C., PAOLI, C., ALESSI, J., MANDICH, A. et VASSALLO, P., 2016. Seamount attractiveness to top predators in the southern Tyrrhenian Sea (central Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2016. Vol. 96, n° 3, pp. 769–775.
- FORDYCE, R.E., MATTLIN, R.H. et WILSON, G.J., 1979. Stranding of a Cuvier's beaked whale, *Ziphius cavirostris*. *Mauri ora*. 1979. Vol. 7, pp. 73.
- FRANTZIS, A., GOOLD, J.C., SKARSOULIS, E.K., TAROUDAKIS, M.I. et KANDIA, V., 2002. Clicks from Cuvier's beaked whales, *Ziphius cavirostris* (L). *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2002. Vol. 112, n° 1, pp. 34.
- FRANTZIS, A. et OTHERS, 1998. Does acoustic testing strand whales? *Nature*. 1998. Vol. 392, n° 6671, pp. 29.
- FRIEDMAN, N., 2006. Sonars. *The naval institute guide to World naval weapon systems*. Fifth. Annapolis : Naval Institute Press.
- GALLO-REYNOSO, J.P. et HOYOS-PADILLA, E.M., 2015. First stranding record of a Cuvier beaked whale (*Ziphius cavirostris*) at Isla Guadalupe, Mexico. *Therya*. 30 mai 2015. Vol. 6, n° 2, pp. 329-336.
- GANNIER, A.J. et MARTY, G., 2015. Sperm whales ability to avoid approaching vessels is affected by sound reception in stratified waters. *Marine Pollution Bulletin*. juin 2015. Vol. 95, n° 1, pp. 283-288.
- GANNIER, A.J., 2011. Using existing data and focused surveys to highlight Cuvier's beaked whales favourable areas: A case study in the central Tyrrhenian Sea. *Marine Pollution Bulletin*. 2011. Vol. 63, n° 1-4, pp. 10-17.
- GANNIER, A.J., 2012. 10-059: *Le comportement du Ziphius - La distribution du Ziphius dans le Sanctuaire PELAGOS*. Groupe de Recherche sur les Cétacés.
- GERVAIS, P., 1850. Mémoire sur la famille des cétacés ziphioides, et plus particulièrement sur le *Ziphius cavirostris* de la Méditerranée. *Annales des Sciences Naturelles - Partie Zoologique*. 1850. Vol. 3, n° 14, pp. 5-17.
- GERVAIS, P., 1864. Cétacés des côtes françaises de la Méditerranée. In : *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences*. Paris : Gauthier-Villars. 1864. pp. 876-881.
- HAMMOND, P.S., MACLEOD, K., BERGGREN, P., BORCHERS, D.L., BURT, L., CAÑADAS, A., DESPORTES, G., DONOVAN, G.P., GILLES, A., GILLESPIE, D. et OTHERS, 2013. Cetacean abundance and distribution in European Atlantic shelf waters to inform conservation and management. *Biological Conservation*. 2013. Vol. 164, pp. 107–122.
- HAMMOND, P.S., 2001. Assessment of Marine Mammal Population Size and Status. In : *Marine Mammals, Biology and Conservation*. New York : Kluwer Academic, Plenum Publishers. pp. 269-291.

- HEYNING, J.E., 1989. Cuvier's Beaked Whale, *Ziphius Cavirostris*. In : *Handbook of Marine Mammals, River dolphins and the Larger Toothed Whales*. London : Academic Press. pp. 289-308.
- JACOB, J., WEST, K., LEVINE, G., SANCHEZ, S. et JENSEN, B., 2016. Initial characterization of novel beaked whale morbillivirus in Hawaiian cetaceans. *Diseases of Aquatic Organisms*. 13 janvier 2016. Vol. 117, n° 3, pp. 215-227.
- JAHN, A.E. et HAEDRICH, R.L., 1988. Notes on the pelagic squaloid shark *Isistius brasiliensis*. *Biological Oceanography*. 1988. Vol. 5, n° 4, pp. 297-309.
- JEREB et ROPER, 2010. *Cephalopods of the world Volume 2 : Myopsid and Oegopsid Squids*. Rome : FAO. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes.
- JOHNSON, M., MADSEN, P.T., ZIMMER, W.M., DE SOTO, N.A. et TYACK, P.L., 2004. Beaked whales echolocate on prey. In : *Proc. R. Soc. Lond. B* [en ligne]. The Royal Society. 2004. pp. S383-S386. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/271/Suppl_6/S383.short
- JOHNSTON, C. et BERTA, A., 2011. Comparative anatomy and evolutionary history of suction feeding in cetaceans. *Marine Mammal Science*. juillet 2011. Vol. 27, n° 3, pp. 493-513.
- JOURNAL OFFICIEL DE LA RÉPUBLIQUE FRANÇAISE, 2011. *Arrêté du 1er juillet 2011 fixant la liste des mammifères marins protégés sur le territoire national et les modalités de leur protection* [en ligne]. 2011. Disponible à l'adresse : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000024396902&categorieLien=id>
- KLINCK, H., MELLINGER, D.K., KLINCK, K., BOGUE, N.M., LUBY, J.C., JUMP, W.A., SHILLING, G.B., LITCHENDORF, T., WOOD, A.S., SCHORR, G.S. et BAIRD, R.W., 2012. Near-Real-Time Acoustic Monitoring of Beaked Whales and Other Cetaceans Using a Seaglider™. *PLoS ONE*. 18 mai 2012. Vol. 7, n° 5.
- KLINOWSKA, M., 1985. Cetacean live stranding sites relate to geomagnetic topography. *Aquatic Mammals*. 1985. Vol. 1, pp. 27-32.
- KNAP, A.H. et JICKELLS, T.D., 1983. Trace metals and organochlorines in the goosbeaked whale. *Marine Pollution Bulletin*. 1983. Vol. 14, n° 7, pp. 271-274.
- LAAKE, J.L., CALAMBOKIDIS, J., OSMEK, S.D. et RUGH, D.J., 1997. Probability of Detecting Harbor Porpoise from Aerial Surveys: Estimating $g(0)$. *The Journal of Wildlife Management*. janvier 1997. Vol. 61, n° 1, pp. 63.
- LAIR, S., MEASURES, L.N. et MARTINEAU, D., 2016. Pathologic Findings and Trends in Mortality in the Beluga (*Delphinapterus leucas*) Population of the St Lawrence Estuary, Quebec, Canada, From 1983 to 2012. *Veterinary Pathology*. 1 janvier 2016. Vol. 53, n° 1, pp. 22-36.

- LANFREDI, C., AZZELLINO, A., D'AMICO, A., CENTURIONI, L., RELLA, M.A., PAVAN, G. et PODESTÀ, M., 2016. Key Oceanographic Characteristics of Cuviers Beaked Whale (*Ziphius cavirostris*) Habitat in the Gulf of Genoa (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Journal of Oceanography and Marine Research* [en ligne]. 2016.
- LEARMONTH, J.A., MACLEOD, C.D., SANTOS, M.B., PIERCE, G.J., CRICK, H.Q.P. et ROBINSON, R.A., 2006. Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanography and Marine Biology*. 2006. Vol. 44, pp. 431.
- LEFEBVRE, K.A., QUAKENBUSH, L., FRAME, E., HUNTINGTON, K.B., SHEFFIELD, G., STIMMELMAYR, R., BRYAN, A., KENDRICK, P., ZIEL, H., GOLDSTEIN, T., SNYDER, J.A., GELATT, T., GULLAND, F., DICKERSON, B. et GILL, V., 2016. Prevalence of algal toxins in Alaskan marine mammals foraging in a changing arctic and subarctic environment. *Harmful Algae*. mai 2016. Vol. 55, pp. 13-24.
- MACLEOD, C.D., HAUSER, N. et PECKHAM, H., 2004. Diversity, relative density and structure of the cetacean community in summer months east of Great Abaco, Bahamas. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2004. Vol. 84, n° 2, pp. 469-474.
- MACLEOD, C.D. et MITCHELL, G., 2006. Key areas for beaked whales worldwide. *Journal of Cetacean Research and Management*. 2006. Vol. 7, n° 3, pp. 309-322.
- MACLEOD, C.D., PERRIN, W.F., PITMAN, R., BARLOW, J., BALLANCE, L., D'AMICO, A., GERRODETTE, T., JOYCE, G., MULLIN, K.D., PALKA, D.L. et OTHERS, 2006. Known and inferred distributions of beaked whale species (Cetacea: Ziphiidae). *Journal of Cetacean Research and Management*. 2006. Vol. 7, n° 3, pp. 271.
- MACLEOD, C.D., PIERCE, G.J. et SANTOS, M.B., 2004. Geographic and temporal variations in strandings of beaked whales (Ziphiidae) on the coasts of the UK and the Republic of Ireland from 1800-2002. *Journal of Cetacean Research and Management*. 2004. Vol. 6, n° 1, pp. 79-86.
- MACLEOD, C.D., SANTOS, M.B., LOPEZ, A. et PIERCE, G.J., 2006. Relative prey size consumption in toothed whales: implications for prey selection and level of specialisation. *Marine Ecology Progress Series*. 2006. Vol. 326, pp. 295-307.
- MACLEOD, C.D., SANTOS, M.B. et PIERCE, G.J., 2003. Review of data on diets of beaked whales: evidence of niche separation and geographic segregation. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2003. Vol. 83, n° 3, pp. 651-665.
- MACLEOD, C.D., 2005. *Niche partitioning, distribution and competition in North Atlantic beaked whales* [en ligne]. Citeseer. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.427.8431&rep=rep1&type=pdf>
- MACLEOD, C.D., 2006. How big is a beaked whale? A review of body length and sexual size dimorphism in the family Ziphiidae. *Journal of Cetacean Research and Management*. 2006. Vol. 7, n° 3, pp. 301-308.
- MACLEOD, C.D., 2014. Family Ziphiidae (Beaked Whales). In : *Handbook of the Mammals of the World : Sea Mammals*. Barcelona : Lynx Edicions. pp. 326-357.

- MARINI, L., CONSIGLIO, C., ANGRADI, A.M. et SANNA, A., 1992. Four sightings of Ziphiidae (Cetacea, Odontoceti) in the Central Tyrrhenian Sea/Quattro avvistamenti di Ziphiidae (Cetacea, Odontoceti) nel Mar Tirreno Centrale. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* [en ligne]. 1992. Vol. 4, n° 1.
- MARRERO PEREZ, J., 2014. *Metodologia de investigacion de cetaceos*. Asociacion Tonina.
- MATSUMOTO, H., JONES, C., KLINCK, H., MELLINGER, D.K., DZIAK, R.P. et MEINIG, C., 2013. Tracking beaked whales with a passive acoustic profiler float. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2013. Vol. 133, n° 2, pp. 731–740.
- MCSWEENEY, D.J., BAIRD, R.W. et MAHAFFY, S.D., 2007. Site fidelity, associations, and movements of Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Blainville's (*Mesoplodon densirostris*) beaked whales off the island of Hawaii. *Marine Mammal Science*. juillet 2007. Vol. 23, n° 3, pp. 666–687.
- MEAD, J.G., 1984. Survey of reproductive data for the beaked whales (Ziphiidae). *Rep. Int. Whal. Comm.(Special Issue)*. 1984. Vol. 6, pp. 91–96.
- MEAD, J.G., 2002. Beaked Whales, Overview. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego-London : Academic Press.
- MILLOT, C., 1999. Circulation in the western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*. 1999. Vol. 20, n° 1, pp. 423–442.
- MOORE, J.E. et BARLOW, J.P., 2013. Declining Abundance of Beaked Whales (Family Ziphiidae) in the California Current Large Marine Ecosystem. *PLoS ONE*. 16 janvier 2013. Vol. 8, n° 1.
- MORIN, P.A., SCOTT BAKER, C., BREWER, R.S., BURDIN, A.M., DALEBOUT, M.L., DINES, J.P., FEDUTIN, I., FILATOVA, O., HOYT, E., JUNG, J.-L., LAUF, M., POTTER, C.W., RICHARD, G., RIDGWAY, M., ROBERTSON, K.M. et WADE, P.R., 2016. Genetic structure of the beaked whale genus *Berardius* in the North Pacific, with genetic evidence for a new species. *Marine Mammal Science* [en ligne]. juillet 2016.
- MULLIN, K.D. et FULLING, G.L., 2004. Abundance of cetaceans in the oceanic northern Gulf of Mexico, 1996–2001. *Marine Mammal Science*. 2004. Vol. 20, n° 4, pp. 787–807.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA, G., 1987. Killer whale, *Orcinus orca*, in the Mediterranean sea. *Marine Mammal Science*. 1987. Vol. 3, n° 4, pp. 356–360.
- OHIZUMI, H. et KISHIRO, T., 2003. Stomach contents of a Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) stranded on the central Pacific coast of Japan. *Aquatic Mammals*. 2003. Vol. 29, n° 1, pp. 99–103.
- PARK, S.-K. et RYOO, N., 2016. A Case of *Flavobacterium ceti* Meningitis. *Annals of Laboratory Medicine*. 2016. Vol. 36, n° 6, pp. 614.
- PELAGOS, 1999. *Accord relatif à la création d'un Sanctuaire pour les mammifères marins en Méditerranée* [en ligne]. 1999. Disponible à l'adresse : http://www.sanctuaire-pelagos.org/fr/documents/documents-officiels/cat_view/15-documents-officiels/43-version-francaise/34-texte-de-l-accord

PETTEX, E., LAMBERT, C., LARAN, S., RICART, A., VIRGILI, A., FALCHETTO, H., AUTHIER, M., MONESTIEZ, P., VAN CANNEYT, O., DOREMUS, G., BLANCK, A., TOISON, V. et RIDOUX, V., 2014. *Suivi Aerien de la Megafaune Marine en France metropolitaine*. Agence des Aires Marines Protegees - Universite de la Rochelle.

PODESTÀ, M., AZZELLINO, A., CAÑADAS, A., FRANTZIS, A., MOULINS, A., ROSSO, M., TEPICH, P. et LANFREDI, C., 2016. Cuvier's Beaked Whale, *Ziphius cavirostris*, Distribution and occurrence in the Mediterranean sea : High-use areas and conservation threats. In : *Mediterranean Marine Mammals Ecology and Conservation*. pp. 103-141. Advances in Marine Biology.

PONCELET, E., VAN CANNEYT, O. et BOUBERT, J.-J., 2000. Considerable amount of plastic debris in the stomach of a Cuvier's Beaked Whale (*Ziphius cavirostris*) washed ashore on the French Atlantic coast. In : *European Research on Cetaceans*. Cork. 2000. pp. 44-47.

PRÉZELIN, B., 2008. Frégates ASM. *Flottes de combat 2008*. Rennes : Editions Maritimes et d'Outre-Mer, Edilarge S.A.

RAMP, C., DELARUE, J., BÉRUBÉ, M., HAMMOND, P. et SEARS, R., 2014. Fin whale survival and abundance in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Endangered Species Research*. 28 février 2014. Vol. 23, n° 2, pp. 125-132.

REIJNDERS, P.J.H. et AGUILAR, A., 2002. Pollution and Marine Mammals. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego-London : Academic Press.

REISINGER, R., DE BRUYN, P. et BESTER, M., 2011. Abundance estimates of killer whales at -subantarctic Marion Island. *Aquatic Biology*. 5 mai 2011. Vol. 12, n° 2, pp. 177-185.

RENDELL, L., SIMIÃO, S., BROTONS, J.M., AIROLDI, S., FASANO, D. et GANNIER, A., 2014. Abundance and movements of sperm whales in the western Mediterranean basin. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. juillet 2014. Vol. 24, n° S1, pp. 31-40.

RIGUAL-HERNANDEZ, A.S., BARCENA, M.A., JORDAN, R.W., SIERRA, F.J., FLORES, J.A., MEIER, K.J.S., BEAUFORT, L. et HEUSSNER, S., 2013. Diatom fluxes in the NW Mediterranean: evidence from a 12-year sediment trap record and surficial sediments. *Journal of Plankton Research*. 1 septembre 2013. Vol. 35, n° 5, pp. 1109-1125.

ROBINEAU, D., 2005. *Cétacés de France*. Paris : Fédération Française des Sociétés de sciences naturelles. Faune de France, 89.

ROCHA, R.C., CLAPHAM, P.J. et IVASHCHENKO, Y., 2015. Emptying the Oceans: A Summary of Industrial Whaling Catches in the 20th Century. *Marine Fisheries Review*. 3 mars 2015. Vol. 76, n° 4, pp. 37-48.

RODRIGUEZ, M.C., GARCIA, E. et POLEO, A., 2005. High speed crafts in the Canary islands. *Journal of Maritime Research*. 2005. Vol. II, n° 2, pp. 81-91.

ROSSO, M., BALLARDINI, M., MOULINS, A. et WÜRTZ, M., 2011. Natural markings of Cuvier's beaked whale *Ziphius cavirostris* in the Mediterranean Sea. *African Journal of Marine Science*. avril 2011. Vol. 33, n° 1, pp. 45-57.

ROSSO, M., MOULINS, A., BALLARDINI, M. et WURTZ, M., 2007. Preliminary results on Cuvier's Beaked Whale social structure in the northern Ligurian sea. In : *21st Conference of the European Cetacean Society*. San Sebastian. 2007.

ROSSO, M., TEPICH, P. et MOULINS, A., 2014. Abundance estimation and residency pattern of Cuvier's beaked whale in the Ligurian sea. In : *Scientific progress on cetaceans and perspectives in the Pelagos Sanctuary*. Liège. 2014.

SANTORO, R., SPERONE, E., TRINGALI, M.L., PELLEGRINO, G., GIGLIO, G., TRIPEPI, S. et ARCANGELI, A., 2015. Summer Distribution, Relative Abundance and Encounter Rates of Cetaceans in the Mediterranean Waters off Southern Italy (Western Ionian Sea and Southern Tyrrhenian Sea). *Mediterranean Marine Science* [en ligne]. 10 juillet 2015. Vol. 16, n° 3.

SANTOS, M.B., PIERCE, G.J., HERMAN, J., LÓPEZ, A., GUERRA, A., MENTE, E. et CLARKE, M.R., 2001. Feeding ecology of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*): a review with new information on the diet of this species. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2001. Vol. 81, n° 4, pp. 687–694.

SCHORR, G.S., FALCONE, E.A., MORETTI, D.J. et ANDREWS, R.D., 2014. First Long-Term Behavioral Records from Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*) Reveal Record-Breaking Dives. *PLoS ONE*. 26 mars 2014. Vol. 9, n° 3.

SIMMONDS, M.P., 1997. The meaning of cetacean strandings. *Bull Inst R Sci Nat Belg Biol*. 1997. Vol. 67, pp. 29–34.

TAYLOR, B., BARLOW, J., PITMAN, R., BALLANCE, L., KLINGER, T., DEMASTER, D., HILDEBRAND, J., URBAN, J., PALACIOS, D. et MEAD, J., 2004. A call for research to assess risk of acoustic impact on beaked whale populations. In : *Scientific Committee at the 56th Meeting of the International Whaling Commission* [en ligne]. 2004. [Consulté le 12 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://swfsc.noaa.gov/publications/CR/2004/2004Taylor1.pdf>

TAYLOR, B.L., BAIRD, R.W., BARLOW, J., DAWSON, S.M., FORD, J., MEAD, J.G., NOTARBARTOLO DI SCIARA, G., WADE, P.R. et PITMAN, R.L., 2008. *Ziphius cavirostris* The IUCN Red List of Threatened Species 2008 [en ligne]. IUCN. [Consulté le 11 décembre 2016]. Disponible à l'adresse : <http://www.iucnredlist.org/details/23211/0>

THEWISSEN, J.G.M., COOPER, L.N., CLEMENTZ, M.T., BAJPAI, S. et TIWARI, B.N., 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*. 20 décembre 2007. Vol. 450, n° 7173, pp. 1190-1194.

TYACK, P.L., JOHNSON, M., SOTO, N.A., STURLESE, A. et MADSEN, P.T., 2006. Extreme diving of beaked whales. *Journal of Experimental Biology*. 1 novembre 2006. Vol. 209, n° 21, pp. 4238-4253.

- VAN BRESSEM, M.-F., DUIGNAN, P., BANYARD, A., BARBIERI, M., COLEGROVE, K., DE GUISE, S., DI GUARDO, G., DOBSON, A., DOMINGO, M., FAUQUIER, D., FERNANDEZ, A., GOLDSTEIN, T., GRENFELL, B., GROCH, K., GULLAND, F., JENSEN, B., JEPSON, P., HALL, A., KUIKEN, T., MAZZARIOL, S., MORRIS, S., NIELSEN, O., RAGA, J., ROWLES, T., SALIKI, J., SIERRA, E., STEPHENS, N., STONE, B., TOMO, I., WANG, J., WALTZEK, T. et WELLEHAN, J., 2014. Cetacean Morbillivirus: Current Knowledge and Future Directions. *Viruses*. 22 décembre 2014. Vol. 6, n° 12, pp. 5145-5181.
- VAN BRESSEM, M.-F., VAN WAEREBEEK, K. et RAGA, J.A., 1999. A review of virus infections of cetaceans and the potential impact of morbilliviruses, poxviruses and papillomaviruses on host population dynamics. *Diseases of aquatic organisms*. 1999. Vol. 38, n° 1, pp. 53-65.
- VAN DER HOOP, J.M., FAHLMAN, A., HURST, T., ROCHO-LEVINE, J., SHORTER, K.A., PETROV, V. et MOORE, M.J., 2014. Bottlenose dolphins modify behavior to reduce metabolic effect of tag attachment. *Journal of Experimental Biology*. 1 décembre 2014. Vol. 217, n° 23, pp. 4229-4236.
- VAN DUZER, C., 2013. *Sea Monsters on Medieval and Renaissance Maps*. London : The British Library.
- VANDERLAAN, A.S.M. et TAGGART, C.T., 2007. Vessel collisions with whales: the probability of lethal injury based on vessel speed. *Marine Mammal Science*. janvier 2007. Vol. 23, n° 1, pp. 144-156.
- VELA, A.I., FERNANDEZ, A., SANCHEZ-PORRO, C., SIERRA, E., MENDEZ, M., ARBELO, M., VENTOSA, A., DOMINGUEZ, L. et FERNANDEZ-GARAYZABAL, J.F., 2007. *Flavobacterium ceti* sp. nov., isolated from beaked whales (*Ziphius cavirostris*). *INTERNATIONAL JOURNAL OF SYSTEMATIC AND EVOLUTIONARY MICROBIOLOGY*. 1 novembre 2007. Vol. 57, n° 11, pp. 2604-2608.
- WADE, P.R. et GERRODETTE, T., 1993. Estimates of cetacean abundance and distribution in the eastern tropical Pacific. *Report of the International Whaling Commission* [en ligne]. 1993. Vol. 43, n° 477-493.
- WADE, P.R., KENNEDY, A., LEDUC, R., BARLOW, J., CARRETTA, J., SHELDEN, K., PERRYMAN, W., PITMAN, R., ROBERTSON, K., RONE, B., SALINAS, J.C., ZERBINI, A., BROWNELL, R.L. et CLAPHAM, P.J., 2011. The world's smallest whale population? *Biology Letters*. 23 février 2011. Vol. 7, n° 1, pp. 83-85.
- WARING, G.T., HAMAZAKI, T., SHEEHAN, D., WOOD, G. et BAKER, S., 2001. Characterization of beaked whale (*Ziphiidae*) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) summer habitat in shelf-edge and deeper waters off the northeast US. *Marine Mammal Science*. 2001. Vol. 17, n° 4, pp. 703-717.
- WOODSIDE, J.M., DAVID, L., FRANTZIS, A. et HOOKER, S.K., 2006. Gouge marks on deep-sea mud volcanoes in the eastern Mediterranean: Caused by Cuvier's beaked whales? *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. novembre 2006. Vol. 53, n° 11, pp. 1762-1771.

XU, X., SONG, J., ZHANG, Z., LI, P., YANG, G. et ZHOU, K., 2015. The world's second largest population of humpback dolphins in the waters of Zhanjiang deserves the highest conservation priority. *Scientific Reports*. 30 janvier 2015. Vol. 5, pp. 8147.

YAMATO, M., KHIDAS, K., PYENSON, N.D., FORDYCE, R.E. et MEAD, J.G., 2016. Extensively remodeled, fractured cetacean tympanic bullae show that whales can survive traumatic injury to the ears. *Journal of Anatomy*. janvier 2016. Vol. 228, n° 1, pp. 125-136.

GANNIER Adrien

APPORTS DE DEUX MÉTHODES COMPLÉMENTAIRES POUR L'ÉVALUATION D'UNE POPULATION DE CÉTACÉS : L'EXEMPLE DU ZIPHIUS (*ZIPHIUS CAVIROSTRIS*) AU NORD DE LA MER TYRRHÉNIENNE

Thèse d'État de Doctorat Vétérinaire : Lyon, le 28 avril 2017

RESUME :

Le Ziphius (*Ziphius cavirostris*), du fait de son comportement discret et de son habitat souvent difficile d'accès, est un cétacé méconnu tant du point de vue biologique qu'écologique ou populationnel. Ce manque de connaissances est particulièrement problématique en raison de son apparente sensibilité aux activités humaines.

Nous nous intéressons à l'abondance estivale de cet animal au Nord de la mer Tyrrhénienne, qui constitue un environnement propice à sa présence du fait de caractéristiques topographiques et océanographiques particulières.

Deux méthodes distinctes sont mises en œuvre ; la première technique se base sur la reconnaissance individuelle des animaux par photo-identification, tandis que la seconde découle de l'étude de données de prospection en transect linéaire.

Ces travaux ont permis de confirmer la richesse en Ziphius – plusieurs centaines d'individus – de la région étudiée, tout en mettant en évidence la sensibilité des deux méthodes aux données utilisées.

MOTS CLES :

- Cétacés
- Animaux -- Comptages
- Environnement -- Échantillonnage
- Photographie scientifique

JURY :

Président :	Monsieur le Professeur Gilbert KIRKORIAN
1er Assesseur :	Monsieur le Professeur Jean-Luc CADORÉ
2ème Assesseur :	Madame le Docteur Caroline BOULOCHER

DATE DE SOUTENANCE : 28 avril 2017

ADRESSE DE L'AUTEUR :

435, Chemin de Beauvert, n°16
06600 ANTIBES