# Synthèse sur la distribution des cétacés dans le Sanctuaire PELAGOS et les eaux adjacentes, mise en relation avec leur environnement

## Sophie LARAN<sup>1-2-3\*</sup>, Fabienne DELACOURTIE<sup>1</sup>, Tiziana DI FULVIO<sup>4</sup>, Léa DAVID<sup>2-4</sup>, Nathalie DI-MEGLIO<sup>2-4</sup>, Pascal MONESTIEZ<sup>5</sup>

<sup>1</sup>CRC-Marineland, 306 avenue Mozart, 06600 Antibes, France. <sup>2</sup>GIS3M, Groupement d'Intérêt Scientifique pour les Mammifères Marins de Méditerranée et leur environnement, Parc national de Port-Cros, allée du Castel Ste Claire, BP 70220, 83406 Hyères cedex, France.

<sup>3</sup>CRMM, Centre de Recherche sur les Mammifères Marins-UMS3462, Université de La Rochelle, Pôle analytique, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle, France. <sup>4</sup>EcoOcéan Institut, 18 rue des hospices, 34090 Montpellier, France. <sup>5</sup>INRA- Unité BioSp, Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon

<sup>•</sup>INRA- Unite BioSp, Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France.

\*Contact : sophie.laran@univ-lr.fr

**Résumé**. Cette étude a été menée afin d'apporter une vue d'ensemble et une meilleure compréhension de la distribution des cétacés dans le Sanctuaire PELAGOS. Elle rassemble pour la première fois les données de 16 partenaires français et italiens, collectées en période estivale (de juin à septembre) entre 1994 et 2008. Soit 6 083 observations opportunistes de cétacés, dont 2 547 observations associées à 51 046 km de transect en effort d'observation.

Les indices d'abondances relatives obtenus classent comme on pouvait s'y attendre le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) en première position avec 0,339 individus par kilomètre, puis le grand dauphin (*Tursiops truncatus*, 0,021 ind.km<sup>-1</sup>), suivi du globicéphale noir (*Globicephala melas*, 0,014 ind.km<sup>-1</sup>), du rorqual commun (*Balaenoptera physalus*, 0,012 ind.km<sup>-1</sup>), du dauphin de Risso (*Grampus griseus*, 0,006 ind.km<sup>-1</sup>), et enfin du cachalot (*Physeter macrocephalus* 0,002 ind.km<sup>-1</sup>).

Du point de vue de la distribution, le grand dauphin est l'espèce dont la zone de fréquentation est la plus restreinte. Concernant les trois espèces consommatrices de céphalopodes (le dauphin de Risso, le globicéphale noir et le cachalot), chacune semble avoir son propre habitat et à fine échelle elles sont rarement rencontrées dans les mêmes secteurs. Cette compilation permis de mettre en évidence par une analyse géostatique une large zone de prédilection pour le rorqual commun alors que le cachalot montre une distribution plus discontinue. Afin de caractériser les habitats de ces deux grandes espèces, concernées par les interactions avec le trafic maritime, les données ont été analysées en parallèle des variables environnementales telles que la profondeur, la température de l'eau ou la concentration en chlorophylle *a* (issues d'images satellites). Deux méthodes de modélisation ont été produites.

Globalement, cette synthèse permet d'apporter des éléments de référence pour l'ensemble du Sanctuaire pour six espèces de cétacés et de définir les habitats favorables potentiels des deux grandes espèces sur une période de plus de 10 ans. Ces cartes pourront être utiles aux gestionnaires pour estimer les zones potentiellement menacées par certaines activités anthropiques. Mots-clés : cétacés, *Balaenoptera physalus*, *Physeter macrocephalus*, Sanctuaire PELAGOS, distribution, habitat.

*Abstract.* Synthesis of the cetacean distribution in the PELAGOS sanctuary and adjacent waters, and relation to environmental condition. This study was conducted in order to better understand the distribution of the main cetacean species occurring in the PELAGOS Sanctuary. For the first time data of 16 French and Italian partners collected during summer (June to September) between 1994 and 2008 were pooled. This represents a total of 6 083 opportunistic sightings, including 2 547 sightings collected during transect and mounted to 51 046 km of effort.

As expected, relative abundance index reveals striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) as the most abundant species with an 0.339 individual per kilometre of effort, then bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, 0.021 ind.km<sup>-1</sup>), pilot whale (*Globicephala melas*, 0.014 ind.km<sup>-1</sup>), fin whale (*Balaenoptera physalus*, 0.012 ind.km<sup>-1</sup>), Risso's dolphin (*Grampus griseus*, 0.006 ind.km<sup>-1</sup>), and finally sperm whale (*Physeter macrocephalus* 0.002 ind.km<sup>-1</sup>).

The bottlenose dolphin has the most restricted distribution. Cephalopod feeders (Risso's dolphin, pilot- and sperm whale) each seem to have their proper distributions on a small spatial scale, and tend to not be encountered in same places. This study and the geostatistical analysis allowed to highlight a broad preferential habitat for fin whales, while sperm whales are more scattered and restricted. In order to identify suitable habitat for the fin whale and sperm whale, the two species concerned by collision with marine traffic, we used environmental parameters as depth, sea surface temperature or chlorophyll *a* concentration (from remote sensed imagery). Two modelling methods were compared and map of preferential habitat produced.

This collaborative study compilation of the PELAGOS Sanctuary resulted in new indications on the distribution of the main six species of cetaceans. In addition the habitat of the two large species was described in more depth and in function of environmental factors. These results should be useful to identify and manage areas with anthropic disturbance.

# Keywords: cetacean, *Balaenoptera physalus*, *Physeter macrocephalus*, PELAGOS Sanctuary, distribution.

#### Introduction

Sur dix-huit espèces de cétacés présentes au moins occasionnellement en Méditerranée nord-occidentale, huit d'entre elles sont considérées comme communes dans les eaux du Sanctuaire PELAGOS (Notarbartolo di Sciara *et al.*, 2008). Dans cette étude, nous nous intéresserons aux six espèces les plus fréquentes dans le Sanctuaire PELAGOS : le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), le grand cachalot (*Physeter macrocephalus*), le globicéphale noir (*Globicephala melas*), le dauphin de Risso (*Grampus griseus*), le grand dauphin (*Tursiops truncatus*) et le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*).

Le Sanctuaire PELAGOS, situé au nord-est du bassin méditerranéen occidental, est caractérisé par la présence d'un système de front permanent au nord. Le mouvement horizontal, à l'origine de ce déplacement vertical des masses d'eau, est un courant de surface d'origine Atlantique: le courant Ligure. Le déplacement d'eau profonde chargée en sels nutritifs vers une zone plus éclairée permet le développement phytoplanctonique dès l'apparition d'une période de stabilité (arrêt des périodes de vent violent). Cette forte production primaire est suivie, avec un certain décalage, d'une augmentation des populations zooplanctoniques qui alimentent à leur tour la suite du réseau trophique. Cette période de bloom, qui est plus ou moins intense selon les années, est cruciale pour l'ensemble de l'écosystème marin de la zone.

Cette zone est aussi le lieu d'une intense fréquentation anthropique, représentant parfois un danger pour les cétacés. Les principales menaces qui en découlent pour ces animaux et leur milieu sont liées à l'industrialisation et l'urbanisation de la zone côtière, les perturbations acoustiques et sismiques liées aux travaux d'exploration ou militaire, ainsi qu'au transport maritime important de fret et de passagers ; avec notamment les navires à grande vitesse (NGV) entre le continent, la Corse ou la Sardaigne. Ce trafic important multiplie les risques de collisions (Capoulade, 2002 ; David *et al.*, 2011 ; Laist *et al.*, 2001, Panigada *et al.*, 2006), de pollutions acoustiques et de dérangement des cétacés auquel il faut ajouter les navires de plaisance et l'observation touristique des cétacés ("whale watching"), enfin la compétition pour les ressources trophiques avec la pêche commerciale et les captures accidentelles dans les engins de pêche.

Profitant de la collaboration de plusieurs structures au sein du *Groupement d'Intérêt Scientifique pour les Mammifères Marins de Méditerranée et leur environnement* (GIS3M), le CRC-Marineland, le GECEM, le WWF-France, Souffleurs d'Ecume et EcoOcéan Institut ont mis en commun leurs jeux de données pour ce programme. Une collaboration a ensuite été proposée à d'autres organismes. Ce regroupement temporaire des bases de données scientifiques ou non scientifiques avait pour objectif d'analyser la distribution des principales espèces de cétacés, de quantifier de manière relative leur présence et de décrire des paramètres environnementaux caractérisant leur répartition.

Pour le rorqual commun et le cachalot, deux espèces fortement concernées par les interactions avec le trafic maritime, deux méthodes de modélisation de leur distribution et de caractérisation de leurs niches écologiques ont été appliquées, ainsi qu'une approche d'analyse géostatistique permettant d'apporter des informations sur des zones peu prospectées.

#### Matériel et méthodes

#### Les observations de cétacés

Seule la période de juin à septembre a été retenue dans cette étude. En complément des jeux de données du CRC-Marineland (1999-2008), du GECEM (2000 et 2003), du WWF-France (2001 et 2006-08), de Souffleurs d'Ecume (2001 et 2004) et d'EcoOcéan Institut et ses

partenaires Participe Futur, Cybelle planète et la Swiss Cetacean Society (1994-2008), nous avons rassemblé celles de Baleines et dauphins sans frontières (2005-08), Sos Grand Bleu (1996-98 et 2006-07), NATO Undersea Research Centre (1995-2006), les Douanes françaises (2003-5), l'Aquario di Genova (2001-08), CETUS Italie (2003-08), la Marine Nationale (2005-08) et Regard du Vivant (2007-08). Deux types de données d'observations ont été rassemblées : (1) les données d'observations opportunistes et (2) les observations associées à un effort de prospection. Ces dernières avant été collectées avec des protocoles semblables, soit selon la méthode standardisée du transect linéaire, soit également avec un effort permanent d'observation mais avec un itinéraire non aléatoire, une vitesse de 4 à 12 nœuds et sur des plates-formes où les observateurs se trouvaient entre 2 et 3 m audessus de la surface. De plus, seuls les transects réalisés avec des conditions d'observation satisfaisantes ont été conservées (vent Beaufort  $\leq$  3).

## Les données environnementales

La topographique est connue pour influencer la distribution des différentes espèces de cétacés (e.g. Cañadas *et al.*, 2002 ; Hamazaki, 2002). Nous avons considéré ce paramètre sous trois aspects : la profondeur, la distance aux principaux isobathes (la côte, 200 m pour la fin du plateau continental et 2 000 m pour la fin du talus continental); enfin pour l'analyse par *Ecological-Niche Factor Analysis* (ENFA) la pente a été estimée. Les données utilisées sont issues de l'Atlas digital GEBCO (2003) avec une résolution 1x1 min et traitées sous ARCGIS 9.3.

Deux types de données issues de la télédétection ont été utilisés : la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*, en mg Chla.m<sup>-3</sup>) et la température de l'eau en surface (SST). Pour la Chl *a* le satellite SeaWIFS (Sea-viewing WIde Field of view Sensor, <u>http://oceancolor.gsfc.nasa.gov</u>) a permis l'extraction d'images mensuelles avec une résolution d'environ 9x9 km (à l'équateur) qui ont été traitées sous WIMSOFT 6 (Kahru, 2003).

La SST (Sea Surface Temperature) a également été identifiée par plusieurs études pour caractériser la distribution des cétacés (Gregr et Trites, 2001 ; Hamazaki, 2002 ; Littaye *et al.*, 2004 ; Laran et Gannier, 2008). Le capteur Pathfinder (<u>http://podaac.jpl.nasa.gov/</u>) a permis l'extraction des images mensuelles de nuit afin de ne pas biaiser les résultats avec les conditions météorologiques.

Par l'ajout des données satellites de radiations photosynthétiques actives (PAR) de SeaWIFS aux deux précédentes, la production primaire (NPP) a été obtenue grâce au logiciel WIMSOFT. Cette méthode permet d'estimer la production primaire, (en gC.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>), dans la couche de surface à partir des paramètres mesurés uniquement par télédétection.

#### Les méthodes d'analyses

#### L'abondance relative

A partir des données collectées en effort d'observation des indices d'abondance relative ont été estimés pour chaque espèce. Ils sont définis dans une maille par le rapport entre le nombre d'individus observés pour l'espèce sur l'effort d'observation correspondant (individus.km<sup>-1</sup>) et obtenus sous ARCGIS 9.3.

Les cartes de distribution spatiale de l'abondance relative ont été réalisées sur une grille de  $0,1^{\circ} \times 0,1^{\circ}$ . Afin de ne pas pénaliser la cartographie par des cellules de fausse absence dues à un effort trop faible, les mailles dans lesquelles l'effort cumulé était inférieur à 16 km n'ont pas été considérées (soit un effort <10% de la surface sur 2 années, cf. pour détails Delacourtie *et al.*, 2009).

## Traitement géostatistique

Cependant quantifier de facon relative l'abondance des cétacés et la cartographier peut être délicat lorsque l'on ne possède qu'un jeu de données d'effort spatialement hétérogène et des observations d'animaux éparses et peu fréquentes, ce qui est souvent le cas pour les cétacés. La méthode géostatistique du krigeage, ou interpolation, est une procédure permettant d'estimer la valeur d'un paramètre dans un secteur où l'effort de prospection est insuffisant voire dans des secteurs non échantillonnés (Baillargeon, 2005). Le modèle de krigeage et la méthode d'estimation de la structure spatiale appliqués ici sont décrits en détail dans Monestiez et al. (2006). Le principe est de modéliser le processus d'observation et la variable de comptage qui en résulte comme une distribution de Poisson et de les combiner à une approche géostatistique classique. Cette méthode nous permet ainsi d'estimer le nombre d'observations de cétacés par kilomètre dans des zones moins connues, ainsi que le variogramme et la variance associées (Monestiez et al., 2006).

## Caractérisation de l'habitat par modélisation

Chaque observation de cétacés et segment découpé de 10 milles nautiques parcouru en effort d'observation, collectés entre 1998 et 2008 (pour correspondre au période de couverture des satellites), ont été associés à une valeur de profondeur, distance à la côte, à l'isobathe 200 et 2 000 m, de Chl a, de SST et NPP correspondante (année et mois). Les analyses ont été réalisées à l'aide de deux méthodes décrites ci-dessous. Pour ces deux techniques, les résultats obtenus sont présentés sous forme de cartes laissant apparaître les zones potentiellement favorables pour chacune de ces deux espèces ciblées, le cachalot et le rorqual commun. Les méthodes et leurs résultats ne sont présentés que succinctement (cf. Di Fulvio *et al.*, in prep.). La première méthode utilisée est multifactorielle et se base uniquement sur les données de présence. C'est la méthode dite de l'Ecological-Niche Factor analysis (*ENFA*) qui a permis la comparaison entre la distribution d'une espèce à son environnement global défini par les variables écologiques (Hirzel *et al.*, 2002).

La seconde méthode utilisée est la régression logistique qui a montré son intérêt pour caractériser les habitats de plusieurs espèces de cétacés (*e.g.* Hamazaki, 2002 ; Waring *et al.*, 2001). Cette méthode, utilisant les données en effort a contrario de la précédente, considère la variable réponse sous forme binaire (présence : 1 ou absence : 0) sur des segments découpés, que nous avons fixés à 10 milles nautiques en considérant que les conditions environnementales étaient homogènes à cette échelle. Le modèle a été déterminé avec le logiciel SYSTAT avec une sélection *forward-backward*.

#### Résultats

Au total 6 083 observations opportunistes de 6 espèces de cétacés ont été rassemblées pour ce projet (Fig. 1). Parmi elles, 2 547 ont été collectées au cours de transects en effort d'observation, représentant un cumul de 51 046 km, dont 41 035 km parcourus au sein même du Sanctuaire (Fig. 2). Cet effort est variable au cours du temps, et en moyenne égal chaque année à 3 403 km (215 - 8 136 km). Sur ces observations en effort, deux espèces sont largement majoritaires, le dauphin bleu et blanc (66% des observations) et le rorqual commun (25%).



**Figure 1.** Distribution de l'ensemble des observations de cétacés rassemblées pour cette étude.

Figure 2. Localisation des transects collectés en effort d'observation.

— 124 —

d'individus) compilées pour cette étude et des observations (et nombre d'individus) uniquement collectées en effort d'observation.							
	Totalité		En effort de prospection				
	Nombre	Effectif	Nombre	Effectifs			
	d'observations	moyen	d'observations	observés			
	(d'individus)		(d'individus)				

1.5

1,4

19,3

9.2

10,2

12.9

646 (988)

82 (106)

47 (1 102)

59 (492)

46 (365)

1 667 (23 356)

2 547

1.5

1,3

23,4

8,3

7,9

14.0

1 707 (2 607)

340 (464)

134 (2 586)

137 (1 255)

291 (2 978)

3 474 (44 944)

6.083

Tableau I. Synthèse par espèce de la totalité des observations (et nombre

## Indice d'abondance relative

Rorgual commun /

Globicéphale noir / Globicephala melas

Dauphin de Risso /

Dauphin bleu et blanc / Stenella coeruleoalba

Grampus griseus Grand dauphin / Tursiops truncatus

Cachalot /

Total

Balaenoptera physalus

Physeter macrocephalus

Les indices d'abondances relatives obtenus classent comme attendu le dauphin bleu et blanc en première position avec 0,339 individus par kilomètre, puis le grand dauphin (0,021 ind.km<sup>-1</sup>), suivi du globicéphale noir (0,014 ind.km<sup>-1</sup>), du rorgual commun (0,012 ind.km<sup>-1</sup>), du dauphin de Risso (0.006 ind.km<sup>-1</sup>), et enfin du cachalot (0.006 ind.km<sup>-1</sup>),

Pour le dauphin bleu et blanc, les taux de rencontre annuels témoignent de valeurs moyennes à élevées (0,029 à 0,042 obs.km<sup>-1</sup>) entre 1994 et 1998 et moyennes à faibles (0,015 à 0,030 obs.km<sup>-1</sup>) entre 2005 et 2008. Du point de vue de la distribution spatiale, l'espèce est largement répartie en Méditerranée nord-occidentale (Fig. 3), avec cependant peu d'observations collectées à l'est du Sanctuaire. Les taux de rencontre annuels sont relativement constants dans les années 1990 (0,029 à 0,042 obs.km<sup>-1</sup>), et légèrement inférieurs dans les années 2000 (0,015 à 0,030 obs.km<sup>-1</sup>). Et l'effectif moyen des groupes rencontrés est de 14.0 individus sur les données collectées en effort uniquement (Tabl. I).

Le grand dauphin est surtout présent dans les eaux côtières de l'ensemble de la Méditerranée nord-occidentale et en particulier sur le plateau continental (Fig. 3). Dans le Sanctuaire, il est surtout observé au nord du Golfe de Gênes et tout autour de la Corse. Les groupes comprennent en moyenne 7,9 individus (Tabl I).

Enfin, le globicéphale noir est essentiellement rencontré dans la zone pélagique, au-delà du plateau continental et plus particulièrement sur les fonds de plus de 2 000 mètres, où plus de 70% des individus ont été observés. Dans le Sanctuaire, cette espèce semble surtout fréquenter le nord-ouest de la zone en période estivale. L'effectif moyen des groupes est de 23,4 individus (Tabl. I).



Figure 3. Répartition spatiale estivale de l'abondance relative des 6 espèces de cétacés étudiées, d'après des données cumulées de 1994 à 2008.

De manière générale, le rorqual commun semble fréquenter aussi bien l'ouest du Sanctuaire PELAGOS que les eaux adjacentes situées plus à l'ouest (large Provence) et le sud du Golfe du Lion (Fig. 3). Les groupes de rorquals communs rencontrés comprennent en moyenne 1,5 individu (Tabl. I). Les indices d'abondance relative estivale du rorqual ne dépassent pas 0,022 ind.km<sup>-1</sup> annuellement, avec des années exceptionnellement pauvres (1997) ou plus riches (2001).

Le cachalot se distribue en majorité sur le talus que ce soit dans le Golfe du Lion, la mer liguro-provençale ou en Corse, fréquentant également les fonds supérieurs à 2 000 m (Fig. 3). Les groupes comprennent en moyenne 1,3 individu (Tabl. I).

Le dauphin de Risso fréquente principalement le talus (200 à 2 000 m) au sein du Sanctuaire, plus particulièrement près des côtes continentales françaises et au nord du Golfe de Gênes ou à l'extérieur en zone Provençale et vers le Golfe du Lion (Fig. 3). En moyenne 8,3 individus sont comptabilisés par groupe (Tabl. I).

#### Analyse géostatistique

#### Le rorqual commun

La quantification relative des rorquals communs par krigeage (Fig. 4) est relativement fiable, avec une variance globale faible sur la zone d'étude (cf. Delacourtie *et al.*, 2009). Cette figure met en évidence une zone de prédilection pour les rorquals s'étendant quasiment sur l'ensemble de la Méditerranée nord-occidentale (0,02 groupe.km<sup>-1</sup>). Si on situe bien les limites de répartition potentielle nord, est et ouest, on connait probablement mal la limite sud, étant donnée la distribution de l'effort (Fig. 2). Des zones de très faibles taux de rencontre ( $\approx$  0 groupe par km) sont aussi apparentes au milieu des structures de fortes présences dans le bassin liguro-corsico-provençal (notamment à la position 7,6°E – 42,5°N). Enfin des zones de quasi absence sont localisées dans les régions moins profondes (< 1 500 m) du Golfe du Lion au Golfe de Gênes, puis dans le nord-est de la mer Tyrrhénienne.



Figure 4. Cartographie des valeurs krigées, espérance du nombre d'observations de rorquals communs par kilomètre d'effort (en groupe.km<sup>-1</sup>), années 1994 à 2008 cumulées.

#### Le cachalot

Pour le cachalot, cette analyse (Fig. 5) met en évidence une structure spatiale "éparse". La carte souligne néanmoins l'affinité de l'espèce pour la zone de talus de Gênes à La Ciotat. Dans le Golfe de Gênes et le Golfe du Lion, les secteurs de taux importants de rencontres se localisent vraisemblablement dans les grands canyons sous-marins entaillant le talus. A côté de cela, quelques secteurs de fortes présences apparaissent plus au large, au sud de Toulon ( $6,5^{\circ}$  E –  $42,5^{\circ}$  N) ou au centre de la mer Ligure (en 8° E –  $42,7^{\circ}$  N). Les variance associées (cf. Delacourtie *et al.*, 2009) au niveau des zones de plus fortes concentrations locales sont plus élevées que pour le rorqual commun, du fait du petit nombre d'observations et du côté très aléatoire de ces rares rencontres.



Figure 5. Cartographie des valeurs krigées, espérance du nombre d'observations de cachalots par kilomètre d'effort (groupe.km<sup>-1</sup>), années 1994 à 2008 cumulées.

# Caractérisation de la distribution des espèces vis-à-vis de leur environnement

Deux espèces se distinguent au niveau de leur distribution, le dauphin de Risso et le grand dauphin. Le premier se trouve en moyenne sur des fonds de 1 000 à 1 600 m de profondeur (Fig. 6, Tabl. 2) c'està-dire la partie profonde du talus continental, tandis que la seconde espèce est le plus souvent rencontrée à proximité des côtes.

Concernant les distances aux isobathes (côte, 200 m et 2 000 m), la première de ces variables montre l'effet le plus discriminant entre les espèces. Un gradient apparaît de l'espèce la plus côtière avec le grand dauphin dont la distance moyenne par rapport à la côte est de 10 km, puis le dauphin de Risso avec 36 km en moyenne, le dauphin bleu et blanc avec 49 km, le globicéphale noir et le grand cachalot avec respectivement 58 et 60 km et enfin le rorqual commun, l'espèce la plus pélagique, avec une distance moyenne de 69 km (78 km au maximum).

La température et la chlorophylle *a* ne permettent pas de discrimination des espèces. La seule différence visible mais non significative apparaît pour le grand dauphin présent dans des eaux plus chaudes (Tabl. II), ce qui s'explique par sa localisation très côtière et dans des eaux peu profondes.



**Figure 6.** Diagrammes en boîte représentant la distribution des observations vis-à-vis de la profondeur du fond pour les six espèces de cétacés (initiales du nom latin : Bp : rorqual commun, Gg : dauphin de Risso, Gm : globicéphale noir, Pm : Cachalot, Sc : dauphin bleu et blanc, Tt : grand dauphin). Le rectangle représentant la limite du 1<sup>er</sup> et du 3<sup>e</sup> quartile, et le trait central la valeur médiane.

Espèce		Profondeur du fond (en m)	Température (°C)	Chlorophylle <i>a</i> (mg Chl <i>a</i> .m <sup>-3</sup> )
Rorqual commun / Balaenoptera physalus	Moyenne	2 348	23,0	1,18
	Min-Max	5 - 3 443	18,0 - 28,0	0,07 - 7,39
Cachalot / Physeter macro cephalus	Moyenne	2 112	23,2	0,92
	Min-Max	64 - 2 849	17,0 - 27,8	0,07 - 4,81
Globicéphale noir / Globicephala melas	Moyenne	2 246	23,0	1,07
	Min-Max	422 - 2 763	19,1 - 27,2	0,10 - 5,53
Dauphin de Risso / Grampus griseus	Moyenne	1 290	22,9	1,19
	Min-Max	5 - 2 758	19,4 - 27,5	0,09 - 5,46
Grand dauphin / Tursiops truncatus	Moyenne	158	23,9	1,14
	Min-Max	5 - 2 744	13,8 - 27,5	0,07 - 11,00
Dauphin bleu et blanc / Stenella coeruleoalba	Moyenne	1 948	22,9	1,41
	Min-Max	5 - 2 820	17,6 - 28,0	0,08 - 7,88

**Tableau II**. Caractéristiques de la distribution des observations par espèce vis-à-vis de la profondeur du fond, de la température et de la chlorophylle *a*.

# Modélisation de l'habitat favorable

L'affinité bathymétrique du rorqual commun et la concentration en chlorophylle *a* se retrouvent dans les deux types de modélisation (Fig. 7a, 7b), qui révèlent également que l'habitat préférentiel estival de cette espèce est en partie expliqué par la distribution printanière de la Chl *a* ou par la production primaire. En outre, la distribution en début d'été

(juin, juillet) est plus vaste que celle rencontrée en fin d'été. Les détails de ces modélisations seront présentés dans le cadre d'un autre travail (Di Fulvio *et al., in prep.*).



**Figure 7. a-** Carte d'habitat favorable du rorqual commun en été, obtenue sur la totalité du jeu de données 1998-2008. **b-** Prédiction de présence du rorqual commun obtenue par régression logistique et représentée à partir des conditions environnementales de juillet 2001 (les observations opportunistes, en rose, représentent un jeu de données indépendant).

Pour le cachalot, mise à part la profondeur, les deux méthodes de modélisation n'ont pas sélectionné les mêmes variables. Ainsi, les résultats de l'ENFA montrent que le cachalot reste relativement près des côtes, sur des profondeurs moyennes pour la zone, des pentes plutôt raides et des valeurs de production primaire élevées (Fig. 8a). La présence du cachalot est prédite sur le pourtour des côtes de la marge provençale remontant sur la Côte d'Azur, ainsi que sur l'ouest de la Corse. Pour le GLM, aucune variable biologique n'a été sélectionnée mais, pour les deux méthodes, la répartition bathymétrique montre sur les cartes une préférence plus ou moins marquée pour le talus (Fig. 8a, 8b). Notons que dans les deux types de modélisation le faible nombre d'observations fait que les modèles ne sont pas très satisfaisants pour cette espèce (Di Fulvio *et al., in prep.*).





Figure 8. a- Carte d'habitat favorable du cachalot en été, obtenue sur la totalité du jeu de données 1998-2008. b- Prédiction de présence du cachalot obtenue par régression logistique et représentée à partir des conditions climatologiques d'août (1998-2008, les observations opportunistes, en rose, représentent un jeu de données indépendant).

#### Discussion

Pour la première fois un jeu de données très important et collecté par diverses structures a été réuni dans le but d'une analyse de la distribution des principales espèces de cétacés dans le Sanctuaire PELAGOS et les régions adjacentes. Malgré les origines différentes, les données collectées en effort d'observation ont été recueillies avec des protocoles proches (cf. Delacourtie *et al.*, 2009). Ce travail a permis de localiser les zones de distribution des principales espèces fréquentant le Sanctuaire et les eaux adjacentes en période estivale, de caractériser leur distribution vis-à-vis des paramètres environnementaux tels que la bathymétrie, la température ou encore la chlorophylle *a*. Enfin, à partir de ces analyses, nous avons tenté d'interpréter des zones favorables pour chaque espèce par traitement géostatistique des données ou modélisation à l'aide de facteurs environnementaux.

Par rapport aux études antérieures qui regroupaient un effort conséquent dans cette zone, cette étude représente l'une des seules rassemblant autant de kilomètres d'effort et d'observations. C'est également une des premières études rassemblant ce type de données provenant de différentes équipes françaises et italiennes.

## Origine du jeu de données

Les données en effort qui ont été regroupées dans cette étude provenaient d'équipes et de campagnes en mer diverses, dont les objectifs de recherche et les espèces ciblées étaient différents. En effet, certaines étaient orientées sur des estimations d'abondances avec un itinéraire relativement aléatoire, d'autres orientées sur la collecte de biopsies ou de photos (pour l'identification des individus) et favorisaient l'échantillonnage des zones préférentielles des espèces ciblées. Leurs répartitions spatiales, sur la période 1994-2008, sont donc très variables. Par ailleurs, les différences de capacité de détection pour chacune des espèces, ainsi que la variabilité des capacités de détection des différents observateurs n'ont pas été prises en compte dans cette étude. Ce type de traitement, est réalisable lorsque l'on travaille avec un petit nombre de plates-formes et d'observateurs et devenait donc impossible avec les multiples sources de données.

Malgré cette relative hétérogénéité, cette étude permet d'obtenir de nouveaux résultats, tout à fait pertinents et de qualité, permettant une meilleure connaissance de la distribution estivale des cétacés dans le Sanctuaire PELAGOS. Ces éléments pourront être utiles pour la gestion de cette aire marine protégée et la connaissance des zones adjacentes.

Dans le but d'améliorer l'homogénéité des données collectées dans le futur, la réflexion de plusieurs structures au sein du GIS3M a permis la mise en place d'une saisie homogène des observations.

# Méthode d'analyse

Ce type d'analyse apporte une meilleure compréhension de la distribution des espèces, de leurs liens avec les variables environnementales, ainsi que l'effet possible de la variabilité interannuelle des conditions du milieu sur leur répartition. Cependant, à la différence de relevés floristiques, l'observation des cétacés implique quelques limitations dans l'interprétation des données. En effet, l'absence d'observation ne signifie pas nécessairement l'absence de cétacés et donc que la zone n'est pas favorable à la présence de l'espèce. l'effort peut être insuffisant et les animaux non détectés, car très discrets, éloignés de la plate-forme ou évoluant sous la surface. Pour l'analyse, nous avons considéré toutes les détections en effort, mais il serait intéressant de retirer les observations pour lesquelles l'activité enregistrée lors de l'observation (déplacement et vitesse) signale une phase de transit. Ainsi, les risques d'incorporation de détections aux caractéristiques non représentatives de la distribution préférentielle liée à l'habitat de l'espèce seraient minimisés.

Sur les données collectées sur les cétacés en mer, les difficultés sont nombreuses : fréquence des rencontres très faible, absences très nombreuses, distribution éparse et hétérogénéité importante des observations pondérées par l'effort. Ces caractéristiques sont plus proches d'une distribution selon la loi de Poisson. La méthode de krigeage développée par Monestiez *et al.* (2006) convient donc bien aux données que nous possédons. En particulier, le gain en terme de variance de l'erreur de prédiction est important et permet d'obtenir non seulement un résultat robuste mais également plus précis comparé à un krigeage ordinaire.

## Mise en relation avec les variables environnementales

La présence d'une variable environnementale significative dans un modèle de caractérisation de la distribution d'une espèce ne signifie pas qu'elle a directement un effet biologique sur cette espèce. Elle permet simplement de traduire un effet écologique, qui semble coïncider le plus souvent avec la présence de l'espèce, telle que la concentration de proies par exemple.

La pente du fond marin n'a pu être intégrée dans toutes les analyses et cette variable serait sans doute à intégrer dans le futur pour une meilleure caractérisation de l'habitat. Cette variable a en effet montré à plusieurs reprises son intérêt pour la caractérisation de l'habitat des cétacés notamment en Méditerranée (Cañadas *et al.*, 2002).

L'abondance de proies est considérée comme le facteur principal influençant la distribution des cétacés (Gregr et Trites, 2001). Il est cependant très difficile de disposer de telles données biologiques ; les espèces proies des cétacés n'étant pas étudiées dans cette région ; de nouvelles investigations seraient nécessaires pour une meilleure description. Enfin les données existantes ne sont pas toujours représentatives des zones fréquentées par les cétacés. Cette lacune peut être pondérée par l'usage d'images satellites de couleur de l'océan qui sont indicatrices de la richesse biologique de la zone et qui ont l'avantage de couvrir une large zone de manière synchronisée. L'outil satellitaire reste le seul disponible, même si la présence de zooplancton reste difficile à interpréter en utilisant simplement la chlorophylle a, dont les mesures de concentration peuvent être biaisées sous l'effet du broutage. En Mer Ligure, McGehee et al. (2004) ont montré que la chlorophylle a (par mesure in-situ) était négativement corrélée à l'abondance du zooplancton de petite taille (< 5 mm) en période estivale et qu'aucune corrélation de ces deux paramètres n'existait avec le zooplancton de plus grande taille (> 5 mm), tels les euphausiacés. L'utilisation de la chlorophylle a n'est donc qu'un proxy approximatif par rapport à la source de nourriture des cétacés.

## L'échelle temporelle

La recherche des échelles spatio-temporelles les plus adaptées constitue un des problèmes majeurs dans la caractérisation de la distribution des cétacés. Etant donné que le jeu de données se répartissait sur onze années consécutives, l'échelle mensuelle a été préférée. En effet, en se limitant pour le traitement des variables environnementales aux mois de février à septembre, cela représentait déjà 88 périodes différentes à traiter.

Sur un jeu de données plus réduit, une comparaison a été réalisée entre deux échelles de temps sur la période estivale et c'est l'échelle hebdomadaire (huit jours) qui permettait d'obtenir la meilleure modélisation (en régression logistique) pour le rorqual commun et de manière moins évidente pour le cachalot (Laran, 2005).

Cependant dans la zone où circulent les courants Ligure et Corse, le temps de résidence de l'eau de surface est estimé à un mois (en août) et le transport des masses d'eau semble concerner principalement le plancton de petite taille qui n'effectue quasiment pas de migration verticale (McGehee *et al.*, 2004). Les organismes macroplanctoniques, tels que les euphausiacés, qui sont consommés entre autres par les rorquals communs sont peu concernés, car ils effectuent une migration verticale et se placent à plus de 200 m de profondeur le jour (Andersen *et al.*, 2001). De même, les poissons et les céphalopodes peuvent se déplacer pour se maintenir dans des zones qui leur sont plus favorables.

## L'échelle spatiale

Les échelles spatiales que nous avons utilisées sont dictées par l'origine des données satellites, à savoir 9x9 km environ. Pour l'analyse de l'abondance relative, le traitement géostatistique et l'ENFA, le dixième de degré a été préféré, ce qui correspond à des cellules d'environ 11 km en latitude et 8,0 à 8,4 km en longitude.

L'influence de ces échelles a été testée sur un large jeu de données (collecté dans le nord-est de l'Océan Atlantique) et cette étude montre, autant pour le rorqual commun que pour le cachalot, que les résultats des analyses faites avec de larges cellules (96x96 km) permettent d'obtenir des taux de prédiction supérieurs (Hamazaki, 2002). Cependant si l'utilisation future de ces cartes est liée aux risques de collisions, une relative précision est également nécessaire.

## Le rorqual commun

Quelle que soit la méthode d'analyse utilisée dans cette étude, l'espèce fréquente aussi bien le Sanctuaire PELAGOS que les eaux adjacentes situées plus à l'ouest (zone provençale et sud du Golfe du Lion) comme le confirment les diverses études existantes (David, 2000 ; Di-Méglio, 1999 ; Forcada et al., 1996 ; Notarbartolo et al., 2003), Dans le Sanctuaire, le rorqual commun semble surtout présent dans la partie ouest, où les abondances relatives, toutes années confondues, sont essentiellement comprises entre 0,03 et 0,30 ind.km<sup>-1</sup> par maille. Ces résultats sont en adéquation avec les résultats trouvés dans la littérature (Di-Méglio, 1999; Gannier, 2005b; Laran et Drouot-Dulau, 2007 ; Panigada et al., 2005), soit des abondances relatives comprises entre 0.013 et 0.056 ind.km<sup>-1</sup>. A l'est du Sanctuaire, zone globalement moins profonde, les rorquals sont principalement vus au sud-est de la Corse, dans la zone plus profonde (au maximum 0,15 ind.km<sup>-1</sup> par maille). Cette zone apparaît d'ailleurs dans la carte produite par l'analyse par GLM, mais pas dans le résultat de l'ENFA (Fig. 7). Peu d'études ont été réalisées en été dans ce secteur, mais toutes montrent de très faibles occurences de rorquals communs (Forcada et al. 1996 ; Gannier, 2006 ; Gannier et al., 2004). Le nord du Sanctuaire semble, quant à lui, peu favorable à l'espèce en été.

De plus, il nous est apparu comme dans d'autres études (Laran et Gannier, 2006 ; Panigada et al., 2005) que les abondances relatives de rorqual commun peuvent varier d'une année à l'autre (Fig. 9). Certains auteurs (Panigada et al., 2005) montrent par ailleurs que ces variations pourraient être le reflet de tendances dans la population de rorquals communs de Méditerranée nord occidentale. D'après eux, la population de rorguals communs de leur zone d'étude (centre ligure) serait en décroissance de 1995 à 1999, après une phase de croissance régulière dans le début des années 90 (Fig. 9). La diminution observée à la fin des années 90 est aussi constatée dans d'autres secteurs plus vastes (Laran et Gannier, 2006 ; Fig. 9). Cependant, il semble que cette tendance à la diminution ne soit plus de mise ces dernières années, si l'on se réfère à notre étude (Fig. 9). En effet, depuis 2005 les abondances relatives annuelles observées montrent une légère augmentation, bien inférieure à la diminution observée à la fin des années 1990.



**Figure 9.** Comparaison de l'évolution du taux d'abondance relative des rorquals communs (ind.km<sup>-1</sup>) de différentes études. Notre étude en rouge (trait plein données françaises en effort ; trait pointillé : données françaises et italiennes en effort) et les résultats obtenus sur des jeux de données indépendants : Tethys (Panigada *et al.*, 2005) et GREC (Laran et Gannier, 2006).

Ces tendances sont toutefois à prendre avec précaution car les valeurs peuvent être biaisées par certains paramètres. Ainsi, il a été montré que, par la méthode de krigeage, ce biais est en partie atténué en comblant ce manque d'information dans les secteurs non prospectés (Monestiez *et al.* 2006). De la sorte, la moyenne du nombre de rorquals communs présents dans la zone serait en fait relativement stable dans le temps (Monestiez *et al.*, 2009), les évolutions précédentes étant plus le reflet de changements dans la distribution.

Du point de vue spatial, la carte krigée affine nettement les secteurs préférentiels, structures à méso-échelle de l'ordre de 50 à 80 km de diamètre séparées par des zones où les taux de rencontre seraient bien plus faibles. Ces structures semblent encercler une zone centrale délaissée, qui apparaît également dans d'autres travaux (Gannier, 2005b ; Panigada *et al.* 2008). Les distributions des observations de rorquals présentées dans plusieurs études (dont les jeux de données n'ont pas été intégrés à cette étude), correspondent localement à cette carte krigée : dans le Golfe du Lion (Cotté *et al.*, 2009), dans la partie nord du Sanctuaire (Moulins *et al.*, 2008), ou encore dans la partie centrale (Panigada *et al.*, 2005). La limite sud que nous avons définie est due à un effort insuffisant. A priori, du large du Golfe du Lion et jusqu'à une latitude de 41,5°N, la zone serait favorable aux rorquals communs (Cotté *et al.*, 2009 ; Forcada *et al.*, 1996). La structuration spatiale de l'ordre de la mésoéchelle (entre 10 et 100 km)

décrite précédemment pourrait témoigner de l'attrait de cette espèce pour des structures hydrobiologiques de la même échelle, notamment les tourbillons (Millot et Taupier-Letage, 2004).

La distribution du rorqual commun au printemps semble surtout liée aux structures frontales permanentes, tandis que de juin à septembre, elle est également liée aux structures frontales temporaires (Littaye *et al.*, 2004 ; Di-Méglio *et al.*, 2005 ; Azzelino *et al.*, 2008). En fin d'été, la répartition des rorquals serait plutôt liée aux zones frontales permanentes situées plus proches des côtes dans la zone liguro-provençale ou certaines zones d'upwelling comme celle à l'est de Bonifaccio (Littaye *et al.*, 2004).

# Le cachalot

La rareté des rencontres de cachalot en mer Tyrrhénienne (Fig. 3) est confirmée par des études antérieures (Arcangelli *et al.*, 2009 ; Gannier, 1999). Cependant, si Gannier *et al.* (2002) confirment le plus faible indice visuel en mer Tyrrhénienne pour le cachalot, leurs résultats acoustiques donnent une estimation deux fois plus élevée. Le cachalot passe en moyenne 15% du temps de son cycle de sonde en surface, alors qu'il devient audible avec un hydrophone durant 64% du cycle (Drouot, 2003), ce qui confirme l'intérêt de l'échantillonnage acoustique pour cette espèce.

La répartition bathymétrique du cachalot montre une préférence plus ou moins marquée pour le talus, bien visible sur les résultats de l'ENFA et du GLM. Mais ces résultats sont aussi influencés par la répartition de l'effort de prospection. De manière générale, le cachalot occupe préférentiellement la zone du talus mais aussi certains secteurs du large ; sa distribution étalée en mer Ligure pourrait être liée à son alimentation (Gannier *et al.*, 2002).

D'après le traitement géostatistique, le cachalot affectionne particulièrement le talus continental mais peut également être rencontré fréquemment sur certains secteurs restreints au large. Les observations relevées par Garnier *et al.* (2002) correspondent pour la plupart aux secteurs préférentiels que nous avons définis. La difficulté d'obtenir un résultat robuste avec une faible variance vient du fait de la rareté des observations visuelles associées à cette espèce passant les trois quarts de son temps sous l'eau.

Les études concernant l'effet de l'échelle spatiale sur les relations entre la distribution des cachalots et l'environnement ont montré un accroissement des relations avec une augmentation de l'échelle (Jaquet et Whitehead, 1996 ; Hamazaki, 2002). En revanche, Drouot (2003) a testé deux résolutions : 18,5 et 37 km et obtient de meilleurs résultats avec la résolution la plus faible.

## Le dauphin bleu et blanc

Cette espèce est présente dans le Sanctuaire PELAGOS tout au long de l'année, avec une abondance plus forte de mai à octobre (Laran et Drouot-Dulau, 2007 ; Notarbartolo di Sciara *et al.*, 2003 ; Gannier 1995 ; Di-Méglio et David, 2010). La distribution de l'abondance relative des dauphins bleu et blanc dans la zone d'étude témoigne de leur fréquence dans l'ensemble des secteurs de Méditerranée nord-occidentale, du continent à la Corse, avec un gradient de la côte vers le large, comme déjà démontré (Gannier, 2005 ; Moulins *et al.*, 2008 ; Reeves et Notarbartolo di Sciara, 2006). La fréquentation au nord de la mer Tyrrhénienne, malgré un manque d'échantillonnage, est également attestée (Marini *et al.*, 1996 ; Arcangelli *et al.*, 2009). Néanmoins, on distingue des zones moins fréquentées comme le Golfe du Lion et l'est du Sanctuaire, correspondant à des régions de faible profondeur (< 200 m).

Le taux de rencontre obtenu dans cette étude sur l'ensemble des données franco-italiennes en effort dans les limites du Sanctuaire est de 0,016 obs.km<sup>-1</sup>. Panigada *et al.* (2008) obtiennent un taux de rencontre global supérieur à celui obtenu dans cette étude, soit 0,022 obs.km<sup>-1</sup> de 1993 à 1999. Cela peut s'expliquer par la distribution de leur jeu de données, essentiellement sur une zone restreinte de forte fréquentation de ce dauphin (Antibes - San Rémo - Calvi - Cap Corse). En revanche, dans notre étude, des secteurs moins préférentiels sont également apparents au nord et à l'est du Sanctuaire, sur lesquels un effort conséquent a été fourni, ce qui diminue le taux de rencontre.

Les variations inter-annuelles des taux d'observation de dauphins bleu et blanc n'apparaissent pas entre 1997 et 2000 dans le nord de la mer Ligure (Azzelino *et al.* 2008), ou entre 1989 et 1997 en mer Ligure (Gannier 1997). Mais ces études couvrent une zone plus restreinte et homogène que la nôtre et sur des années qui d'après nos résultats seraient semblables. Panigada *et al.* (2009), réalisant en 2008 une campagne estivale de recensement similaire à celle faite en 1991 dans le Sanctuaire, obtiennent eux aussi des chiffres plus faibles qu'il y a 20 ans.

Ces résultats sont néanmoins à prendre avec précaution car les biais inhérents à l'hétérogénéité spatiale de l'échantillonnage des différentes campagnes sur toutes ces années sont conséquents et il n'est pas évident de les comparer si aisément.

## Le globicéphale noir

Le globicéphale noir en Méditerranée fréquente surtout le bassin occidental, et particulièrement la zone du Sanctuaire en période estivale (Gannier, 2006 ; Laran, 2005 ; Praca *et al.*, 2008). Dans le bassin nord occidental, la taille des groupes varie en moyenne de 21,7 à 28,4 individus (Gannier, 1995 ; Gannier, 2005 ; Laran *et al.*, 2010), ce qui est très proche de nos estimations. Dans le secteur Ligure, l'espèce est observée entre l'été et automne (Gannier, 1999 ; Laran *et al.*, 2010 ; Di-Méglio et David, 2010), ce qui semble indiquer une tendance migratoire très prononcée, mais assez peu d'informations sont connues.

L'espèce est signalée dans le Golfe du Lion en début d'été (Di-Méglio, 1999 ; Mangion et Gannier, 2002). L'absence constatée sur notre jeu de données en mer Tyrrhénienne confirme les résultats de Marini *et al.* (1996). En période estivale, une affinité beaucoup plus forte pour la zone Provence apparaît et nos résultats confirment qu'ils ne semblent pas fréquenter le Golfe du Lion, l'est et l'ouest de la Corse à cette période.

L'abondance relative obtenue en été pour le globicéphale noir est beaucoup plus faible que des résultats obtenus pour la zone Ligure ou la Méditerranée Nord-Occidentale (Laran *et al.,* 2010 ; Gannier, 1995). Le Sanctuaire ne semble pas être la zone la plus propice pour cette espèce (cette étude ; Gannier, 1999).

## Le dauphin de Risso

L'espèce est signalée en Méditerranée nord-occidentale du Golfe du Lion à la mer Tyrrhénienne (cette étude ; Azzelino et al., 2008 ; Bompar, 1997a ; David, 2000 ; Di-Méglio 1999 ; Gannier, 2006 ; Marini et al. 1996 ; Praca et Gannier, 2008 ; Reeves et Notarbartolo di Sciara, 2006). Cependant, la fréquentation de ces secteurs semble varier tout au long de l'année, ainsi, certains auteurs (Bompar, 1997b ; Laran, 2005 ; Marini et al., 1996), montrent que cette espèce fréquente toute l'année le centre de la mer Ligure et les eaux provençales, mais qu'elle est moins présente durant la période estivale. Globalement, cette étude ainsi que celle de Di-Méglio et David (2010) confirment que l'espèce est bien présente durant la période estivale aussi bien dans le Sanctuaire qu'en dehors et qu'elle affectionne plus particulièrement les côtes continentales françaises, le nord du Golfe de Gênes, et le nord de la Corse. Par contre, dans la zone Tyrrhénienne, nos observations restent faibles, à l'opposé des résultats de Gannier (2006, issus d'un ieu de données différent) qui donne la mer Tyrrhénienne comme le secteur du Sanctuaire PELAGOS présentant le plus de dauphins de Risso en été. Ceci pourrait en partie s'expliquer par le fait que cette zone a été peu prospectée dans notre étude.

Dans le Sanctuaire PELAGOS, nous obtenons une abondance relative estivale moyenne de 0,07x10<sup>-2</sup> obs.km<sup>-1</sup> et 0,56x10<sup>-2</sup> ind.km<sup>-1</sup> ce qui représente la limite inférieure des valeurs trouvées dans la littérature dans ce secteur (Laran, 2005 ; Gannier, 1999 ; Gannier, 2006 ; Di-Méglio, 1999).

Durant l'été, les dauphins de Risso sont aussi présents en dehors du Sanctuaire, avec des mouvements, en particulier entre l'est et l'ouest du bassin occidental (David et Di-Méglio, 1999 ; Polo *et al.*, 2009). Il serait intéressant de savoir si ces échanges existent avec d'autres secteurs de Méditerranée occidentale où ces animaux sont régulièrement rencontrés comme en mer d'Alboran ou encore en mer Tyrrhénienne où cette espèce est observée toute l'année (Marini *et al.*, 1996 ; Notarbartolo di Sciara *et al.*, 1993).

# Le grand dauphin

En Méditerranée, les connaissances sur l'espèce sont relativement faibles et les observations sont très localisées sur quelques zones côtières du nord du bassin (Bearzi *et al.*, 2008), une synthèse récente a apporté des informations sur le Sanctuaire (Gnone *et al.*, 2011). C'est la seule espèce de cétacés, avec le marsouin, à être listée à l'annexe II de la directive Habitat (1992), qui définit les espèces d'intérêt communautaire. Elle est donc considérée comme prioritaire dans la gestion des zones Natura 2000.

Sur les côtes continentales, le grand dauphin semble surtout présent le long du littoral provençal et dans le Golfe du Lion (Renaud, 2001), et quasiment absent depuis l'est des îles d'Hyères jusqu'à Gênes (Gannier, 1999), malgré quelques apparitions près du littoral de la Côte d'Azur (S. Laran pers. comm.). Il est cependant présent toute l'année à proximité des côtes corses (Dhermain, 2003 ; Viale, 1985). Le long des côtes françaises méditerranéennes, l'effectif est estimé à 500 - 600 individus (Baril *et al.*, 2000) et 889 à 1 023 individus dans le Sanctuaire PELAGOS (Gnone *et al.*, 2011).

Parmi les observations de grand dauphin, on notera quelques unes situées au large, confirmant ainsi la capacité de cette espèce à fréquenter les eaux très profondes (Bearzi *et al.*, 2008) et les échanges d'individus entre la Corse et la Provence (Gnone *et al.*, 2011).

## Diversité dans le Sanctuaire

Au total, huit espèces de cétacés fréquentent de manière régulière les eaux du Sanctuaire. Cette diversité est relativement importante comparée aux autres régions de Méditerranée et légèrement moindre par rapport à la mer d'Alboran (Gannier 2005a ; Notarbartolo di Sciara *et al.* 1993 ; Reeves et Notarbartolo di Sciara, 2006).

Par ailleurs, si l'on considère les aires de répartition de chacune des espèces, on remarque que certaines se superposent. Ainsi en mer Liguro-provençale, l'habitat estival du rorqual commun et du dauphin bleu et blanc se chevauchent (Azzelino *et al.*, 2001). Il n'est donc pas rare de voir ensemble des individus de ces deux espèces. En revanche, certaines espèces, dont l'habitat est plus restreint, présentent des niches écologiques distinctes. Il en est ainsi pour le dauphin de Risso comparé au globicéphale noir. Le premier exploite essentiellement la marge continentale tandis que le second fréquente les eaux pélagiques (David, 2000), en accord avec leur régime et leur stratégie alimentaire (Astruc, 2005). Le cachalot, le dauphin de Risso et le globicéphale noir peuvent se nourrir des mêmes espèces de céphalopodes (Astruc, 2005), mais soit à des stades de maturité différents, soit dans des habitats distincts. En effet, nous avons pu montrer qu'à faible échelle spatiale, ces espèces n'étaient quasiment pas observées dans les mêmes zones. D'autre part, s'il existe entre deux espèces une compétition pour la ressource, cela peut conduire à une ségrégation de l'habitat, comme entre le dauphin de Risso et le cachalot (Azzelino *et al.*, 2008)

Un phénomène ressort à partir de nos résultats de krigeage si on les superpose : les taux de rencontre les plus élevés de cachalots se localisent dans les zones de faibles taux de rencontre des rorquals communs (Fig. 10). Cette ségrégation spatiale dénoterait une niche écologique très distincte entre ces deux espèces, de par leurs régimes alimentaires très différents (planctonophage *versus* teutophage) et certainement une répartition des proies différentes également.



Figure 10. Cartographie des valeurs krigées (obs.km<sup>-1</sup>) du rorqual commun (en couleur) et du cachalot (en noir), années 1994 à 2008 cumulées.

Si l'on représente la distribution des cétacés par leur régime alimentaire, on remarque que certaines zones sont exploitées par tous les types de régimes alimentaires. C'est le cas notamment d'une large bande englobant le talus et les eaux profondes au niveau des côtes continentales (Fig. 11). D'autres secteurs comme le plateau continental ne semblent être exploités que par une seule espèce. Ces superpositions d'aires de répartition nous apportent deux informations essentielles sur les zones fréquentées par ces groupements trophiques d'espèces.



Figure 11. Zone de répartition des cétacés par régime alimentaire (données en effort) 1994-2008.

#### Conclusion

Cette étude à large échelle spatiale couvrant l'ensemble du Sanctuaire PELAGOS et les zones adjacentes apporte une vision globale et complète de la fréquentation de cette région de Méditerranée par l'ensemble des cétacés depuis quinze ans en période estivale. Ce travail représente un état des lieux de ce qui est connu aujourd'hui. Focalisées sur les six espèces de cétacés considérées comme communes dans ces eaux, les diverses analyses réalisées permettent d'établir des cartes de référence concernant leur distribution et les caractéristiques environnementales de leur habitat préférentiel.

Il en ressort une image intéressante et globale de la fréquentation estivale de la zone du Sanctuaire par les espèces. Le Sanctuaire PELAGOS présente des conditions environnementales variées et donc des habitats potentiels pour ces espèces aux régimes alimentaires diversifiés. Certains secteurs du Sanctuaire sont fréquentés par plusieurs espèces à la fois (cachalot, globicéphale noir, rorqual commun par exemple), d'autres spécifiquement par une seule espèce à la distribution restreinte (grand dauphin), ce qui en fait dans un cas comme dans l'autre des zones de conservation importantes. Si l'on se réfère à Caňadas *et al.* (2005) et SPA Protocol (1995), cela justifie pleinement le statut d'ASPIM (Aire Spécialement Protégée d'Importance Méditerranéenne) donné au Sanctuaire PELAGOS. Une certaine variabilité annuelle et mensuelle dans la distribution et dans l'abondance relative des cétacés est mise en évidence au sein du Sanctuaire. Il apparaît donc nécessaire d'organiser régulièrement des campagnes de suivi des populations selon un protocole standardisé et donc reproductible.

**Remerciements.** Les auteurs souhaitent remercier les structures qui ont apporté les données complémentaires à ce projet : GECEM (F. Dhermain et F. Dupraz), le RNE, Souffleurs d'Ecume (P. Mayol), le WWF-France (D. Ody et A. Eynaudi), Participe Futur (J. Landron), Cybelle planète (C. Arnal), Baleines et dauphins sans frontières (P. Serra), SOS Grand Bleu (J-P. Sidois), NATO Undersea Research Centre, les Douanes françaises (P. Grosjean), l'Aquario di Genova (G. Gnone), CETUS Italie (D. Bedocchi), Swiss Cetacean Society (M-O. Bourcoud), la Marine Nationale, Regard du Vivant (T. Roger et F. Larrey). Merci à S. Brando pour la relecture anglaise du résumé. Cette étude a été financée dans le cadre du partenariat scientifique entre le GIS3M et le Sanctuaire PELAGOS-France (Etude : 08.042.83400 PC).

#### Références

- ANDERSEN V., NIVAL P., CAPARROY P. GUBANOVA A., 2001. Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effect of wind events. 1. Abundance and specific composition. *J. Plankton Res.*, 23(3): 227-242.
- ARCANGELI A., MUZI E., TEPSICH P., CARCASSI S., CASTELLI A., CROSTI R., DI VINCENZO M., MAGGLIOZZI C., MARINI L., POGGI A., OLDI A., PULCINI M., RICCI S., SAFONTAS C., SDRINGOLA S., UKMAR E., 2009. Networking cetacean monitoring, using passenger ferries as a platform of opportunity, in Italy. *Eur. Research on Cetacean*, 23.
- ASTRUC G., 2005. *Exploitation des chaînes trophiques marines de Méditerranée par les populations de cétacés*. Mémoire de l'EPHE, Montpellier, France. 186 p.
- AZZELINO A., D'AMICO A., MCGEHEE D. E., PORTUNATO N., 2001. A preliminary investigation on cetacean habitat in the Ligurian Sanctuary (Sirena'99). *Eur. Research on Cetacean*, 15: 244-248.
- AZZELINO A., GASPARI S., AIROLDI S., NANI, B., 2008. Habitat use and preferences of cetaceans along the continental slope and the adjacent pelagic waters in the western Ligurian Sea. *Deep-Sea Res. I*, 55: 296-323.
- BAILLARGEON S., 2005. Le krigeage: revue de la théorie et application à l'interpolation spatiale de données *de précipitations*. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec.
- BARIL D., BEAUBRUN P., BONSIGNORI B., DAVID L., DHERMAIN F., RIPOLL TH., ROUSSEL E., TRUCCHI R., 2000. Evaluation des populations estivales de Grands Dauphins (*Tursiops truncatus*) le long des côtes françaises et italiennes. *Rapport Final de la Campagne Cap Ligures, EPHE-GECEM-WWF Italie-WWF France.* 50 p.
- BEARZI G., FORTUNA C. M., REEVES R. R., 2008. Ecology and conservation of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Mediterranean Sea. *Mammal Rev.*, 39(2): 92-123.
- BOMPAR J. M., 1997a. Winter presence of Risso's dolphins, *Grampus griseus*, in the western part of the Ligurian Sanctuary. *Eur. Research on Cetacean*, 11: 164-166.
- BOMPAR J. M., 1997b. Etude de la population de dauphins de Risso (*Grampus griseus*) fréquentant la corne nord ouest du futur Sanctuaire de mer Ligure. Rapport GECEM / Parc national de Port-Cros.

- BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R., BURNHAM K.P., LAAKE J.L., BORCHERS D.L., THOMAS L., 2001. Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations, Oxford University Press.New York, USA. 420 p.
- CAÑADAS A., SAGARMINAGA R., GARCIA-TISCAR S., 2002. Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep-Sea Res.* I, 49: 2053-2073.
- CAÑADAS A., SAGARMINAGA R., DE STEPHANIS R., URQUIOLA E., HAMMOND P.S., 2005. Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquat. Conserv.*, 15: 485-521.
- CAPOULADE F., 2002. Whales and ferries in Ligurian sanctuary: captain's experience and owner's actions. European Cetacean Society Newsletter, 40, 18-25.
- COTTE C., GUINET C., TAUPIER-LETAGE I., MATE B., PETIAU E., 2009. Scale-dependant habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale. *Deep-Sea Res.* I, 56, 801-811.
- DAVID L., 2000. Rôle et importance des canyons sous-marins sur la marge continentale dans la distribution estivale des cétacés de Méditerranée Nord-Occidentale. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- DAVID L., ALLEAUME S., GUINET C., 2011. High risk areas of collision between fin whales and ferries in the North-western Mediterranean sea. *Journal of Marine Animals and Their Ecology*, 4 (1): 17-28
- DAVID L., DI-MÉGLIO N., 1999. First results of summer movements of Grampus griseus (Cuvier, 1812) in the North-Western Mediterranean Sea. *Eur. Research on Cetacean*, 13: 189-194.
- DELACOURTIE F., LARAN S., DAVID L., DI-MEGLIO N., DI FULVIO T., MONESTIEZ P., 2009. Analyse spatio-temporelle de la distribution des cétacés en relation avec les paramètres environnementaux. Rapport final du Partenariat scientifique Parc national de Port-Cros/GIS3M. Etude : 08.042.83400 PC. 221 p.
- DHERMAIN F., 2003. Suivi hivernal et recensement estival 2003 du Grand dauphin (*Tursiops truncatus*) en Corse. Actes de la 12e conférence internationale RIMMO, Antibes : 90-95.
- DI FILVIO T., LARAN S., DAVID L., DELACOURTIE F., DI-MEGLIO N., MONESTIEZ P. (*in prep.*). Prediction of fin and sperm whale's distribution linked to topographic and environmental parameters in the PELAGOS Sanctuary.
- DI-MEGLIO N., 1999. Distribution comparée des cétacés et des oiseaux marins de Méditerranée Nord-occidentale en période estivale. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- DI-MÉGLIO N., DAVID L., BEAUBRUN P., 2005. Importance of frontal structures on the distribution of cetaceans and sea birds in the north-western Mediterranean Sea. *Eur. Research on Cetacean*, 19: 74.
- DI-MEGLIO N., DAVID L., 2010. Suivi temporel du Sanctuaire PELAGOS par transects mensuels au large et réflexion sur des méthodologies de monitoring. Rapport Final du Programme de recherche 2007/2009 de PELAGOS France. GIS 3M / EcoOcéan Institut. 192 p.
- DROUOT, V., 2003. Ecology of sperm whale (Physeter macrocephalus) in the Mediterranean Sea. Ph-D thesis, University of Wales, Bangor, UK.
- FORCADA, J., AGUILAR, A., HAMMOND, P., PASTOR, X., AGUILAR, R., 1996. Distribution and ubundance of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the Western Mediterranean during summer. Jour. of Zool. London, 238: 23-31.
- GANNIER, A., 1995. Les cétacés de Méditerranée nord-occidentale : estimation de leur abondance et mise en relation de la variation saisonnière de leur distribution avec l'écologie du milieu. Thèse de doctorat, Ecole Pratique de Hautes Etudes, Montpellier.

- GANNIER, A., 1997. Une tentative de suivi à moyen terme (1989-1996) du peuplement de cétacés en mer Ligure. Actes de la 6e Conférence Internationale RIMMO, Antibes : 7-13.
- GANNIER, A., 1999. Les cétacés de Méditerranée : nouveaux résultats sur leur distribution, la structure de leur peuplement et l'abondance relative des différentes espèces. *Mésogée*, 56: 3-19.
- GANNIER, A., 2005a. Summer distribution and relative abundance of delphinids in the Mediterranean Sea. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 60: 223-238.
- GANNIER, A., 2005b. Summer activity pattern of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the northwestern mediterranean pelagos sanctuary. Mésogée, 61: 35-41.
- GANNIER, A., 2006. Le peuplement estival de cétacés dans le Sanctuaire Marin Pelagos (Méditerranée nord-occidentale) : distribution et abondance. *Mammalia*, 70(1): 17-27.
- GANNIER, A., DROUOT, V., GOOLD, J. C., 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in Mediterranean Sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 243: 281-293.
- GANNIER, A., BOURREAU, S., DROUOT, V., GANNIER, O., LARAN, S., 2004. Summer distribution of fin whale (*Balaenoptera physalus*) in the Mediterranean Sea. *Mésogée*, 60: 17-25.
- GNONE G., BELLINGERI M., DHERMAIN F., DUPRAZ F., NUTI S., BEDOCCHI D., MOULINS A., ROSSO M., ALESSI J., MCCREA R.S., AZZELLINO A., AIROLDI S., PORTUNATO N., LARAN S., DAVID L., DI-MÉGLIO N., BONELLI P., MONTESI G., TRUCCHI R., FOSSA F., WURTZ M., 2011. ecological habits, spatial behaviour and abundance estimates of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Pelagos Sanctuary MPA (North West Mediterranean Sea). Aquat. Conserv., 21: 372-388.
- GREGR E. J., TRITES, A. W., 2001. Predictions of critical habitat for five whale species in the waters of coastal British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 1265-1285.
- HAMAZAKI T., 2002. Spatiotemporal prediction models of cetacean habitats in the midwestern North Atlantic Ocean (from Cape Hatteras, North Carolina, USA, to Nova Scotia, Canada). *Mar. Mammal Sci.*, 18(4): 920-939.
- HIRZEL A. HAUSSER J., CHESSEL D., PERRIN N., 2002. Ecological Niche Factor Analysis: How to compute Habitat Suitability Maps without absence data?. *Ecology*, 83(7): 2027-2036.
- JAQUET N., WHITEHEAD H., 1996. Scale-dependent correlation of sperm whale distribution with environmental features and productivity in the South Pacific. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 135: 1-9.
- KAHRU M., 2003. Windows Image Manager. Image display and Analysis program for Microsoft(r) Windowstm with special features for satellite images. User's Manual, version 6., San Diego, USA: Wateridge Circle.
- LAIST D.W., KNOWLTON A.R., MEAD J.G., COLLET A.S., PODESTÀ M. 2001. Collisions between ships and whales. *Mar. Mammal Sci.* 17(1):35-75.
- LARAN S., 2005. Variations spatio-temporelles du peuplement de cétacés en Mer Ligure (Méditerranée Nord-Occidentale) et relations avec les conditions environnementales. Thèse de doctorat, Free University of Brussels, Brussels.
- LARAN S., GANNIER A., 2006. Long term trend in the fin whale sighting rate, sea surface temperature and primary production in the Ligurian Sea. *In* Whorkshop on Climatic changes, European Cetacean Society, Gdynia, Poland.
- LARAN S., DROUOT-DULAU V., 2007. Seasonal variation of striped dolphins, fin- and sperm whales' abundance in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea). *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 87: 345-352.
- LARAN S., GANNIER A., 2008. Spatial and temporal prediction of fin whale distribution in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES J. Mar. Sci*, 65(7): 1260-1269.

- LARAN S., JOIRIS C., GANNIER A., KENNEY R. D., 2010. Seasonal estimates of densities and predation rates of cetaceans in the Ligurian Sea, northwestern Mediterranean Sea: an initial examination. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11(1): 31-40.
- LITTAYE A., GANNIER A., LARAN S., WILSON J.P.F., 2004. The relationship between summer aggregation of fin whales and satellite-derived environmental conditions in the northwestern Mediterranean Sea. *Remote Sens. Environ.*, 90: 44-52.
- MANGION, P., GANNIER, A., 2002. Improving the comparative distribution picture for Risso's dophin and Long-finned pilot whale in the Mediterranean Sea. *Eur. Research on Cetacean*,16: 68.
- MARINI L., CONSIGLIO C., ANGRADI A. M., CATALANO B., SANNA A., VALENTINI T., FINOIA M. G., VILLETTI G., 1996. Distribution, abundance and seasonality of cetaceans sighted during scheduled ferry crossing in the Central Tyrrhenian Sea: 1989-1992. *Ital. J. Zool.*, 63: 381-388.
- MCGEHEE D. E., DEMER, D. A., WARREN, J. D., 2004. Zooplankton in the Ligurian Sea: Part I. Characterization of their dispersion, relative abundance and environment during summer 1999. J. Plankton Res., 26(12): 1409-1418.
- MILLOT, C., TAUPIER-LETAGE, I., 2004. The cetacean world as seen by physical and biological oceanographers. *CIESM Workshop Monographs*, 25: 107-116.
- MONESTIEZ, P., DUBROCA, L., BONNIN, E., DURBEC, J.-P., GUINET, C., 2006. Geostatistical modelling of spatial distribution of Balaenoptera physalus in the northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecol. Model.*, 193, 615-628.
- MONESTIEZ P., PAKLEPA B., DI-MÉGLIO N., DAVID L., 2009. Long term monitoring of Mediterranean ?n whale population: Why focusing on spatial distribution is important? 10th International Congress of Ecology, INTECOL 2009, Brisbane, Australia, 16-21 August 2009
- MOULINS A., ROSSO M., BALLARDINI M., WURTZ M., 2008. Partitioning of the Pelagos Sanctuary (north-western Mediterranean Sea) into hotspots and coldspots of cetacean distributions. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 88(6): 1273-1281.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA G., VENTURINO M. C., ZANARDELLI M., BEARZI G., BORSANI F. J., CAVALLONI, B., 1993. Cetaceans in the central Mediterranean Sea: Distribution and sightings frequencies. *B. Zool.*, 60: 131-138.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA G., ZANARDELLI-PANIGADA M., JAHODA M, PANIGADA S, AIROLDI S., 2003. The fin whale *Balaenoptera physalus* (L. 1758) in the Mediterranean Sea. *Mammal Rev.*, 33(2): 105–150.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA G., AGARDY T., HYRENBACH D., SCOVAZZI T., VAN KLAVAREN P., 2008. The Pelagos Sanctuary for Mediterranean marine mammals. *Aquat. Conserv.*, 18(4): 367-391.
- PANIGADA S., NOTARBOTOLO DI SCIARA G., ZANARDELLI-PANIGADA M., AIROLDI S., BORSANI F., JAHODA M. 2005. Fin whales (*Balaenoptera physalus*) summering in the Ligurian Sea: distribution, encounter rate, mean group size and relation to physiographic variables. *Journal of Cetacean Research and Management*, 7(2): 137-145.
- PANIGADA S., PESANTE G., ZANARDELLI M., CAPOULADE F., GANNIER A., WEINRICH M.T., 2006. Mediterranean fin whales at risk from fatal ship strikes. *Mar. Pollut. Bull.* 52: 1287-1298.
- PANIGADA S., ZANARDELLI M., MACKENZIE M., DONOVAN C., MÉLIN F., HAMMOND P., 2008. Modelling habitat preferences for fin whales and striped dolphins in the Pelagos Sanctuary (Western Mediterranean Sea) with physiographic and remote sensing variables. *Remote Sens. Environ.*, 112: 3400-3412.

- PANIGADA S., GIANI A., NOTARBARTOLO DI SCIARA G., LAURIANO G., 2009. Abundance of striped dolphins in the PELAGOS Sanctuary : insights through line transect surveys. *Eur. Research on Cetacean*, 23.
- PANIGADA S., LAURIANO G., BURTT L., PIERANTONIO N., DONOVAN G. P. 2011. Monitoring winter and summer abundance of ceatceans in the Pelagos Sanctuary (Northwestern Mediterranean Sea) through aerial surveys. *PloS one*, 6: 1-10.
- POLO L., DI-MEGLIO N., DAVID L., ROSSO M., 2009. First analysis of long term association of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) population in the Liguro Provençal Basin and Gulf of Lion. Eur. Research on Cetacean, 23.
- PRACA E., GANNIER A., 2008. Ecological niches of three teuthophageous odontocetes in the northwestern Mediterranean Sea. *Ocean Sci.*, 4(1): 49-59.
- REEVES R. R., NOTARBARTOLO DI SCIARA G., 2006. The status and distribution of cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea. The World Conservation Union (IUCN) Center for Mediterranean Cooperation, Malaga, Spain.
- RENAUD A., 2001 . Le Grand Dauphin (*Tursiops truncatus*), une espèce de la Directive Habitats dans le Golfe du Lion : évolution des populations, perception par les différents publics, réflexion critique sur les stratégies de conservation. Ecole Pratique des Hautes Etudes - Montpellier.
- SPA PROTOCOL, 1995. Protocol concerning Specially Protected Areas and Biological Diversity in the Mediterranean. UNEP. Barcelona, Spain, 9-10 June 1995.
- VIALE D., 1985. Cetaceans in the northwestern Mediterranean: their place in the ecosystem. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 23: 491-571.
- WARING G. T., HAMAZAKI T., SHEEHAN D., WOOD G., BAKER, S., 2001. Characterization of beaked whale (Ziphiidae) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) summer habitat in shelf-edge and deeper waters off the northeast U.S. *Mar. Mammal Sci.*, 17(4): 703-717.