



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/>
Eprints ID : 14195

To cite this version :

Goddard, Nicolas. Données récentes sur le comportement du grand cachalot (*Physeter macrocephalus*). Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2015, 101 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

ANNEE 2015 THESE : 2015 – TOU 3 – 4036

DONNEES RECENTES SUR LE COMPORTEMENT DU GRAND CACHALOT (*Physeter macrocephalus*)

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

GODDARD Nicolas
Né, le 1 avril 1989 à Chambéry (73)

Directeur de thèse : M. Claude PETIT

JURY

PRESIDENT :

M. Alexis VALENTIN

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Claude PETIT

Mme Lydie BRET-BENNIS

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRE INVITE :

M. Vincent BOURRET

Docteur Vétérinaire à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directrice : Mme Isabelle CHMITELIN

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
- M. **SAUTET Jean**, *Anatomie*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mlle **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

- M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*
M. **DAHAN Julien**, *Médecine Interne*
Mme **FERNANDEZ Laura**, *Pathologie de la reproduction*
M. **HERRY Vincent**, *Pathologie des ruminants*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*

Remerciements

A Monsieur le Professeur Alexis VALENTIN

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

Zoologie - Parasitologie

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse. Hommages respectueux.

A Monsieur le Professeur Claude PETIT

Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Pharmacie et Toxicologie

Qui m'a confié ce travail, guidé dans son élaboration et qui m'a fait l'honneur de participer à mon jury de thèse

Sincères remerciements.

A Madame le Docteur Lydie BRET-BENNIS

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE,

Physique et Chimie biologiques et médicales

Qui m'a fait l'honneur de participer à mon jury de thèse, en témoignage de ma reconnaissance.

Sincères remerciements.

A Monsieur le Docteur Vincent BOURRET

Maître de Conférences contractuel à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Maladies contagieuses

Qui m'a fait l'honneur d'accepter mon invitation à ce jury de thèse.

Sincères remerciements.

Sommaire

Liste des figures	11
Liste des tableaux	11
Introduction	13
I. Comportements généraux observés chez les cachalots.....	15
A. Types de comportement	15
1. Alimentation.....	15
2. Socialisation	16
3. Navigation	17
4. Repos.....	18
5. Comportements aériens	19
a) « Breach ».....	20
b) Frappement de queue	22
c) Autres comportements.....	22
(1) Nage sur le côté	22
(2) « Spyhop ».....	23
(3) « Jaw-clap »	23
(4) Comportements assimilés à du jeu	24
d) Fonction des comportements aériens	24
B. Mouvements des cachalots.....	26
1. Mouvements verticaux	26
a) Caractéristiques d'un cycle de plongée.....	27
(1) Durée	27
(2) Profondeur	28
(3) Profil de la plongée et vitesses	30
b) Particularités anatomiques/physiologiques permettant la plongée.....	32
(1) Forces exercées sur le cachalot au cours d'une plongée	33

(2) Le système respiratoire	34
(3) Utilisation du dioxygène	34
(4) Tissu graisseux et spermaceti	35
2. Mouvements horizontaux	36
a) Mouvement des femelles et des immatures	36
(1) Déplacements sur une courte échelle de temps	36
(2) Déplacements sur une longue échelle de temps	37
b) Mouvement des mâles	39
(1) Déplacements sur une courte échelle de temps	39
(2) Déplacements sur une longue échelle de temps	39
c) Coût et bénéfice des mouvements horizontaux	40
II. Vocalisations	41
A. Types de vocalisations et fonctions	41
1. Structure des sons enregistrés	42
2. Vocalisations des adultes	42
a) Clics usuels ou clics réguliers	42
b) Creaks	44
c) Codas	45
d) Clics lents	47
3. Vocalisation des très jeunes individus	48
a) Caractéristiques des sons produits	48
b) Rôles biologiques	48
B. Production des sons	49
1. Anatomie de la tête du cachalot	49
2. Mécanisme de la production	51
a) Clics usuels	51
b) Codas	52

3.	Production des sons et profondeur	53
4.	Intervalle inter-pulse (IPI)	54
III.	Comportements sociaux	55
A.	Organisation sociale générale.....	56
B.	Structure sociale des groupes de femelles.....	57
1.	Unités sociales et groupes	57
2.	Clans vocaux	58
a)	Caractéristiques des clans.....	58
b)	Différences entre les clans.....	60
C.	Structure sociale des mâles	61
D.	Reproduction	62
1.	Accouplement.....	62
2.	Interactions des mâles avec les femelles	63
a)	Choix du partenaire	63
b)	Comportement des mâles	64
3.	Interactions entre mâles reproducteurs.....	64
E.	Comportement de socialisation	65
1.	Vocalisations	65
a)	Echanges de coda	65
b)	Répertoire vocal	66
2.	Comportements à la surface ou proche de la surface	67
F.	Interactions avec les jeunes	69
1.	Interactions du groupe avec le couple mère-petit.....	69
2.	Interactions entre la mère et son petit.....	70
G.	Comparaison de la structure sociale de l'océan pacifique et de l'océan atlantique	73
a)	Océanographie et disponibilité des ressources.....	74
b)	Prédation.....	75

c)	Chasse au cachalot	75
d)	Culture	76
IV.	Comportement alimentaire	76
A.	Régime alimentaire	76
1.	Espèces consommées	76
2.	Différence mâles et femelles	79
B.	Méthodes de chasse	80
1.	Comportement en profondeur	80
a)	Plongée et utilisation des clics	80
b)	Relation entre le comportement du cachalot et le comportement des proies	84
2.	Comportements de surface	85
3.	Interactions avec d'autres espèces	85
V.	Comportements particuliers observés	86
A.	Interaction avec les prédateurs	86
1.	Comportements de défense des groupes de femelles	86
2.	Réaction des mâles face aux orques	87
B.	Mise bas	88
VI.	Conclusion	89
	BIBLIOGRAPHIE	93

Liste des figures

Fig. 1 : Première photo d'un calmar géant dans la gueule d'un grand cachalot en 2009.....	16
Fig. 2 : Cachalot réalisant un breach au large de la Nouvelle-Zélande.....	20
Fig. 3 : Schéma d'un breach de cachalot d'après Gaskin (1964).....	21
Fig. 4 : Séquence d'un frappement de queue observé en juin 2014.....	22
Fig. 5 : Spyhopping d'un cachalot dans les Açores.....	23
Fig. 6 : Claquement de mâchoire d'un cachalot.....	23
Fig. 7 : Mouvement de la queue en début de plongée.....	26
Fig. 8 : Schéma de la structure multi-pulsée d'un clic en fonction du temps.....	42
Fig. 9 : Vue schématique de la tête d'un cachalot de 10m.....	50
Fig. 10 : Diagramme du modèle « bent horn » de la production de sons par les cachalots.....	51
Fig. 11 : comparaison du mode de production des clics usuels et des codas.....	53
Fig. 12 : Cachalot en chandelle au large de l'Ile Maurice.....	68
Fig. 13 : Comportement de tétée observé par Johnson et al. (2010) le 23 juillet 2007.....	71
Fig. 14 : Comportement de tétée observé par Johnson et al. (2010) le 3 août 2008.....	72
Fig. 15 : Espèces de céphalopodes consommées par les cachalots dans la Pacifique, d'après Whitehead (2003).....	78
Fig. 16 : Schéma de la formation de défense en « rosette ».....	87

Liste des tableaux

Table 1 : Durée des plongées profondes des cachalots.....	27
Table 2 : Profondeur des plongées des cachalots.....	29
Table 3 : Vitesse de nage lors des différentes phases de la plongée.....	32
Table 4 : Caractéristiques des principaux types de clic des cachalots.....	41
Table 5 : Différence de structure sociale entre mâles et femelles (Letteval et al. 2002).....	62
Table 6 : Différence de structure entre pacifique et atlantique avec les facteurs pouvant l'expliquer.....	74
Table 7 : Contenu stomacal d'un cachalot mâle en Méditerranée avec le nombre de becs représentant chaque espèce et leur importance.....	77

Introduction

Le grand cachalot (*Physeter macrocephalus*, Linnaeus, 1758), communément appelé cachalot, est une espèce d'odontocète de la famille des physétéridés et unique représentant de son genre *Physeter*. Il est reconnaissable par sa grande taille (15 mètres et 40 tonnes pour un mâle, 11 mètres et 15 tonnes pour une femelle) et par la forme caractéristique de sa tête contenant l'organe à spermacéti.

Les cachalots sont retrouvés dans presque toutes les mers et océans du monde. Les femelles et les jeunes restent en groupe dans les eaux chaudes alors que les mâles sont observés dans des eaux plus froides aux hautes latitudes.

Cette espèce a longtemps fasciné par ses interactions avec les baleiniers dont elle a été victime du XVII^{ème} siècle jusqu'à la fin du XX^{ème}. Plusieurs récits ont ainsi été écrits, tels que la rencontre entre un cachalot et le baleinier Essex qui a été coulé en 1820 ou le célèbre roman d'Herman Melville, *Moby Dick*.

Le cachalot intéresse aujourd'hui les scientifiques par son comportement. Il s'agit en effet de l'une des espèces plongeant le plus profondément, atteignant parfois 3000 mètres de fond. Ses vocalisations sont également le plus fort son produit par un animal, et le rôle de l'organe à spermacéti dans cette production a fait l'objet de plusieurs études.

Ce travail bibliographique est un recueil de ce que nous avons appris sur le comportement du cachalot depuis les années 2000. Les comportements présentés dans ce travail concernent aussi bien les comportements directement observés que le comportement acoustique de cette espèce.

Plusieurs avancées ont en effet été réalisées et ont permis de confirmer et d'expliquer certains comportements déjà observés par le passé. Ces découvertes ont notamment été permises par l'amélioration des méthodes d'études et de la technologie.

Les cachalots passent en effet la majeure partie de leur temps en plongée et l'observation directe de leur comportement reste donc peu importante. Les données sur le comportement ont été obtenues après le développement de balises mesurant le trajet en 3 dimensions d'un individu et enregistrant les sons produits à chaque instant. Les données sont également issues d'études acoustiques à partir d'hydrophones positionnés en mer ou sur un bateau, d'études par photo-identification ou encore par les individus retrouvés échoués. De

nombreuses informations ont également été données par les observations des baleiniers mais celles-ci restent anciennes.

La première partie de ce travail, après avoir présenté les grands types de comportements des cachalots, traite de leurs mouvements, à la fois de leur comportement de plongée mais aussi de leurs déplacements à l'horizontale. Les caractéristiques permettant ces mouvements sont également indiquées. La seconde partie se concentre sur les vocalisations des cachalots avec leur fonction et leur mode de production. Dans une troisième partie, les comportements sociaux sont présentés. La quatrième partie porte sur le comportement alimentaire du cachalot avec notamment le régime alimentaire et les méthodes de chasse. Enfin, la quatrième partie aborde des comportements particuliers tels que les interactions avec les prédateurs ou le comportement de mise bas.

Le terme « cachalot » est utilisé dans tout ce travail pour désigner l'espèce *Physeter macrocephalus*, (Linnaeus, 1758).

I. Comportements généraux observés chez les cachalots

A. Types de comportement

Les cachalots réalisent de nombreux comportements différents mais les fonctions de ceux-ci peuvent, la plupart du temps, se classer dans quatre catégories : alimentation, socialisation, navigation et repos (Whitehead 2003). La signification de certains comportements restent encore inconnus ou à l'état d'hypothèse. Les cachalots étant de grands plongeurs, peu de comportements sont observés directement mais sont souvent interprétés à partir de données acoustiques.

Les différentes catégories de comportement sont présentées succinctement dans cette partie en insistant sur le budget temps. Le détail de chaque catégorie sera développé par la suite.

1. Alimentation

Les cachalots passent les 3/4 de leur temps sous la surface, à la recherche de nourriture. Cette activité de recherche et de prise de nourriture s'effectue principalement à des profondeurs élevées pouvant aller jusqu'à 1 ou 2 kilomètres (voir partie I.B.1.a et IV.B.1).

L'importance de l'alimentation dans le budget temps des cachalots peut s'expliquer par des besoins énergétiques importants, étant donné la taille des individus, et nécessitant la capture de nombreuses proies. Les proies préférentielles des cachalots étant en profondeur, une capture nécessite une phase de recherche et d'approche depuis la surface. Un cachalot est ainsi considéré en comportement d'alimentation pendant toute la durée des plongées de recherche d'alimentation et pendant les phases à la surface entre les plongées (Whitehead 2003).

Peu d'observations directes de ce comportement ont pu être réalisées du fait de la grande profondeur. Seuls quelques clichés d'une femelle cachalot, tenant des restes de calmar géant, de la famille des Architeuthidés, dans sa mâchoire, ont pu être pris en 2009 (Fig. 1), sans observation de la capture en elle-même (Tony Wu, en ligne). L'essentiel des données est fourni par l'observation des phases à la surface entre les plongées, par des études acoustiques des vocalisations en plongée et par des balises placées provisoirement sur le dos de certains

individus. Les observations récentes de calmars géants dans leur milieu de vie, et les avancées technologiques, vont permettre d'affiner les hypothèses sur le comportement alimentaire du cachalot. Celles-ci sont établies à partir de l'interprétation des clics usuels et des « creaks » (voir partie II.A.2).



Fig. 1 : Première photo d'un calmar géant dans la gueule d'un grand cachalot (Crédit : Tony Wu, Barcroft/Fame Pictures)

Lors de comportement de recherche de nourriture, les cachalots sont continuellement en mouvement et plongent de manière répétée. Les individus d'un même groupe nagent dans la même direction et les regroupements sont de plus petite taille que lors de socialisation. Les plongées de recherche de nourriture commencent par un mouvement de la queue hors de l'eau, formant une arche. La production de vocalisations est accrue lors de ces plongées. Les plongées profondes de recherche d'alimentation sont ainsi stéréotypées et elles représentent le comportement le plus caractéristique des cachalots (Whitehead 2003).

2. Socialisation

Le cachalot est une espèce sociale, vivant une grande partie de sa vie en groupe. Les membres d'un groupe peuvent passer jusqu'à 25% de leur temps à un comportement de socialisation avec leur congénères, mais cette proportion varie d'un jour à l'autre (Whitehead 2003). Les comportements de socialisation correspondent ici à tous les comportements d'interaction, directe ou indirecte par des vocalisations, entre cachalots.

Les mâles matures, étant solitaires aux hautes latitudes, ne présentent que très rarement ce répertoire de comportement, à la différence des femelles et des immatures vivants en unités sociales, stables sur le long terme.

Les comportements de socialisation se déroulent à la surface ou en faible profondeur, à la différence de la recherche de nourriture (voir partie III.E). La durée moyenne des comportements observés est de 1-2h ou 5-6h avec un pic d'activité dans l'après-midi et la soirée. L'observation fréquente d'un grand nombre de cachalots à la surface vers 16h a été dénommée « Tea time » par les baleiniers anglais. Les cachalots cessent souvent ces regroupements au crépuscule, où ils recommencent à plonger profondément pour s'alimenter. Cette répartition journalière n'est pas une règle, parfois les cachalots s'alimentent dans l'après-midi et socialisent le matin (Amano, Yoshioka 2003 ; Whitehead 2003).

Les cachalots en socialisation sont observés allongés à la surface, ou en position verticale immobile appelée « chandelle ». Les mouvements sont plus lents et moins cohérents que lors de l'alimentation. Peu de plongées profondes sont réalisées mais des comportements aériens peuvent avoir lieu (voir partie I.A.5). La socialisation est également caractérisée par l'émission de codas permettant la communication entre les individus. La structure des codas contient en elle-même des informations sur l'individu et sur son appartenance à un clan (voir partie III.E.1) (Rendell, Whitehead 2003).

Les cachalots présentent une structure sociale forte avec des mouvements coordonnés des individus qui s'associent sur une grande échelle de temps (voir partie III.B). La place des comportements de socialisation est importante. Les cachalots se regroupent ainsi à la surface et présente un répertoire comportemental large, aussi bien visuel qu'acoustique.

3. Navigation

Le comportement de navigation est un comportement transitoire lorsque les cachalots ne socialisent pas ou lorsqu'ils ne sont pas à la recherche de nourriture. Plusieurs raisons peuvent justifier les déplacements des cachalots d'une zone à une autre, et certains déplacements sont spécifiques du sexe (voir partie I.B.2).

La zone d'habitat d'un groupe de femelles et d'immatrices s'étend sur 1450 km. Les cachalots naviguent le plus souvent suite à la modification de l'abondance des ressources dans les eaux où ils étaient. Ils sont ainsi à la recherche d'une zone avec des conditions plus favorables. Le comportement de navigation est donc moins présent lorsque la nourriture est abondante (Whitehead 2003).

La navigation est plus importante au cours de la vie des mâles que de celles des femelles. Ils réalisent en effet un mouvement progressif vers les hautes latitudes lorsqu'ils quittent leur groupe maternel. Ils migrent ensuite régulièrement jusqu'aux zones de reproduction, aux latitudes basses, au sein desquelles ils naviguent sans cesse entre les groupes de femelles (Whitehead 2003).

Ce comportement sert ainsi au bon déroulement des comportements à la fois alimentaires et de socialisation. Il s'agit d'une nage régulière à environ 4km/h, dont les caractéristiques sont développées dans la partie I.B.2.

4. Repos

Les cachalots réalisent des plongées passives où ils dérivent lentement en eau peu profonde avec une position verticale stéréotypée, juste sous la surface de l'eau. Ces plongées sont appelées « drift-dives » en anglais (Miller et al. 2008)

Lorsque les cachalots présentent ce comportement, ils n'ont pas de réaction au proche passage d'un bateau, jusqu'à ce que celui-ci les touche. Miller et al. (2008) ont ainsi émis l'hypothèse que les « drift-dives » correspondaient au sommeil des cachalots. En effet, une inactivité, une posture stéréotypée, un seuil de réponse élevé et une réversibilité rapide de l'éveil suite à une stimulation sont des caractéristiques d'un comportement de repos. Cet endormissement semble être des deux hémisphères cérébraux, comme chez les phocidés. Ceci est indiqué par le fait qu'il n'y a pas de réaction au passage du bateau, même lorsque celui-ci passe devant les deux yeux de l'animal. Un repos avec un seul des hémisphères est peut-être possible pendant d'autres moments, où l'activité observée en plus faible (remontée de plongée, période à la surface..), mais aucune donnée n'est disponible (Miller et al. 2008). Un endormissement que d'un seul hémisphère à la fois permet à l'animal de continuer de nager, de respirer volontairement et d'éviter les prédateurs ou les contacts sociaux.

Les cachalots réalisent deux types de « drift-dives » (Miller et al. 2008) :

- « **head-up** » : la partie postérieure du cachalot coule doucement à partir d'une position horizontale. L'angle entre le corps de l'animal et la surface de augmente ainsi et le cachalot a la tête vers le haut. Une reprise d'activité est nécessaire pour que le cachalot se remette à l'horizontale à la surface. Ce type de repos a lieu à une profondeur moins importante que le second type, à $8.6\text{m} \pm 4.8\text{m}$.

- « **head-down** » : le cachalot descend d'abord en profondeur, la tête vers le bas, jusqu'à une profondeur de une à deux fois la taille de l'individu. Il reste un peu au fond puis tourne passivement la tête vers le haut. La nageoire dorsale est en effet dirigée vers le haut par le centre de gravité des forces de flottabilité (voir partie I.B.1.b.(1)). La profondeur de ce type de repos est de $16.5\text{m} \pm 44.9\text{m}$, ce qui permettrait une meilleure stabilité.

Il n'existe pas de différence significative entre la durée des comportements de chacun de deux types de repos (moyenne de $13.4 \pm 8.7\text{min}$ pour le « head up » et $11.8 \pm 9.2\text{min}$ pour le « head down »).

Les comportements de repos représentent 7.1% du temps du cachalot, ce qui correspond à 36.7% du temps passé sans comportement de recherche de nourriture. Cette durée passée à dormir est plus faible que chez les autres mammifères marins étudiés. Les « drift-dives » sont plutôt diurnes avec 30% d'entre eux entre 18h et 24h (Miller et al. 2008). Ces plongées peu profondes, et sans activité, durent de 0.7 à 31.5 minutes avec une moyenne de 12.7 minutes. La période à la surface entre ces plongées dure en moyenne 7.7 ± 6 minutes (Miller et al. 2008).

Ainsi, le comportement de repos le plus caractéristique des cachalots s'effectue à une faible profondeur et contredit l'hypothèse de Amano et Yoshioka (2003) d'un repos en profondeur, à cause de la forte proportion du temps passé au fond.

5. Comportements aériens

A la différence de nombreuses autres espèces d'odontocètes, le cachalot réalise peu de comportements aériens. La fonction de ces comportement reste actuellement un mystère (Whitehead 2003).

a) « *Breach* »

Un « breach » est un saut de l'animal hors de l'eau avec au moins la moitié du corps au-dessus de la surface (Fig. 2).



Fig. 2 : Cachalot réalisant un breach au large de la Nouvelle-Zélande (Crédit: *Whale watch Kaikoura, Pedro Madruga [En ligne]*)

Lors de ce comportement, les cachalots réalisent une plongée verticale et rapide, souvent précédée d'un mouvement de la queue hors de l'eau en formant une arche. Ils descendent à environ 70-110m avant de remonter et de surgir hors de l'eau 25 à 40 secondes plus tard. Cette plongée verticale n'est pas retrouvée chez les espèces de baleines réalisant des « breaches ». Elles ont en effet une approche plus horizontale avant le saut. L'émergence des cachalots hors de l'eau se fait le plus souvent avec un angle de 20-60° par rapport à l'horizon et avec un mouvement de rotation dans les airs. Au point le plus haut du saut, avec entre 50 et 100% du corps au-dessus de la surface, le cachalot est souvent sur son côté (Fig. 3). Quelques cas de « breaches » sur le dos et sur le ventre ont été observés. La rentrée dans l'eau se fait en provoquant de grosses éclaboussures et le bruit engendré peut s'entendre, au-dessus de la surface, à plus de 1km dans des conditions maritimes calmes (Whitehead 2003).

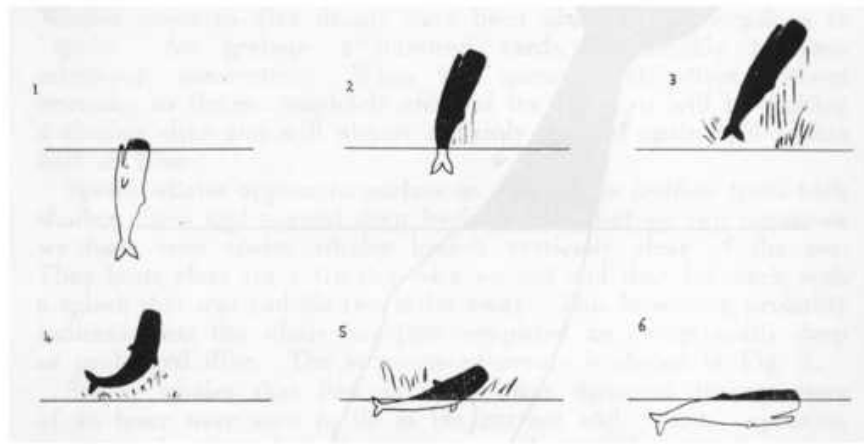


Fig. 3 : Schéma d'un breach de cachalot d'après Gaskin (1964)

Les cachalots réalisent souvent une série de « breaches » successifs avec 20 secondes d'intervalle entre chaque (Gordon 1987). L'intensité de ces « breaches » diminue au cours de la séquence (Gordon 1987 ; Waters, Whitehead 1990). Le taux de breaches (pour un groupe de femelles et d'immatrices aux Galápagos) est en moyenne de 0.007 par individu par minute passée à la surface (Whitehead 2003).

Les « breaches » sont les comportements aériens les plus coûteux en énergie. La vitesse d'un individu de 11mètres, lorsque 80% de son corps surgit hors de l'eau avec un angle de 35°, est d'environ 22 km/h. Cette vitesse correspond à ce qui est mesuré chez la baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*) et semble être proche de la vitesse maximale qu'un cachalot peut tenir pendant une à deux minutes. L'énergie nécessaire pour un « breach », pour une femelle physiquement mature de 13.5tonnes est d'environ 617 kcal, soit environ 0.075% de l'énergie journalière consommée. Ainsi, un « breach » ne représente pas une part importante du budget énergétique journalier d'un cachalot mais une séquence de 20 « breaches » commence à être significative.

Whitehead (2003) a montré que le taux de défécation, traduisant le succès d'alimentation, est assez fortement corrélé avec le taux de « breaches » mais cette corrélation n'est pas significative. Il suggère ainsi que le taux de « breaches » diminue quand les conditions d'alimentation sont pauvres car ce comportement est coûteux en énergie.

Il n'existe pas de différence significative entre la vitesse du vent lors des séquences de « breaches » (Beaufort 3.0) et lors de la période de contrôle (Beaufort 2.6), alors que chez d'autres espèces le taux de « breach » augmente avec la vitesse du vent (Whitehead 2003).

b) Frappement de queue

Le frappement de queue est appelé « lobtail » en anglais. L'animal est immergé et sort l'extrémité de sa queue hors de l'eau avant de la frapper violemment contre la surface, produisant ainsi du bruit et des mouvements d'eau (Fig. 4). Le corps du cachalot peut être vertical, horizontal ou avec n'importe quel angle intermédiaire. Le plus souvent le cachalot frappe l'eau avec la face ventrale de sa nageoire caudale mais il est peu aussi bien utiliser la face dorsale.



Fig. 4 : Séquence d'un frappement de queue observé en juin 2014 dans le détroit de Gibraltar (Credit: foundation for information and research on marine mammals [en ligne])

Très souvent, le cachalot réalise ce comportement de façon continue toutes les 3 à 7 secondes. Le taux de frappement de queue est en moyenne de 0.009 par individu par minute passée à la surface pour un groupe de femelles et immatures dans les îles Galápagos.

Chez d'autres espèces d'odontocètes, ce comportement est utilisé dans un contexte agonistique.

c) Autres comportements

(1) Nage sur le côté

La nage sur le côté, ou « sidefluck », correspond à un mouvement de l'animal avec une portion de la nageoire caudale visible hors de l'eau et une orientation verticale de celle-ci.

Le nombre de nage sur le côté est en moyenne de 0.007 par individu par minute passée à la surface, pour un groupe de femelles et immatures dans les îles Galápagos avec un maximum de 0.2.

(2) « Spyhop »

Lorsque l'animal réalise du « spyhopping », il sort lentement une partie de sa tête au-dessus de l'eau, en position verticale, et observe l'environnement hors de l'eau (Fig.5).



Fig. 5 : Spyhopping d'un cachalot dans les Açores (Crédit : *dolphin and whale connection [en ligne]*)

Le nombre de « spyhop » est en moyenne de 0.004 par individu par minute passée à la surface pour un groupe de femelles et immatures dans les îles Galápagos.

(3) « Jaw-clap »

Le « jaw-clap » correspond à un claquement de mâchoire par un individu (Fig.6).



Fig. 6 : Claquement de mâchoire d'un cachalot (Crédit : *Nathalie Jaquet*)

Ce comportement est souvent perçu comme agressif mais il est très rarement observé chez le cachalot.

Le claquement de mâchoire n'est parfois exprimé que par une simple ouverture de bouche, afin d'intimider d'autres individus. Ce comportement est ainsi utilisé par les mâles matures, présents dans un groupe de femelles, afin d'intimider les autres mâles.

(4) Comportements assimilés à du jeu

Des individus seuls ont été observés surfant sur de grandes vagues et d'autres poussant un tronc avec leur tête. Un groupe de cachalot a également été vu jouant avec un bout de bois. Ces comportements sont actuellement assimilés à du jeu.

d) Fonction des comportements aériens

Plusieurs hypothèses ont été émises concernant la fonction des comportements aériens :

- Fonctions simples telles que retrait d'ectoparasites, étirements, observation au-dessus de la surface, réaction à une excitation.
- Fonction dans la communication.
- Fonction de jeu

Aucune preuve de la fonction réelle de ces comportements n'est disponible mais les résultats présentés par Whitehead dans « Sperm whales : social evolution in the ocean » supportent l'hypothèse d'une fonction dans la communication.

En effet, les « breaches » et les frappements de queue sont plus observés durant l'après-midi qui est la période où des pics d'activité de socialisation sont observés. Ces comportements sont parfois observés durant la nuit mais il n'y a pas de quantification des activités aériennes nocturnes, du fait de la difficulté d'observation. Durant la nuit, les comportements sont entendus par les chercheurs plutôt que vus.

De plus, lorsqu'un individu effectue des « breaches », plusieurs membres du groupe le rejoignent en réalisant des « breaches » et des frappements de queue. Des séquences de comportements aériens en groupe peuvent parfois durer plusieurs heures. Whitehead (2003) a

ainsi observé un groupe de 15 à 30 individus réalisant une moyenne de 7 « breaches » et 12 frappements de queue par minute lors d'une séquence de 4 heures de comportements aériens.

Dans les Galápagos, les séquences de comportements aériens durent plus longtemps lorsque plusieurs unités sociales sont regroupées (14 « breaches » en 276 minutes) que lorsque seuls les membres d'une unité sont présents (6 « breaches » en 177min). Le taux d'activités aériennes est également plus élevé lorsque des mâles matures sont présents. Cependant, ces mâles ne réalisent presque pas de « breaches » et rarement des frappements de queue, aussi bien aux hautes latitudes qu'aux faibles. A l'inverse, les jeunes juvéniles ont souvent ce type de comportement.

Enfin, les comportements aériens ne semblent pas être des signaux utilisés par les mâles pour courtiser les femelles.

Les comportements de « breach » et de frappement de queue sont des signaux visuels qu'un cachalot peut faire pour un observateur au-dessus de la surface. Cependant, ces comportements ne sont pas aussi spectaculaires sous l'eau, où la majeure partie des potentiels récepteurs sont présents. Bien que les « breaches » produisent des sons importants sous l'eau, les cachalots peuvent réaliser des signaux d'une plus forte amplitude pour un coût moins important et avec une meilleure transmission (voir partie II). Toutefois, ces comportements constituent de bons signaux précisément car ils sont coûteux en énergie. Ils indiquent donc l'importance du message et le statut physique de l'émetteur. Les « breaches » et les frappements de queue peuvent ainsi être utilisés pour accentuer d'autres signaux vocaux.

Certains comportements aériens, surtout lorsqu'ils sont réalisés par les jeunes individus, peuvent entrer dans la catégorie du « jeu ». Le jeu peut être défini comme des activités n'ayant pas de fonction immédiate, mais pouvant bénéficier à l'animal plus tard dans la vie, par exemple en améliorant ses capacités physiques ou sociales. Les cachalots jouent en groupe (voir partie I.A.5.c.(4)) en se touchant, en jouant des coudes et en présentant des comportements sexuels dans une situation hors reproduction. Les comportements de jeu sont souvent perçus comme des moments de plaisirs, au moins chez les humains et il est difficile de les définir chez les cachalots.

B. Mouvements des cachalots

1. Mouvements verticaux

Les cachalots sont certainement les mammifères marins plongeant le plus profondément et, leurs mouvements les plus caractéristiques sont les plongées profondes qu'ils réalisent dans le but de s'alimenter. Ces plongées sont, en général, précédées par un mouvement de la queue hors de l'eau, formant une arche. (Fig. 7)

Les caractéristiques de la plongée en lien avec le comportement de recherche de nourriture sont détaillées dans la partie IV.C.1. Seules les caractéristiques générales sont développées dans cette partie.

Les profils de plongée ainsi que les durées et profondeurs sont déterminés grâce à des balises fixées par une ventouse, sur le dos de cachalots.



Fig. 7 : Mouvement de la queue en début de plongée (Crédit : Paul Richards)

a) *Caractéristiques d'un cycle de plongée*

(1) *Durée*

Les plongées profondes durent généralement entre 30 et 45 minutes (Table 1) mais peuvent parfois atteindre plus d'une heure. *Watkins et al.* (2002) a ainsi montré qu'un mâle de 12 mètres, au large de la Dominique, réalisait 13.6% de ses plongées avec une durée supérieure à 60 minutes. Dans le golfe de Californie, 70% des plongées durent entre 15 et 35 minutes et seulement 3% dépassent les 40 minutes (*Davis et al.* 2007).

Ces plongées se déroulent à la fois pendant la journée et pendant la nuit et il n'y a pas de différence de durée entre les deux dans la plupart des sites étudiés (*Watkins et al.* 2002). *Aoki et al.* (2007) ont, en revanche, observé des plongées plus courtes pendant la nuit que pendant le jour, au large des îles Ogasawara (Japon). Cette modification entre jour et nuit a été reliée avec une modification de la répartition des proies dans cette zone.

Lieu d'étude	Classe d'âge/sexe	Nombre de plongée	Moyenne (min)	Maximum (min)	Référence
Kaikoura (NZ)	M	142	41.3	64	Jaquet, Dawson, Slooten 2000
Sud-ouest Grèce et Sud-ouest Crète	F/I	7	50.6	61	Frantzis et al. 2000
Dominique	M (12m)	91	44.4	65.3	Watkins et al. 2002
Norvège	M	5	22.6	36	Wahlberg 2002
Kumano (Japon)	F	74	36.2	-	Amano, Yoshioka 2003
Ouest Méditerranée	-	20	44.77	55	(Drouot, Gannier, Goold 2004a)
Océan Atlantique	F/I	-	45.7	-	Watwood et al. 2006
Golfe du Mexique	F/I	-	45.5	64	Watwood et al. 2006
Mer Ligurienne	M	-	44.2	-	Watwood et al. 2006
Golfe de Californie	F/I	-	27	-	Davis et al. 2007
Japon	F/I	193	35.1	49.6	Aoki et al. 2007
Norvège	M	83	32	56.7	Teloni et al. 2008
Japon	F/I	126	33	53	Aoki et al. 2012
Japon	F/I	35	42	57	Aoki et al. 2015

F= femelle, I= immature, M= mâle.

Table 1 : Durée des plongées profondes des cachalots.

Il n'y a pas de relation entre la taille de l'individu et la durée de la plongée (Jaquet, Dawson, Slooten 2000). Ainsi, les plus gros cachalots ne plongent pas plus longtemps que les petits et il n'y a ainsi pas de variabilité sexuelle.

Entre chaque plongée profonde, les cachalots restent à la surface entre 7 et 14 minutes afin de respirer (Frantzis et al. 2000 ; Jaquet, Dawson, Slooten 2000 ; Amano, Yoshioka 2003;Drouot, Gannier, Goold 2004a). Cette période à la surface peut occasionnellement durer plus de 14 minutes (Jaquet, Dawson, Slooten 2000).

Il n'y pas de corrélation entre la durée d'une plongée profonde et le temps passé à la surface avant ou après cette plongée. Il en est de même pour le nombre de respiration lors des phases à la surface (Drouot, Gannier, Goold 2004a;Watkins et al. 2002;Davis et al. 2007). Cette dernière observation est à moduler par la mise en évidence d'une corrélation positive entre la durée d'une plongée et la durée passée à la surface chez des mâles en mer Ligurienne (Watwood et al. 2006).

En plus des plongées profondes les plus courantes, les cachalots réalisent des plongées dont la profondeur n'excède pas 200m. Ces plongées durent 15.6 minutes en moyenne et sont souvent associées à des comportements de surface pouvant durer plusieurs heures (Watkins et al. 2002).

Environ 70% du temps de plongée est consacré aux plongées de grande profondeur (Watkins et al. 2002, Aoki et al. 2007).

(2) Profondeur

Lors de leurs plongées profondes, les cachalots descendent usuellement entre 300 et 800m et occasionnellement jusqu'à 1 ou 2 km (Whitehead 2003, Table 2). Il existe des exceptions avec des mâles plongeant à moins de 200m de profondeur à cause des conditions topographiques de leur milieu de vie. A l'inverse, la présence de restes de requin vivant en profondeur, dans l'estomac de cachalots, indique qu'ils peuvent parfois descendre à plus de 3km en dessous de la surface (Whitehead 2003).

La distribution du nombre de plongée en fonction de la profondeur est cependant variable en fonction de la localisation. Au large du Japon, par exemple, cette distribution présente deux pics à 600m et à 1100m (Amano, Yoshioka 2003), alors que 90% des plongées se font entre 100 et 500m dans le Golfe de Californie (Davis et al. 2007). De même, en Norvège, les mâles sont aussi bien retrouvés à une faible profondeur (690m au-dessus du fond) qu'à une forte profondeur (146m au-dessus du fond) (Teloni et al. 2008).

Lieu d'étude	Classe d'âge/sexe	Nombre de plongée	Profondeur moyenne (mètres)	Profondeur maximum (mètres)	Référence
Atlantique Ouest	M	-	-	1202	Watwood et al. 2006
Dominique	M	91	990	1330	Watkins et al. 2002
Golfe de Californie	-	-	418	1250-1500	Davis et al. 2007
Japon	F/I	193	716.4	1304	Aoki et al. 2007
Norvège	M	-	175	1900	Teloni et al. 2008
Japon	F/I	126	695	1422	Aoki et al. 2012
Japon	F/I	35	793	1354	Aoki et al. 2015

Table 2: Profondeur des plongées des cachalots.

La profondeur maximale ne semble pas limitée par la profondeur du fond marin car les cachalots sont toujours au moins 200m au-dessus de celui-ci (Watkins et al. 2002, Davis et al. 2007, Teloni et al. 2008).

En revanche, la profondeur semble être influencée par la répartition des proies dans la colonne d'eau (Amano, Yoshioka 2003, (Drouot, Gannier, Goold 2004a), Davis et al. 2007, Aoki et al. 2007) étant donné que la majeure partie des plongées profondes sert à la recherche de nourriture. Ainsi, dans le golfe de Californie, les encornets géants (*Dosidicus gigas*) sont concentrés entre 100m et 500m de profondeur, ce qui correspond à 90% des plongées des cachalots (Davis et al. 2007).

Cette influence de la répartition des proies peut aussi expliquer que, dans certaines régions (Ogasawara, Golfe de Californie), la profondeur de plongée soit plus importante en

journee que la nuit (Amano, Yoshioka 2003, Davis et al. 2007, Aoki et al. 2007) alors que dans les Caraïbes ou à Kumano (Japon), aucun rythme nyctheméral n'est observé (Watkins et al. 2002, Aoki et al. 2007). Ainsi, à Ogasawara (Japon), les proies migrent vers la surface lorsque la nuit arrive et on retrouve les cachalots à une profondeur de 800-1000m pendant le jour et à seulement 400-600m durant la nuit (Aoki et al. 2007).

Enfin, la profondeur plus importante en été qu'en hiver au large de Kaikoura (Jaquet, Dawson, Slooten 2000), s'explique également par une différence de la répartition des proies.

Il existe une corrélation positive entre la profondeur d'une plongée et sa durée mais pas entre la profondeur et la durée de la surface avant ou après (Watkins et al. 2002, Davis et al. 2007). Cette corrélation peut ainsi expliquer la plus faible durée de plongée (27min), observée par Davis et al. (2007), par rapport aux autres études, car la zone étudiée dans le Golfe de Californie est moins profonde.

En plus des plongées pour l'alimentation, dont la profondeur est dépendante de la distribution des proies, les cachalots réalisent des plongées très proches de la surface avec une profondeur inférieure à 65m (Miller et al. 2004b). Ces plongées n'ont pas pour but la recherche de nourriture mais sont utilisées pour les mouvements horizontaux de nage (Miller et al. 2004b), pour le repos ou la socialisation (Davis et al. 2007).

Enfin, les jeunes cachalots n'ayant pas encore les capacités pour réaliser de longues plongées, descendent uniquement sur une centaine de mètres avant de rapidement remonter (Whitehead 2003).

(3) Profil de la plongée et vitesses

Les cachalots présentent deux comportements de nage différents : des battements de queue réguliers et constants ou une propulsion par un battement de queue suivi d'un « glissement » sans autre mouvement. Le deuxième type de nage nécessite moins d'énergie et n'est possible que lorsque les forces s'opposant au mouvement sont faibles (Miller et al. 2004 ; Watwood et al. 2006).

Le profil classique d'une plongée est en forme de « U » avec 4 phases distinctes : une descente, une phase au fond, une remontée et une phase à la surface (Whitehead 2003 ; Amano, Yoshioka 2003; Watwood et al. 2006).

La descente présente une pente importante au début et l'angle moyen est entre -51° et -57.9° (Miller et al. 2004b). Les cachalots nagent activement durant cette phase et la vitesse reste relativement stable avec une moyenne de 1.16m/sec (Table 3). Cette vitesse diminue à l'approche du maximum de profondeur de la plongée, traduisant le passage à la phase au fond avec une orientation horizontale (Whitehead 2003).

La phase au fond représente les deux tiers de la plongée en terme de durée (Whitehead 2003 ; Watwood et al. 2006) et correspond au comportement de recherche de nourriture à proprement parler. Les cachalots nagent activement à une vitesse comparable à la vitesse en surface (environ 1m/sec) (Watkins et al. 2002 ; Whitehead 2003). Les mouvements sont principalement horizontaux mais des « escapades » verticales peuvent se produire lors de la poursuite de proies (Whitehead 2003) ainsi que des phases d'accélération (voir partie IV.B.1).

La remontée se fait d'abord avec une faible pente et une nage régulière puis par une phase de remontée plus raide. L'angle moyen de la remontée est entre 52.57° et 64° et n'est pas significativement différent de celui de la descente (Miller et al. 2004 ; Watwood et al. 2006). La vitesse moyenne de 1.39m/sec (Table 3) est significativement supérieure à la vitesse de descente (Miller et al. 2004 ; Watwood et al. 2006), ce qui peut s'expliquer par un taux de glissement supérieur lors de la remontée (37.7% contre 5.3% lors de la descente pour Miller et al. 2004 et 57.1% contre 29.1% pour Aoki et al. 2012). Les différences observées sont en partie dues aux forces agissant sur les mouvements du cachalot (voir partie I.B.1.b.(1)). Watwood et al. (2006) ont montré que la vitesse et l'angle de la remontée étaient plus importants lorsque la plongée était plus longue. Ceci permet de maximiser le temps passé à la recherche de nourriture en diminuant le temps de la remontée.

Lieu d'étude	Vitesse moyenne de la descente (m/sec)	Vitesse moyenne de la phase au fond (m/sec)	Vitesse moyenne de la remontée (m/sec)	Référence
Dominique	1.52	0.9	1.4	Watkins et al. 2002
Mer de Bismarck	1	-	1.25	(Madsen et al. 2002a)
Norvège	0.8	0.2-2.6	1.4	Wahlberg 2002
Pacifique Sud	0.5-1.6	1.1	0.5-1.6	Whitehead 2003
Golfe Mexique	1.15	-	1.33	Miller et al. 2004
Atlantique	1.2	-	1.4	Watwood et al. 2006
Golfe Mexique	1.1	-	1.3	Watwood et al. 2006
Mer Ligurienne	1.3	-	1.5	Watwood et al. 2006
Japon	1.4	1.6	1.6	Aoki et al. 2012

Table 3: Vitesse de nage lors des différentes phases de la plongée.

Les cachalots régulent parfois leur remontée en éjectant une partie de l'air qu'ils transportent, ce qui a pour effet de diminuer leur flottabilité et de ralentir leur remontée (Miller et al. 2004).

Watkins et al. (2002) ont également observé des arrêts à des profondeurs intermédiaires lors de la descente ou de la remontée comme par exemple une pause de 20min à 800m lors de la remontée d'une plongée à 2035m. Une accommodation à la pression est l'hypothèse retenue mais plus de données sont nécessaires.

b) Particularités anatomiques/physiologiques permettant la plongée

Le comportement de plongée des cachalots, avec ses performances caractéristiques, est permis grâce à des particularités anatomiques et physiologiques diminuant l'impact des forces subies lors cette plongée.

(1) Forces exercées sur le cachalot au cours d'une plongée

Lors de leur nage vers le fond ou de leur remontée, les cachalots sont soumis à plusieurs forces, favorisant ou non leur progression (Miller et al. 2004b).

La première force est la poussée d'Archimède qui est directement liée à la flottabilité du cachalot et qui n'est pas modifiée par la vitesse. La flottabilité du cachalot correspond à la somme de la flottabilité des tissus et de celle de l'air qui est retrouvé dans les poumons.

Pour un individu de 12,5m, 25 000kg (surface corporelle de 58,1m²) et nageant à 1,5m/s, la flottabilité de l'air est faible entre 1000 et 300m de profondeur. Celle-ci augmente rapidement à +500 Newtons (N) à 100m et à +3000 N à 10m. La flottabilité des tissus est, quant à elle, plus forte en profondeur (-180N) que à la surface (-710N). Cette différence s'explique par l'augmentation de la densité de l'eau de mer en profondeur et par le changement de densité des tissus eux-mêmes (voir partie I.B.1.b.4) (Miller et al. 2004b). La forte flottabilité positive au-dessus des 100m oblige les cachalots à nager plus fortement durant le début de la descente et leur permet de plus « glisser » durant la phase terminale de la remontée (Miller et al. 2004).

La flottabilité étant dépendante de la composition des tissus et du volume d'air, elle est variable entre les individus (Miller et al. 2004b).

La seconde force s'appliquant sur les cachalots lors de leur plongée est la force de résistance qui s'oppose à la direction mouvement et qui est modifiée par la vitesse. La forme de la base de la nageoire caudale peut-être une adaptation diminuant l'effet du flux turbulent engendré par le mouvement (Miller et al. 2004b).

Les cachalots vont utiliser le type de nage permettant de réduire les coûts de transport en fonction de la situation dans laquelle ils sont, et notamment en fonction des forces qu'ils subissent. Ainsi, les forces agissant contre la descente étant supérieures à celles agissant contre la remontée (au moins au-dessus de 300-400m de profondeur), le taux de glissement est plus important pendant la remontée que pendant la descente (Miller et al. 2004).

(2) Le système respiratoire

Les poumons des cachalots sont proportionnellement plus petits que ceux des cétacés plongeant dans des eaux peu profondes et durant une période plus courte (Piscitelli et al. 2010). Le volume d'air transporté en profondeur est estimé en moyenne à $26,41 \cdot 10^3 \text{kg}$ (Miller et al. 2004b). Ce faible volume réduit la flottabilité du cachalot et diminue ainsi l'énergie nécessaire pour vaincre la poussée d'Archimède (Piscitelli et al. 2010).

Le système respiratoire est également adapté pour lutter contre la pression hydrostatique entraînant le collapsus des alvéoles en profondeur. Tout d'abord, la cage thoracique est flexible et évite l'écrasement des poumons. Les structures vasculaires sont également plus développées. Une augmentation dynamique du volume sanguin aux poumons, au cours d'une plongée, limite ainsi le collapsus et permet dans le même temps une augmentation de l'apport en oxygène (Piscitelli et al. 2010).

Les cachalots disposent également d'une large trachée rigide et des bronches supportant la pression hydrostatique (Miller et al. 2004b).

(3) Utilisation du dioxygène

La durée maximale de plongée est limitée par des contraintes physiologiques. La contrainte la plus importante est l'augmentation du coût métabolique en fonctionnement anaérobie lorsque les limites de l'aérobie sont atteintes. Watwood et al. (2006) ont ainsi estimé que la limite de plongée aérobie, pour des cachalots entre 8 et 20 tonnes et mesurant 9-12m, était entre 43 et 54 minutes. Cette limite n'a jamais été dépassée dans les données qu'ils ont obtenues. Les cachalots minimisent ainsi le coût énergétique de leur plongée en maximisant la proportion de plongées aérobies.

La taille réduite des poumons et leur contribution au stockage de l'oxygène, inversement proportionnelle à la profondeur (loi de Boyle et Pascal), fait que le rôle des poumons dans la réserve d'oxygène est plus faible que pour d'autres plongeurs, notamment humains (Piscitelli et al. 2010). La zone de stockage principale de l'oxygène (jusqu'à 50%)

est ainsi la myoglobine dans les muscles squelettiques (Noren, Williams 2000). La concentration musculaire en myoglobine du cachalot est 10 à 30 fois plus élevée que pour des mammifères terrestre et est d'environ 5.7g de myoglobine pour 100g de muscles (Lemaître 2007). Les cachalots disposent ainsi de 80 à 90mL de dioxygène par kilogramme de poids corporel (Kooyman, Ponganis 1998).

La grande masse corporelle du cachalot et la concentration musculaire en myoglobine explique presque 50% des différences avec les autres espèces (Noren, Williams 2000) et c'est ce qui permet au cachalot d'avoir de longues plongées profondes.

(4) Tissu graisseux et spermaceti

Le spermaceti contenu dans l'organe à spermaceti peut permettre au cachalot d'ajuster sa flottabilité, ce qui a pour conséquence de minimiser les forces s'opposant au mouvement et donc de diminuer les coûts énergétiques. Le spermaceti est principalement composé d'ester cétylique du palmitate (lipide de la classe des cérides) et d'alcool cétylique (Garrett, Grisham 2000).

Cette substance est solide lorsqu'elle est froide et liquide à température plus élevée. La solidification du spermaceti à la surface, suite à l'entrée d'eau de mer par le conduit nasal droit, augmente la densité du cachalot et diminue ainsi sa flottabilité, ce qui favorise la descente. L'organe à spermaceti étant bien vascularisé, un échange de chaleur s'effectue avec le sang au cours de la plongée, entraînant la fonte du spermaceti. La flottabilité est alors augmentée et le cachalot remonte plus facilement à la surface (Lemaître 2007).

En plus du spermaceti, le cachalot est constitué pour un tiers de graisse qui joue également un rôle dans la flottabilité. En effet, une variation de 5cm d'épaisseur de tissu graisseux entraîne une variation de 500 Newtons de la flottabilité du corps (Miller et al. 2004b). La graisse refroidit et devient plus dense avec la profondeur, en étant en contact avec de l'eau plus froide. La progression est ainsi facilitée au cours de la descente. De même, la graisse se réchauffe avec l'eau lors de la remontée, ce qui augmente la flottabilité (Miller et al. 2004).

Le changement de température des lipides composant les tissus des cachalots est passif et contribue à une modification de la flottabilité. Cette flottabilité des tissus varie en fonction des saisons, du fait de la variation de la composition en lipides selon que le cachalot soit en période de nourrissage ou de migration (Miller et al. 2004b).

2. Mouvements horizontaux

L'étude des déplacements des cachalots est différente selon l'échelle de temps étudiée. Ainsi, sur une courte période de quelques minutes à quelques jours, les mouvements peuvent directement être observés en suivant un individu ou groupe d'individu de manière visuelle et/ou acoustique. Les enregistrements issus de balises, fixées temporairement sur certains individus, donne également des informations sur les distances et vitesses de mouvement. Sur une période de quelques semaines à plusieurs années, les informations sur les mouvements horizontaux sont issues de l'analyse des photo-identifications, réalisées dans différentes région du monde.

a) Mouvement des femelles et des immatures

(1) Déplacements sur une courte échelle de temps

Sur une échelle de temps de quelques minutes à quelques jours, les groupes de femelles et d'immatures se déplacent à une vitesse moyenne de 3.5 à 6 km/h à la surface, comme en profondeur (Whitehead 2003 ; Gero et al. 2007). Cette vitesse est constante et des accélérations peuvent être réalisées à 18-22km/h mais elles ne peuvent durer que 1 à 2 minutes. Des groupes de cachalots ont été suivis pendant 2 jours au large des îles Galápagos et la distance moyenne qu'ils ont parcourue est ainsi d'environ 110km si on considère un déplacement en ligne droite (Whitehead 2003).

Le déplacement des cachalots varie en fonction de la nourriture, qui constitue le facteur de variation le plus important. Ainsi, des groupes ayant un faible succès de nourrissage se déplacent 1.5 à 3 fois plus loin que ceux ayant un bon taux de nourrissage. Le succès de nourrissage est évalué avec le taux de défécation. Le profil de déplacement est dépendant de la présence de nourriture alors que la vitesse des mouvements ne l'est pas.

Lorsqu'il y a peu à manger, les cachalots se déplacent principalement en ligne droite avec moins de 20 degrés de changement de direction par heure et parcourent 70 km en 24h. En revanche, quand les conditions sont bonnes, les cachalots changent fréquemment de directions (>20°/h de changement de direction) et ont tendance à revenir sur leur pas plutôt que de poursuivre dans une même direction. Ils parcourent ainsi 25 km en 24h.

L'abondance et la répartition des proies n'étant pas les mêmes dans les différentes régions du globe, le déplacement des cachalots sera ainsi différent. Les contraintes sont imposées par des eaux peu profondes et des zones non productives. Au nord du Chili par exemple, les cachalots se déplacent sur une bande de 150km dans la direction Nord-Sud quand le succès de nourrissage est important alors qu'ils restent dans une zone de 20 km au large des Galápagos (Whitehead 2003).

Les mouvements horizontaux à courte échelle varient également en fonction du clan auquel le groupe observé appartient (Whitehead 2003).

(2) Déplacements sur une longue échelle de temps

Les déplacements sur une échelle de temps d'une semaine à plusieurs années sont plus difficiles à caractériser du fait de la méthode utilisée. Celle-ci est en effet une méthode probabiliste où il faut identifier les individus, à partir de photographies, dans deux endroits différents avec un intervalle de temps suffisant. Cette méthode est ainsi biaisée par les saisons d'étude et les zones d'étude qui restent souvent les mêmes.

Au large des Galápagos les distances parcourues par les femelles cachalots ont été évaluées à 100 km sur 5 jours, 300 km en un mois et 650 km après plusieurs années. Dans le Pacifique Nord, le déplacement moyen est de 690km sur plusieurs mois. Les distances données correspondent à la distance séparant les 2 points où les individus ont été identifiés et ne correspondent pas au trajet total parcouru. Un déplacement de 600 à 700 kilomètres sur plusieurs années suggère que les groupes de femelles ont une zone d'habitat préférentiel d'environ 1450 km à 2200 km de diamètre (Whitehead 2003 ; Whitehead and al. 2008). Cette zone d'habitat est notamment déterminée par les caractéristiques océanographiques et la capacité de perception et de mémoires des zones de nourrissage optimales par les cachalots (Whitehead et al. 2008).

Les déplacements les plus importants observés sont de 1000 à 2000 km de distance, mais ils ne sont pas fréquents. Les femelles bougent essentiellement au sein d'un même bassin océanique et le passage d'un bassin à l'autre est rare (Whitehead 2003 ; Gero et al. 2007). Cette absence de mouvements entre les bassins océaniques a été mise en évidence par l'étude de l'ADN mitochondriale des femelles qui montraient des différences significatives, notamment entre la population en Atlantique nord et en Méditerranée. Il existe, par exemple, une population de cachalots résidant uniquement en mer Méditerranée (Drouot et al. 2004c ; Engelhaupt et al. 2009). En 2014, Carpinelli et al. ont confirmé l'isolement de cette population en mettant en évidence l'absence de mouvements entre la Méditerranée et les eaux de l'Atlantique. Ils ont également objectivé d'importants mouvements entre le détroit de Gibraltar et la mer Ligurienne, qui sont des zones de nourrissage.

Les femelles semblent avoir une fidélité particulière à certaines régions (Drouot et al. 2004c). C'est par exemple le cas pour les bassins côtiers du golfe du Mexique et de la mer Méditerranéenne qui sont des zones auxquelles les femelles sont philopatrides (Engelhaupt et al. 2009). En revanche, les eaux des Galápagos, bien que les femelles y retournent souvent, ne constituent pas un site de fidélité car le temps de présence n'est que de 7.8 jours en moyenne (Whitehead 2001).

Les différentes observations de groupes de femelles ne montrent pas de réelle migration saisonnière sur une longue distance. Des mouvements saisonniers sont en revanche présents. Par exemple, les femelles se rapprochent des côtes des îles Galápagos en mars et avril et s'en éloignent ensuite lorsqu'elles mettent bas (Whitehead 2003). La même observation est faite au large de la Colombie britannique (Flinn et al. 2002). Près des côtes du Chili, les femelles se déplacent du sud vers le nord en automne et au printemps et du nord vers le sud entre septembre et novembre (Whitehead 2003).

En conclusion, les groupes de femelles adaptent leurs mouvements sur une échelle temporelle et spatiale en fonction de la distribution des ressources (Whitehead et al. 2008 ; Mizroch, Rice 2013).

b) *Mouvement des mâles*

Les jeunes mâles immatures vivent en groupe avec leur mère et les autres femelles d'une unité sociale. Ils présentent alors les mêmes caractéristiques de déplacement que celles-ci. Les mâles matures sont retrouvés préférentiellement sur des latitudes élevées après avoir quitté leur groupe. On les rencontre également périodiquement aux mêmes latitudes que les femelles, notamment pour la reproduction.

(1) Déplacements sur une courte échelle de temps

Contrairement aux femelles et immatures, peu de données sont disponibles concernant les déplacements des mâles sur une échelle de quelques minutes à quelques jours.

La vitesse de mouvement n'a pas été étudiée pour les hautes latitudes. En revanche, lorsqu'ils sont avec les femelles, ils se déplacent à la même vitesse soit environ 4km/h en moyenne (Whitehead 2003).

Comme pour les femelles, des différences dans les mouvements, dans différentes zones et à différents moments, sont observées en fonction de la répartition de la nourriture et des conditions océaniques. Ainsi, au large de Kaikoura (Nouvelle-Zélande) les déplacements sont moins rapides que sur les côtes de l'Ecosse. A l'ouest des Indes, le suivi de 2 mâles sur 1.9 jours et 4.6 jours a montré une distance parcourue de 58km et 17km respectivement (Whitehead 2003). Enfin, à Kaikoura, les mâles se déplacent sur 1.9km au cours d'un cycle de plongée en été et sur 1.3km en hiver (Whitehead 2003).

(2) Déplacements sur une longue échelle de temps

Les mâles matures semblent se déplacer sur une plus grande distance que les femelles sur une période de quelques semaines à plusieurs années. Une étude sur 17 individus dans l'océan antarctique a rapporté un déplacement moyen de 1600km sur une durée de 1 mois. Dans le Pacifique nord, 20 mâles se sont déplacés de 1300km en moyenne sur 1 mois. Des déplacements sur plusieurs mois ou années ont pu être enregistrés : un individu marqué en Nouvelle-Écosse a été tué 7 ans plus tard à 4300km de distance, un mâle a parcouru 4850km en 3 mois au sud du Mexique et un individu observé en Afrique du nord (22°N) a été tué 4 ans plus tard en Afrique du Sud (33°S), 7400km plus loin (Whitehead 2003).

Les mâles sont également fidèles à certaines zones océaniques, telles que des canyons sous-marins avec une forte abondance de proies. Des individus peuvent ainsi rester plusieurs mois sur une zone de 30km dans le canyon de Kaikoura (Nouvelle-Zélande) ou dans le canyon de Bleik (Andènes, Norvège). D'autres individus reviennent très régulièrement dans ces zones. C'est par exemple le cas de « Tryphon », un mâle identifié dans l'estuaire du Saint Laurent (Canada) en 1991 et qui y retourne tous les étés depuis (Whitehead 2003).

Une migration saisonnière a été observée du nord vers le sud des côtes sud-africaines mais pas au large de Kaikoura où les mâles sont retrouvés à la même densité en été et en hiver. De même, une migration saisonnière vers les zones de reproduction (îles Galápagos et nord du Chili par exemple) est présente. En revanche, une fois dans une zone de reproduction les mâles se déplacent continuellement entre les différents groupes de femelles. Il n'existe pas de données précises sur les migrations entre les régions de nourrissage et les régions de reproduction, ni sur une éventuelle fidélité à la zone préférentielle de leur groupe maternel d'origine (Whitehead 2003).

Le déplacement le plus important des mâles est lorsqu'ils quittent leur groupe maternel. Ils réalisent en effet un mouvement général et progressif vers les hautes latitudes et plus ils sont âgés, plus on les retrouve à une latitude élevée. Ils se déplacent ensuite périodiquement entre les régions de nourrissage de faible et de haute latitude vers l'âge de 27 ans (Whitehead 2003).

L'importance des déplacements des mâles et les études génétiques de l'ADN mitochondrial indiquent que les mâles effectuent parfois des mouvements entre deux bassins océaniques, à la différence des femelles. La dispersion génétique sur une grande échelle spatiale est ainsi permise par les mâles, de la même manière que cela a été démontré chez les éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) et les éléphants de mer (*Mirounga spp.*) (Engelhaupt et al. 2009).

c) Coût et bénéfice des mouvements horizontaux

Le coût minimal des déplacements horizontaux est de 0.6 Joules/kg/m pour un cachalot de 10 tonnes. Le coût énergétique est ainsi multiplié par 2.5 lors des mouvements,

par rapport à un individu au repos. Ce coût est multiplié par 9 chez d'autres espèces telles que les caprins ou les souris. Ainsi, les cachalots peuvent passer, proportionnellement, plus de temps en mouvement sur des distances plus longues que les mammifères terrestres (Whitehead 2003).

Un déplacement à 4km/h semble maximiser la balance entre les coûts et les bénéfices du déplacement. En effet, la probabilité de trouver et de capturer une proie augmente avec la vitesse. Or l'énergie dépensée par unité de temps augmente également avec la vitesse. Ainsi, la vitesse de déplacement des cachalots est inférieure à celle d'autres espèces (7km/h pour le grand dauphin, *Tursiops truncatus*, et 10km/h pour l'orque, *Orcinus orca*) et minimise les coûts de déplacement (Whitehead 2003 ; Whitehead et al. 2008).

II. Vocalisations

A. Types de vocalisations et fonctions

Les vocalisations jouent un rôle important dans les différents comportements des cachalots. Le registre sonore des femelles comporte 2 types de vocalisation en commun avec les mâles adultes (clics usuels et creaks) et des codas. Les mâles produisent des clics lents en plus. Chacun de ces types de vocalisations ont des caractéristiques propres et sont utilisés dans des circonstances différentes définissant leur fonction principale (Table 4).

Type de clic	Niveau sonore	Directionnalité	Fréquence	ICI	Durée du clic	Durée d'un pulse	Portée	Fonction principale
Usuel	230 dB	Elevé	15 kHz	0.5-1 s	15-30 ms	0.1 ms	16 km	Echolocation
Creak	205 dB	Elevé	15 kHz	0.05-0.1 s	0.1-5 ms	0.1 ms	6 km	Echolocation proche
Coda	180 dB	Faible	5 kHz	0.1-0.5 s	35 ms	0.5 ms	2 km	Communication
Lent	190 dB	Faible	0.5 kHz	5-8 s	30 ms	5 ms	60 km	Communication par les mâles

Table 4 : Caractéristiques des principaux types de clic des cachalots, d'après Whitehead (2003)

1. Structure des sons enregistrés

Les différentes vocalisations, bien qu'ayant des caractéristiques sonores (fréquence, amplitude...) différentes, ont, pour la plupart, une structure similaire lors des enregistrements par des hydrophones. Les vocalisations sont composées de trains de clics dont chaque clic à une structure multi-pulsée (Fig. 8) (Møhl et al. 2000; Madsen et al. 2002a; Thode et al. 2002; Zimmer et al. 2005a).

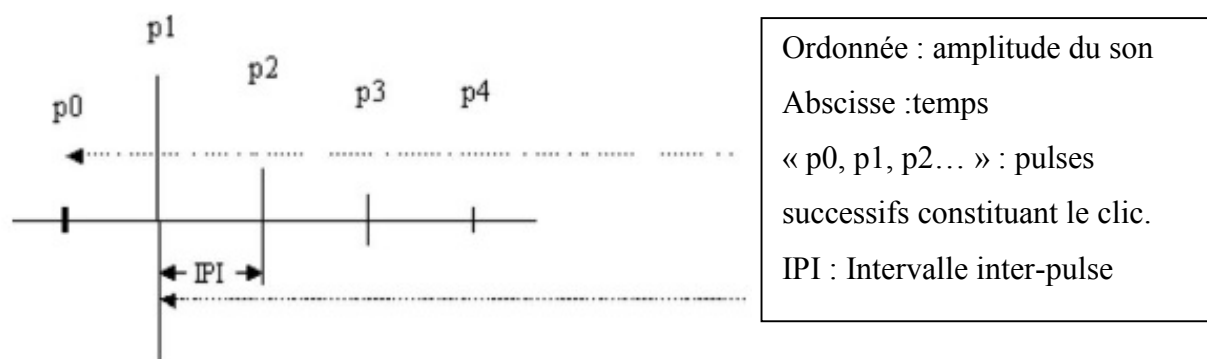


Fig. 8: Schéma de la structure multi-pulsée d'un clicen fonction du temps (Zimmer et al. 2005a)

Le pulse p0 correspond au pulse initial, souvent de faible amplitude alors que le pulse p1 a la plus forte amplitude. On observe ensuite une atténuation progressive de l'amplitude des pulses suivants (Madsen et al. 2002; Thode et al. 2002 ; Zimmer et al. 2005a).

L'intervalle inter-pulse (IPI) est l'intervalle entre deux pulses successifs. Il est constant pour un individu donné, à chaque clic de même type et au sein d'un même clic (voir partie II.B.4) (Zimmer et al. 2005a). L'intervalle entre p1 et p2 correspond à l'IPI nominal (Abeille et al. 2014).

L'intervalle inter-clic (ICI) correspond, quant à lui, à l'intervalle entre le dernier pulse d'un clic n et le premier pulse d'une clic n+1 (Wahlberg 2002).

2. Vocalisations des adultes

a) *Clics usuels ou clics réguliers*

Les clics réguliers sont les plus communs. Ils constituent en effet 61% des clics produits par les cachalots (Oliveira et al. 2013).

Ce pattern de vocalisation est caractérisé par des clics régulièrement espacés et émis en long trains durant plusieurs minutes. Les trains sont constitués de blocs de 29 à 269 clics (Wahlberg 2002). Ils sont séparés de pauses de 6.4 à 117 secondes pour Wahlberg (2002) et de 5 à 20 secondes pour Madsen, Wahlberg, (Mohl 2002b). L'intervalle inter-clic (ICI) est en moyenne d'environ 0.5 secondes pour les femelles et immatures et de 1 seconde pour les mâles matures (Jaquet, Dawson, Douglas 2001; Madsen et al. 2002a).

Les clics usuels sont émis pendant les plongées profondes et ont une fonction d'écholocation. Ils servent ainsi à scanner l'eau située en avant, à la recherche de proies ((Møhl et al. 2000; Jaquet, Dawson, Douglas 2001; Madsen et al. 2002a; Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

Cette fonction d'écholocation est permise par différentes caractéristiques. Il s'agit tout d'abord de vocalisations ayant une directionnalité élevée avec une différence de 35dB pour le même clic dans différentes directions (Møhl et al. 2000; Thode et al. 2002). La fréquence des clics usuels est également élevée avec un spectre établi entre 5 et 24kHz (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b). Ce spectre correspond à la meilleure sensibilité auditive de cette espèce, retrouvée par Ridgway, Carder (2001) à partir d'audiogrammes. La fréquence de ces vocalisations est adaptée pour la détection de proie dont le volume est assimilable à une sphère de rayon supérieur à 2.5cm, ce qui correspond aux proies des cachalots, des calamars dont le manteau mesure entre 0.2 et 1 mètre. Enfin, les clics usuels sont adaptés à l'écholocation par la courte durée des clics qui est d'environ 15 à 30ms (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

L'intervalle inter-clic et la fréquence des clics usuels s'adaptent à la distance des proies pour leur détection (Thode et al. 2002). Ainsi, l'ICI diminue avec la profondeur, ce qui traduit le rapprochement des proies, et donc la réduction du temps mis par les clics pour faire le trajet aller-retour entre le cachalot et la proie (Madsen et al. 2002a).

Enfin, les clics usuels sont les sons dont le niveau sonore est le plus puissant du règne animal. Ils peuvent en effet atteindre 223dB (Madsen et al. 2002a). Cette puissance, associée à une directionnalité élevée, rend les clics usuels détectables à une distance de 16km par les autres cachalots situés en profondeur (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

b) Creaks

Au cours d'une plongée, il arrive souvent que les cachalots changent de pattern de vocalisations pour passer des clics usuels à d'autres clics appelés « creaks ». Ce changement est identifiable par une augmentation soudaine du taux de répétition d'environ 50 clics par seconde (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

Les creaks se différencient des clics usuels par un intervalle inter-clic plus court durant de 5 à 100ms. Ils sont produits en trains de clics de 0.1 à 45 secondes avec des clics plus courts que les clics usuels (4ms) (Jaquet, Dawson, Douglas 2001) et un niveau sonore plus faible également, qui atteint 205dB (Whitehead 2003). Ces creaks ont également une directionnalité élevée. L'ensemble de ces caractéristiques en font des vocalisations adaptées à l'écholocation.

Les cachalots produisent environ 24.8 creaks par plongée et plus un individu est grand, plus le nombre de creaks est important (Drouot, Gannier, Goold 2004a).

Les creaks ne sont pas observés lorsque les cachalots sont à la surface ou lorsqu'ils sont dans un possible contexte d'interaction sociale. La production de ces clics est également accompagnée de mouvements rapides de l'animal dans l'espace. L'enregistrement des creaks a ainsi lieu lorsque les cachalots ont un comportement de recherche de nourriture (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

Ces vocalisations sont adaptées à l'écholocation de la même manière que les clics usuels. Cependant, une puissance sonore réduite par rapport à ceux-ci et un taux de répétition plus élevé suggère que les creaks ont une portée plus courte. Ils sont donc utilisés dans les derniers mètres pour se focaliser sur une proie mobile et la capturer (voir partie IV.B.1). Les creaks sont ainsi comparables aux buzz utilisés par les chauves-souris dans l'écholocation (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

Les creaks traduisent donc la détection d'une proie et une potentielle capture. Etant donné le nombre de creaks enregistrés par plongée et les besoins alimentaires d'un cachalot, un creak est associé à la capture de plusieurs proies et chaque capture ne nécessite pas un creak (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

Les cachalots peuvent entendre les creaks d'un autre individu à une distance de 6 km si les deux sont en profondeur (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

c) Codas

Les codas sont les clics les moins communs produits principalement par les groupes de femelles.

Un coda dure entre 0.2 et 5 secondes et est constitué de 3 à 20 clics (Whitehead 2003). Ce pattern de vocalisation est différent de celui des clics usuels avec une directionnalité, un niveau sonore et une fréquence plus faibles (voir table 4). La structure montre également un pulse secondaire p2 plus marqué que pour les autres types de clics, et dont l'origine est une différence dans le mécanisme de production du son (voir partie II.B.2.b).

Un clic avec une faible directionnalité est plus adapté pour la communication que pour l'écholocation. De plus, les codas sont très peu observés chez les mâles adultes aux hautes latitudes alors qu'ils sont fréquents dans les groupes de femelles et d'immatures. En effet, l'analyse des intervalles inter-pulse des codas dans l'océan pacifique, tropical et subtropical, a montrée qu'ils étaient produits à 95% par des individus mesurant de 9 à 11m. Les mâles quittant le groupe avant d'atteindre 9m, ce sont presque exclusivement les femelles qui réalisent des codas (Marcoux, Whitehead, Rendell 2006). Ces éléments confirment le lien entre la production de coda et la communication (Whitehead 2003).

54 % des codas sont réalisés sans mâles à proximité et 73% lorsqu'il n'y a pas de nouveau-né dans le groupe. La production de codas n'est ainsi pas limitée à l'accouplement ou aux soins des jeunes (Marcoux, Whitehead, Rendell 2006).

Chaque coda, contenant un nombre particulier de clics, peut être subdivisé en différents types bien définis. Ces types dépendent de l'intervalle inter-clic et sont nommés en fonction de cet intervalle. Par exemple, les types « nR » sont des codas constitués de n clics régulièrement espacés. Les types de la forme « n+1 » sont des codas avec des clics dont le dernier intervalle est plus grand. Certains types de coda sont très courants comme le « regular five », ou « 5R », qui est constitué de 5 clics régulièrement espacés. D'autres types

codas avec des ICI plus irréguliers ont été entendus qu' une ou deux fois (Rendell, Whitehead 2003).

Les codas ne sont pas utilisés aléatoirement dans les échanges. Certains, au moins dans les Galápagos, initient les échanges alors que certains codas semblent suivre d'autres types de codas.

Ils peuvent être entendus seuls, sans être impliqués dans un échange, ou en de multiples séquences se chevauchant, et dans lesquelles plusieurs individus semblent vocaliser comme un seul. Il existe des duos, appelés "écho-coda" où deux cachalots produisent exactement les mêmes codas, presque simultanément (Whitehead 2003 ; Marcoux, Whitehead, Rendell 2006).

Ce pattern de vocalisation, ne correspond pas en tant que tel, à la signature sifflée retrouvée chez certains Odontocètes. En effet, un individu donné produit plusieurs types de codas et différents individus peuvent produire le même type de codas. De plus, dans une population, il y a moins de types de codas que d'individus (Whitehead 2003).

Cependant, Antunes et al. (2011) ont testé la possibilité que la structure d'un type particulier de coda permette la reconnaissance d'un individu au sein du groupe. Ils ont ainsi montré que les types 1+3 et 1+1+3 ne présentaient pas une discrimination fiable entre les individus. Ils ont, en revanche, observé qu'il existait une variation, basée sur l'ICI absolu, pour le type 5R concernant les 3 individus étudiés. Il est ainsi possible que les individus s'appellent les uns les autres sur la base de ce coda dans l'unité étudiée (groupe de 7). Ce type de coda a plus de chance d'être produit au début d'un échange de coda que d'autres types et pourrait être utilisé pour encoder l'identité d'un individu, de la même manière que la signature sifflée des dauphins. Cette étude apporte donc quelque chose de nouveau aux résultats de Whitehead (2003). Le moyen de reconnaissance individuelle entre individus au sein d'une unité sociale est l'un des sujets de recherche à l'heure actuelle. L'étude Antunes et al. (2011) indique également que les différents types de coda peuvent avoir des fonctions différentes.

Il existe des patterns types de codas émis par les unités sociales. Ces patterns décrivent des clans vocaux auxquels chaque unité peut être rattachée (voir partie III.B.2).

La fonction des codas dans la communication n'est que supposée. Leur rôle serait de maintenir une cohésion sociale au sein du groupe et d'identifier les autres groupes du même clan, afin de mettre en place une défense commune et un partage des soins aux petits (Rendell et Whitehead 2003).

d) Clics lents

Les clics lents ont été observés uniquement chez des mâles adultes vivant seuls aux hautes latitudes mais également par les mâles dans les zones de reproduction. Ils représentent moins de 1% de l'ensemble de leur vocalisation (Oliveira et al. 2013).

Ces clics sont produits sous forme de trains de clics durant parfois plus d'une minute et contenant entre 10 et 15 clics. Ceux-ci se caractérisent par une structure multi-pulsée, une fréquence faible entre 2 et 4 kHz, une longueur d'onde de 0.5m, un niveau sonore élevé et une longue durée. De plus, lors d'études faisant intervenir plusieurs hydrophones, un clic lent d'un individu est enregistré par tous les hydrophones plutôt que un seul. Ceci traduit ainsi une faible directionnalité de cette vocalisation (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b). Les clics lents sont également définis par un intervalle inter-clic long (entre 4 et 10 secondes) et un son métallique (Jaquet, Dawson, Douglas 2001 ; Oliveira et al. 2013).

Des cachalots mâles ont été étudiés par Oliveira (2013) dans une zone de nourrissage en Norvège et leurs clics enregistrés. Cette étude a montré que tous les clics lents étaient produits à une profondeur inférieure à 300m et qu'il y avait en moyenne 7.6 clics lents par plongée. 37% de ces clics sont produits pendant la phase de remontée, 52% à la surface et seulement 4% pendant une phase de recherche de nourriture. Ces résultats indiquent que les clics lents ne sont pas produits dans le but d'écholocation ou de débilitation des proies (auquel cas ils seraient plutôt émis pendant les phases de descente ou au fond).

Un rôle dans l'écholocation de la profondeur et de la topographie sous-marine a été la première hypothèse émise pour la fonction des clics lents (Jaquet, Dawson, Douglas 2001). Cependant, leur production uniquement par les mâles, leur faible fréquence et leurs caractéristiques (longue durée et faible fréquence) ont été des éléments pour réfuter cette hypothèse (Oliveira et al. 2013).

Il existe actuellement deux hypothèses pour le rôle de ces vocalisations :

- les clics lents sont utilisés pour la compétition entre mâles. A la fois pour séduire les femelles, pour signaler leur présence aux autres mâles présents dans la zone de reproduction et pour la zone de nourrissage dans un habitat où seuls des mâles sont présents (Tyack et Clark 2000 ; Whitehead et al. 2012 ; Oliveira et al. 2013).

- les clics lents servent à une communication de longue distance. Le niveau sonore élevé permet en effet une transmission jusqu'à 60km, correspondant à une aire de 11 000 km² (Oliveira et al. 2013, Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b). Cette communication permettrait de maintenir une cohésion entre les mâles durant une migration (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

3. Vocalisation des très jeunes individus

a) Caractéristiques des sons produits

Les données sur les vocalisations de cachalots âgés de moins de deux semaines ont été récoltées sur des individus échoués et placés en centre de réhabilitation dans l'objectif de les relâcher une fois sevrés (Ridgway, Carder 2001 ; Madsen et al. 2003).

Les jeunes cachalots produisent très tôt deux types de sons :

- Des clics de basse fréquence (300 à 1000 Hz), de faible amplitude (<140dB) et de niveau sonore entre 150 et 162dB. Ces clics durent entre 5 et 12 millisecondes et présentent une faible directionnalité (Ridgway, Carder 2001 ; Madsen et al. 2003). L'émission se fait par de courts trains de clics mais la structure en multi-pulses n'est pas retrouvée (Madsen et al. 2003).
- Des grognements caractérisés par une basse fréquence (<3 kHz) et de plus faible niveau sonore (140 à 152dB) (Ridgway, Carder 2001 ; Madsen et al. 2003).

b) Rôles biologiques

Les caractéristiques des clics produits (durée longue, faible fréquence et faible directionnalité) n'en font pas des vocalisations adaptées à l'écholocation. Des clics avec des pics de fréquences entre 8 et 16 kHz ont cependant été enregistrés. Il peut s'agir des prémices des clics d'écholocation employés par les adultes. L'absence d'écholocation chez les jeunes

individus ne semble pas préjudiciable car ils sont entièrement nourris par allaitement pendant les premières années de vie (voir partie III.F.2) (Madsen et al. 2003).

La communication est en revanche indispensable aux jeunes pour maintenir un contact avec les adultes qui les nourrissent et les protègent (voir partie III.F.1). Les longs clics, omnidirectionnels et de faible fréquence, produits par les jeunes, sont des signaux adaptés à cette relation. Ils peuvent être détectés à 2 km par leurs congénères. Ces clics permettent ainsi aux adultes de localiser les petits restés en surface lors de leur remontée de plongée. Les clics sont générés en trains courts mais ils ne présentent pas la même répétition que les codas produits par les adultes. Des individus âgés de plus de deux semaines produisent des trains répétés de 2 à 5 clics qui peuvent être interprétés comme des précurseurs des codas (Madsen et al. 2003).

Le rôle des grognements n'est pas encore connu mais leur potentiel communicatif est réduit avec un niveau sonore plus faible que les autres clics (Madsen et al. 2003). Ces grognements ne sont pas produits au niveau des lèvres du museau de singe comme les autres clics (voir partie II.B.2) mais plutôt au niveau du sac aérien frontal, 60 à 70cm en arrière de l'évent (Fig. 9) (Ridgway, Carder 2001).

B. Production des sons

Le mode de production des clics des cachalots a fait l'objet de nombreuses études depuis 2000. Le modèle, dit « bent horn » (corne pliée), établi par Mohl en 2001 et affiné par d'autres études, est aujourd'hui communément accepté (Ridgway, Carder 2001; Madsen et al. 2003; Zimmer et al. 2005a, 2005b). Les vocalisations avec leur structure caractéristique sont permises par l'anatomie unique de la tête du cachalot. Les cachalots produisent les sons les plus puissants enregistrés chez des êtres vivants (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

1. Anatomie de la tête du cachalot

Les cachalots possèdent un front représentant un tiers du poids et de la longueur totale du corps, et contenant un ensemble de structures homologues aux structures des plus petits odontocètes (Mohl 2001). Une meilleure compréhension et localisation de ces structures a été permise par Cranford en 1999 par le scanner de la tête d'un cachalot.

L'organe à spermaceti (So, Fig. 9) est un organe unique au cachalot contenant de la cire liquide, le spermaceti. Il peut atteindre 5m de long et s'étend entre le sac aérien frontal (Fr), qui recouvre le creux du crane vers l'arrière, et le museau du singe (Mo) situé sous l'évent (Bl). Le museau de singe correspond à une paire de lèvres constituées de tissu conjonctif dur, autrement appelées « lèvres phoniques ». En avant de celui-ci, on trouve le sac aérien distal (Di) (Mohl 2001; Madsen et al. 2002a).

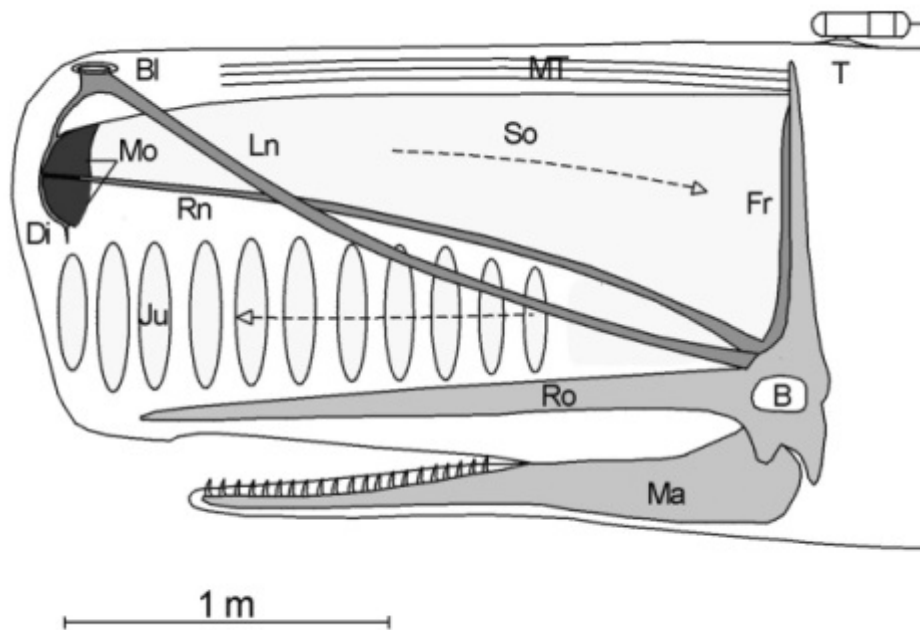


Fig. 9 : Vue schématique de la tête d'un cachalot de 10m (Madsen et al. 2002a)

B : cerveau , Bl : évent, Di :sac aérien distal, Fr : sac aérien frontal, Ju : Junk, Ln :conduit nasal gauche, Ma : mandibule, Mo : museau de singe, MT : muscles/tendons, Ro : rostre, Rn : conduit nasal droit, So : organe à spermaceti, T : balise. Les flèches indiquent le trajet du son d'après le modèle de (Mohl 2001)

Une série de compartiments contenant de la graisse de spermaceti et de l'air est présente juste au-dessus du rostre (Ro). Cet ensemble de tissus a été nommé « junk » (Ju) par les baleiniers. L'organe à spermaceti et le « Junk » dérivent du melon retrouvé chez d'autres espèces de cétacés (Mohl 2001).

Les cachalots possèdent également deux conduits nasaux bien distincts. Le conduit nasal droit (Rn) est relié au museau de singe alors que le gauche (Ln) connecte les poumons à l'évent (Wahlberg et al. 2005).

2. Mécanisme de la production

a) *Clics usuels*

L'évènement déclencheur d'un clic classique de cachalot est la mise sous pression du flux d'air dans le canal nasal droit. Le passage de l'air à travers le museau de singe a pour effet de produire une énergie sonore dirigée vers l'arrière de l'individu (Wahlberg et al. 2005). Une partie de l'énergie diffuse directement dans l'eau vers l'avant et correspond au pulse p_0 observé sur le diagramme figure 10 (Mohl 2001).

Le son produit au niveau du museau de singe traverse l'organe à spermaceti vers l'arrière où il est réfléchi vers l'avant par le sac aérien frontal. Le rayon réfléchi passe par le « junk » dont les différents compartiments agissent comme des lentilles convergentes. Une grande partie de l'énergie sonore est alors libérée dans l'eau vers l'avant par la surface plate du « junk », il s'agit du pulse le plus puissant p_1 . Une plus faible proportion du son est dirigée et réfléchi par le sac aérien distal et un nouveau cycle à travers l'organe à spermaceti peut se faire et est à l'origine du pulse p_2 (Mohl 2001 ; Zimmer et al. 2005a, Zimmer et al. 2005b). Une partie de l'énergie sonore, qui est réfléchi par le sac aérien frontal, rayonne directement dans l'eau, créant un pulse intermédiaire $p_{1/2}$, observé dans certains enregistrements (Zimmer et al. 2005a) (Fig. 10 et Fig.11).

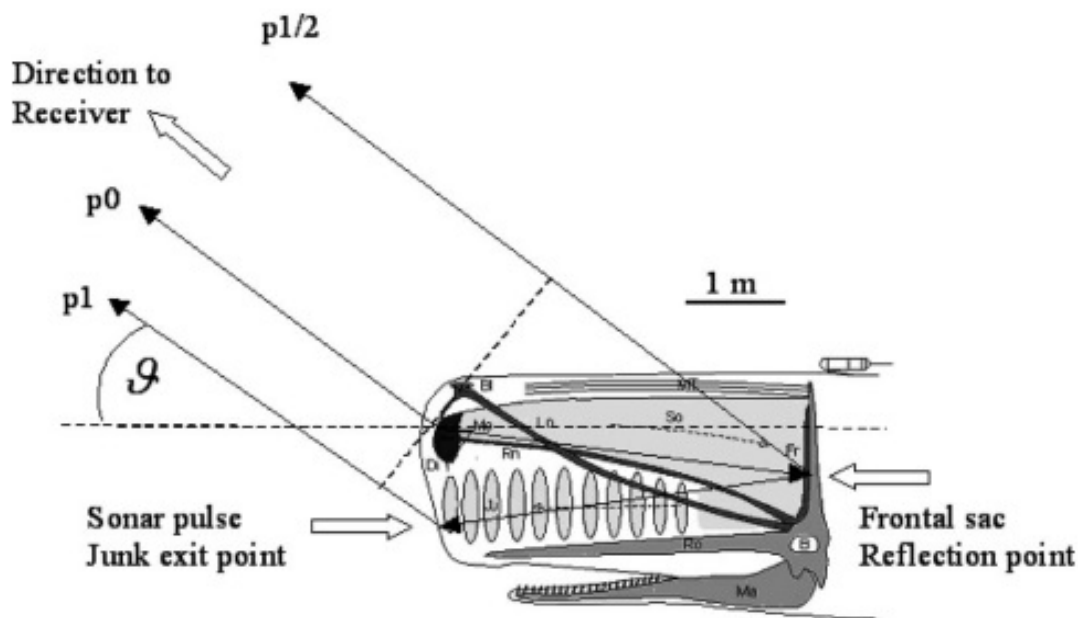


Fig.10 : Diagramme du modèle « bent horn » de la production de sons par les cachalots (Zimmer et al. 2005a).

θ : angle du récepteur par rapport à l'axe sonore, p_0 : pulse primaire généré par les lèvres phoniques, p_1 : pulse très directionnel, $p_{1/2}$: pulse réfléti par le sac aérien frontal

La mise sous pression d'air à travers le museau de singe et la réflexion de l'énergie par les différents sacs aériens sont ainsi à l'origine d'un son multi-pulsé dont les pulses successifs sont atténués par la dispersion de l'énergie sonore au cours des cycles. Les pulses atténués ne sont pas significatifs pour les différentes fonctions des vocalisations, il s'agit de sous-produits du processus de génération des sons (Mohl 2001). Le passage par le « junk » concentre la sortie du son, vers le milieu extérieur, en un point situé à l'avant de l'animal, créant un axe sonore correspondant à l'axe de l'animal et rendant le clic produit directionnel (Mohl 2001, Zimmer et al. 2005a). La structure du diagramme des sons enregistrés sera alors différente selon la position de l'enregistreur par rapport à l'axe sonore. Cette différence est causée par la directionnalité des clics et par la diffusion de clics intermédiaires lors de la réflexion sur les sacs aériens (Zimmer et al. 2005a ; Huggenberger, André, Oelschläger 2014).

Le trajet anatomique des canaux nasaux droit et gauche permet aux cachalots de respirer en même temps qu'ils vocalisent. En effet, le canal nasal droit peut être pressurisé indépendamment du gauche qui, en reliant les poumons et l'évent, permet de ventiler les poumons ((Wahlberg et al. 2005).

b) Codas

Le début du processus de production des codas est identique à celui des clics usuels mais une plus grande proportion du rayon réfléchi par le sac aérien frontal est dirigé et réfléchi par le sac aérien distal à chaque cycle (Fig.11). L'énergie sonore se propage ainsi dans le complexe nasal du cachalot pendant plusieurs cycles. Le nombre de pulses à chaque clic est ainsi plus important que pour un clic usuel (Madsen et al. 2002a).

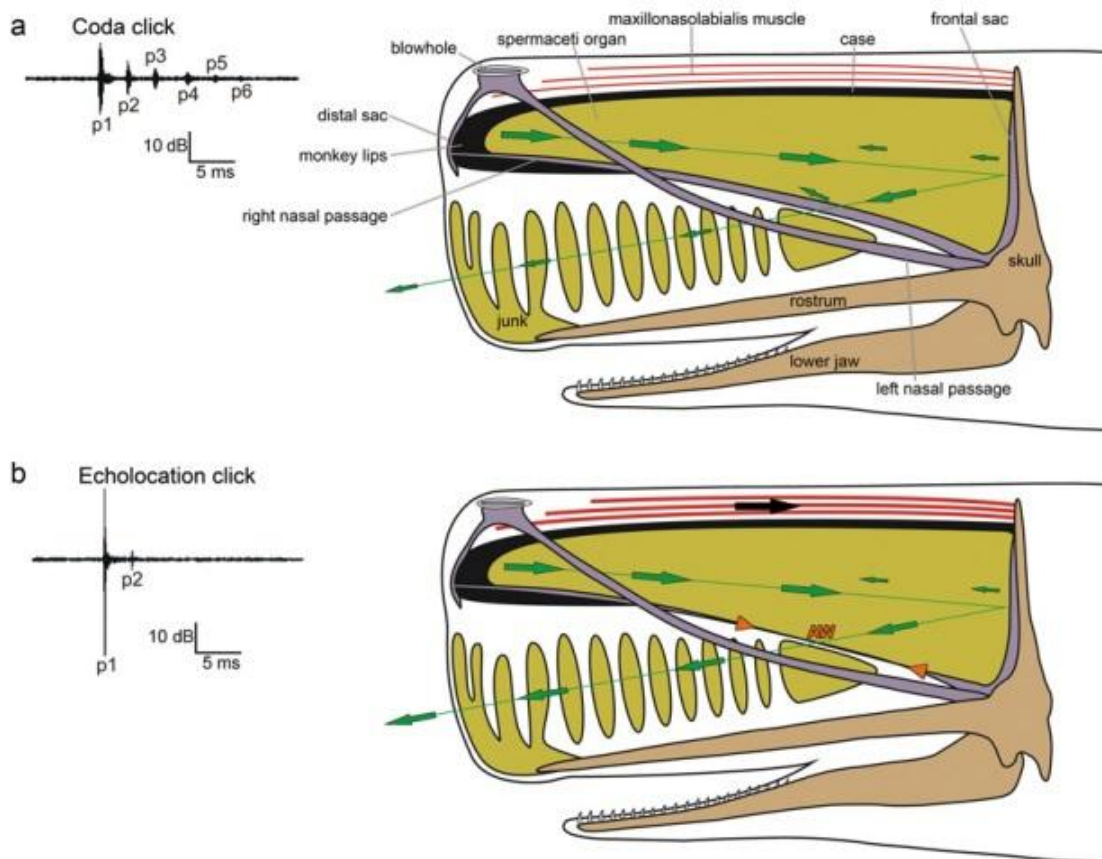


Fig. 11 : Comparaison du mode de production des clics usuels et des codas
(Huggenberger, André, Oelschläger 2014)

Les réflexions successives du son par les sacs aériens permettent à chaque fois le rayonnement d'une partie de l'énergie dans le milieu extérieur. La sortie de ces rayonnements n'est pas concentrée en un point. Ainsi, le processus de production des codas explique la plus faible directionnalité de ce type de vocalisation par rapport aux clics usuels (Madsen et al. 2002a).

3. Production des sons et profondeur

Le processus de production des sons nécessite le passage d'air à travers les lèvres phoniques du museau de singe. Lors d'une plongée en profondeur, les cachalots sont soumis à la pression hydrostatique de l'eau et le volume d'air qu'ils transportent est diminué. Ainsi, à 50 mètres de profondeur, le volume d'air disponible pour la production de son correspond à 20% du volume d'air initial. Ce volume diminue à moins de 2% du volume initial à 600m de profondeur, soit environ 3.5L d'air pour la production de sons, pour un individu de 10m et de

9800 kg (Madsen et al. 2002a). Wahlberg (2002) a, de plus, montré que les cachalots mâles utilisaient environ 0.1L d'air pour la production d'un clic.

Le volume d'air disponible est cependant suffisant pour l'ensemble des vocalisations pendant toute la durée de la plongée et ceci est permis grâce au recyclage de l'air utilisé. En effet, le cachalot peut créer un mouvement d'air rétrograde dans le conduit nasal droit par l'ouverture des lèvres du museau de singe et par l'action des muscles maxillo-nasal et maxillo-labial (Wahlberg et al. 2005).

Ce recyclage permet que la production de clics usuels ne soit pas affectée par la réduction de l'air disponible en profondeur et que cette production soit continue (Madsen et al. 2002a). En revanche, la production de codas semble être dépendante de la profondeur, étant donné que ces vocalisations ne sont enregistrées que lorsque les cachalots sont à de faibles profondeurs. Il est ainsi possible que les codas nécessitent un certain volume d'air supérieur. Il ne s'agit que d'une hypothèse car cette émission à faible profondeur est également reliée au rôle des codas dans la communication (Madsen et al. 2002a).

4. Intervalle inter-pulse (IPI)

L'intervalle inter-pulse, ou IPI, correspond au temps mis par le son pour faire le trajet aller-retour à travers l'organe à spermaceti avant d'être émis. L'IPI est constant pour un individu donné (Zimmer et al. 2005a). La taille de l'organe à spermaceti étant corrélée à la taille totale de l'animal (environ un tiers), Norris et Harvey (1972) ont été les premiers à établir un lien entre la taille d'un individu et l'IPI mesuré.

En 2004, Rhinelande et Dawson ont clairement caractérisé l'intervalle inter-pulse des cachalots. Ainsi, l'IPI nominal (mesuré entre p1 et p2) d'un individu :

- est stable sur la première minute de la plongée.
- est stable au cours des différentes plongées d'un même jour.
- est stable sur 2 jours espacés de moins de 2 mois.
- augmente au cours des années, certainement à cause de l'augmentation de taille de l'individu.
- est différent de celui d'un autre individu.

L'intervalle inter-pulse peut alors donner une mesure valable de la taille d'un individu (Mohl 2001; Rhinelande, Dawson 2004; Mathias et al. 2009). L'augmentation de l'IPI au

cours des années permet d'estimer la croissance d'un individu de manière plus sensible que des mesures photométriques (Rhineland, Dawson 2004). En revanche, l'intervalle entre p1 et p2 ne permet pas une mesure directe de la taille de l'organe à spermaceti (Mathias et al. 2009). De plus, l'IPI mesuré est différent selon la position du récepteur par rapport à l'axe sonore ((Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b ; Zimmer et al. 2005b; Teloni et al. 2007 ; Schulz, Whitehead, Rendell 2009; Antunes et al. 2011).

La taille et l'orientation d'un individu sont ainsi codées dans l'intervalle inter-pulse. Ce dernier sert dans la communication entre cachalot en informant le récepteur des différentes caractéristiques de l'émetteur (Zimmer et al. 2005a).

III. Comportements sociaux

Les cachalots présentent une ségrégation sociale importante. Les femelles vivent en groupes avec leurs progénitures aux basses latitudes. Une fois la maturité physique acquise, les mâles quittent leur groupe maternel et migrent progressivement en groupes vers les hautes latitudes où ils sont le plus souvent solitaires. La société formée par les cachalots est une société à plusieurs niveaux (Whitehead et al. 2012).

Lors des observations, plusieurs classes d'individus sont rencontrées et sont différenciés principalement par leur taille (Pace et al. 2014):

- Nouveau-né : tous les individus dont la taille totale est inférieure à 6m. Certains ont encore un cordon ombilical visible.
- Juvéniles : cachalots avec une taille entre 6 et 7mètres de long.
- Femelle adulte : tous les individus avec une taille entre 8 et 11 mètres, associé avec des juvéniles ou des nouveau-nés.
- Mâle immature : individu entre 8 et 11mètres de long, souvent sexé par l'observation directe de la zone génitale.
- Possible male immature : cachalot dont la longueur totale est de 8 à 11 mètres, observé seulement avec un groupe de males immatures et dont la zone génitale n'a pas pu être observée.
- Mâle adulte : cachalot de 11 à approximativement 15 mètres de long.
- « Large bull » : tous les individus dont la taille est supérieure à 15 mètres de long.

A. Organisation sociale générale

L'organisation sociale des cachalots est complexe et composée de différents types de groupes qui sont différents selon le sexe. Pour de nombreux auteurs, dont Whitehead (2003), un groupe de cachalots est un groupe d'individus se déplaçant ensemble, d'une manière coordonnée, sur une période d'au moins quelques heures. Le groupe correspond à une entité sociale car il nécessite que les liens soient maintenus.

Le regroupement de base est appelé « unité sociale ». Cette unité est composée de femelles adultes et des jeunes mâles et femelles n'ayant pas atteint l'âge de la maturité sexuelle. Ces unités sont majoritairement matrilineaires. Les femelles, pour la plupart, passent toute leur vie au sein de la même unité sociale. Les mâles, en revanche, quittent leur unité lorsqu'ils atteignent la taille de 8 mètres environ soit vers l'âge de 6 ans (Rendell, Whitehead 2003). Ils sont en réalité bannis de l'unité par les femelles (Gero, Gordon, Whitehead 2013).

Les jeunes mâles de différentes unités se regroupent alors en une association appelée « bachelor school ». Ce groupe est composé de 8.2 individus en moyenne, qui migrent progressivement vers les hautes latitudes.

Une fois l'âge de la maturité sexuelle atteint, vers environ 25ans, les mâles vivent solitaires en hautes latitudes ou se regroupent parfois en « bulls school ». Il leur arrive également de retourner dans les zones où les unités sociales de femelles sont présentes, afin de se reproduire.

En plus de l'agrégation en groupe, pouvant s'étendre sur 2 à 20km (Whitehead 2003), certains auteurs décrivent des « clusters ». Un « cluster » est un groupe de cachalots situés à 100 mètres les uns des autres et avec un comportement coordonné. Les individus nagent en général parallèlement avec l'espace d'un ou deux corps entre deux individus (Christal, Whitehead 2001 ; Pace et al 2014). Les clusters sont des regroupements compacts observés à la surface.

B. Structure sociale des groupes de femelles

1. Unités sociales et groupes

On dit que deux individus sont membres d'une même unité si l'identification de l'un se fait dans les 12h suivant l'identification de l'autre, sur au moins 2 jours espacés de plus de 30 jours (Christal, Whitehead 2001).

Les unités sociales sont des groupes de cachalots constitués de femelles et de leurs petits. Ces unités sont des associations de long terme entre les individus, qui peuvent rester ensemble pendant plusieurs dizaines d'années. Il s'agit principalement d'unités matrilineaires avec des femelles ayant un lien de parenté. Elles peuvent toutefois contenir des individus qui ne sont pas reliés entre eux. Les individus préfèrent alors s'associer avec des individus dont ils sont parents (Gero, Engelhaupt, Whitehead 2008). Il existe également des femelles qui passent d'une unité sociale à une autre au cours de leur vie (Rendell, Whitehead 2003).

Les associations particulières entre individus sont évaluées par la formation de clusters. Ces clusters sont des regroupements transitoires (de l'ordre d'une dizaine de minutes) d'individus qui sont très proches spatialement et qui agissent de manière coordonnée.

Les relations entre individus changent au cours du temps et une des sources de changement est la naissance d'un nouveau-né dans l'unité sociale. Ainsi, une femelle devient mère et son statut vis à vis des autres individus est différent. L'ainé devient également indépendant et une des femelles de l'unité devient la nourrice principale du nouveau-né (voir partie III.F). Les femelles non reproductrices ont une place moins importante dans les relations au sein d'une unité. Le passage à un statut périphérique chez ces individus peut être le résultat de l'âge, comme c'est le cas chez les primates, ou de son état de santé (Gero, Gordon, Whitehead 2013).

Les femelles et immatures peuvent également être retrouvés en groupes plus importants qui sont constitués de plusieurs unités sociales. Ces regroupements sont des associations de court terme, de l'ordre de quelques heures à quelques jours. Au sein d'un groupe regroupant plusieurs unités sociales, la distribution spatio-temporelle des individus

n'est pas aléatoire. En effet, les individus ayant des liens de long terme, appartenant donc à la même unité, sont plus proches spatialement et ont un comportement de plongée synchronisé (Christal, Whitehead 2001 ; Whitehead et al. 2012).

Une association sur le long terme indique que les individus en tirent des bénéfices. Ces bénéfices semblent être apportés par le partage des soins aux petits (voir partie III.F), une défense commune face aux prédateurs et un possible partage d'informations sur les ressources alimentaires présentes (Christal, Whitehead 2001).

La taille des unités et des groupes varient en fonction de la zone géographique dans laquelle elles vivent (Whitehead et al. 2012).

Au large du Chili par exemple, la taille moyenne des groupes de femelles et immatures est d'environ 23 animaux et la taille estimée des unités sociales est de 11 individus (Coakes, Whitehead 2004) alors que à l'ouest de la Dominique, les groupes sont composés en majorité de moins d'une dizaine d'individus (Gero et al. 2014).

De manière générale, dans l'océan Pacifique, il y a 28 individus en moyenne dans un groupe et 11 dans une unité sociale. Un groupe contient ainsi entre 2 et 3 unités sociales. Dans l'océan Atlantique, le nombre d'individu est moins important avec 8 cachalots par groupe. La taille d'un groupe correspond alors à une unité sociale. Les membres d'un groupe, dans l'océan atlantique, ont ainsi plus de chance d'être de la même matriligne que les membres d'un groupe au pacifique (Whitehead et al. 2012).

2. Clans vocaux

a) Caractéristiques des clans

Rendell et Whitehead (2003) ont identifié des groupements acoustiques chez les cachalots, appelés « clans », dont la répartition ne correspond pas à la répartition géographique. Les clans correspondent à des groupes sociaux ayant le même pattern de codas. Ils sont sympatriques d'une très large zone géographique et ne sont pas, pour la plupart, restreint à une seule région. Le répertoire de coda de chaque unité sociale peut être associé à l'un des clans. Les clans des cachalots sont comparables à ceux des orques (*Orcinus orca*) à la différence que les clans acoustiques des orques sont plus géographiques et contiennent moins

d'individus (une centaine pour les orques et environ 10 000 pour les cachalots) (Rendell, Whitehead 2003).

Les clans vocaux ont été décrits dans le Pacifique où il existe 4 clans principaux (Rendell, Whitehead 2003) :

- le clan « **regular** » : les codas sont régulièrement espacés (5R, 6R, 7R, ...). Le type « 5R » est le plus utilisé.
- le clan « **plus un** » : le dernier clic des codas a un intervalle plus grand (4+1, 5+1, ...).
- le clan « **court** » : les codas sont courts avec seulement 3 ou 4 clics.
- le clan « **4+** » : la base des codas est composée de 4 clics régulièrement espacés et suivis ou non, de un ou plusieurs clics dont l'intervalle varie (4R, 4+1, 4++1, 4+1+1, ...).

Un autre clan, le clan « ++1/+1+1 », a été mis en évidence dans le pacifique mais, le répertoire correspondant n'a été observé que dans un seul groupe. Le type de coda de ce clan est constitué d'un nombre n de clics suivis soit d'un dernier clic avec un intervalle important, soit de un clic puis un autre clic avec des intervalles différents des clics précédents (Rendell, Whitehead 2003).

Dans les Caraïbes, un autre clan a été décrit, il s'agit du clan « +2 » avec pour répertoire des codas du type « 5+2 » et « 6+1+1 » (Rendell, Whitehead 2003).

Enfin, au large des Galápagos, seuls les clans « regular », « plus un » et « 4+ » sont retrouvés (Rendell, Whitehead 2003).

A l'heure actuelle, il n'y a pas d'évidence de la présence de clans vocaux dans l'océan atlantique (Whitehead et al. 2012).

Les clans sont stables au cours du temps et les unités sociales s'associent préférentiellement avec des unités sociales appartenant au même clan (Rendell, Whitehead 2003).

L'appartenance à un clan vocal explique mieux les variations retrouvées dans la distribution des haplotypes d'ADN mitochondriaux que ne l'explique la localisation géographique. Les haplotypes d'ADN mitochondriaux sont, en effet, largement partagés entre les clans. Les groupes sociaux de cachalots ne sont ainsi pas déterminés par une proximité

géographique. Cette observation est également en accord avec le fait que des femelles changent d'unité sociale au cours du temps (Rendell et al. 2012).

Les résultats obtenus par Rendell et al. (2012) sur l'analyse des ADNmt, sont en faveur d'une transmission du comportement de manière culturelle. Cette transmission se fait de manière verticale et maternelle mais aussi de manière oblique (non maternelle) dans les unités sociales matrilineaires et enfin de manière horizontale quand une femelle change occasionnellement d'unité.

Les mâles, quant à eux, permettent les échanges d'ADN nucléaire à plus large échelle, entre les océans (Rendell et al. 2012).

b) Différences entre les clans

Il existe des différences de comportement entre les différents clans, notamment sur les mouvements, le succès d'alimentation et le succès de reproduction.

Ainsi, la différence est importante entre les 2 principaux clans des eaux Galápagos. Le clan « plus one » a des déplacements significativement plus grand sur une échelle de 12h que le clan « regular » (Whitehead and Rendell, 2004). Les mouvements sont également plus grands sur une échelle de 6heures à 5 ans. La différence est en revanche peu importante sur une échelle de 3heures. La vitesse de voyage est identique entre les clans mais le trajet est plus direct sur plusieurs jours pour le groupe « plus one » (Whitehead 2003).

Dans le pacifique, on observe une différence de réussite d'alimentation des clans en fonction de l'abondance des proies. Le succès d'alimentation est évalué à partir du taux de défécation des individus observés. Lorsque les conditions sont peu favorables, le clan « +1 » se déplace plus en ligne droite et a une meilleure réussite alimentaire. A l'inverse, lorsque les proies sont abondantes, le clan « regular » défèque plus souvent et semble donc se nourrir plus (Whitehead 2003).

Enfin, les unités du clan « +1 » contiennent généralement plus de nouveau-nés (0.059/adultes) que les unités du clan « regular » (0.019/adultes) (Whitehead 2003).

C. Structure sociale des mâles

Bien que les mâles vivent et soient observés seuls la plupart du temps, ils peuvent se regrouper.

Quelque soit la zone étudiée (Norvège Nouvelle Ecosse, Kaikoura, Galápagos), les cachalots se rassemblent en groupe de 10 à 30 individus sur plusieurs dizaines de kilomètres de diamètre. La formation de cluster est rare mais ils ont été observés dans toutes les régions. Le temps de résidence moyen dans un regroupement est de quelques jours à quelques semaines et il n'existe pas d'association préférentielle d'un mâle avec un autre mâle (Lettevall et al. 2002).

Il n'y a aucune preuve d'une coalition entre les mâles alors qu'il s'agit d'une partie importante de la structure sociale de nombreuses espèces de mammifères, notamment d'autres cétacés comme le grand dauphin (*Tursiops truncatus*) ou l'hyperoodon boréal (*Hyperoodon ampullatus*) (Whitehead 2003).

L'absence d'association à long terme chez les mâles, et le fait que les individus s'associent rarement à la surface et soient très dispersés, contrastent avec la structure des femelles. Ces résultats confirment que, l'une des fonctions principales des groupes de femelle, est le soin aux petits. En effet, les femelles forment des groupes structurés avec un haut niveau de socialisation pour des raisons pas ou peu importantes pour les mâles qui ne présentent pas ce comportement (Letteval et al. 2002).

Les différences dans la structure sociale des mâles et des femelles sont présentées dans le tableau 5, issu de Letteval et al. 2002.

Structure	Femelles	Mâles
Groupe	Environ 20 animaux prospectant en formation structurée et retrouvés sur 1km pendant plusieurs jours.	Environ 20 animaux agrégés sur une zone de 20km.
Unité sociale	Une dizaine d'individus avec une relation de long terme de plusieurs dizaines d'années et pouvant contenir plusieurs matrignes.	Pas d'évidence de l'existence de relations de long terme.
Cluster	2 ou plus d'individus regroupés à la surface sur une période d'une dizaine de minutes.	Regroupement occasionnel de 2 mâles.

Table 5 : Différences de structure sociale entre mâles et femelles (Letteval et al. 2002)

Les jeunes mâles restent plusieurs années au sein de leur unité sociale maternelle où ils ont les mêmes comportements sociaux que les femelles. Lorsqu'ils migrent aux hautes latitudes, ils perdent progressivement leur comportement affiliatif et coopératif qu'ils présentaient avant. Il existe ainsi une évolution de la socialité des mâles (Letteval et al. 2002).

D. Reproduction

1. Accouplement

Plusieurs descriptions d'accouplements ont été faites dans la littérature.

Il s'agit d'observations de deux individus, dont l'un plus grand que l'autre est supposé être un mâle, positionnés ventre contre ventre pendant une durée allant jusqu'à 30 secondes. Ils peuvent être en position horizontale ou verticale. Lorsque les deux individus sont dans une position horizontale, la femelle est plus souvent décrite comme étant située sous le mâle.

Aucune pénétration n'ayant été observée, des doutes sont émis de nos jours sur la fonction d'accouplement de ces comportements (Whitehead 2003).

D'autres descriptions semblent plus correspondre à un comportement de reproduction, avec l'observation de contacts physiques proches et d'érections (Gordon et al. 1998).

2. Interactions des mâles avec les femelles

Lorsque les cachalots sont matures sexuellement, des individus des deux sexes se retrouvent aux basses latitudes, dans des zones de reproduction. Le nombre de mâles dans un groupe de femelles et d'immaturs dépend de la saison (Whitehead 2003).

a) Choix du partenaire

Les résultats d'études génétiques suggèrent que les femelles ne se reproduisent pas avec leurs parents proche et que le groupe maternel d'un mâle est séparé géographiquement de la région dans laquelle il se reproduit. Whitehead (2003) a ainsi observé que les mâles reproducteurs ne restaient pas dans une zone particulière des Galápagos. Ses résultats laissent penser que le succès de reproduction d'un mâle n'est pas basé sur une dominance territoriale.

Cependant, les mâles semblent s'accoupler avec des femelles appartenant au même clan vocal que leur groupe maternel. Ils sont en effet capables de reproduire le répertoire vocal de leur unité sociale de naissance. Il est ainsi possible que ce répertoire puisse être important dans le choix de la partenaire pour la reproduction, comme c'est le cas chez les orques (Schulz et al. 2011).

L'existence d'association préférentielle entre un mâle et une femelle au sein d'un groupe reste controversée en fonction des études et des régions. Au large du Chili, sur une période de mars à décembre, Coakes et Whitehead (2004) ont observé 16 femelles ayant été en contact proche avec un ou plusieurs mâles. Parmi ces femelles, 5 ont été vues avec un seul mâle en particulier, 8 avec deux mâles différents sur la période et 3 avec 3 mâles différents. En revanche, dans les Galápagos, des associations préférentielles semblent exister (Whitehead 2003).

b) Comportement des mâles

Dans les aires de reproduction, les mâles sont retrouvés seuls ou avec un groupe de femelles. Ils passent seulement quelques heures avec chaque groupe avant de partir. Ils peuvent cependant rencontrer plusieurs fois le même groupe sur une période de quelques jours.

Le comportement des mâles accompagnant les femelles n'est pas très différent de leurs comportements. Ils nagent à la même vitesse, de manière rectiligne, plongent à la même profondeur sur des périodes de temps similaires et ils sont retrouvés en cluster de la même taille (Whitehead 2003). Les mâles semblent plonger après les femelles dans 53% des cas (Coakes, Whitehead 2004), mais ils réalisent moins de breach ou de frappements de queue (Whitehead 2003). Ils se déplacent plus que lorsqu'ils sont seuls en haute latitude.

Qu'ils soient seuls ou avec des femelles, les mâles produisent des clics lents (Whitehead 2003).

3. Interactions entre mâles reproducteurs

Plusieurs mâles peuvent être observés avec un groupe de femelles ou en cluster avec elles. Les observations semblent montrer qu'ils s'évitent les uns les autres dans les zones d'accouplement où la densité est importante.

Lorsqu'ils sont dans le même cluster, les mâles ont des interactions neutres (Whitehead 2003).

Des signes d'interactions agressives entre mâles ont toutefois été relevés. En effet, dans l'hémisphère sud, plus les mâles grandissent et deviennent matures sexuellement, plus ils ont de cicatrices sur la tête, et plus elles sont grosses. Ces cicatrices sont supposées être infligées par d'autres mâles. Elles sont surtout faites lorsqu'ils sont dans les zones d'accouplement (Whitehead 2003).

Des combats ont parfois lieu, mais la plupart des descriptions proviennent de l'ancienne littérature baleinière. Très peu de combats entre deux mâles ont été récemment rapportés. Whitehead (2003) a pu observer une interaction agressive entre 2 mâles le 21 juillet 2000. Un mâle et une femelle nageaient de manière rapprochée lorsqu'un second mâle se rapprocha rapidement, depuis une distance d'environ 300m, en réalisant des frappements de queue à 3 reprises. Lorsque les 2 mâles furent en contact, Whitehead vit la queue de l'un hors de l'eau avec la mâchoire de l'autre l'enserrant. Les deux mâles se séparèrent rapidement et le contact ne dura que 15 secondes. L'un des mâles fut revu quelques temps après avec une profonde cicatrice, récente, sur la tête. Ainsi, le fait que peu de combats soient rapportés peut s'expliquer par deux facteurs : les combats sont rares et/ou ils sont très rapides.

Les mâles ont la capacité d'infliger de plus lourdes blessures que celles décrites précédemment. Ils semblent donc avoir d'autres moyens, pour résoudre les conflits, que des combats. Les clics lents peuvent intervenir dans ce sens. En effet, ces clics, dont la portée est de plusieurs kilomètres (voir partie II.2.d), informent les autres sur la taille et les potentielles facultés de combats de l'individu. Ils peuvent ainsi installer une hiérarchie de dominance dans les zones d'accouplement (Whitehead 2003).

E. Comportement de socialisation

1. Vocalisations

a) *Echanges de coda*

Le contact visuel étant limité chez les cétacés, les vocalisations sont importantes pour localiser un congénère et coordonner les mouvements de groupe (Schulz et al. 2008).

Schulz et al. (2008) caractérise différents types d'échange de coda. Un échange de coda est défini par la production de deux séquences de codas, produits par deux individus différents, à quelques secondes l'une de l'autre. Les séquences sont dites chevauchantes lorsque la seconde séquence commence après le début du coda initial mais avant la fin de celui-ci. Les séquences sont adjacentes si la seconde commence juste après la fin de la première.

Les cachalots communiquent entre eux à l'aide de séquences de codas. La réponse d'un individu à l'autre se fait dans les 3 à 5 secondes et il y a très souvent chevauchement des

séquences. Il y a environ entre 2 et 8 séquences lors d'un échange. Les cachalots ont tendance à produire plus souvent une séquence chevauchante des codas d'un autre individu, lorsque ce dernier a déjà chevauché leur propre séquence. Il n'existe pas de corrélations entre le taux d'échanges chevauchants et les liens génétiques ou les liens sociaux privilégiés. Il n'existe pas non plus de relation entre la taille de l'individu et la séquence qui se fait chevauchée par rapport l'autre. Au cours d'un échange, les rôles entre l'individu chevauchant une séquence, et celui dont la séquence est chevauchée, s'échangent. (Schulz et al. 2008).

98% des échanges de codas chevauchants entre deux individus sont précédés de 3-5 secondes par un coda unique émis par un des deux individus. Ce coda semble ainsi initier l'échange. Il arrive très souvent qu'un individu modifie le type de coda qu'il utilise, afin de le faire correspondre au type de coda utilisé par son interlocuteur (Schulz et al. 2008).

Lors d'échange entre deux individus d'une unité sociale, ils anticipent et coïncident leur production de codas aux codas de l'autre individu. Il s'agit alors d'un vrai échange.

Les échanges de codas ont été observés entre des individus séparés de $1.2 \pm 6.6\text{m}$ jusqu'à $324 \pm 51.8\text{m}$ (Schulz et al. 2008).

Les échanges de codas sont présents aussi bien en présence qu'en absence de mâle mature dans l'unité sociale. Leur rôle n'est donc pas que pour l'attraction sexuelle. Ils n'ont pas non plus un rôle dans la hiérarchie car il n'y a pas de lien entre quelle séquence chevauche laquelle et la taille de l'individu. Le chevauchement des séquences ne permet pas non plus une bonne localisation de l'émetteur. Les individus produisant une séquence chevauchante, ne répondent en réalité pas à la séquence qu'ils chevauchent, mais à la vocalisation précédente dans la séquence vocale de l'autre individu. Le rôle que semble avoir les échanges de codas, est un rôle dans le maintien des relations sociales, comme c'est le cas dans des groupes de geladas (*Theropithecus gelada*) dont certaines vocalisations sont synchronisées (Schulz et al. 2008).

b) Répertoire vocal

Le répertoire vocal est identique entre les individus d'une même unité ou d'unités différentes mais du même clan. Il est en revanche différent pour des unités sociales de clans différents. Le partage du même répertoire sert ainsi à signaler l'appartenance à une unité

sociale ou un clan. Les codas sont alors des signaux importants qui peuvent être associés aux soins alloparentaux (voir partie III.F) ou à la défense commune (voir partie V.A) (Schulz et al. 2011).

Les femelles adultes produisent 86% des codas d'une unité et leur codas ont plus de chevauchement que ceux des juvéniles qui en produisent moins. Les codas ont ainsi un rôle important pour les femelles, dont le but le plus probable est le maintien des liens sociaux, alors que leur fonction est moins importante chez les jeunes (Schulz et al. 2011).

Une mère et son petit ont un répertoire vocal différent de celui de l'unité dans laquelle ils vivent. Au sein d'une unité, étudiée au large de la Dominique, ils produisent presque exclusivement des codas de type 1+3, alors que les autres membres de l'unité ne l'utilisent pas. Cette différence de répertoire, peut indiquer que ces individus particuliers peuvent utiliser les codas pour signaler soit leur identité individuelle, soit leur appartenance à une classe d'âge ou leur statut (mère ou bébé par exemple) (Schulz et al. 2011).

En revanche, une fois le petit sevré, une mère et son petit ont le même répertoire que le reste de l'unité. Ainsi, la mère modifie son répertoire à la naissance du petit, peut-être pour avoir un répertoire plus individuel, et le petit apprend le répertoire de l'unité entre l'enfance et l'adolescence. Le répertoire vocal des cachalots est flexible en fonction du contexte et du besoin d'émettre une identité individuelle ou une identité de groupe (Schulz et al. 2011).

Il n'y a cependant pas de relations entre le répertoire vocal et les liens génétiques. L'apprentissage semble avoir un plus grand rôle que les facteurs génétiques dans le développement du comportement vocal des cachalots (Schulz et al. 2011).

Mussi et al. (2005) rapportent d'autres types de vocalisation lorsque les cachalots sont regroupés. Ils effectuent en effet des « pépiements » et des « couinements ». En revanche, les caractéristiques de ces vocalisations ne sont pas décrites.

2. Comportements à la surface ou proche de la surface

Peu de comportements sont observables directement depuis la surface mais certains scientifiques ont pu plonger avec des groupes de cachalots et observer leur comportement de socialisation juste sous la surface (Whitehead 2003).

Les cachalots réalisent des plongées dont la profondeur n'excède pas 200m, en plus des plongées profondes les plus courantes décrites précédemment (voir partie I.B.1). Ces plongées durent 15.6 minutes en moyenne et sont souvent associées à des comportements de surface pouvant durer plusieurs heures (Watkins et al. 2002). Les périodes passées à la surface sans plongées profondes sont plus fréquentes l'après-midi et dans la soirée (Amano, Yoshioka 2003) ou durant la nuit (Aoki et al. 2007). Ce comportement n'a pas ou peu été observé chez les mâles (Jaquet, Dawson, Sooten 2000), ce qui laisse penser qu'il s'agit surtout d'un comportement social, plutôt que d'une période servant à la digestion ou à la réduction des lactates sanguins, accumulés au cours des plongées. Ces longues périodes proches de la surface sont ainsi réalisées au moins une fois par jour, pendant 1 à 5 heures, dans les groupes de femelles (Watkins et al. 2002 ; Amano, Yoshioka 2003). Les individus sont observés allongés à la surface, ou en position verticale immobile appelée « chandelle » (Fig. 12) (voir partie I.A.2).



Fig. 12: Cachalot en chandelle au large de l'Ile Maurice (Crédit: Divosea, Daniel Deflorin[En ligne])

En Méditerranée, au niveau de l'île d'Ischia, les comportements de socialisation sont les plus observés par les chercheurs. Les cachalots se regroupent et la fréquence des comportements aériens augmente (voir partie I.A.5). Ils réalisent du spy-hopping, des frappements de queue, des nages sur le côté et des breaches, ainsi que des comportements particuliers de leur queue qu'ils laissent flotter ou qu'ils sortent en dehors de l'eau (Mussi, Miragliuolo, Pace 2005).

F. Interactions avec les jeunes

1. Interactions du groupe avec le couple mère-petit

Les très jeunes individus ne peuvent pas plonger aussi profond et aussi longtemps que les adultes. Ainsi, lorsque les adultes plongent pour rechercher de la nourriture, les petits restent à la surface où ils sont souvent accompagnés par un membre du groupe qui les protège. De même, lors de déplacement, les jeunes sont escortés par un autre individu. Dans les Caraïbes, les petits s'associent ainsi préférentiellement à seulement deux individus en particulier bien que tous les membres de l'unité se relaient. Il s'agit de la mère et d'une baby-sitter principale. Celle-ci est souvent la plus proche parente de la mère ou une autre femelle ayant elle aussi un bébé. La mère du premier bébé sera alors la baby-sitter du second et *vice versa*. Il y a alors réciprocity directe des soins, les deux mères s'occupent du bébé de l'autre plutôt que d'avoir des baby-sitters (Gero, Engelhaupt, Whitehead 2008 ; Gero et al. 2009).

Cette protection continue des petits en surface constitue des soins alloparentaux. Il s'agit de tout comportement d'un non parent qui bénéficie au jeune et qui ne peut être réalisé en son absence. Ces soins prodigués par des individus autres que les parents peuvent être indirects, comme l'escorte à la surface, ou direct. Des bébés ont ainsi été observés en train de tenter de téter, ou de téter, des individus autres que leur mère, dans la mer de Saragosse. Les femelles peuvent ainsi allaiter des petits n'étant pas le leur. Il s'agit « d'allonursing » (Whitehead 2003 ; Gero et al. 2009).

Il existe des différences dans la forme de soin aux petits en fonction de la géographie. En effet, dans la mer de Saragosse, plusieurs adultes prodiguent des soins alloparentaux aux petits mais une plus petite portion du groupe, comparé avec les Caraïbes, accompagne les

petits (Whitehead et al. 2012). L'abondance des petits est également plus faible dans le Pacifique que dans d'autres régions.

La mère d'un petit semble éviter tous les membres d'une unité autre que son petit et sa baby-sitter alors que la baby-sitter a des associations identiques avec l'ensemble des membres. Les mères doivent en effet passer plus de temps en surface pour s'occuper de leur petit et le reste du temps en plongée pour combler les besoins métaboliques nécessaires à la production de lait. Elles disposent ainsi de moins de temps pour interagir socialement avec les autres femelles du groupe mais elles sont au centre du réseau social de l'unité avec leur petit (Gero, Engelhaupt, Whitehead 2008; Gero, Gordon, Whitehead 2013)

Les femelles ont toutefois une place différente dans le temps en fonction de leur statut de mère ou non. Gero et al. (2013) décrivent ainsi le statut social d'une femelle nommée « Finger » dans son unité sociale composée de 7 individus. En 2005, elle était la seule mère de l'unité mais son petit est décédé l'année suivante. Elle est alors devenue la baby-sitter principale du nouveau-né de l'unité et entretenait des liens forts avec l'ensemble des membres. En 2008, un second bébé est présent dans l'unité et les interactions de Finger avec les autres membres diminuent. Elle n'accompagne que occasionnellement les petits à la surface et passe le plus de temps avec deux individus en périphérie de l'unité. En 2010, elle donne naissance à un bébé et redevient au centre du réseau social de l'unité. Les femelles ont ainsi un rôle moins central, dans les relations de l'unité, si elles ne contribuent pas directement aux soins des petits.

2. Interactions entre la mère et son petit

Les liens entre une mère et son petit sont forts et ils passent beaucoup de temps ensemble.

La mère a besoin de localiser son petit afin de le retrouver, notamment lorsqu'elle remonte d'une plongée. Cette localisation nécessite une identification individuelle claire ou avec au moins des caractéristiques différentes des vocalisations utilisées par les autres membres de l'unité. Cette identification peut peut-être passer par des codas de type 1+3 qui sont produits par le couple mère-petit et peu par les autres membres (Schulz et al. 2011)

L'allaitement des cachalots dure plusieurs années avec un minimum de 3 ans. L'individu le plus âgé ayant été observé en train de téter avait 8ans (Gero et al. 2014).

Le comportement de tétée a fait l'objet de plusieurs hypothèses car aucun transfert de lait entre une femelle et un petit n'avait directement été observé, ni de contact entre la bouche du petit et les tétines. Gero et al. (2007) avaient ainsi suggéré que les cachalots pouvaient ingérer le lait par le conduit nasal gauche en contournant le mécanisme de production des sons et arriver directement dans le nasopharynx. Cette hypothèse est possible anatomiquement et par l'observation répétée de petits posant régulièrement leur évent contre la zone génitale de leur mère. En 2010, Johnson et al. ont mis en évidence la capacité des cachalots à téter par la bouche. D'abord sur 2 bébés cachalots placés en centre de réhabilitation qui présentaient un réflexe de tétée lorsqu'on plaçait un doigt ou une sonde dans sa bouche. Ensuite, sur deux jeunes en milieu naturel dans la mer Ionienne. La première observation du 23 juillet 2007 montre un contact oral sous-marin entre la bouche du petit et les tétines de la mère (Fig.13). La femelle roule sur le côté et le bébé approche par derrière en roulant également sur le côté avec son évent du côté opposé au ventre de la mère. Il positionne sa bouche proche de la zone génitale de la mère et ouvre momentanément la bouche pendant 2 à 3 secondes. Ce comportement est identique au comportement d'allaitement décrit chez d'autres cétacés.

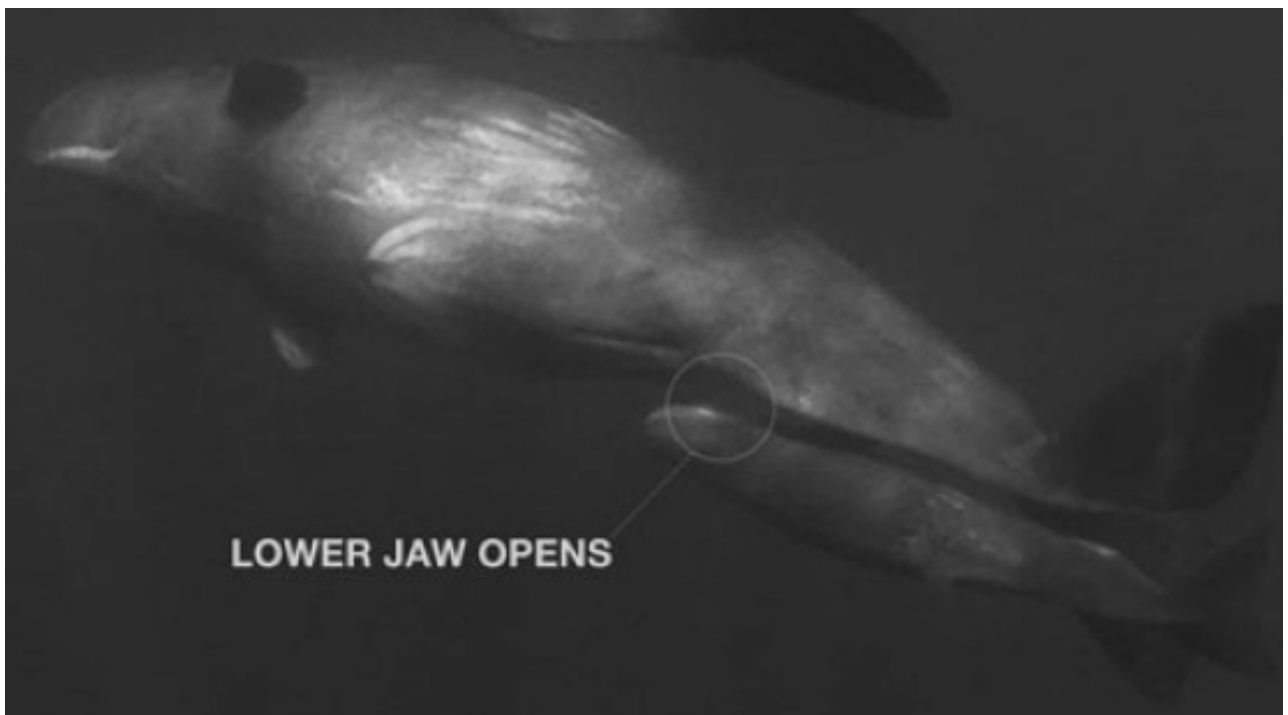


Fig. 13: Comportement de tétée observé par Johnson et al. (2010) le 23 juillet 2007
Le petit, placé sous sa mère, a sa bouche en contact avec la zone génitale de la femelle

La deuxième observation a eu lieu le 3 août 2008, avec cette fois une femelle en position verticale, la tête vers le haut, et le petit arrive parallèlement à la surface de l'eau avec le dos vers le bas. Il ouvre alors la mâchoire au niveau de la zone génitale de la femelle (Fig. 14).



Fig. 13 : Comportement de tétée observé par Johnson et al. (2010) le 3 août 2008
Le petit est en position verticale sous la zone génitale de la mère

Les jeunes réalisent également des séquences de plongées sous le pédoncule de leur mère. Ils réalisent en effet une arche avec leur queue et se dirigent sous la queue de leur mère, avec le ventre vers le bas. Une fois dessous, ils collent leur évent au niveau de la zone génitale de la femelle (Gero et al. 2007). Ce comportement pourrait stimuler mécaniquement la libération du lait par la mamelle, de la même manière que le font les veaux (Johnson et al. 2010). Les petits restent quelques secondes dans cette position puis remontent à la surface, respirent 1 ou 2 fois et recommencent cette plongée toutes les 5 secondes environ. Ce

comportement s'effectue avec un mouvement vers l'avant à 2-3km/h et dure en moyenne 14.2sec par plongée. Dans la plupart de ces séquences, les jeunes plongent plutôt du côté gauche de la femelle (Gero et al. 2007).

Les liens entre la mère et son petit restent fort jusqu'à la mise bas d'un nouveau bébé par la mère. Après cette naissance, les deux individus ont tout de même une association préférentielle mais celle-ci diminue lorsque le jeune atteint la majorité (Gero, Gordon, Whitehead 2013).

G. Comparaison de la structure sociale de l'océan pacifique et de l'océan atlantique

Les principales différences entre l'océan pacifique et l'océan atlantique sont présentées dans le tableau 6 avec les facteurs pouvant expliquer ces différences. On considère ainsi quatre facteurs principaux : l'océanographie dictant la disponibilité des ressources, la prédation par les orques notamment, la chasse au cachalot par les baleiniers et la culture (Whitehead et al. 2012).

	Différence Atlantique/Pacifique	Explication de la différence	Explications possibles :			
			Océanographie/Disponibilité des ressources	Prédation	Chasse au cachalot	Culture
Densité des agrégations	2 à 3 fois plus importante en Atlantique	Bonne	XX	O	XX	X
Surface de concentration	Pacifique : 50 km Atlantique : 200 km	Probable	X	O	O	X
Structure de la population	Pacifique : 2000 km Atlantique : 500 km	Indication	X	O	O	X
Clans	Pacifique : important Atlantique : absent	Bonne	X	X	O	XX
Taille du groupe	Pacifique : 28 Atlantique : 8	Bonne	X	XX	X	X
Taille des unités	Pacifique : 11 Atlantique : 8	Possible	O	X	X	X
Structure génétique des groupes	Plus matrilineaire dans l'Atlantique que le Pacifique	Indication	O	O	X	X
Répartition spatial d'un groupe	Peu de différence : Pacifique : 0.6 km Atlantique : 0.6km	Faible	-	-	-	-
Différenciation sociale intra-unité	Pas de différence significative : 0.4 pour Pacifique et Atlantique	Indication	0	X	X	X
Proportion de bébés	Pacifique : 0.015 Atlantique : 0.18	Bonne	X	X	XX	X
Soins alloparentaux	Présents dans les deux océans	Absente	-	-	-	-

Table. 6 : Différence de structure entre pacifique et atlantique avec les facteurs pouvant l'expliquer (Whitehead et al. 2012)

a) Océanographie et disponibilité des ressources

L'océanographie du milieu n'affecte pas directement la structure sociale des cachalots, elle affecte l'abondance globale et la disponibilité des ressources dans le temps et l'espace.

L'océan Pacifique est plus grand et plus profond avec un plateau continental étroit et une pente continentale plus abrupte. Le phénomène El Niño est présent dans cette partie du globe et des effets sont visibles sur le succès de nourrissage et les migrations (Whitehead et al. 2012)

La différence de disponibilité des ressources peut expliquer une partie de la différence dans la taille des groupes. En effet, l'un des inconvénients de la vie en groupe est la compétition pour la nourriture. Les grands groupes sont ainsi pénalisés dans des zones avec des proies moins concentrées. L'atlantique ayant une productivité primaire moins importante, on s'attend à ce qu'il ait une densité plus faible de céphalopodes et donc des plus petits groupes, ce qui est le cas (Whitehead et al. 2012).

b) Prédation

Le risque de prédation semble moins important dans l'Atlantique que dans le Pacifique d'après les attaques rapportées. Sur une dizaine de descriptions d'attaques dans la littérature, 6 sont dans le pacifique alors qu'aucune n'a eu lieu dans l'Atlantique.

Des cachalots ont été observés à proximité d'orques (*Orcinus orca*) dans l'atlantique mais ils semblaient s'ignorer, alors que dans le pacifique les cachalots réagissent rapidement à la présence d'orques.

La prédation différente dans les deux océans peut expliquer en partie les différences de taille de groupe. La pression des orques étant moins importante en Atlantique, les cachalots n'ont pas besoin de se regrouper en grand groupe pour protéger les petits (Whitehead et al. 2012).

c) Chasse au cachalot

La chasse au cachalot a débuté au XVIII^{ème} siècle en Atlantique nord. Elle a par la suite été modernisée à la fin du XIX^{ème} et très intense dans le pacifique entre 1950 et 1980. La population de cachalots du Pacifique a alors été affectée.

La différence de la chasse dans les deux océans peut expliquer certaines différences de structure sociale. Ainsi, la destruction d'unités sociales au pacifique a pu pousser les cachalots à augmenter la taille des unités ou groupes. Le but étant de maintenir les services sociaux nécessaires, tels qu'un nombre d'individu suffisant pour la défense aussi bien que pour les soins aux petits ou que pour le partage d'informations.

La chasse a également pu diminuer le taux de natalité en changeant le sexe ratio avec la chasse des mâles en priorité (Whitehead et al 2012).

d) Culture

Il n'existe pas de divergence génétique majeure entre les deux océans alors que le comportement social est différent. Ceci indique que la différence dans la structure sociale et les comportements sociaux ont une composante culturelle (Whitehead et al 2012).

IV. Comportement alimentaire

A. Régime alimentaire

Les cachalots se nourrissent presque exclusivement à des profondeurs non accessibles pour l'homme. Aucune observation directe de capture de proie par un cachalot n'a eu lieu. Le régime alimentaire de cette espèce est ainsi estimé à partir de données indirectes et particulièrement à partir de leur contenu stomacal. En effet, la digestion des cachalots ne détruit pas les becs chitineux des céphalopodes. Les becs, caractéristiques de chaque espèce, sont retrouvés dans les estomacs et identifiés. Les contenus stomacaux sont obtenus à partir d'individus échoués ou d'individus tués par les baleiniers. De nombreux estomacs ont été étudiés lors des campagnes de chasse au cachalot dans les années 1850. Les résultats présentés ici se limitent aux études postérieures à l'année 2000.

1. Espèces consommées

Le régime alimentaire varie en fonction des régions et en fonction de l'individu. En général, une composition variée du contenu stomacal reflète l'abondance et la diversité des

proies dans une région donnée. Dans certaines zones, un seul type de proie est consommé majoritairement (Ruiz-Cooley et al. 2004).

Les cachalots se nourrissent principalement de céphalopodes mésopélagiques (entre 200 et 1000m de profondeur) et bathypélagiques (entre 1000 et 4000m de profondeur). Les espèces retrouvées dans les estomacs de cachalots révèlent une abondance différente en Méditerranée, en Atlantique Nord et au Pacifique Nord (Colombie britannique).

En Méditerranée, le calmar à ombrelle (*Histioteuthis bonnellii*) représente 88.15% du contenu de l'estomac d'un mâle de 12.9m et de 22 tonnes. Ce calmar est considéré comme l'un des céphalopodes le plus abondant au sud-ouest de la Méditerranée, où a été retrouvé ce cachalot. Les spécimens ingérés par le cachalot ont un manteau mesurant en moyenne 192.45mm. Six autres espèces ont été retrouvées mais en proportions nettement inférieures (Table 7)(Roberts 2003).

Espèce	Nombre de becs	% du nombre total	Poids moyen de chaque spécimen (g)	% du poids total	Taille moyenne du manteau (mm)
<i>Histioteuthis bonnellii</i>	1919	88.15	486.52	95.05	192.45
<i>Histioteuthis reversa</i>	51	2.34	258.05	1.34	118.93
<i>Onychoteuthis banksii</i>	14	0.64	296.76	0.42	211.82
<i>Ancistroteuthis lichtensteini</i>	20	0.92	107.21	0.22	182.25
<i>Octopoteuthis sicula</i>	154	7.07	149.04	2.34	121.25
<i>Ancistrocheirus lesueuri</i>	4	0.18	1229.6	0.5	275.33
<i>Chiroteuthis veranyi veranyi</i>	15	0.69	71.51	0.11	140.71

Table7 : Contenu stomacal d'un cachalot mâle en Méditerranée avec le nombre de becs représentant chaque espèce et leur importance. (Roberts 2003)

En Atlantique Nord, plus de 98% des becs retrouvés sont des becs de *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818). Ces becs mesurent entre 5.5 et 7mm, ce qui correspond à un manteau de 192 à 257mm, caractérisant des spécimens matures. *Gonatus fabricii* est le décapode le plus abondant de l'Atlantique Nord. Les autres espèces retrouvées sont par ordre d'importance : le toutenon commun (*Todarodes sagittatus*), les espèces du genre *Histioteuthis*, du genre *Cycloteuthis*, *Haliphron atlanticus* et les espèces du genre *Bathypolypus*. Les femelles *G.fabricii* ont leurs tentacules qui dégénèrent après la reproduction. Elles perdent ainsi leur habilité à nager et restent donc immobiles, au gré des

courants, jusqu'à ce que les œufs éclosent. Ceci peut expliquer que cette espèce constitue une proie préférentielle pour les cachalots. Les femelles sont en effet des proies abondantes et faciles à capturer (Simon et al. 2003).

Les cachalots consomment des céphalopodes mais également des poissons au large de la Colombie britannique. Le calmar robuste (*Moroteuthis robusta*) constitue la proie dominante du régime alimentaire des cachalots dans cette région. Des perches de mer (*Sebastes spp.*) et des *Icosteus spp.* sont également ingérés (Flinn et al. 2002).

Enfin, dans toute la zone où le courant de Humboldt est présent, l'encornet géant (*Dosidicus gigas*) constitue la proie principale des cachalots (Clarke et Paliza 2000).

La figure 15 représente certaines espèces de céphalopodes consommées par les cachalots.



Fig. 15 : Espèces de céphalopodes consommées par les cachalots dans la Pacifique, d'après Whitehead (2003)

Le régime alimentaire des cachalots est ainsi presque exclusivement constitué de céphalopodes. L'espèce majoritaire correspond souvent à l'espèce la plus abondante, dans les profondeurs de la zone où se trouvent les cachalots. La part du régime alimentaire constituée des petits céphalopodes est moins importante que celle des plus gros (Ruiz-Cooley et al. 2004).

La quantité de proies ingérées peut être estimée à l'aide de la production de creaks (voir partir IV.B.1.a). Si un creak correspond à la capture d'au moins une proie, la production de 25 creaks par plongée indique que 25 céphalopodes au moins sont consommés. Les cachalots passant les $\frac{3}{4}$ de leur temps en plongée, ils consomment environ 750 calmars de 1kg en 24h. Cette quantité correspond aux besoins d'un individu de 12-13 mètres (Drouot, Gannier, Goold 2004a).

2. Différence mâles et femelles

Les études, ayant comparé le régime alimentaire des femelles et des mâles, ont mis en évidence que les mâles ingéraient des proies de plus grande taille que les femelles (75-85cm pour les mâles et 66cm pour les femelles) et plus diversifiées (Ruiz-Cooley et al. 2004 ; Teloni et al. 2008).

Ruiz-Cooley et al. (2004) ont étudiés la composition isotopique en azote et en carbone des encornets géants et de la peau des cachalots. L'analyse isotopique de la peau reflète le régime alimentaire des individus pendant la période de renouvellement de celle-ci. Leurs résultats montrent que les ratios Carbone/Azote des mâles sont différents de ceux des femelles. Des individus de sexe différent n'ont ainsi pas assimilés une alimentation de même composition.

Au large de la Colombie britannique, les estomacs étudiés sont plus souvent pleins pour les mâles que pour les femelles. Cette différence peut s'expliquer par une diminution de la durée d'alimentation des femelles, qui doivent s'occuper de leur petit ne pouvant pas plonger ou se nourrir seuls. La diversité d'espèce est également plus importante chez les mâles et la différence dans le régime évolue au cours des saisons. Les mâles sont, en effet, répartis plus proche des côtes où on trouve plus d'espèces de poissons et moins de calmars robustes. Le régime alimentaire est cependant le même entre les deux sexes lors de la période

d'accouplement car les mâles et les femelles se retrouvent dans la même zone. Les femelles s'éloignent des côtes pour mettre bas entre avril et juin. Elles consomment alors pendant cette période plus d'espèces se trouvant au large et en grande profondeur, notamment des calmars robustes. Les mâles ne se nourrissent presque pas de cette espèce pendant cette période (Flinn et al. 2002).

Une différence de régime alimentaire existe ainsi entre les sexes. Celle-ci s'explique principalement par une différence de répartition des mâles et des femelles associée à une répartition et une abondance différente des proies en fonction de la région. L'importance des comportements sociaux chez les femelles, notamment les soins aux petits, joue également un rôle dans leur régime alimentaire.

De plus, aux hautes latitudes, notamment au nord de la Norvège, les mâles ont un pattern de recherche de nourriture différent de celui des femelles et des immatures. Ils réalisent en effet 72% de leur plongée à une profondeur inférieure à 400m et consomment ainsi plus de proies de faible profondeur par rapport aux individus des basses latitudes (Teloni et al. 2008).

B. Méthodes de chasse

1. Comportement en profondeur

a) *Plongée et utilisation des clics*

Les cachalots passent les $\frac{3}{4}$ du temps en plongée profonde à la recherche de nourriture. Durant ces plongées, il est impossible d'observer leurs comportements. Les sources d'informations sont alors les balises et l'enregistrement des sons qui permettent d'interpréter ce qui se passe au fond.

Les caractéristiques des plongées profondes des cachalots sont décrites en partie I.B.1.a.

Les cachalots émettent des clics pendant 70% du temps du cycle de plongée (Drouot, Gannier, Goold 2004a). Ils émettent principalement des clics usuels et des creaks, qui ont des

caractéristiques adaptées à l'écholocation (voir partie II.A.2.a et b). L'interprétation la plus communément acceptée de ce pattern est que les clics usuels ont une fonction d'écholocation générale pour trouver les proies alors que les creaks servent à se focaliser sur celles-ci (Whitehead 2003).

La production vocale des cachalots change alors au cours de la plongée. Ils sont souvent silencieux lorsqu'ils entament leur mouvement et commencent à produire des clics usuels entre 8 secondes et 3 minutes après le début de la plongée et le dernier clic est émis environ 6 minutes avant de refaire surface (Madsen et al. 2002a; Wahlberg 2002 ; Drouot, Gannier, Goold 2004a). La profondeur d'émission du premier clic varie en fonction de la région. Elle est ainsi de 150-300m au large des îles Galápagos, 160-425m au large du Sri Lanka, 50-250m au nord de la Norvège et seulement de 25-50m pour les mâles au large de Kaikoura (Nouvelle-Zélande). Les premiers clics émis servent parfois pour écho-localiser le fond et estimer ainsi sa profondeur (Jaquet, Dawson, Douglas 2001). En Méditerranée, les premiers creaks sont produits 6 à 7 minutes après le mouvement en arche de la queue, amorçant une plongée profonde. Avec une vitesse de descente entre 0.8m/sec et 1.6m/sec, les cachalots ont ainsi un comportement de recherche et de capture de proie à une profondeur comprise entre 340m et 700m, profondeur correspond notamment à l'habitat du calmar à ombrelle faisant partie du régime alimentaire des cachalots en Méditerranée (Drouot, Gannier, Goold 2004a).

L'augmentation du temps entre le début de la plongée et le premier creak peut refléter une augmentation du trajet pour atteindre la profondeur d'alimentation. Cet intervalle de temps est positivement corrélé à la taille de l'individu. Ainsi, l'augmentation de celui-ci indique que les plus grands individus vont vers les eaux plus profondes, potentiellement avec des proies plus grosses (Drouot, Gannier, Goold 2004a). Le début des clics plus tardif lorsque la profondeur est plus importante reflète une anticipation de la profondeur à explorer à chaque plongée (Teloni et al. 2008).

Le profil de plongée a une forme de « U » avec une phase de descente, une phase au fond et une phase de remontée (voir partie I.B.1.a.3). Les cachalots font parfois des mouvements soudains de montée et descente pendant la phase au fond. Ces mouvements peuvent atteindre jusqu'à 50m d'amplitude et peuvent correspondre à la poursuite ou à la capture de proies (Whitehead 2003).

Les clics sont principalement produits pendant la phase de descente. Cette phase est dédiée à la recherche de proie et permet de réduire le temps de recherche lors de la phase au fond (Watwood et al. 2006). Chez les mâles vivants aux hautes latitudes, la production des clics se déroule pendant 91% de la plongée et ces clics sont produits durant les 3 phases. L'écholocation durant la phase de remontée indique que les mâles anticipent la présence de proies à des profondeurs moins importantes et qu'ils valorisent l'ensemble de leur plongée (Teloni et al. 2008).

Les creaks sont, quant à eux, produits surtout durant la phase au fond. Ils débutent en moyenne 6sec après le début de celle-ci et peuvent être émis jusqu'à 8.5 minutes avant et 6.4 minutes après. Les creaks sont également souvent associés à des changements de direction rapides pendant cette phase (Drouot, Gannier, Goold 2004a). La phase au fond constitue ainsi le moment principal de la chasse du cachalot.

La production de clics n'est pas continue et les trains de clics sont séparés par des périodes de silence. Les silences peuvent indiquer le moment où les proies sont visuellement observées par le cachalot ou lorsqu'elles sont mangées (Jaquet, Dawson, Douglas 2001; Thode et al. 2002). La production de creaks coïncide souvent avec des changements de direction et est fréquemment suivi par 2 à 10 secondes de silence, ce qui renforce l'interprétation précédente (Whitehead 2003). Les cachalots scannent l'eau autour d'eux en réalisant de nombreux mouvements de tête, tout en émettant des clics. Le comportement physique est ainsi associé au comportement acoustique (Laplanche et al. 2005). La proportion de clic usuels, de creaks et de silences varie fortement entre les régions étudiées. Cette variation dépend de la concentration et du type de proie. Ainsi, lorsqu'ils se nourrissent de petites proies, comme les Histioteutidés, qui sont des proies faciles à attraper et détectés par écholocation seulement à courte distance, les creaks et les silences sont plus courts. Ils sont en revanche plus longs pour des proies plus grosses et plus musculaires, comme l'encornet géant (*Dosidicus gigas*) qui peut nécessiter une chasse prolongée. De même, quand les proies sont nombreuses, les trains de clics usuels sont plus courts, les creaks et les silences sont plus fréquents que quand la nourriture est peu abondante (Whitehead 2003). L'intervalle entre deux clics est ainsi de 190ms dans des conditions pauvres et de 65ms lorsque la nourriture est abondante. Les cachalots se nourrissent alors de proies plus largement dispersées quand ils sont dans un milieu peu productif (Teloni et al. 2008).

Si on considère que les cachalots émettent chaque clic d'écholocation quand l'écho du clic précédent revient de la cible, l'ICI des creaks est directement proportionnel à la distance de la cible. L'ICI est de 40ms au début des creaks pour les femelles au large du Sri Lanka (Whitehead 2003) et de 50-60ms pour les mâles à Kaikoura (Jaquet, Dawson, Douglas 2001). Ceci indique que les cachalots commencent à poursuivre la proie à 30m de distance pour les femelles et 35-40m pour les mâles. L'ICI maximal des creaks suggère que les creaks cessent lorsque l'individu est à quelques mètres ou moins de la proie.

Une autre hypothèse est que les cachalots émettent des clics usuels quand il y a peu de chance de recevoir un écho utilisable du clic précédent. L'ICI des trains de clic indique alors la portée de la recherche. L'ICI médian de 0.5s des clics usuels des femelles et immatures au large des Galápagos, Açores et Sri Lanka montre une gamme d'écholocation d'environ 375m alors qu'elle est deux fois plus importante chez les mâles, avec un ICI de 1sec. Cette différence peut s'expliquer par les clics plus forts que les mâles produisent, ou leur recherche de proies plus grosses qui reflètent un meilleur écho, ou une combinaison des deux (Whitehead 2003).

Les clics des cachalots permettent de détecter de grosses proies, comme l'encornet géant (*Dosidicus gigas*), à une distance supérieure à 1000m, alors que des proies du type *L. pealli*, mesurant 25cm, peuvent être détectées à une distance située entre 100 et 325 mètres. Les céphalopodes avec plus de tissu musculaire réfléchissent mieux les sons que les moins musculueux. Toutefois, la masse musculaire permet une meilleure fuite. Ainsi, les céphalopodes avec peu de muscles constituent un repas moins énergétique et plus difficile à détecter acoustiquement mais ils sont plus faciles à capturer (Madsen et al. 2007).

Les cachalots ne semblent pas utiliser les clics, et notamment les creaks pour étourdir ou assommer leur proie (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

L'utilisation de la vision dans le comportement de chasse reste possible dans certains cas mais elle intervient en complément de l'écholocation. Les cachalots possèdent des pigments oculaires permettant une vision importante en profondeur. Ils peuvent également utiliser la bioluminescence naturelle de certaines proies (Fristrup et Harbison 2002). Cette hypothèse reste toutefois controversée (Madsen, Wahlberg, Mohl 2002b).

La bioluminescence des petits organismes, dérangés par les mouvements de tête des cachalots, peut en revanche servir aux cachalots à attirer les calmars vers leur bouche (Fristrup et Harbison 2002).

Lorsqu'un individu approche, la plupart des calmars peut rapidement accélérer sur une courte distance et potentiellement échapper au cachalot. La longue mâchoire étroite de celui-ci peut l'aider dans la capture. Les cachalots peuvent, en effet, couvrir 2 mètres de distance dans toutes les directions lorsqu'ils tournent leur tête, sans modifier l'orientation de leur corps (Whitehead 2003).

La dernière étape du comportement de chasse est l'ingestion. Les cachalots aspirent les petits céphalopodes alors que les plus gros sont découpés en morceaux dont seuls certains sont ingérés (Whitehead 2003).

Lors des plongées profondes, les cachalots recherchent de la nourriture sur 90% de la colonne d'eau (Teloni et al. 2008).

Il n'existe pas de corrélation entre la recherche de nourriture et la durée de la plongée ou la distance parcourue pendant la plongée (Drouot, Gannier, Goold 2004a).

b) Relation entre le comportement du cachalot et le comportement des proies

Il existe un parallèle entre le comportement de plongée des cachalots et celui des céphalopodes dont ils se nourrissent.

C'est par exemple le cas avec l'encornet géant (*Dosidicus gigas*) dans le golfe de Californie. Les encornets sont retrouvés à une profondeur de 300-400m pendant la journée, avec 75% du temps dans la zone des 200-400m. Cette profondeur correspond à la plus grande partie de la plongée des cachalots dans cette région. Durant la nuit, les encornets réalisent moins de mouvements vers les profondeurs et sont plutôt retrouvés à 100-200m. On observe alors une modification parallèle de la plongée des cachalots. Ceux-ci sont ainsi retrouvés moins profonds la nuit que le jour mais tout de même plus profondément que les encornets. En effet, les encornets plongent pendant 1 à 2 heures en profondeur, durant la nuit, à la suite d'un stress physiologique, tel qu'une température de l'eau de surface plus chaude. Ils sont

alors moins mobiles, dans des eaux plus froides et moins riches en dioxygène. Les encornets sont alors plus susceptibles d'être capturés par les cachalots (Davis et al. 2007).

Les cachalots suivent ainsi la répartition de leur proie en profondeur.

2. Comportements de surface

Les cachalots se nourrissent presque exclusivement d'espèces vivant dans les profondeurs. De plus, les « creaks », qui sont un indicateur de capture de proies, ne sont entendus que lorsque les individus sont en profondeur. Ainsi, les cachalots ne se semblent pas se nourrir proches de la surface. Ce constat peut expliquer qu'aucun comportement alimentaire de surface n'ait été rapporté dans les différentes zones d'étude du cachalot.

3. Interactions avec d'autres espèces

Certaines espèces de cétacés s'associent avec d'autres espèces de cétacés ou d'oiseaux lors de leur recherche et capture de nourriture. Ces associations permettent de réduire les coûts énergétiques en les partageant entre plus d'individus. Elles permettent également de développer de nouvelles stratégies de chasse avec par exemple, un banc de poisson confiné en dessous par des cétacés et en dessus par des oiseaux.

Les cachalots ne semblent pas particulièrement s'associer avec d'autres espèces. Seuls Jaquet et Gendron (2002) ont mis en évidence une association géographique significative avec le grand dauphin (*Tursiops truncatus*) dans le golfe de Californie. Ceci peut s'expliquer par les grandes profondeurs où les cachalots se nourrissent et qui ne sont pas accessibles par toutes les espèces de cétacés. Le grand dauphin est quant à lui capable de plongée aussi profondément. Il ne semble pas y avoir de compétition avec cette espèce dont le régime alimentaire est plutôt composé de poissons, bien qu'il puisse également consommer des céphalopodes.

V. Comportements particuliers observés

A. Interactions avec les prédateurs

Les cachalots ont deux prédateurs potentiels : l'orque et les requins. Les orques chassent surtout les femelles et les juvéniles. La pression de prédation peut peut-être forcer les jeunes et les femelles à vivre en basse latitude où les orques sont moins présents.

1. Comportements de défense des groupes de femelles

Peu d'attaques ont été observées et elles ne concernent que des attaques par des orques. Pitman et al. (2001) sont parmi les premiers à décrire les observations faites sur des attaques de groupes de femelles et immatures par des orques.

Lors d'une attaque, les cachalots se regroupent à la surface pour se défendre. Le type de regroupement varie en fonction de la taille du groupe. Ainsi, si le groupe est petit (entre 8 et 12 individus), il réalise une formation appelée « rosette » ou « marguerite » (Fig. 16). Les individus se positionnent en cercle serré avec les têtes au centre et la queue vers l'extérieur. Si le groupe est plus grand, les cachalots se mettent côte à côte en flottille serrée pour face aux prédateurs.

La « rosette » permet d'exposer de manière égale l'ensemble du groupe et limite donc les attaques ciblées sur un individu. Cette formation offre une protection supplémentaire à des individus affaiblis ou aux jeunes qui peuvent se placer au centre de la rosette. Les cachalots ont ainsi un comportement altruiste. Pitman et al. (2001) décrivent l'attaque d'une rosette dans l'océan Pacifique. Les orques attaquent tous les individus de façon répétée et aléatoire pendant plusieurs heures. Les cachalots ne bougent pas et ne répliquent pas, ils conservent leur formation. Lorsque des orques arrivent à extraire un individu de la rosette, les deux cachalots les plus proches sortent de la formation et accompagnent l'individu pour reprendre sa position. L'attaque ne cesse que lorsqu'un cachalot est tué.

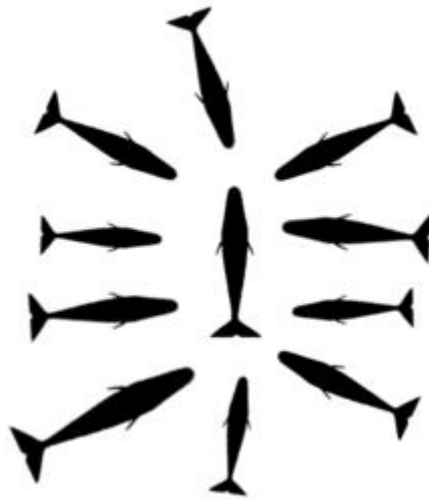


Fig.16 : Schéma de la formation de défense en « rosette » (Crédit: wikipedia.fr)

Pitman et al. 2001 ont également observés une réaction de la part de tous les cachalots présents dans la zone de l'attaque. Ainsi, lorsque qu'un petit groupe est attaqué, l'ensemble des cachalots présents, au moins dans les 7km autour, viennent sur la zone de l'attaque. Ces individus chargent à grande vitesse vers le groupe menacé et se joignent à eux dans la formation défensive. Cette réponse est certainement permise par les vocalisations produites par les individus menacés. Aucune donnée n'est disponible pour savoir si ce comportement est un comportement altruiste d'aide au groupe ou s'il s'agit d'un moyen de se protéger soi-même.

2. Réaction des mâles face aux orques

Seules des attaques de groupes de femelles ont été observées. Curé et al. (2013) ont cherchés à déterminer la réponse des mâles matures, plutôt solitaires, face à l'attaque d'orques. L'orque étant une espèce avec des vocalisations de longue portée et une fréquence bien entendue par les cachalots, ils ont retranscrit des sons d'orque à proximité de 5 mâles au large de la Norvège.

Lors de simulation de la présence d'orque, par la retransmission de leur vocalisation, les cachalots modifient le comportement de plongée et leur activité sociale.

Les plongées sont ainsi plus courtes et moins profondes en présence des sons d'orques. La détection des vocalisations par les cachalots entraîne l'arrêt de leur descente en profondeur

et leur remontée à la surface avec parfois du « spyhopping » (voir partie I.A.5.c.2). La remontée à la surface pourrait permettre à l'individu de rechercher des indices de la présence des prédateurs. Elle pourrait également avoir pour rôle le renouvellement des réserves d'oxygène du cachalot, dans le cas où il doit fuir ou effectuer une longue plongée d'évitement. Lors de l'écoute des sons, les cachalots nagent de telle manière à éviter le lieu de production des vocalisations.

Les cachalots, émergeant à la surface de l'eau juste après la simulation, sont parfois associés avec d'autres mâles, alors qu'ils se déplaçaient seuls jusqu'à cet évènement. D'autres individus peuvent ainsi être présents dans les 100m autour de l'individu étudié, qui se met parfois à produire des codas. Les mâles présentent ainsi une réponse sociale lors de la détection de vocalisations d'orques et ils initient une stratégie anti-prédateur de groupe.

B. Mise bas

Une femelle sexuellement mature donne naissance à un petit seulement une fois tous les 4-20 ans environ. La mise bas est ainsi un comportement très rarement observé.

Whitehead (2003) décrit un tel évènement au large du Sri Lanka où une femelle a été observée réalisant des mouvements inhabituels. La femelle remonte simultanément sa queue et sa tête avant de faire une arche avec son dos. Elle fléchit alors fortement son corps dans un plan vertical avec peu de mouvement vers l'avant. Après 3 minutes de ce comportement, la femelle roule sur le côté et un nouveau-né est expulsé de sa zone génitale à la surface, avec une effusion de sang. Un petit de 3-4mètres est ensuite observé derrière sa mère à la surface, avec une nageoire dorsale recourbée.

Quelques minutes après la mise bas, la mère et son petit sont rejoint par des adultes du groupe. Ceux-ci bousculent et poussent le petit, le coinçant parfois entre eux.

La naissance d'un petit est ainsi un évènement social pour tout le groupe.

VI. Conclusion

Le grand cachalot (*Physeter macrocephalus*, Linnaeus, 1758), seul représentant du genre *Physeter* est un cétacé présentant des comportements remarquables. Ces comportements se déroulent pour la plupart du temps en profondeur et peu sont directement visibles depuis la surface pour les observateurs.

Comme plusieurs espèces de cétacés, il partage son temps entre des activités d'alimentation, de socialisation, de navigation et de repos. Les $\frac{3}{4}$ du temps sont consacrés à la recherche et la capture de proies. Les cachalots réalisent parfois des comportements aériens, notamment des sauts hors de l'eau, appelés « breach ». Ces comportements aériens semblent avoir une fonction dans la socialisation. Les comportements caractéristiques de cette espèce sont les plongées profondes qui peuvent durer plus d'une heure et atteindre 3000 m de fond. Ces plongées ont un profil en forme de U et sont permises par les caractéristiques anatomiques et physiologiques de l'espèce. Au niveau des mouvements horizontaux, les cachalots se déplacent à une vitesse relativement constante de 4km/h. Les mouvements varient en fonction de la distribution des ressources et les mâles se déplacent sur des distances plus importantes que les femelles.

Le cachalot produit le son le plus puissant de tout le règne animal grâce à l'anatomie unique de sa tête contenant l'organe à spermaceti et deux sacs aériens agissant comme des miroirs acoustiques. Les vocalisations sont de différents types avec chacune des caractéristiques acoustiques et une fonction particulière. Les clics usuels et les creaks servent à l'écholocation alors que les codas et clics lents sont utilisés dans la communication. Les codas peuvent avoir des patterns différents et sont produits par les femelles et immatures au sein d'un groupe. Leur rôle dans la reconnaissance individuelle au sein de ce groupe reste à l'étude.

Le comportement social des cachalots est dicté par une structure sociale complexe et une ségrégation sexuelle. Les femelles vivent en unités sociales matriarcales constituées d'une dizaine d'individus. Ces unités de long terme peuvent s'associer sur du court terme avec des unités appartenant au même clan vocal. Les clans vocaux ont été définis dans le Pacifique et correspondent à des groupes sociaux ayant le même pattern de codas. Il existe des

associations préférentielles entre individus d'un même groupe, qui évoluent au cours du temps. Les mâles ont plutôt un comportement solitaire mais ils peuvent se regrouper sur une surface beaucoup plus large que les femelles, avec environ 20 individus. La socialisation passe par des périodes à la surface, où les individus restent immobiles. Cette socialisation se déroule surtout à travers les vocalisations et les échanges de codas permettant de maintenir les liens sociaux. Ces liens sont forts au sein d'un groupe où tous les individus s'occupent des plus jeunes.

Les cachalots se nourrissent presque exclusivement de céphalopodes vivant en profondeur. Le régime alimentaire est différent en fonction du sexe, de la région et des saisons, mais il est souvent constitué de l'espèce de calmar la plus présente. Le comportement de chasse est caractérisé par l'utilisation de l'écholocation pendant la phase de descente de la plongée et la phase au fond. Les clics usuels ont une fonction d'écholocation générale pour trouver les proies et les creaks servent à se focaliser sur celles-ci lorsque la distance est réduite. Les cachalots ne semblent pas présenter de comportements alimentaires à la surface, ni d'association avec d'autres espèces, comme c'est le cas pour d'autres cétacés.

Quelques comportements particuliers ont pu être observés, bien que leur fréquence soit peu importante. Les orques constituent les principaux prédateurs des cachalots, qui se défendent en groupe contre leurs attaques. Ils se mettent ainsi en formation permettant la protection des individus les plus jeunes et les plus faibles. La mise bas d'un nouveau-né a également pu être observée et il s'agit d'un évènement social pour l'ensemble du groupe.

Cette espèce d'odontocètes, répartie sur l'ensemble de la planète, a longtemps été chassée, notamment pour l'utilisation de l'huile de spermaceti. Son statut IUCN est aujourd'hui vulnérable. Il est ainsi important de connaître son comportement afin d'appréhender au mieux sa conservation et sa protection.

Les études sur le comportement des cachalots ne cessent d'évoluer. Les interprétations des comportements observés ne sont bien souvent que des hypothèses. La multiplication des recherches est ainsi nécessaire pour affiner ces hypothèses ou au contraire les réfuter. En plus du suivi des populations grâce à la photo-identification, les nouvelles technologies permettent d'aborder de nouveaux éléments, sur le plan acoustique mais également visuel. Il est

maintenant possible de placer des balises sur le dos des cachalots et enregistrer tous les mouvements dans les 3 dimensions et également les sons produits. Certaines caméras, placées sur une ligne de pêche, ont pu filmer la prise d'une proie, fixée sur la ligne, par un cachalot (Mathias et al. 2009). Après avoir réussi à photographier un calmar géant (*Architheuthis*) dans son environnement naturel, à 900m de profondeur, en 2005 (Kubodera et Mori, 2005), la prochaine étape est l'observation de la capture d'une proie par un cachalot : en effet, seuls des individus avec un céphalopode dans la bouche ont pu être observés jusqu'à maintenant.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Claude PETIT, Enseignant-chercheur, de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **GODDARD Nicolas** intitulée « **Données récentes sur le comportement du grand cachalot (*Physeter macrocephalus*)** » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 22 mai 2015
Professeur Claude PETIT
Enseignant chercheur
de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
Le Directeur par intérim de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Jean-Claude BRETHES



Vu :
Le Président du jury :
Professeur Alexis VALENTIN



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université Paul Sabatier
Professeur Bertrand MONTHUBERT
Délégué, la Vice-Présidente du CEVU
Madame Béatrice ANDRÉ OBRECHT



Conformément à l'Arrêté du 20 avril 2007, article 6, la soutenance de la thèse ne peut être autorisée qu'après validation de l'année d'approfondissement.

BIBLIOGRAPHIE

ABEILLE, Régis, DOH, Yann, GIRAUDET, Pascale, GLOTIN, Hervé, PREVOT, Jean-Marc et RABOUY, Céline, 2014.

Estimation robuste par acoustique passive de l'Intervalle-Inter-Pulse des clics de *Physeter macrocephalus*: méthode et application sur le Parc national de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros national Park*. 2014. N° 28, pp. 23-35.

AMANO, Masao et YOSHIOKA, Motoi, 2003.

Sperm whale diving behavior monitored using a suction-cup-attached TDR tag. *Marine Ecology Progress Series* [en ligne]. 2003. Vol. 258, n° 6. [Consulté le 5 novembre 2014]. Disponible à l'adresse : <http://www.int-res.com/articles/meps2003/258/m258p291.pdf>

ANTUNES, Ricardo, SCHULZ, Tyler, GERO, Shane, WHITEHEAD, Hal, GORDON, Jonathan et RENDELL, Luke, 2011.

Individually distinctive acoustic features in sperm whale codas. *Animal Behaviour*. 2011. Vol. 81, n° 4, pp. 723-730.

AOKI, K, AMANO, M, KUBODERA, T, MORI, K, OKAMOTO, R et SATO, K, 2015.

Visual and behavioral evidence indicates active hunting by sperm whales. *Marine Ecology Progress Series*. 2015. Vol. 523, pp. 233-241.

AOKI, K, AMANO, M, MORI, K, KOUROGI, A, KUBODERA, T et MIYAZAKI, N, 2012.

Active hunting by deep-diving sperm whales: 3D dive profiles and maneuvers during bursts of speed. *Marine Ecology Progress Series*. 2012. Vol. 444, pp. 289-301.

AOKI, K, AMANO, M, YOSHIOKA, M, MORI, K, TOKUDA, D et MIYAZAKI, N, 2007.

Diel diving behavior of sperm whales off Japan. *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 349, pp. 277-287.

CARPINELLI, Eva, GAUFFIER, Pauline, VERBORGH, Philippe, AIROLDI, Sabina, DAVID, Léa, DI-MÉGLIO, Nathalie, CAÑADAS, Ana, FRANTZIS, Alexandros, RENDELL, Luke, LEWIS, Tim, MUSSI, Barbara, PACE, Daniela Silvia et DE STEPHANIS, Renaud, 2014.

Assessing sperm whale (*Physeter macrocephalus*) movements within the western Mediterranean Sea through photo-identification: SPERM WHALE MOVEMENTS WITHIN THE WESTERN MEDITERRANEAN SEA. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2014. Vol. 24, n° S1, pp. 23-30.

CHRISTAL, Jenny et WHITEHEAD, Hal, 2001.

Social affiliations within sperm whale (*Physeter macrocephalus*) groups. *Ethology*. 2001. Vol. 107, n° 4, pp. 323-340.

CLARKE R, PALIZA O., 2000.

The Humboldt Current squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835). *Rev Biol Mar Oceanogr* 35:1–39

COAKES, Amanda K et WHITEHEAD, Hal, 2004.

Social structure and mating system of sperm whales off northern Chile. *Canadian Journal of Zoology*. 2004. Vol. 82, n° 8, pp. 1360-1369.

CRANFORD, Ted W., 1999.

The Sperm Whale's Nose: Sexual Selection on a Grand Scale? *Marine Mammal Science*. 1999. Vol. 15, n° 4, pp. 1133-1157.

CURE,Charlotte, ANTUNES, Ricardo,ALVES, Ana Catarina, VISSER Fleur, KVADSHEIM, Petter H. and MILLER, Patrick J. O., 2013.

Responses of male sperm whales (*Physeter macrocephalus*) to killer whale sounds: implications for anti-predator strategies. *Scientific Reports* 3, 1579

DAVIS, R. W., JAQUET, N., GENDRON, D., MARKAIDA, U., BAZZINO, G. et GILLY, W., 2007.

Diving behavior of sperm whales in relation to behavior of a major prey species, the jumbo squid, in the Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 333, pp. 291–302.

DROUOT, Violaine, BERUBE, Martine, GANNIER, Alexandre, GOOLD, John C., REID, Robert J. et PALSOLL, P. J., 2004c.

A note on genetic isolation of Mediterranean sperm whales (*Physeter macrocephalus*) suggested by mitochondrial DNA. *Journal of Cetacean Research and Management*. 2004c. Vol. 6, n° 1, pp. 29–32.

DROUOT, Violaine, GANNIER, Alexandre et GOOLD, John C., 2004a.

Diving and Feeding Behaviour of Sperm Whales (*Physeter macrocephalus*) in the Northwestern Mediterranean Sea. *Aquatic Mammals*. 2004a. Vol. 30, n° 3, pp. 419-426.

ENGELHAUPT, Daniel, RUS HOELZEL, A., NICHOLSON, Colin, FRANTZIS, Alexandros, MESNICK, Sarah, GERO, Shane, WHITEHEAD, Hal, RENDELL, Luke, MILLER, Patrick, DE STEFANIS, Renaud, CAÑADAS, Ana, AIROLDI, Sabina et MIGNUCCI-GIANNONI, Antonio A., 2009.

Female philopatry in coastal basins and male dispersion across the North Atlantic in a highly mobile marine species, the sperm whale (*Physeter macrocephalus*): SPERM WHALE FEMALE PHILOPATRY AND MALE DISPERSAL. *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18, n° 20, pp. 4193-4205.

FLINN, Rowenna D., TRITES, Andrew W., GREGR, Edward J. et PERRY, Ian R., 2002.

Diets of fin, sei, and sperm whales in British Columbia: an analysis of commercial whaling records, 1963-1967. *Marine Mammal Science*. 2002. Vol. 18(3), pp. 663-679.

FRANTZIS, A., SWIFT, R., GILLESPIE, D., MENHENNETT, C., GORDON, J. et GIALINAKIS, S., 2000.

Sperm whale presence off south-west Crete, Greece, eastern Mediterranean. *Eur Res Cet.* 2000. Vol. 13, pp. 214–217.

FRISTRUP, KM., et HARBISON, GR., 2002.

How do sperm whales catch squids ? *Marine Mammal Sci* 18:42-54.

GARRETT, Reginald H. et GRISHAM, Charles M., 2000.

Biochimie. De Boeck Supérieur. ISBN 9782744500206.

GASKIN, D.E., 1964.

Recent observations in new zealand waters on some aspects of behaviour of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*). *Tuatara.* 1964. Vol. 12, n° 2, pp. 106-114.

GERO, S., ENGELHAUPT, D., RENDELL, L. et WHITEHEAD, H., 2009.

Who Cares? Between-group variation in alloparental caregiving in sperm whales. *Behavioral Ecology.* 2009. Vol. 20, n° 4, pp. 838-843.

GERO, S., GORDON, J., CARLSON, C., EVANS, P. et WHITEHEAD, H., 2007.

Population estimate and inter-island movement of sperm whales, *Physeter macrocephalus*, in the Eastern Caribbean Sea. *J. Cetacean Res. Manage.* 2007. Vol. 9(2), pp. 143-150.

GERO, Shane, ENGELHAUPT, Dan et WHITEHEAD, Hal, 2008.

Heterogeneous social associations within a sperm whale, *Physeter macrocephalus*, unit reflect pairwise relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 2008. Vol. 63, n° 1, pp. 143-151.

GERO, Shane, GORDON, Jonathan et WHITEHEAD, Hal, 2013.

Calves as social hubs: dynamics of the social network within sperm whale units. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences.* 2013. Vol. 280, n° 1763, pp. 20131113. PMID: 23740785

GERO, Shane, MILLIGAN, Marina, RINALDI, Caroline, FRANCIS, Pernell, GORDON, Jonathan, CARLSON, Carole, STEFFEN, Andrea, TYACK, Peter, EVANS, Peter et WHITEHEAD, Hal, 2014.

Behavior and social structure of the sperm whales of Dominica, West Indies. *Marine Mammal Science.* 2014. Vol. 30, n° 3, pp. 905-922.

GORDON, J., 1987.

Behaviour and ecology of sperm whales off Sri Lanka. *Thèse PhD.* 1987.

GORDON, J. C. D. A. MOSCROP, C. CARLSON, S. INGRAM, R. LEAPER, J. MATTHEWS, and K. YOUNG. 1998.

Distribution, movement and residency of sperm whales off the Commonwealth of Dominica, Eastern Caribbean : Implications for the development and regulation of the local whale watching industry. *Rep. Int. Whal. Comm.* 48:551-57.

- HUGGENBERGER, Stefan, ANDRÉ, Michel et OELSCHLÄGER, Helmut H. A., 2014.**
An acoustic valve within the nose of sperm whales *Physeter macrocephalus*: The nose of sperm whales. *Mammal Review*. 2014. Vol. 44, n° 2, pp. 81-87.
- JAQUET, Nathalie, DAWSON, Stephen et DOUGLAS, Lesley, 2001.**
Vocal behavior of male sperm whales: Why do they click? *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2001. Vol. 109, n° 5, pp. 2254-2259.
- JAQUET, Nathalie, DAWSON, Stephen et SLOOTEN, Elisabeth, 2000.**
Seasonal distribution and diving behaviour of male sperm whales off Kaikoura: foraging implications. *Canadian Journal of Zoology*. 2000. Vol. 78, n° 3, pp. 407-419.
- JAQUET, Nathalie et GENDRON, Diane, 2002.**
Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Marine Biology*. 2002. Vol. 141, n° 3, pp. 591-601.
- JOHNSON, G., FRANTZIS, A., JOHNSON, C., ALEXIADOU, V., RIDGWAY, S. et MADSEN, P. T., 2010.**
Evidence that sperm whale (*Physeter macrocephalus*) calves suckle through their mouth. *Marine Mammal Science*. 2010. Vol. 26, n° 4, pp. 990-996.
- KOOYMAN, G. L. et PONGANIS, P. J., 1998.**
The physiological basis of diving to depth: birds and mammals. *Annual Review of Physiology*. 1998. Vol. 60, pp. 19-32.
- KUBODERA, T. et MORI, K., 2005.**
First-ever observations of a live giant squid in the wild. *Proc Biol Sci*. 2005. 272(1581):2583-6.
- LAPLANCHE, Christophe, ADAM, Olivier, LOPATKA, Maciej et MOTSCH, Jean-François, 2005.**
Male sperm whale acoustic behavior observed from multipaths at a single hydrophone. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2005. Vol. 118, n° 4, pp. 2677.
- LEMAÎTRE, Frédéric, 2007.**
Apnée (L'). Publication Univ Rouen Havre. ISBN 9782877759342.
- LETTEVALL, Erland, RICHTER, Christoph, JAQUET, Nathalie, SLOOTEN, Elisabeth, DAWSON, Steve, WHITEHEAD, Hal, CHRISTAL, Jenny et HOWARD, Penelope McCall, 2002.**
Social structure and residency in aggregations of male sperm whales. *Canadian Journal of Zoology*. 2002. Vol. 80, n° 7, pp. 1189-1196.
- MADSEN, P. T., CARDER, D. A., AU, W. W. L., NACHTIGALL, P. E., MØHL, B. et RIDGWAY, S. H., 2003.**
Sound production in neonate sperm whales (L). *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2003. Vol. 113, n° 6, pp. 2988.

MADSEN, P. T., PAYNE, R., KRISTIANSEN, N. U., WAHLBERG, M., KERR, I. et MØHL, B., 2002a.

Sperm whale sound production studied with ultrasound time/depth-recording tags. *Journal of Experimental Biology*. 2002a. Vol. 205, n° 13, pp. 1899–1906.

MADSEN, P. T., WAHLBERG, M. et MOHL, B., 2002b.

Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2002b. Vol. 53, n° 1, pp. 31-41.

MADSEN, Pt, WILSON, M, JOHNSON, M, HANLON, Rt, BOCCONCELLI, A, AGUILAR DE SOTO, N et TYACK, Pl, 2007.

Clicking for calamari: toothed whales can echolocate squid *Loligo pealeii*. *Aquatic Biology*. 2007. Vol. 1, pp. 141-150.

MARCOUX, M., WHITEHEAD, H. et RENDELL, L., 2006.

Coda vocalizations recorded in breeding areas are almost entirely produced by mature female sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Canadian Journal of Zoology*. 2006. Vol. 84, pp. 609-614.

MATHIAS, Delphine, THODE, Aaron, STRALEY, Jan et FOLKERT, Kendall, 2009.

Relationship between sperm whale (*Physeter macrocephalus*) click structure and size derived from videocamera images of a depredating whale (sperm whale prey acquisition). *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2009. Vol. 125, n° 5, pp. 3444.

MILLER, P. J. O., AOKI, K, RENDELL, L et AMANO, M, 2008.

Stereotypical resting behavior of the sperm whale. *Current Biology*. 2008. Vol. 18, n° 1, pp. 21-23.

MILLER, P. J. O., JOHNSON, M. P., TYACK, P. L. et TERRAY, E. A., 2004b.

Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales *Physeter macrocephalus*. *Journal of Experimental Biology*. 2004b. Vol. 207, n° 11, pp. 1953-1967.

MIZROCH, Sally A. et RICE, Dale W., 2013.

Ocean nomads: Distribution and movements of sperm whales in the North Pacific shown by whaling data and Discovery marks. *Marine Mammal Science*. 2013. Vol. 29, n° 2, pp. E136-E165.

MØHL, Bertel, WAHLBERG, Magnus, MADSEN, Peter T., MILLER, Lee A. et SURLYKKE, Annemarie, 2000.

Sperm whale clicks: Directionality and source level revisited. *The journal of the acoustical society of America*. 2000. Vol. 107, n° 1, pp. 638–648.

MOHL, Bertel, 2001.

Sound transmission in the nose of the sperm whale *Physeter catodon*. A post mortem study. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 2001. Vol. 187, n° 5, pp. 335-340.

MUSSI, B., MIRAGLIUOLO, A. et PACE, D. S., 2005.

Acoustic and behaviour of sperm whale nursery groups in the waters of Ischia, Italy. *European Research on Cetaceans* [en ligne]. 2005. Vol. 19, n° 3. [Consulté le 28 mars 2015]. Disponible à l'adresse : http://www.oceanomaredelphis.org/drupal/publications/057_2005_Mussi_etal_sperm_whale_off_Ischia.pdf

NOREN, S. R. et WILLIAMS, T. M., 2000.

Body size and skeletal muscle myoglobin of cetaceans: adaptations for maximizing dive duration. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2000. Vol. 126, n° 2, pp. 181-191.

NORRIS, K. S., and HARVEY, G. W., 1972.

A theory for the function of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*), in *Animal Orientation and Navigation*, edited by S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, and R. E. Belleville (NASA, Washington D.C), Special Publication, pp. 397-419.

OLIVEIRA, Cláudia, WAHLBERG, Magnus, JOHNSON, Mark, MILLER, Patrick JO et MADSEN, Peter T., 2013.

The function of male sperm whale slow clicks in a high latitude habitat: Communication, echolocation, or prey debilitation? *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2013. Vol. 133, n° 5, pp. 3135-3144.

PACE, Daniela S., MIRAGLIUOLO, Angelo, MARIANI, Monica, VIVALDI, Carlotta et MUSSI, Barbara, 2014.

Sociality of sperm whale off Ischia Island (Tyrrhenian Sea, Italy). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2014. Vol. 24, n° S1, pp. 71-82.

PISCITELLI, Marina A., MCLELLAN, William A., ROMMEL, Sentiel A., BLUM, James E., BARCO, Susan G. et PABST, D. Ann, 2010.

Lung size and thoracic morphology in shallow- and deep-diving cetaceans. *Journal of Morphology* [en ligne]. 2010. [Consulté le 28 mars 2014]. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1002/jmor.10823>

PITMAN, Robert L., BALLANCE, Lisa T., MESNICK, Sarah I. et CHIVERS, Susan J., 2001.

Killer whale predation on sperm whales: observations and implications. *Marine mammal science*. 2001. Vol. 17, n° 3, pp. 494-507.

RENDELL, Luke E. et WHITEHEAD, Hal, 2003.

Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2003. Vol. 270, n° 1512, pp. 225–231.

RENDELL, Luke, MESNICK, Sarah L., DALEBOUT, Merel L., BURTENSHAW, Jessica et WHITEHEAD, Hal, 2012.

Can Genetic Differences Explain Vocal Dialect Variation in Sperm Whales, *Physeter macrocephalus*? *Behavior Genetics*. 2012. Vol. 42, n° 2, pp. 332–343.

RHINELANDER, Marcus Q. et DAWSON, Stephen M., 2004.

Measuring sperm whales from their clicks: Stability of interpulse intervals and validation that they indicate whale length. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2004. Vol. 115, n° 4, pp. 1826.

RIDGWAY, S. H. et CARDER, D. A., 2001.

Assessing hearing and sound production in cetaceans not available for behavioral audiograms: Experiences with sperm, pygmy sperm, and gray whale. *Aquatic Mammals*. 2001. Vol. 27.3, pp. 267–276.

ROBERTS, Stephen M., 2003.

Examination of the stomach contents from a Mediterranean sperm whale found south of Crete, Greece. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2003. Vol. 83, n° 03, pp. 667–670.

RUIZ-COOLEY, R. L., GENDRON, Diane, AGUÍÑIGA, S., MESNICK, S. et CARRIQUIRY, J. D., 2004.

Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. *Marine Ecology Progress Series*. 2004. Vol. 277, pp. 275–283.

SCHULZ, Tyler M., WHITEHEAD, Hal, GERO, Shane et RENDELL, Luke, 2008.

Overlapping and matching of codas in vocal interactions between sperm whales: insights into communication function. *Animal Behaviour*. 2008. Vol. 76, n° 6, pp. 1977–1988.

SCHULZ, Tyler M., WHITEHEAD, Hal, GERO, Shane et RENDELL, Luke, 2011.

Individual vocal production in a sperm whale (*Physeter macrocephalus*) social unit. *Marine Mammal Science*. 2011. Vol. 27, n° 1, pp. 149–166.

SCHULZ, Tyler M., WHITEHEAD, Hal et RENDELL, Luke, 2009.

Off-axis effects on the multi-pulse structure of sperm whale coda clicks. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2009. Vol. 125, n° 3, pp. 1768.

SIMON, Malene J., KRISTENSEN, Thomas K., KINZE, Carl C., TOUGAARD, Svend et TENDAL, Ole S., 2003.

Gonatus fabricii (Mollusca, Theuthida) as an important food source for sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Northeast Atlantic. *Sarsia: North Atlantic Marine Science*. 2003. Vol. 88, n° 3, pp. 244–246.

Sperm whale breaching. [en ligne]. [Consulté le 12 mars 2015]. Disponible à l'adresse : [http:// www.whalewatch.co.nz](http://www.whalewatch.co.nz)

TELONI, Valeria, MARK, Johnson P., PATRICK, Miller J.O. et PETER, Madsen T., 2008.

Shallow food for deep divers: Dynamic foraging behavior of male sperm whales in a high latitude habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008. Vol. 354, n° 1, pp. 119-131.

TELONI, Valeria, ZIMMER, WALTER MX, WAHLBERG, Magnus et MADSEN, PETER T., 2007.

Consistent acoustic size estimation of sperm whales using clicks recorded from unknown aspects. *J. Cetacean Res. Manage.* 2007. Vol. 9, n° 2, pp. 127-136.

THODE, Aaron, MELLINGER, David K., STIENESSEN, Sarah, MARTINEZ, Anthony et MULLIN, Keith, 2002.

Depth-dependent acoustic features of diving sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Gulf of Mexico. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2002. Vol. 112, n° 1, pp. 308.

TYACK P, CLARCK CW., 2000.

Communication and acoustic behavior of whales and dolphins. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR (eds) *Hearing in whales and dolphins. Handbook on Auditory Research*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 156-224 Urick.

WAHLBERG, Magnus, FRANTZIS, Alexandros, ALEXIADOU, Paraskevi, MADSEN, Peter T. et MOHL, Bertel, 2005.

Click production during breathing in a sperm whale (*Physeter macrocephalus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2005. Vol. 118, n° 6, pp. 3404.

WAHLBERG, Magnus, 2002.

The acoustic behaviour of diving sperm whales observed with a hydrophone array. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2002. Vol. 281, n° 1, pp. 53-62.

WATERS, S et WHITEHEAD, H., 1990.

Aerial behaviour in sperm whales. *Canadian Journal of Zoology*. 1990. Vol. 68, n° 10, pp. 2076-2082.

WATKINS, William A., DAHER, Mary Ann, DIMARZIO, Nancy A., SAMUELS, Amy, WARTZOK, Douglas, FRISTRUP, Kurt M., HOWEY, Paul W. et MAIEFSKI, Romaine R., 2002.

Sperm whale dives tracked by radio tag telemetry. *Marine Mammal Science*. 2002. Vol. 18, n° 1, pp. 55-68.

WATWOOD, Stephanie L., MILLER, Patrick J. O., JOHNSON, Mark, MADSEN, Peter T. et TYACK, Peter L., 2006.

Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Animal Ecology*. 2006. Vol. 75, n° 3, pp. 814-825.

WHITEHEAD, Hal, ANTUNES, Ricardo, GERO, Shane, WONG, Sarah N. P., ENGELHAUPT, Daniel et RENDELL, Luke, 2012.

Multilevel Societies of Female Sperm Whales (*Physeter macrocephalus*) in the Atlantic and Pacific: Why Are They So Different? *International Journal of Primatology*. 2012. Vol. 33, n° 5, pp. 1142-1164.

WHITEHEAD, Hal, 2003.

Sperm whales. Social evolution in the ocean. University of Chicago press.

WHITEHEAD, H, COAKES, A, JAQUET, N et LUSSEAU, S, 2008.

Movements of sperm whales in the tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 2008. Vol. 361, pp. 291-300.

WHITEHEAD, H., 2001.

Analysis of animal movement using opportunistic individual identifications: application to sperm whales. *Ecology*. 2001. Vol. 85, n° 5, pp. 1417_1432.

ZIMMER, Walter M. X., MADSEN, Peter T., TELONI, Valeria, JOHNSON, Mark P. et TYACK, Peter L., 2005a.

Off-axis effects on the multipulse structure of sperm whale usual clicks with implications for sound production. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2005a. Vol. 118, n° 5, pp. 3337.

ZIMMER, Walter M. X., TYACK, Peter L., JOHNSON, Mark P. et MADSEN, Peter T., 2005b.

Three-dimensional beam pattern of regular sperm whale clicks confirms bent-horn hypothesis. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2005b. Vol. 117, n° 3, pp. 1473.