

Régime alimentaire d'un prédateur supérieur de la Baie de Somme : le Phoque veau marin *Phoca vitulina*.

Par Antoine MEIRLAND^{a,c}, Laetitia DUPUIS^d, Caroline NORMAND^d, Christine MARTIN^d, Hervé RYBARCZYK^{a,b}, Manuella CATTEROU^c, Frédéric DUBOIS^c, Olivier CHABRERIE^c.

a: Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux Picardie (GEMEL), 115 quai Jeanne d'Arc, F-80230 Saint Valéry sur Somme, France

b: UMR CNRS 7208 BOREA, CP 53, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, F-75231 Paris Cedex 5, France

c : Unité Ecologie et Dynamiques des Systèmes Anthropisés (FRE-CNRS 3498), Université de Picardie Jules Verne, Amiens, France.

d : Picardie nature, 1 rue de Croy, BP 70010, F-80097 Amiens cedex 3, France

Introduction



Photo 1 : Phoque veau-marin s'alimentant – photo C. Martin Picardie Nature

Les phoques veaux marins sont des prédateurs marins largement présents en Europe, souvent considérés comme des prédateurs généralistes (HARKONEN et HEIDEJORGENSEN, 1991). Ils jouent un rôle clef dans les écosystèmes marins (BOWEN, 1997 ; MORISSETTE et al. 2006) BOWEN, 1997; MORISSETTE et al. (2006). L'abondance et la qualité énergétique des proies ont un impact retour sur les niveaux trophiques¹ supérieurs, particulièrement chez les prédateurs marins. Que ce soit les crabes, les annélides², les bivalves ou les poissons de la baie de Somme (MEIRLAND, en cours de publication), les variations dans les sources trophiques sont essentielles pour les organismes prédateurs.

Ces proies subissent des variations d'abondance le long de l'année dépendant de leur biologie et de leur cycle de reproduction (HARLAY, 2001 ; PARLIER, et al. 2006 ; PARLIER, 2007 ; LEBRETON et al. 2011) mais aussi des pressions humaines comme la surpêche ou le réchauffement global (CHEUNG et al. 2009 ; DULVY et al. 2008 ; NEWSON et al. 2009). Des changements dans l'abondance ou la qualité des proies peuvent affecter de façon drastique les populations de prédateurs marins (SPITZ et al. 2010b). REIJNDERS et al. (1997) supposent également que la pression de pêche peut modifier les proies disponibles pour les phoques et affecter leur reproduction.

Depuis 1990, le nombre de phoques veaux marins dénombrés par les différentes organisations qui suivent les colonies en France augmente régulièrement et les taux de reproduction sont plus ou moins stables depuis 2000 (HASSANI et al. 2010). La colonie de phoques veaux marins de la baie de Somme, la plus importante de France (HASSANI et al. 2010) est suivie par Picardie Nature depuis 1986. Grâce aux mesures de protections, incluant des actions pour éviter les perturbations des animaux à marée basse et des campagnes de sensibilisation du public et des usagers de la baie, la baie de Somme est devenue un reposoir régulier pour les phoques et les effectifs dénombrés sont en progression. La population a un taux de croissance moyen de 17% par an de 1986 à 2012, on y a dénombré 370 individus en 2012 (DUPUIS et VINCENT, 2012). La baie de Somme est le premier site de France pour la reproduction du phoque veau marin (HASSANI et al. 2010).

Pour des impératifs de conservation des populations de phoques veaux marins, il est important de comprendre les interactions entre les stocks de poissons, leurs prédateurs et les pêcheries pour mettre en place des mesures de gestion. La croissance exponentielle de la population de phoques de la baie de Somme ces

trente dernières années a induit une augmentation de la pression de prédation sur les stocks de poissons (HASSANI et al 2010). Afin d'estimer ces interactions, les données issues de différents horizons ont été synthétisées dans des modèles de quantification des proies prédatées par les phoques veaux marins.

Le [modèle³](#) bioénergétique de HOWARD (2009) a été adapté et transposé à la baie de Somme. Ce type de modèle permet de calculer l'énergie nécessaire à un phoque pendant les différentes phases de sa vie. Il permet ainsi de calculer, en transformant l'énergie nécessaire pour vivre, se déplacer et se reproduire, en quantité de proies, des éléments sur les besoins en proies pour chaque stade et chaque activité. Les résultats de ce modèle sont comparés aux résultats de trois modèles issus de la littérature (OLESIUK 1993 ; BJORGE et al. 2002 ; HOWARD 2009 BJORGE et al 2002; HOWARD, 2009) utilisés comme modèles étalons. Les calculs sont réalisés par classe d'âge et par sexe pour chacun des modèles. Les résultats pour les espèces d'intérêt commercial sont comparés aux captures par les pêcheurs à différentes échelles spatiales.

Matériel et Méthodes

Nous avons utilisé les données récoltées par les membres de Picardie Nature : suivis des effectifs et structure de population en baie de Somme. Au cours de ces séances de terrain, les membres de Picardie Nature ont récolté 91 [fèces⁴](#) de phoques, analysées à l'Université de La Rochelle. Une étude génétique a permis d'établir que seules 86 provenaient de Phoques veaux-marins (SPITZ et al. 2015). Ces observations de terrain issues des membres de Picardie Nature,

couplées aux résultats des analyses de fèces de SPITZ et al. (2015) et de certaines observations issues de VINCENT et al. (2009) ont permis d'élaborer un modèle bioénergétique sur la base de celui réalisé par HOWARD en 2009. Ce modèle, adapté à la population de phoques veaux marins de la baie de Somme, a été utilisé, sous une forme détaillée avec un poids prédaté par âge et sexe, pour décrire les quantités de proies prédatées.

Estimation de la taille de population

De 1976 à 1988, des observations ponctuelles ont permis d'estimer les populations en baie de Somme (TRIPLET, 1984). Depuis, au minimum un comptage décadaire est réalisé de janvier à juin et de septembre à décembre et de façon journalière de juin à août. Les comptages pédestres sont réalisés de 3h avant à 3h après l'heure de marée basse. Selon les conditions météorologiques, des comptages en bateau ont été réalisés à marée basse de mars à octobre (de 4h avant marée basse à 4h après).

Avant la période de mises bas, les femelles gestantes sont repérées. En période de naissances, en fonction de la taille des animaux juvéniles observés, les dates de naissance sont estimées. Depuis 2006, des comptages aériens sont réalisés deux heures avant marée basse avec un ULM à 300 m d'altitude, au moins entre juin et septembre (HASSANI et al. 2010). Les marées basses en fin d'après-midi sont favorisées pour les prospections.

Les effectifs maxima sont observés en août-septembre, période associée à la copulation et à la fin de la mue des phoques veaux-marins en baie de Somme, comme c'est le cas pour d'autres populations de cette espèce (HARRIS et al. 2003 ; THOMPSON et HARWOOD, 1990 [19-21]). D'après le comportement de l'espèce, c'est également la période de l'année qui permet la meilleure prédiction de la taille de la population (THOMPSON et HARWOOD, 1990 ; CRONIN et al. 2010 ; LYDERSEN et KOVACS, 2010 [20, 22, 23]), les animaux passant alors approximativement 60% de leur temps hors de l'eau à cause de la mue (SULLIVAN, 1993 ; THOMPSON et al. 1989, 1998 ; YOCHER, 1987 [24-27]).

Les différences dans les effectifs dénombrés hors de l'eau à marée basse, au cours des saisons, pourraient ainsi être considérées comme des variations comportementales liées à leur besoin d'être émergés, à la météorologie, à l'heure de la journée ou l'heure de comptage après marée basse (HAYWARD et al. 2005[28]).

Les données sur les mouvements de phoques veaux marins entre la France et la Belgique sont lacunaires (ANDERSEN et OLSEN, 2010) mais différentes études ont montré la tendance sédentaire de l'espèce (YOCHEM, 1987 ; VAN PARIJS, 2000 ; VINCENT et al. 2008[27, 30, 31]) et la fidélité des femelles à leur site de reproduction (SCHAEFF et al. 1999). Les observations le long de l'année des mêmes phoques (animaux marqués ou reconnus par photo-identification) dans la baie de Somme sont des éléments qui laissent supposer que les animaux ont une tendance plutôt sédentaire, même si des individus marqués sur d'autres sites comme en Allemagne, en Grande Bretagne, aux Pays-Bas ou au Danemark sont observés en baie de Somme (L. DUPUIS, P. THIERY, C. VINCENT com. pers.). En observant les effectifs maxima d'une année, on s'aperçoit qu'ils correspondent aux maxima de l'année précédente additionnés du nombre de naissances de l'année en cours ($y=1,0067x-1,4209$; $R^2=0,9911$; $p>0.05$).

Ainsi, même si des échanges avec d'autres sites existent, il est possible de considérer que ces échanges d'individus avec d'autres sites sont proches de

s'équilibrer pour la période considérée. En d'autres termes, l'immigration serait compensée par l'émigration (en termes d'effectifs).

Ces différents éléments permettent d'émettre l'hypothèse que la population fonctionne comme si elle était fermée et que les effectifs maxima sont représentatifs de l'ensemble de la population (caractérisée par un sex-ratio et une structure d'âge constante au cours de l'année).

Ainsi, pour tester les modèles de consommation, les maxima annuels sont utilisés. L'erreur de comptage est difficile à estimer. Par exemple, BJORGE et al. (2002)[15] ont utilisé un facteur correctif de 1,7 pour estimer la taille de leur population qui se développe dans des zones difficiles d'accès. Un facteur de correction de 1,2 a été choisi ici, comme dans SIMPKINS et al. (2003), correspondant à des sites plus proches morphologiquement de la baie de Somme. Les calculs sont donc réalisés sur l'effectif maximal ainsi que sur cet effectif majoré de 20%.

Paramètres démographiques



Photo 2 : Phoques veaux-marins sur un reposoir de marée basse en baie de Somme – photo R. Delcourt – Picardie Nature

En septembre de chaque année depuis 1996, sur un sous-échantillon de la population, les individus sont examinés à travers la longue-vue, leur état de mue et leur taille permettent d'estimer leur âge. Les animaux

sont également sexés. Ces informations permettent de suivre la structure du groupe examiné. Ces données ont été extrapolées à l'ensemble de la population pour tester les modèles de consommation.

Régime alimentaire du phoque veau marin en baie de Somme

Au cours des étés 2008, 2009, 2010 et 2011, 91 fèces de phoques ont été collectées et 86 d'entre elles ont permis de déterminer les espèces de proies et leurs proportions respectives dans le régime alimentaire des phoques veaux marins (SPITZ et al. 2015). Les restes de poissons ont été identifiés au niveau [taxonomique](#)⁵ le plus fin par l'examen des [otolithes](#)⁶. Le régime alimentaire des

phoques veaux marins est décrit par le pourcentage d'occurrence (proportion d'échantillons contenant une proie), l'abondance relative (nombre d'individus d'une espèce par rapport au total des individus) et la biomasse. Des relations [allométriques](#)⁷ sont utilisées pour estimer la taille individuelle des proies et leur poids.

Modèle bioénergétique

Les objectifs du modèle bioénergétique sont de calculer les besoins d'énergie des phoques veaux marins pour estimer la consommation en proies à partir de leur contenu en énergie.

De nombreux facteurs influencent la consommation en énergie d'un prédateur comme la reproduction, la gestation, la lactation, la croissance... Il y a des différences entre les sexes à cause de la différence de taille entre les individus et des différences dans les coûts et bénéfices associés avec l'acquisition d'énergie liée à la reproduction (BAECHLER et al. 2002 ; BECK et al 2003[35, 36]). A cela s'ajoutent des différences entre âges ainsi que des effets saisonniers dans les besoins en énergie en lien avec des modifications comportementales par exemple (HOWARD, 2009).

Les modèles bioénergétiques prennent en compte toutes les dépenses d'énergie pour estimer les besoins pour un individu, besoins qui seront ensuite extrapolés à la population pour évaluer la façon dont ces populations

fonctionnent dans l'écosystème (HOELZEL, 2002). Ces modèles décrivent donc la consommation sur la base des lois de la thermodynamique de balance entre la masse et l'énergie, qui prédit que la dépense en énergie (besoins de maintenance, production) doit être égale aux entrées d'énergie (consommation), donnant ainsi une mesure du taux de consommation des animaux évoluant librement (HOWARD, 2009).

Pour établir le modèle de consommation des phoques veaux marins de la baie de Somme, les besoins énergétiques pour chaque sexe de chaque classe d'âge ont été calculés en prenant en compte leur poids, leurs activités ou leurs stades reproducteurs. Ces résultats ont ensuite été extrapolés au niveau de la population en considérant l'abondance des phoques en fonction de leur sexe et de leur âge. Enfin, les informations relatives au régime alimentaire ont été utilisées pour transformer les besoins énergétiques en consommation de proies.

• Besoins en énergie brute (Egross)

Un modèle bioénergétique de pinnipède calcule les besoins en énergie brute pour chaque individu en relation avec son âge, son sexe et son stade reproducteur à partir de l'équation suivante (BOYD, 2002 ; LAVIGNE et al. 1985) :

$$E_{gross} = Production + Pertes + ESDA + E_{work}$$

- « [Production](#) » représente l'énergie nécessaire pour la croissance et la reproduction

• Pertes

Après la consommation d'une proie, les pertes par excrétion à travers les fèces et les urines peuvent être évaluées à travers l'utilisation d'un terme d'efficacité qui décrit la proportion de l'énergie brute métabolisable

• ESDA

ESDA ou augmentation de la chaleur liée à la digestion est une action spécifique liée au travail actif réalisé pendant la digestion. ESDA dépend du contenu énergétique du bol alimentaire et augmente pour les repas à fort contenu protéique (ROSEN et TRITES, 1997[40]). ESDA est de 15% de l'énergie brute chez le phoque veau marin quand des poissons sont consommés (MARKUSSEN et al. 1994[41]). L'énergie restante à ce niveau, après retrait des pertes

- « [Pertes](#) » représente les pertes d'énergie dans les urines et les fèces

- « [ESDA](#) » représente la chaleur nécessaire à la digestion

- « [Ework](#) » représente l'énergie allouée pour maintenir le métabolisme de base et pour les activités.

En supposant les organismes dans un état d'équilibre énergétique et en supposant que leur régime alimentaire est capable de leur fournir les calories nécessaires, alors la consommation est égale à l'énergie brute nécessaire, appelée ici « Egross ».

dans la nourriture. La proportion d'énergie chimique non absorbée dans les urines est de 6-7% et celle dans les fèces de 9,7%. Ainsi, le terme d'efficacité est de 85% de l'énergie brute ingérée (Lavigne et al. 1985).

par les urines, les fèces et l'ESDA, est maintenant disponible pour être utilisée. Elle correspond à 70% de l'énergie brute, valeur communément utilisée dans la littérature (HOWARD, 2009; OLESIUKE, 1993[16, 17]). Ce terme est appelé rendement net (LAVIGNE et al. 1985). L'énergie restante est maintenant utilisée à travers deux voies principales : la production et l'activité (Ework).

• Coûts de production

Les coûts de production correspondent à l'énergie qui va vers la croissance somatique (croissance du corps)

- Coûts de croissance

Les coûts de croissance sont estimés notamment grâce aux courbes de croissance de VON BERTALANFFY (Lavigne et al. 1985 ; OLESIUKE, 1993[17, 39]). Les données de captures de phoques réalisées par VINCENT et al. (2010) sont utilisées pour déterminer les poids maximaux moyens. Pour les mâles, le poids maximal moyen est de 98 kg et pour les femelles de 78 kg. Ces valeurs sont plus élevées que dans OLESIUKE (1993) dont la population de phoques appartient à une sous-espèce différente. A partir de ces valeurs, l'équation de VON BERTALANFFY⁸ donne, pour chaque âge, le poids correspondant. Pour les paramètres de croissance de l'équation de Von Bertalanffy, des données d'une étude récente aux SVALBARD ont été utilisées (LYDERSEN ET KOVACS, 2010).

La formulation de l'équation de VonBertalanffy est:

$$M_y = M^\infty \times [1 - e^{-a(y-y_0)^b}]$$

Avec:

- Mâles

a : 0.22

b : 0.96

M[∞] : 98 kg

- Femelles

a : 0.29

b : 1.02

M[∞] : 78 kg

- Coûts de reproduction

Du fait de la difficulté de compter les femelles gestantes (le nombre de naissances est souvent plus élevé que le nombre de femelles gestantes pendant les comptages), les coûts de gestation ont été appliqués au nombre de naissances en considérant qu'il est au moins égal au nombre de femelles gestantes. Les coûts de lactation ont été appliqués aux jeunes sevrés naturellement, pour soustraire la mortalité et l'échouage des jeunes avant cette date.



Photo 3 : Femelle gestante de Phoque veau-marin en baie de Somme - photo R. Delcourt – Picardie Nature

ou la reproduction.

La valeur de **y₀** est issue de McLAREN (1993) ; elle est de -0,64 pour les deux sexes. À partir de ces équations, un poids moyen pour chaque sexe et chaque âge a été calculé.

Le modèle utilisé a cinq classes : jeunes (<1 an) ; mâles subadultes (1-5 ans) ; femelles subadultes (1-5 ans) ; mâles adultes (> 5 ans) et femelles adultes (> 5 ans).

Ces classes ont été utilisées séparément pour les calculs de chacun des coûts constituant le modèle.

Les coûts de croissance pour chaque sexe et chaque âge ont été calculés d'après MARKUSSEN et al. (1990) :

$$\text{Coûts de croissance} = (M_{y+1} - M_y)/d \times 321$$

Avec

- **M_y** = poids à l'âge y ;

- **M_{y+1}** = poids à l'intervalle d'âge suivant ;

- **d** = nombre de jours dans le stade.

Les coûts de croissance sont en watts.

La saison de reproduction qui inclut la mise bas et l'accouplement, est une période de forte demande énergétique pour les pinnipèdes⁹ (BECK et al. 2000[44]). Pour les femelles, les coûts de reproduction sont divisés en coûts de gestation (croissance du fœtus) et en coûts de lactation (nourrissage du juvénile). Les coûts de reproduction sont considérés négligeables pour les mâles (HOWARD, 2009).

Les coûts de gestation sont de **93 méga joules** par jeune (BOWEN et al. 1992). Pour étendre cette valeur à toute la population, elle est appliquée au nombre de naissances recensées chaque année.

Les coûts de la lactation sont calculés avec la formule issue de BOWEN et al. (1992) :

$$\text{Lactation} = 24,2 \times M_j^{(0.75)}$$

Avec **M** = poids de la femelle (kg) dans sa classe d'âge (j).

Ce coût est calculé pour chaque femelle gestante pendant 20 jours, période correspondant à 80% de la période de lactation (BOWEN et al. 1992). Il a été régulièrement observé en baie de Somme, par les membres de Picardie Nature, un allaitement synchrone à une alimentation du jeune en poissons, de la troisième semaine de lactation jusqu'au sevrage estimé à J25. •

• Ework

- Métabolisme basal (BMR)

Le métabolisme basal (BMR) est une estimation des besoins énergétiques pour maintenir les processus cellulaires et les voies métaboliques. C'est une consommation énergétique régulière d'un organisme qui ne grandit pas, qui est dans une phase de non digestion et dans un état thermodynamique neutre (IVERSON et al. 2010). Comme les phoques veaux marins sont dans leur zone de neutralité thermique entre 5°C et 25°C (OCHOA-ACUNA et al. 2009[47]), les coûts de thermorégulation sont considérés comme négligeables. En considérant que les phoques passent la plupart de leur temps à dormir quand ils sont sur les bancs de sable (75% d'après SULLIVAN (1979) in HOWARD, 2009) et que l'activité métabolique à ces moments est proche du BMR, le métabolisme basal a été considéré comme représentant les besoins énergétiques des phoques au repos sur les bancs de sable.

Le BMR des phoques veaux marins est estimé comme dans HOWARD (2009), par l'équation :

$$\text{BMR} = 1.93M^{0.87}$$

Avec **M** = poids en kg

L'unité du BMR est le watt.

Comme il n'existe pas de donnée permettant d'évaluer le temps passé pour chaque activité durant la saison de reproduction et de mue en baie de Somme, les seules informations existantes ayant été obtenues en hiver (VINCENT et al. 2008), des données de la littérature pour la période estivale ont été utilisées, différents auteurs (SULLIVAN, 1982 ; THOMPSON et al. 1989, 1998 ; YOCHER, 1987) estimant que le phoque passe 60% de son temps hors de l'eau et 40% dans l'eau.

- Le métabolisme actif

Le métabolisme actif prend en compte les activités liées à la plongée (DMR) et celles liées au repos dans l'eau (RMR). A partir des données comportementales de VINCENT et al. (2010), le temps en plongée peut être estimé à 60% du temps dans l'eau en période hivernale et le temps de repos dans l'eau est estimé à 40% du temps dans l'eau. Même si ces valeurs peuvent différer d'une saison à l'autre, faute de données sur la période estivale en baie de Somme, ces valeurs ont été considérées similaires l'été et l'hiver.

Le métabolisme actif a été calculé pour chaque classe d'âge et chaque sexe. DMR et RMR ont été calculés selon les équations suivantes adaptées de SPARLING et FEDAK, (2004) et de HOWARD, (2009):

$$\text{DMR} = (0.016 \times M^{0.76}) \times 20.1 \times 60$$

$$\text{RMR} = 1.9 \times 3.39 \times M^{0.76}$$

Avec **M**, le poids en kg.

L'unité de **DMR** et **RMR** est le watt.

Le coût total pour la saison de reproduction est obtenu en multipliant le temps passé pour chaque activité (plongée ou repos) avec le coût correspondant, puis en les ajoutant (HOWARD, 2009).

• Densité énergétique des proies

Pour convertir les besoins en énergie en taux de consommation de proies, il est nécessaire d'évaluer la contribution des différentes proies au régime alimentaire des phoques veaux marins en terme bioénergétique

(LAVIGNE et al. 1985). La densité énergétique des proies a été calculée à partir des données présentées dans SPITZ et al. (2010b).

Résultats

Les différentes hypothèses émises dans le cadre de la méthodologie mise en place sont résumées ci-dessous :

- Les comptages réalisés sont représentatifs de l'effectif et de la structure de la population.
- La population est considérée comme close, ou du moins les échanges qui se font, se font à l'identique en sexe et en stade, à effectifs constants.
- Les paramètres de croissance des phoques sont identiques à ceux de la population du Svalbard (LYDERSEN et KOVACS, 2010), même si les tailles et les poids finaux

diffèrent.

- Les fèces récoltées donnent une image du régime alimentaire estival.
- Le nombre de phoques radiotrackés est suffisant pour avoir une image des déplacements de la population
- Le temps de plongée est similaire en été et en hiver.
- Les modèles créés sur d'autres sites sont transposables en baie de Somme.

Ces hypothèses représentent les limites du travail réalisé. Certaines devront être approfondies afin d'améliorer le modèle. Par exemple, la dynamique de population

pourrait être analysée plus en détail afin de définir les paramètres de la loi de VON BERTALANFFY spécifiques aux phoques de la baie de Somme.

Évolution des paramètres démographiques

Depuis le retour des premiers individus en 1976, les effectifs de phoques veaux marins dénombrés en baie de Somme sont en augmentation (Figure 1).

La population atteint 370 individus dénombrés et 444 individus en appliquant la marge d'erreur de 20 % en 2012.

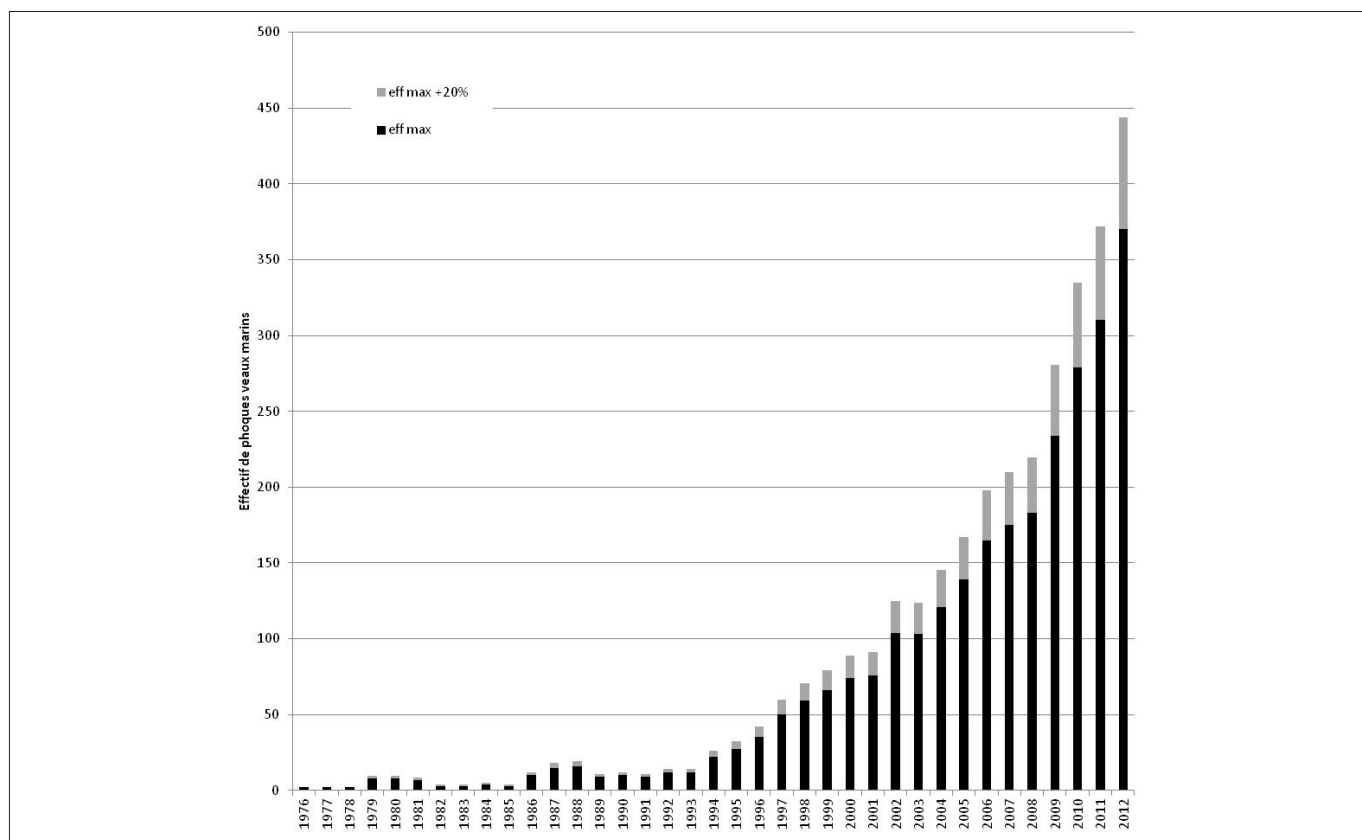
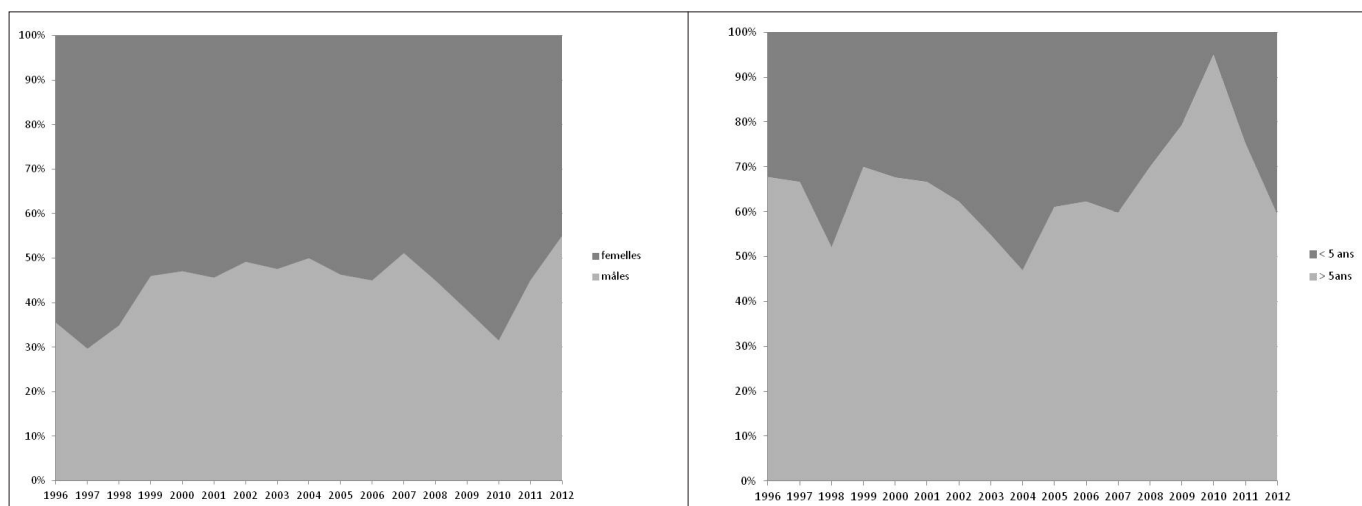


Figure 1 : Evolution des effectifs de phoques veaux marins en baie de Somme

La population de phoques veaux marins de la baie de Somme a un sexe ratio stable au cours du temps (Figure 2). La proportion de femelles varie de 50 à 70% (m=56%, sd=0.07). La proportion d'adultes est stable au

cours du temps (m=65%, sd=0.11), sauf au cours des années 2009 et 2010 où elle atteint 95%. Il n'y a pas de vieillissement observé de la population depuis 1994.

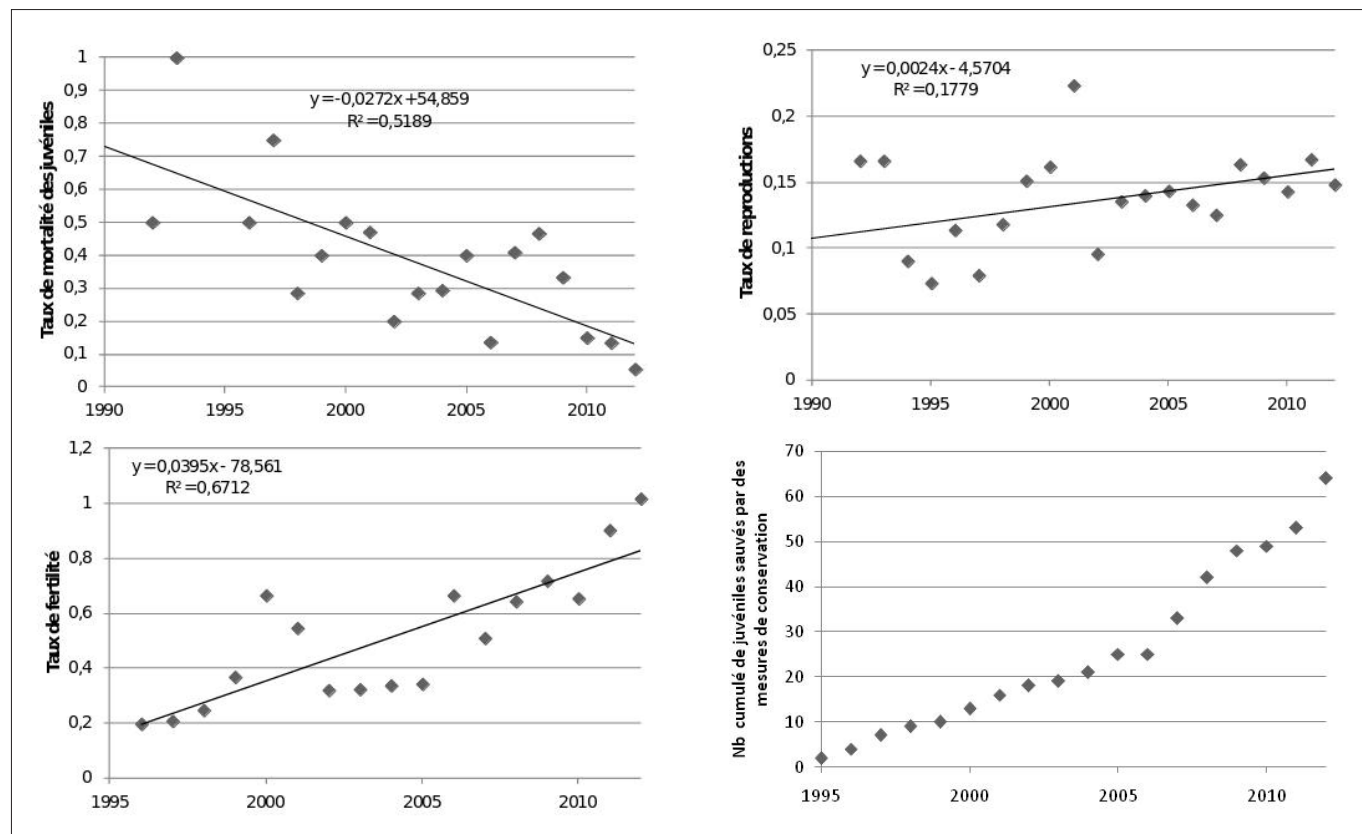
Figure 2 : Evolution de la proportion de chacun des sexes (à gauche) et des âges (à droite) au cours du temps



Le taux de mortalité des juvéniles au sein de la population décroît significativement depuis les années 90. Il est actuellement proche de 10% (Figure 3). Le taux de reproduction augmente légèrement, mais pas de façon significative alors que le taux de fertilité augmente fortement pour atteindre plus de 100% en 2012, c'est-à-dire que le nombre de femelles adultes estimé dans la population est plus faible que le nombre de naissances. Pour cette dernière année, il pourrait

s'expliquer par la présence d'une naissance gemellaire (une femelle avec 2 jeunes a été observée en baie de Somme à plusieurs reprises). La tendance globale montre des valeurs plus élevées ces dernières années. Le nombre cumulé de juvéniles sauvés par les actions conservatoires de Picardie Nature augmente au cours du temps, une inflexion dans l'évolution des effectifs sauvés apparaissant en 2006.

Figure 3 : Evolution du taux de mortalité des juvéniles, du taux de reproduction, du taux de fertilité et du nombre cumulé de juvéniles de phoques veaux marins en baie de Somme sauvés par des mesures de conservation.



Régime alimentaire des phoques veaux marins de la baie de Somme

D'après SPTIZ et al. (2015), le régime alimentaire des phoques veaux-marins en période estivale est composé exclusivement de poissons. Les analyses menées sur 86 fèces ont permis d'identifier 3327 otolithes appartenant à 13 espèces de poissons. Les poissons plats et les Dragonets lyres *Callionymus lyra* constituent la principale source d'alimentation des phoques avec

97 % de la biomasse ingérée.

La famille la plus prédatée est celle des Solenidae, avec une abondance relative de 60,1% (avec respectivement 11,5% pour le complexe Sole commune *Solea vulgaris* / Sole pole Pegusa lascaris et 48,6% pour le complexe Petite Sole jaune *Buglossidium luteum* / Sole-perdrix commune *Microchirus variegatus*), les Callionymidae



Photo 4 : Sole commune - J. Harrang (www.souslesmers.fr)



Photo 5 : Plie commune J. Harrang (www.souslesmers.fr)

avec 18,6% de l'abondance relative, et les Pleuronectidae (Plie commune *Pleuronectes platessa* – Flet commune *Platichthys flesus*) avec 15,6%. Ces trois taxons représentent près de 95% du régime alimentaire du phoque veau marin exprimé en abondance relative et 96,8% de la biomasse.

Ils seront étudiés individuellement dans les calculs de consommation du fait de leur importance dans le régime alimentaire des phoques. L'abondance relative des autres taxons est faible.

En général, les proies font moins de 191 mm (moyenne maximale pour les Solenidae) sauf pour les mulets (*Mugilidae*), mais cette mesure ne porte que sur un individu. Toutes les autres proies pèsent moins de 85 g (moyenne maximale pour les Belonidae).

Concernant les espèces préférentiellement prédatées, la moyenne de taille du complexe Sole commune *Solea vulgaris* / Sole pole *Pegusa lascaris* est de 191 mm pour un poids moyen de 77g, la taille moyenne des Petite Sole jaune *Buglossidium luteum* / Sole-perdrix commune

Microchirus variegatus est de 140 mm pour un poids moyen de 26 g, la taille moyenne des Dragonets lyres *Callionymus lyra* est de 140 mm pour un poids moyen de 21 g et pour le complexe Plie commune *Pleuronectes platessa* – Flet commune *Platichthys flesus*, la taille moyenne est de 132 mm pour un poids moyen de 41 g.



Photo 6 : Dragonet lyre – photo F.Cornu (www.souslesmers.fr)

Modèle bioénergétique

• Composition énergétique des proies

La composition énergétique des proies est issue du plus proche niveau taxonomique dans SPITZ et al. (2010b).

Pour les espèces non citées directement par ces auteurs, la valeur énergétique du taxon le plus proche a été utilisée.

La proie avec la composition énergétique la plus élevée est la Sardine (*Sardina pilchardus*). Les principales proies exploitées ont une composition énergétique variant de 5,2 KJ.kg⁻¹ pour les Dragonets lyres *Callionymus lyra* à 5,8 KJ.kg⁻¹ pour les Solenidae et la Plie *Pleuronectes platessa*.

• Coûts de production

- Coûts liés à la croissance

Selon l'équation de VON BERTALANFFY obtenue pour les phoques veaux marins de la baie de Somme, les phoques grandissent rapidement durant les cinq premières années. Les mâles grossissent de 36 kg et les femelles de 31 kg.

À partir de ces équations, un poids moyen pour chaque sexe et chaque âge est calculé. Pour les femelles

gestantes, les données sont issues de la littérature.

- jeunes (0-1 an), mâles 21 kg
- jeunes (0-1 an), femelles 20 kg
- sub-adultes (<5 ans), mâles 57 kg
- sub-adultes (<5 ans), femelles 51 kg
- Adultes (> 5 ans), mâles 93 kg
- Adultes (> 5 ans), femelles 78 kg
- Femelles gestantes: 111kg (Lydersen et Kovacs, 2010).

• Consommation énergétique

La consommation énergétique entre les différents stades étudiés permet d'appréhender la destination, dans le cycle de vie de l'animal, de l'énergie acquise par la nourriture. Les données présentées en Tableau 1 mettent en évidence le fait que la majeure partie de l'énergie utilisée par la population est destinée à la plongée active.

Les pertes liées à la digestion et aux excréments est le premier poste en terme de consommation, juste avant la nage active (DMR), la présence dans l'eau (RMR) et le métabolisme basal (BMR). La production, la gestation et la lactation ne comptent que pour une part faible de la consommation énergétique de la population.

Les mâles adultes sont ceux qui consomment la plus grosse part de l'énergie utilisée par la population. Les femelles gestantes sont le second poste de

consommation. Les juvéniles ne comptent que pour 7,65% de la consommation énergétique de la population.

Tableau 1 : Consommation énergétique pour l'année 2012 par sexe et par âge (en watt).

Cohorte de	BMR	DMR	RMR	Production	Losses + ESDA	Gestation	Lactation	TOTAL	%
femelle adulte non gestante	4,95E+010	7,16E+010	5,74E+010	0,00E+000	7,65E+010			2,55E+011	10,59
femelle adulte gestante	8,40E+010	1,17E+011	9,38E+010	0,00E+000	1,39E+011	1,84E+008	2,89E+010	4,63E+011	19,22
mâle adulte	1,58E+011	2,25E+011	1,80E+011	0,00E+000	2,42E+011			8,06E+011	33,46
femelle subadulte	5,24E+010	7,96E+010	6,37E+010	1,27E+010	8,93E+010			2,98E+011	12,36
mâle subadulte	7,06E+010	1,06E+011	8,48E+010	2,06E+010	1,21E+011			4,03E+011	16,72
juvéniles	1,93E+010	3,24E+010	2,60E+010	5,12E+010	5,53E+010			1,84E+011	7,65
TOTAL	4,34E+011	6,32E+011	5,06E+011	8,46E+010	7,23E+011	1,84E+008	2,89E+010	2,41E+012	100
%	18,03	26,23	21,02	3,51	30	0,01	1,2	100	

Photo 7 : Couple mère-jeune de Phoque veau-marin en baie de Somme – photo R. Delcourt Picardie Nature



• Poids prédaté

En considérant une valeur énergétique moyenne pour les espèces de poissons prédatés, il est possible de calculer la quantité moyenne journalière de poissons nécessaire aux différents sexes et stades de phoques considérés (Tableau 2). Les femelles gestantes sont naturellement, au vu de leurs poids, les individus

nécessitant le plus de ressources. En considérant la structure de la population, il est possible de considérer que les phoques observés en baie de Somme prélèvent en moyenne, indépendamment de leur sexe ou de leur stade de développement, 3,1kg de poissons par jour.

Tableau 2 : Consommation moyenne journalière en kg de poissons d'une valeur énergétique moyenne pour chaque sexe et chaque stade de développement considéré.

	Consommation moyenne journalière (en kg de poissons)
Femelle adulte non gestante	2,75
Femelle adulte gestante	4,61
Mâle adulte	3,17
Femelle subadulte	2,1
Mâle subadulte	2,32
Juvéniles	1,59

D'après le modèle bioénergétique, le poids total de poissons prédatés par la population de phoques veaux marins de la baie de Somme varie entre 420 et 480 tonnes sur toute l'année 2012. La répartition des tonnages prédatés par les phoques pour les principales espèces de poisson peut se faire pour l'été 2012 à partir des proportions de proie de SPITZ et al. (2015).

D'après le modèle bioénergétique (Tableau 3), 25 à 29 tonnes de Petites Soles jaunes / Soles-perdrix communes ont été consommées durant l'été 2012, 18 à 20 tonnes de Soles communes / Soles poles), 13 à 15 tonnes de Plies communes / Flets communs et 9 à 10 tonnes de Dragonets lyres.

Tableau 3 : Prélèvements en tonnes des principaux poissons prédatés par les phoques veaux marins pendant l'été 2012 (calcul basé sur eff max / eff max +20%)

	tonnes
Petite Sole jaune <i>Buglossidium luteum</i> / Sole-perdrix commune <i>Microchirus variegatus</i>	25 / 29
Dragonet lyre <i>Callionymus lyra</i>	9 / 10
Plie commune <i>Pleuronectes platessa</i> / Flet commun <i>Platichthys flesus</i>	13 / 15
Sole commune <i>Solea vulgaris</i> / Sole pole <i>S. lascaris</i>	18 / 20



Photo 8 : Phoque veau-marin s'alimentant – photo C. Martin - Picardie Nature

Discussion

Les phoques étaient présents en nombre, en baie de Somme, au XIX^e. Après avoir totalement disparu de l'estuaire, leur retour a été observé dans les années 80. Depuis leur sédentarisation vers 1986, les effectifs maxima dénombrés montrent une courbe d'évolution de population exponentielle. Ce type de développement d'une population ne peut se poursuivre indéfiniment, la taille de population arrivant généralement à un palier (FRONTIER et PICHOD VIALE, 1998).

Il pourrait être de plusieurs natures :

- trophique : il n'y a pas assez de ressources alimentaires pour tout le monde,
- lié à la compétition interspécifique : le développement des phoques gris engendre des conflits interspécifiques entraînant une régulation de la population de veaux marins,
- lié à la place disponible : les reposoirs de marée basse sont tous occupés à leur maximum (densité dépendance),
- lié aux dérangements : les espaces potentiels ne

sont pas disponibles car occupés par des activités humaines,

- autres : la pollution, le changement climatique... pourraient être des facteurs limitant.

Ce palier pourrait également ne jamais être atteint, la population suivant alors des cycles d'augmentation et de déclin par le biais de maladies, comme ce fut le cas pour certaines populations d'Europe du Nord, décimées à deux reprises déjà par un virus (Härkönen et Harding, 2010).

La structure de la population est relativement stable depuis 1996, avec environ 56% de femelles (sd=0,07) et 65% d'adultes (sd=0,11). Le taux de reproduction (basé sur le nombre d'individus de la population) varie de 7 à 22%, sans tendance significative, même si une augmentation est observable au cours du temps. Ce taux de reproduction semble faible par rapport aux autres colonies françaises (HASSANI et al. 2010). Le taux de fertilité (basé sur les femelles adultes) augmente significativement depuis 1996 et dépasse même 100% en 2012. Toutes les femelles adultes de la population procréeraient, et même, pour l'année 2012, une femelle aurait mis au monde deux jeunes.

Ces éléments rejoignent les observations puisque, depuis 2010, au moins une naissance gémellaire est observée par an. Une telle part de femelles reproductrices dans une population est importante et laisse supposer différentes hypothèses. La première concerne les comptages réalisés. Comme évoqué précédemment, les phoques se ségrègent sur les bancs de sable en fonction de groupes qu'ils forment et certaines femelles pourraient ne pas avoir été comptées. Comme c'est le cas sur certains sites, les femelles gestantes se regroupent entre elles quelques jours avant la mise bas et constituent ensuite un groupe dans lequel on ne retrouve que des femelles et des jeunes en allaitement, c'est ce qui est observé dans l'estuaire des Dollard en mer des Wadden.

Malgré la part de la population échantillonnée lors des comptages (plus de 20% en 2012) et de l'évolution temporelle depuis 1996, cette augmentation du taux de fertilité nous paraît résulter d'un phénomène intrinsèque à la maturation de la population. Le taux de mortalité des juvéniles diminue significativement, ce qui pourrait soutenir cette hypothèse, les femelles plus expérimentées perdraient moins facilement leur jeune. Les membres de **Picardie Nature** mènent des actions de protection de la population qui visent à sensibiliser les usagers de l'estuaire au respect du rythme de vie des phoques et de leur environnement.

La mise en place d'une surveillance estivale permet de diminuer le nombre de dérangements des animaux par les activités humaines, croissantes ces dernières années. Les mises à l'eau précipitées des phoques à marée basse causées par les activités humaines sont problématiques pour les animaux en termes de dépenses énergétiques mais également risquées pour les couples mère-jeune : elles peuvent provoquer des

séparations prématurées et engendrer la mort du petit.

Cependant, chaque année, des jeunes s'échouent. Lorsqu'ils sont vivants, ils sont pris en charge en centre de sauvegarde de la faune sauvage puis remis en milieu naturel. Récemment, depuis 2012, les suivis réalisés par les membres de Picardie Nature ont permis de constater un ralentissement dans l'augmentation des effectifs maxima avec un taux d'accroissement annuel de population passant de 5,95 % entre 2012 et 2013 à 0,51 % entre 2013 et 2014 (DUPUIS, 2015).

Les analyses de fèces constituent un outil précieux pour déterminer le régime alimentaire des phoques veaux marins. TRITES et JOY (2005)[57] estiment le nombre de fèces à analyser à 59 pour une description du régime et à 94 pour réaliser des comparaisons. Le nombre de fèces analysées ici (86) donne une bonne image du régime alimentaire en période estivale mais les récoltes ont eu lieu sur plusieurs années. En effet, le phoque veau marin est un prédateur opportuniste qui peut modifier son régime alimentaire en fonction de ses besoins, de la période de l'année où des proies disponibles (HALL et al. 1998 ; PIERCE et al. 1991 ; TOLLIT et THOMPSON 1996 [58-60]). En baie de Somme, les reposoirs de marée basse sont situés sur une zone d'estran recouverte à chaque marée, ne laissant que peu d'opportunités de récupérer des fèces sans occasionner de dérangement. L'ensemble des prélèvements sont issus de la période estivale et ont été récoltés sur des reposoirs abandonnés par les animaux.

Les fèces récoltées permettent d'établir que les phoques veaux marins prédatent, en été, principalement des individus de petites tailles, inférieures à 20 cm. Seules quelques proies ont ici une taille importante. Il en est de même sur les proies prédatées dans le sud de la Mer du Nord, leur taille ne dépassant que rarement 30 cm (HALL et al. 1998[58]), comme pour les lançons, les merlans ou les flets prédatés en Ecosse, dont la taille avoisine les 10-15 cm (TOLLIT et THOMPSON, 1996) ; ou la majorité des proies en baie de Veys qui avoisinent les 20 cm (Spitz et al. 2010a). Sur cette dernière zone, les seuls "grands" poissons prédatés sont l'Orphie (*Belone belone*) et les Mulets (*Mugilidae*), taxon de grande taille également observé (une fois) dans les fèces en baie de Somme.

Quatre taxons représentent 97% de la biomasse du régime alimentaire. Les Dragonets lyre (*Callionymus lyra*) sont retrouvés sous la forme de petits individus et représentent 11,7% de la biomasse du régime alimentaire. Ils sont prédatés à une taille moyenne de 14 cm, soit un peu avant leur première reproduction. Les trois autres taxons sont des poissons plats. La proie préférentielle, avec 38,4% de la biomasse, est constituée du complexe Petite Sole jaune *Buglossidium luteum* / Sole-Perdrix commune *Microchirus variegatus*.

Cette dernière espèce n'est pas très présente dans la zone (Trenkel et al. 2009) en comparaison avec la Petite Sole jaune (*Buglossidium luteum*). Il est ainsi possible de considérer que c'est la Petite Sole jaune qui est

principalement prédatée. Ces deux taxons prédatés par les phoques ne sont pas de forts intérêts commerciaux, la Petite Sole jaune *Buglossidium luteum* ne faisant pas partie des espèces commercialisables pour la DGCCRF (<http://www.economie.gouv.fr/dgccrf/Poissons>) alors que le Dragonet lyre n'est arrivé sur cette liste qu'en mars 2012.

Les deux autres taxons prédatés sont la Sole commune – Sole pole (*Solea vulgaris* – *S. lascaris*) et les pleuronectidae (Plie commune – Flet commun ; *Pleuronectes platessa* – *Platichthys flesus*). Pour chacun des taxons, les deux espèces sont proches anatomiquement rendant impossible l'identification à l'espèce des restes contenus dans les fecès dans l'état actuel des connaissances. La Sole pole est une espèce rare sur la zone, même si ce sont quasiment les seuls endroits en France où elle est présente (TRENKEL et al. 2009). Par contre la Sole commune est bien présente. Il est possible d'estimer que la plus grande part de ce taxon soit constituée de Sole commune. Pour les Pleuronectidae, il est difficile de discriminer entre le Flet commun et la Plie commune, les deux espèces étant bien représentées sur le littoral de la Manche orientale.

D'après le modèle bioénergétique, la population de phoques veaux marins de la baie de Somme avait besoin, sur l'année 2012, de 420 à 480 tonnes de poissons. Le modèle bioénergétique, avec une valeur moyenne, sur la période 1996-2012, de 3,10 kg de poissons par jour pour un individu moyen, se situe en intermédiaire entre le modèle haut (BJORGE et al. 2002 [15]) et les modèles bas (HOWARD, 2009 ; OLESIUKE, 1993[16, 17]). La population de phoques de la baie de Somme consacre une part importante de son énergie à la pêche active. Selon le modèle bioénergétique, pour chacune des espèces de proies principales, les poids prédatés durant les mois de juillet et août 2012 sont de :

- 25 / 29 tonnes pour les Petites Soles jaunes *Buglossidium luteum* / Soles-Perdrix communes *Microchirus variegatus*
- 9 / 10 tonnes pour les Dragonets lyre *Callionymus lyra*
- 13 / 15 tonnes pour les Plies communes – Flets communs (*Pleuronectes platessa* – *Platichthys flesus*)
- Et 18 / 20 tonnes pour les Soles communes – Soles poles (*Solea vulgaris* – *S. lascaris*).

Transformés en effectifs, ce sont, pour l'année 2012 (le premier chiffre pour un effectif maximal et le second pour effectif maximal +20%) :

- *Callionymus lyra* : 408 580 / 476 265 individus
- *Pleuronectes platessa* / *Platichthys flesus* : 317 043 / 369 564 individus
- *Solea vulgaris* / *S. lascaris* : 231 400 / 269 734 individus
- *Buglossidium luteum* / *Microchirus variegatus* : 971 055 / 1 131 919 individus.

Avec le modèle bioénergétique, les variations des besoins énergétiques par sexe et classe d'âge sont obtenues, mais toutes les nuances des paramètres qui composent ce processus ne sont pas prises en compte.

Tout d'abord, l'équation BMR est basée sur une relation allométrique entre la masse corporelle et le métabolisme. Les estimations de BMR utilisées ne prennent pas en compte les variations de poids du corps au cours de l'année. Les phoques perdent en effet entre 23 et 33% de leur poids corporel au cours de la saison de reproduction en raison de déficits énergétiques au cours de cette période (BOWEN et al. 1992). Selon HOWARD (2009), le modèle de consommation est très sensible à la masse corporelle et ce paramètre intègre la majeure partie de la consommation d'énergie dans la population de phoques. Selon ces éléments, il est important d'obtenir des valeurs fiables pour chaque stade de vie ainsi que les variations temporelles de poids de corps.

Les données de budgets d'activité utilisées pour la saison hivernale pour construire le modèle bioénergétique ne sont basées que sur 10 individus, l'échantillon contenant 1 femelle et 9 mâles. Il n'existe pas de données similaires pour la saison de reproduction. Cet échantillon ne semble pas être représentatif de la population dans son ensemble, ni de l'année en général. Dans le modèle bioénergétique, les différences de comportement entre les sexes et les âges n'ont pas été prises en compte. HOWARD (2009) met en avant les différences entre les sexes dans les activités et THOMPSON et al. (1998) dans les sorties alimentaires. Cependant, ces paramètres ont une contribution faible dans les prévisions de la consommation globale, contrairement à la masse corporelle (HOWARD, 2009). Il serait intéressant d'obtenir des informations de radiotracking sur les phoques veaux marins de la population de baie de Somme au cours de la saison de reproduction et de compléter celles existantes sur la saison hivernale. Toutes les activités n'ont pas été prises en compte. Par exemple YOUNG (2009) propose une version de modèle bioénergétique intégrant les dépenses d'énergie liées aux perturbations. Une estimation de ces coûts pourrait être réalisée pour la baie de Somme afin d'estimer par exemple, l'impact des dérangements sur les besoins énergétiques de la population.

D'après les évolutions de l'abondance relative des principales espèces prédatées (CARPENTIER et al. 2009), aucune espèce considérée ne présente une claire tendance à la diminution à l'échelle de la Manche orientale, excepté peut-être le Dragonet depuis 2006. L'augmentation de prédation progressive des phoques depuis l'installation de la colonie en baie de Somme sur les stocks n'est pas observable à l'échelle considérée.

A l'échelle de la baie de Somme, certains auteurs considèrent que les populations de poissons tendent à diminuer (Morin et al. 2009). Cet estuaire est considéré comme impacté par la pêche en 1994 (Bessineton et al. 1994) et en 2005 (Rochet et al. 2005). Sur les années 2002-2009, 25 espèces de poissons semblent diminuer, dont quatre significativement : le Dragonet, la Plie commune, le Hareng et la Limande commune (Rochet et al. 2005). Les deux premières sont des proies préférentielles des phoques veaux marins.

Le régime alimentaire des prédateurs marins supérieurs est un élément central de leur écologie et une source d'information fondamentale sur leur rôle dans l'écosystème. Le modèle n'a été établi que sur des données de régimes alimentaires obtenues durant l'été, depuis 2008. Le régime alimentaire observé d'un prédateur donné est le résultat de l'interaction entre les ressources disponibles et une stratégie de chasse (SPITZ et al. 2010b). Comme cela a été démontré dans différentes études, il y a des variations saisonnières de régime alimentaire chez le phoque veau marin (Hall et al. 1998 ; PIERCE et al. 1991 ; Tollit et THOMPSON, 1996 [58-60]). Pareillement, la taille des proies consommées peut également varier le long de l'année et au cours des années. Les espèces principales du régime alimentaire sont prédatées à des stades juvéniles, la taille de reproduction n'étant en général pas atteinte. L'évaluation de l'effet de cette prédation sur le devenir des stocks est difficile à appréhender finement.

Les quantités prédatées constituent une proportion de la population de chacune des espèces cibles. Chaque espèce a une aire de répartition et un fonctionnement qui lui est propre. Savoir estimer la proportion de la population d'une espèce prédatée par les phoques revient à connaître la taille de la population de chaque espèce proie. Ces données n'existent pas. Les données d'évaluation de stocks de l'ICES (2012) permettent d'estimer, par l'utilisation de modèles à différentes échelles, les stocks de poissons pour la pêche. Les évaluations se font à l'échelle des populations de poissons, en l'occurrence, pour nos côtes, l'évaluation porte sur l'ensemble de la Manche Orientale, la division VIId. Les tonnages débarqués en 2011 sur la zone VIId sont de 3549 tonnes pour la Plie commune et 4133 tonnes pour la Sole commune (ICES, 2012).

Les Plies commune effectuent des migrations des sites de reproduction (côtiers) vers le centre de la Manche (ICES, 2012). De la même façon, la Sole commune effectue des migrations en fonction de l'âge, et les principaux individus prédatés sont des juvéniles. Ainsi, la zone de chasse des phoques se trouve sur une zone qui concentre les poissons plats à un certain stade de leur développement : le stade juvénile. La population de phoques veaux marins de la baie de Somme peut être considérée comme principalement sédentaire (VINCENT et al. 2010). La pression de prédation s'exerce ainsi sur un secteur géographique restreint pouvant entraîner une diminution locale des stocks difficilement appréciable. Nous n'avons trouvé aucun élément permettant d'estimer les stocks à ces échelles, ni à l'échelle de la Manche. Les sorties de modèles réalisées par l'ICES (2012) sont réalisées avec une mortalité naturelle constante et similaire pour toutes les espèces, ne prenant pas en compte la mortalité liée

aux phoques. Ce serait une erreur de raisonnement de vouloir considérer une mortalité par prédation dans un modèle qui, par définition, ne considère pas ce type de mortalité. L'intégration de cet aspect dans la méthode d'évaluation permettrait d'affiner les évaluations de stocks. D'un point de vue écosystémique, l'intégration des prédateurs supérieurs dans le modèle d'estimation des stocks ne peut que le rapprocher de la réalité et de sa complexité. Sur la base de ces constats, les quantités prédatées peuvent donc être uniquement comparées aux données de débarquement par les pêcheurs à différentes échelles géographiques pour estimer la part de chacun des consommateurs de poissons que sont les pêcheurs et les phoques.

Dans le détail, les déclarations et statistiques de pêches sont réalisées par rectangles statistiques qui couvrent l'ensemble des mers et océans. Trois rectangles statistiques se répartissent sur les côtes Françaises de la Manche Orientale (hors estuaire de Seine) : les rectangles 28F1 (petit rectangle tronqué), 29F1 (incluant la baie de Somme jusque la baie de Canche) et le 30F1 de la baie de Canche aux Caps du détroit du Pas-de-Calais environ. Les données de débarquement de l'ICES (2012) sont données à l'échelle de la Manche orientale.

Les données déclarées sur les différents rectangles statistiques sont disponibles pour les années 2008 et 2011 sur le site du SIH (Système d'Information Halieutique) sous forme de fiches (<http://sih.ifremer.fr/>, consultation du 11/07/2013). Les débarquements de Soles communes sont plus importants que ceux de Plies communes. L'année 2011 a été moindre, en termes de débarquements, que l'année 2008 pour la Sole commune ; le phénomène inverse s'observe pour la Plie commune. Après intégration d'un facteur « prises accessoires » aux tonnages déclarés de soles (facteur multiplicatif de 1,15 estimé d'après DUBE et al. 2012), alors que pour les Plies communes, la quantité capturée reste la même que celle débarquée (étant donné la robustesse de l'espèce hors de l'eau), les valeurs pêchées sont présentées dans le Tableau 4. Contrairement à la démarche utilisée ici, dans le cadre des évaluations de stocks menées par l'ICES (2012), toutes les prises accessoires sont considérées comme mortes.

Il est ainsi possible de comparer les captures des pêcheurs à celles des phoques veaux marins durant l'été. Il est également possible de comparer le nombre d'individus. Pour convertir les tonnages pêchés, nous avons considéré le poids d'une Sole commune de 24 cm à 129 g et le poids d'une Plie commune de 27 cm à 200 g.



Tableau 4 : Tonnages pêchés selon la zone géographique (d'après SIH consultation du 11/07/13) et ICES (2012) après l'intégration des prises accessoires et équivalent prédaté par les phoques veaux marins (effectif de phoques max / effectif de phoques max +20%) pendant les mois de juillet et de août de l'année considérée.

Taxa		Quantité prédatée en été (tonnes)	Taxa	Quantité pêchée annuellement en tonnes	
				Manche orientale (ICES, 2012)	Carrés côtiers (28F1, 29F1 et 30F1)
2008	Pleuronectidés	7 / 8	Pleuronectes platessa	3609	886
	S.Vulg. / lasc.	9 / 11	Solea vulgaris	5195	1795
2011	Pleuronectidés	11 / 16	Pleuronectes platessa	3549	707
	S.Vulg. / lasc.	13 / 18	Solea vulgaris	4753	1206
Effectifs					
Taxa		Quantité prédatée en été (en milliers d'individus)	Taxa	Quantité pêchée annuellement en milliers d'individus	
				Manche orientale (ICES, 2012)	Carrés côtiers (28F1, 29F1 et 30F1)
2008	Pleuronectidés	163 / 190	Pleuronectes platessa	18042	4428
	S.Vulg. / lasc.	119 / 138	Solea vulgaris	40098	13854
2011	Pleuronectidés	279 / 324	Pleuronectes platessa	17742	3534
	S.Vulg. / lasc.	203 / 236	Solea vulgaris	36690	9312

Au cours des étés 2008 et 2011, les phoques veaux marins ont prédaté de 7 à 16 tonnes de pleuronectidés et de 9 à 18 tonnes de Sole commune – Sole pôle. Ces tonnages représentent de 120 000 à 324 000 individus

selon les années et les hypothèses. Sur les mêmes périodes et sur les espèces commerciales uniquement, les prélèvements par les pêcheurs sont de 700 à 1800 tonnes selon les espèces et les années de référence,

sur les carrés côtiers, ce qui correspond à des effectifs allant de 3,5 à 13 millions d'individus. Ces éléments donnent des ordres de grandeur, les taxons ne sont pas les mêmes (les Flets communs pourraient représenter

une part importante du régime) et les tailles des prises sont différentes, le phoque veau marin ciblant les petites proies.

Conclusion

Ces premiers travaux sur l'estimation des captures du phoque veau marin en baie de Somme sont basés sur un certain nombre d'hypothèses concernant la population et ses relations trophiques avec l'ichtyofaune¹⁰, celles-ci devront être validées par la suite pour affiner les résultats. Néanmoins, la valeur de consommation moyenne calculée de 3,1 kg de poissons par jour pour un phoque de la baie de Somme (quel que soit son âge ou son sexe) correspond aux éléments relevés dans la littérature pour cette espèce. Les éléments concernant l'ichtyofaune sont lacunaires pour pouvoir apprécier l'effet de la prédation sur la population de poissons aux échelles considérées. Les poissons sont les proies de nombreux prédateurs : poissons entre eux, oiseaux marins, mammifères marins, humains via les pêcheries professionnelles (captures réglementées et déclarées) et les pêcheries amateurs. Les éléments présentés permettent de se rendre compte des différences d'échelle entre les quantités et les effectifs prédatés par les phoques et pêchés par l'homme en Manche et sur la zone plus côtière.

Cependant, sur un secteur de nourricerie pour les poissons plats comme la baie de Somme, les études doivent se poursuivre pour affiner notre connaissance de la relation proies prédateurs. Certaines espèces de poissons semblent dépendantes des ressources benthiques¹¹ de la baie de Somme, comme le Flet commun à certains stades de sa vie (Meirland, en cours de publication). Les relations et les flux trophiques doivent être mieux appréhendés à l'échelle de l'ensemble du secteur et les relations de la baie avec le « large » doivent être étudiées. En baie de Somme, la Plie commune comme la Sole commune ou le Flet

commun ont une forte affinité pour les bivalves et les polychètes¹² estuariens (Meirland, en cours de publication). Le niveau de dépendance des niveaux trophiques entre eux doit être étudié et les flux mieux quantifiés.

Nous n'avons pu « que » comparer les captures des phoques aux prises des pêcheurs professionnels. A l'échelle de la Manche orientale, la prédation est négligeable comparée aux captures par les pêcheurs, mais à une échelle géographique plus restreinte, selon les années, les liens doivent être approfondis pour étudier l'effet de la prédation des phoques sur les pêcheries et inversement, l'effet des pêcheries sur les phoques. La détermination précise des taxons semble un préalable indispensable pour distinguer la Plie commune du Flet commun et les Soles entre elles. Les récoltes et analyses de fèces doivent être maintenues et élargies aux autres saisons pour étudier la variation saisonnière des proies prédatées. Des données sur les zones d'alimentation en fonction des sexes et tranches d'âges devraient être menées à différentes échelles. Cette étude devrait être combinée avec d'autres méthodes permettant l'étude du régime alimentaire pour inclure des espèces proies pour lesquelles les phoques ne mangent pas la tête (le Mulet, par exemple, est une proie régulièrement observée sur le terrain).

Enfin, le phoque veau marin n'est pas la seule espèce de phoques présente en baie de Somme, le phoque gris est lui aussi observé tout au long de l'année, avec des effectifs variables, bien qu'ayant des mœurs très différentes en termes de déplacement et d'alimentation.

Photo 10 : Phoque veau-marin marsouinant – photo R. Delcourt - Picardie Nature



Remerciements

Les auteurs souhaitent particulièrement remercier les adhérents de **Picardie Nature** pour le temps passé sur le terrain afin de relever les informations nécessaires à cette étude. Sans eux et leur investissement, ce projet n'aurait pas été possible.

Cécile VINCENT (CNRS/ Université de la Rochelle) et Jérôme SPITZ (Université de la Rochelle-CRMM) ont apporté de nombreux éléments à ce travail, qu'ils en soient chaleureusement remerciés.

Enfin, Clémentine BREVART a réalisé et présenté une partie de ces travaux à la 27^e conférence internationale

de l'ECS (European Cetacean Society) qui s'est tenue à Setúbal au Portugal en avril 2013, qu'elle en soit remerciée.

Ce projet a été financé grâce au soutien de la DREAL Picardie, du Conseil Régional de Picardie et du Conseil Général de la Somme au travers du programme d'étude et de protection des phoques mené par Picardie Nature. Le GEMEL a été financé via l'Union Européenne (FEDER), le Conseil Régional de Picardie et le Conseil Général de la Somme via le projet COMORES. Qu'ils soient remerciés de la confiance qu'ils nous ont accordée sur cette thématique.

Lexique

1 Niveau trophique (page 4) : c'est le rang qu'occupe un être vivant dans un ensemble de chaînes alimentaires reliées entre elles au sein d'un écosystème.

2 Annélides (page 4) : vers qui vivent essentiellement dans l'eau, leur corps présente une succession de segments (appelés métamères).

3 Modèle mathématique (page 5) : c'est une traduction d'observations par une série d'équations ou de représentations graphiques qui décrivent les relations entre variables d'une manière précise.

4 Fèces (page 5) : ce sont les résidus non assimilés par l'organisme lors de la digestion et expulsés par l'anus lors de la défécation.

5 Niveau taxonomique (page 7) : c'est la classification scientifique des espèces

6 Otolithe (page 7) : c'est une concrétion minérale constituée de petits cristaux et de carbonate de calcium, qui se trouve dans l'oreille interne des vertébrés. La morphologie des otolithes est très diversifiée et est caractéristique d'un genre, voire d'une espèce. Les otolithes possèdent des cernes de croissances à partir desquelles on peut estimer l'âge de l'animal.

7 Relations allométriques (page 7) : relations entre la croissance d'un organe (ici les otolithes) et la croissance totale de l'individu (ici les poissons proies)

8 Equation de VON BERTALANFFY (page 8) : c'est une équation différentielle qui met en rapport la taille avec le temps. Von Bertalanffy était un biologiste autrichien connu comme étant le fondateur de la théorie systémique.

9 Pinnipèdes (page 8) : c'est un clade diversifié de mammifères marins semi-aquatiques aux pattes en forme de nageoires. Ils comprennent les familles des Odobénidés (le morse), des Otariidés (les otaries et lions de mer : animaux pourvus de pavillons auditifs externes qui se déplacent sur terre en marchant) et des Phocidés (les phoques et les éléphants de mer : animaux dépourvus de pavillons auditifs externes qui se déplacent sur terre en rampant).

10 Ichtyofaune (page 19) : c'est la partie de la faune rassemblant les poissons.

11 Benthiques (page 19) : ce sont les organismes qui vivent à proximité du fond des mers ; par opposition pélagiques représente les organismes qui occupent la tranche d'eau supérieure, du fond à la surface.

12 Polychètes (page 19) : ce sont des vers de l'embranchement des annélides. Ils sont caractérisés par leurs « parapodes » munis de « soies » (semblables à de longs poils).

Bibliographie

- ANDERSEN, L. W. & OLSEN, M. T. (2010). "Distribution and population structure of North atlantic harbour seals (*Phoca vitulina*).". NAMMCO Scientific Publications 8: 15-36.
- Anonyme (2006). Etude prospective sur la filière pêche régionale du Nord - Pas de Calais / Picardie. Janvier 2006. Version finale. Boulogne-sur-Mer: 640.
- BAECHLER, J., BECK, C. A. & BOWEN, W. E. (2002). "Dive shapes reveal temporal changes in the foraging behaviour of different age and sex classes of harbour seals (*Phoca vitulina*).". Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 80(9): 1569-1577.
- BECK, C. A., BOWEN, W. D. & IVERSON, S. J. (2000). "Seasonal changes in buoyancy and diving behaviour of adult grey seals." Journal of Experimental Biology 203(15): 2323-2330.
- BECK, C. A., BOWEN, W. D., McMILLAN, J. I. & IVERSON, S. J. (2003). "Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal." Animal Behaviour 66: 777-789.
- BENNET, D., CASEY, J., DARE, P., DAWSON, W., FLATMAN, S., HULME, T., MACER, C., MILLNER, R., PICKETT, G., VINCE, M., LORANCE, P., SOUPLET, A., GIRET, M., MORIN, J., BERTHOU, A., LATROUITE, D., MORIZUR, Y., BOSSY, S. & OZANNE, S. (1993). Identification biogéographique des principaux stocks exploités en Manche, relations avec ceux des régions voisines. Boulogne-sur-Mer, IFREMER: 259.
- BESSINETON, C., MORIN, J., DUVAL, P. & FIAIT, L. (1994). Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine. Partie 5-pêche. Le Havre, Rapport de Contrat Port Autonome du Havre / IFREMER: 151.
- BJØRGE, A. (2002). "Interactions between harbour seals, *Phoca vitulina*, and fisheries in complex coastal waters explored by combined Geographic Information System (GIS) and energetics modelling." ICES Journal of Marine Science 59(1): 29-42.
- BJØRGE, A., BEKKBY, T., BAKKESTUEN, V. & FRAMSTAD, E. (2002). "Interactions between harbour seals, *Phoca vitulina*, and fisheries in complex coastal waters explored by combined Geographic Information System (GIS) and energetics modelling." Ices Journal of Marine Science 59(1): 29-42.
- BOWEN, W. D., OFTEDAL, O. T. & BONESS, D. J. (1992). "Mass and energy transfer during lactation in small phocid, the harbor seal (*Phoca vitulina*).". Physiological Zoology 65(4): 844-866.
- BOWEN, D. (1997). "Role of marine mammals in aquatic ecosystems." Marine Ecology-Progress Series 158: 267-274.
- BOYD, I. (2002). "Estimating food consumption of marine predators: Antarctic fur seals and macaroni penguins." Journal of Applied Ecology 39: 103-119.
- CARPENTIER, A., MARTIN, C.S., VAZ, S., (2009). Channel Habitat Atlas for marine Ressource Management, final report / Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale, rapport final (CHARM phase II). INTERREG 3a programme, IFREMER, Boulogne-sur-Mer (France), pp. 626pp. & CD-rom.
- CHEUNG, W. W. L., LAM, V. W. Y., SARMIENTO, J. L., KEARNEY, K., WATSON, R. & PAULY, D. (2009). "Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios." Fish and Fisheries 10: 235-251.
- CRONIN, M. A., ZUUR, A. F., INGRAM, S. N. & ROGAN, E. (2010). "A modelling framework to optimize timing of haulout counts for estimating harbour seal (*Phoca vitulina*) abundance." NAMMCO Scientific Publications 8: 213-226.
- DUBE, B., DIMEET, J., ROCHET, M.-J., TETARD, A., GAUDOU, O., MESSANOT, C., FAUCONNET, L., MORIZUR, Y., BISEAU, A., SALAUN, M., (2012). Observations à bord des navires de pêche professionnelle. Bilan de l'échantillonnage 2011. IFREMER, Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie, Comité national des pêches. , p. 298
- DULVY, N. K., ROGERS, S. I., JENNINGS, S., STELZENMULLER, V., DYE, S. R. & SKJOLDAL, H. R. (2008). "Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warning seas." Journal of Applied Ecology 45: 1029-1039.
- DUPUIS, L., SPITZ, J., VINCENT, C., MEIRLAND, A., NORMAND, C., BREVART, C., (2013). Prey consumption by harbour seals (*Phoca vitulina*) in baie de Somme, France. 27th Conference of the European Cetacean Society, Setuba, Portugal, poster.
- DUPUIS, L. & VINCENT C. (2012). "Evolution de la colonie de phoques de la baie de Somme (France): Phoques veaux marins *Phoca vitulina vitulina* et Phoque gris *Halichoerus grypus* de 1986 à 2012." L'Avocette 37(2): 363-375.
- FOURNIER, A. & LASTAVEL, A. (2000). Phoque Veau Marin. *Phoca vitulina*. Les mammifères de la région Nord Pas-de-Calais. Distribution et Ecologie des espèces sauvages et introduites. Période 1978-1999. nord, G. O. e. N. d. Lille: 155-156.

- FRECHKOP, S. (1981). Faune de Belgique. Mammifères. Bruxelles, Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.
- FRONTIER, S. & PICHOD VIALE, D. (1998). Ecosystème: structure, fonctionnement, évolution. Paris.
- HALL, A. J., WATKINS, J. & HAMMOND, P. S. (1998). "Seasonal variation in the diet of harbour seals in the south-western North Sea." *Marine Ecology-Progress Series* 170: 269-281.
- HÄRKÖNEN, T. & HARDING, K. C. (2010). "Predicting recurrent PDV epizootics in European harbour seals (*Phoca vitulina*)." *NAMMCO Sci.Publ*(8): 275-284.
- HARKONEN, T. & HEIDEJORGENSEN, M. P. (1991a). "The harbour seal *Phoca vitulina* as a predator in the Skagerrak " *Ophelia* 34(3): 191-207.
- HARLAY, X. (2001). Influence de l'hydrodynamisme, en Manche Orientale, sur la qualité trophique du milieu, la croissance et la survie des larves d'un poisson plat, le flet (*Pleuronectes flesus* L.). Wimereux (France), Université du Littoral Côte d'Opale: 257.
- HARRIS, D. E., Lelli, B. & Gupta, S. (2003). "Long-term observations of a harbor seal haul-out site in a protected cove in Casco Bay, Gulf of Maine." *Northeastern Naturalist* 10(2): 141-148.
- HASSANI, S., Dupuis, L., Elder, J., Caillot, E., Gautier, G., Hemon, A., Lair, J. & Haelters, J. (2010). "A note on harbour seal (*Phoca vitulina*) distribution and abundance in France and Belgium." *NAMMCO Scientific Publications* 8: 107-116.
- HAYWARD, J. L., HENSON, S. M., LOGAN, C. J., PARRIS, C. R., MEYER, M. W. & DENNIS, B. (2005). "Predicting numbers of hauled-out harbour seals: a mathematical model." *Journal of Applied Ecology* 42(1): 108-117.
- HOELZEL, A. (2002). *Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach*. Oxford, UK.
- HOWARD, S. (2009). Energetic requirements and preys consumption of harbor seals (*Phoca vitulina*) in the San Juan Islands, WA, Western Washington University. PhD Thesis. Master of science: 93.
- ICES. (2012). Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak (WGNSSK), 27 April - 3 May 2012, ICES Headquarters, Copenhagen. ICES CM 2012/ACOM:13.1346 pp.
- IVERSON, S. J., SPARLING, C. E., WILLIAMS, T., LANG, S.L.C., AND BOWEN, W. D. (2010). Measurement of individual and population energetics of marine mammals. In: Boyd, I. L., Bowen, W. D., and Iverson, S. J. (eds.) *Marine Mammal Ecology and Conservation: A handbook of techniques*, pg.191-221
- KOVACS, K. M., JONAS, K. M. & WELKE, S. E. (1990). "Sex and age segregation by *Phoca-vitulina concolor* at haul-out sites during the breeding-season in the Passamaquoddy Bay region, New-Brunswick." *Marine Mammal Science* 6(3): 204-214.
- LAVIGNE, D., INES, S., STEWART, R. & WOETHY, G. (1985). "An annual energy budget for north-west Atlantic harp seals." *Marine mammals an fisheries*.: 319-336.
- LE BEC, C. (1983). "Cycle sexuel et fécondité de la sole *Solea vulgaris* (Quensel, 1806) du Golfe de Gascogne." *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 47(3 et 4): 179-189.
- LEBRETON, B., RICHARD, P., PARLIER, E. P., GUILLOU, G. & BLANCHARD, G. F. (2011). "Trophic ecology of mullets during their spring migration in a European saltmarsh: A stable isotope study." *Estuarine Coastal and Shelf Science* 91(4): 502-510.
- LYDERSEN, C. & KOVACS, K. M. (2010). "Status and biology of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Svalbard." *NAMMCO Scientific Publications* 8: 47-60.
- MARKUSSEN, N. H., RYG, M. & ORITSLAND, N. A. (1990). "Energy-requirements for maintenance and growth of captive harbor seals, *Phoca-vitulina*." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 68(3): 423-426.
- MARKUSSEN, N. H., RYG, M. & ORITSLAND, N. A. (1994). "The effect of feeding on the metabolic-rate in harbor seals (*Phoca-vitulina*)." *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 164(2): 89-93.
- McLAREN, I. A. (1993). "Growth in pinnipeds." *Biological Reviews* 68(1): 1-79.
- MEIRLAND, A. & ROLET, C. (2010). Synthèse bibliographique de la distribution de l'ichtyofaune prédatée par les phoques du Tréport au Touquet, espèces présentes, stocks et variation saisonnière des effectifs. Saint Valéry sur Somme (France), Picardie Nature, GEMEL: 141.
- MORIN, J., BERTRAND, J., COCHARD, M.-L., COPPIN, F., LEAUTE, J.-P., LOBRY, J., MAHE, J.-C., POULARD, J.-C., ROCHET, M.-J., SCHLAICH, I., SOUPLET, A., TRENKEL, V., VAZ, S. & VERIN, Y. (2009). L'état des communautés exploitées au large des côtes de France. Application d'indicateurs à l'évaluation de l'impact de la pêche. Bilan 2004. Edition 2009. Brest, IFREMER.
- MORISSETE, L., HAMMILL, M. O. & SAVENKOFF, C. (2006). "The trophic role of marine mammals in the northern Gulf of St. Lawrence." *Marine Mammal Science* 22(1): 74-103.

- NEWSON, S. E., MENDES, S., CRICK, H. Q. P., DULVY, N. K., HOUGHTON, J. D. R., HAYS, G. C., HUTSON, A. M., MACLEOD, C. D., PIERCE, G. J. & ROBINSON, A. R. (2009). "Indicators of the impact of climate change on migratory species." *Endangered species research* 7: 101-113.
- OCHOA-ACUNA, H. G., McNAB, B. K. & MILLER, E. H. (2009). "Seasonal energetics of northern phocid seals." *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* 152(3): 341-350.
- OLESIUK, P. F. (1993). "Annual prey consumption by harbor seals (*Phoca vitulina*) in the Strait of Georgia, British-Columbia." *Fishery Bulletin* 91(3): 491-515.
- PARLIER, E. P. (2007). "A quantitative approach of the nursery function of mudflat-estuary systems for fish." *Cybiurn* 31(3): 388-388.
- PARLIER, E. P., ALBERT, F., CUZANGE, P.-A., DON, J. & FEUNTEUN, E. (2006). "Impact of vegetation structure dynamics and usage on the nursery function of West European tidal salt-marshes." *Cahiers de Biologie Marine* 47: 47-62.
- PIERCE, G. J., THOMPSON, P. M., MILLER, A., DIACK, J. S. W., MILLER, D. & BOYLE, P. R. (1991). "Seasonal-variation in the diet of common seals (*Phoca-vitulina*) in the Moray-Firth area of Scotland." *Journal of Zoology* 223: 641-652.
- REIJNDERS, P. J. H., RIES, E. H., TOUGAARD, S., NØRGAARD, N., HEIDEMANN, G., SCHWARZ, J., VARESCHI, E. & TRAUT, I. M. (1997). "Population development of harbour seals *Phoca vitulina* in the Wadden Sea after the 1988 virus epizootic." *Journal of Sea Research* 38(1-2): 161-168.
- RENOUF, D. & NOSEWORTHY, E. (1991). "Changes in food-intake, mass, and fat accumulation in association with variations in thyroid-hormone levels of harbor seals (*Phoca-vitulina*)." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 69(9): 2470-2479.
- ROBERT, J. C. & TRIPLET, P. (1984). "The common seal, *Phoca-vitulina*, in the baie-de-somme - status, biology and future." *Mammalia* 48(1): 73-79.
- ROCHET, M.-J., TRENKEL, V., BELLAIL, R., COPPIN, F., LE PAPE, O., MAHE, J.-C., MORIN, J., POULARD, J.-C., SCHLAICH, I., SOUPLET, A., VERIN, Y. & BERTRAND, J. (2005). "Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities: diagnostic of communities off the coasts of France." *ICES Journal of Marine Science* 62(8): 1647-1664.
- ROSEN, D. A. S. & TRITES, A. W. (1997). "Heat increment of feeding in Steller sea lions, *Eumetopias jubatus*." *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology* 118(3): 877-881.
- SCHAEFF, C. M., BONESS, D. J. & BOWEN, W. D. (1999). "Female distribution, genetic relatedness, and fostering behaviour in harbour seals, *Phoca vitulina*." *Animal Behaviour* 57: 427-434.
- SIMPKINS, M., WITHROW, D., CESARONE, J. & BOVENG, P. (2003). Stability in The Proportion of Harbor Seals Hauled Out Under Locally Ideal Conditions, Agencies and Staff of the U.S. Department of Commerce: 16.
- SPARLING, C. E. & FEDAK, M. A. (2004). "Metabolic rates of captive grey seals during voluntary diving." *Journal of Experimental Biology* 207(10): 1615-1624.
- SPITZ, J., L. DUPUIS, V. BECQUET, B. DUBIEF AND A. W. TRITES (2015 in press). "Diet of the harbour seal *Phoca vitulina*: implication for the flatfish nursery in the Bay of Somme (English Channel, France)." *Aquatic Living Resources*.
- SPITZ, J., MARIOTTI, L., RIDOUX, V., CAILLOT, E. & ELDER, J. F. (2010a). "The diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at the southern limit of its European distribution (Normandy, France)." *NAMMCO Sci.Publ* 8: 313-328.
- SPITZ, J., MOUROCCQ, E., SCHOEN, V. & RIDOUX, V. (2010b). "Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high or low quality food?" *Journal of Marine Science* 67: 909-915.
- SULLIVAN, R. M. (1982). "Agonistic behavior and dominance relationships in the harbor seal, *Phoca vitulina*." *Journal of Mammalogy* 63(4): 554-569.
- THIERY, P. & DE BOER, J. (2012). Potentialité de reproduction du phoque gris (*Halichoerus grypus*, F. 1791) sur la côte picarde. Vaux en Amiénois, Thiery Ed.: 30.
- THIERY, P. & KISZKA, J. (2005). "Description and interpretation of precocious strandings of Harbour Seals (*Phoca vitulina*, Linnaeus 1758) in the baie de Somme (Picardie, France)." *Revue d'Ecologie-La Terre Et La Vie* 60(1): 57-63.
- THOMPSON, P. M., FEDAK, M. A., MCCONNELL, B. J. & NICHOLAS, K. S. (1989). "Seasonal and sex-related variation in the activity patterns of common seals (*Phoca vitulina*)." *Journal of Applied Ecology* 26(2): 521-535.
- THOMPSON, P. M. & HARWOOD, J. (1990). "Methods for estimating the population-size of common seals, *Phoca-vitulina*." *Journal of Applied Ecology* 27(3): 924-938.
- THOMPSON, P. M., MACKAY, A., TOLLIT, D. J., ENDERBY, S. & HAMMOND, P. S. (1998). "The influence of body size and sex on the characteristics of harbour seal foraging trips." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 76(6): 1044-1053.

- THOMPSON, P. M., TOLLIT, D. J., WOOD, D., CORPE, H. M., HAMMOND, P. S. & MACKAY, A. (1997). "Estimating harbour seal abundance and status in an estuarine habitat in north-east Scotland." *Journal of Applied Ecology* 34(1): 43-52.
- TOLLIT, D. J. & THOMPSON, P. M. (1996). "Seasonal and between-year variations in the diet of harbour seals in the Moray Firth, Scotland." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 74(6): 1110-1121.
- TOUS RIUS A. (2013). Le régime alimentaire des poissons de la baie de Somme. Rapport du GEMEL n° 13-050 : 64 p.
- TRENKEL, V., O. BERTHELE, P. LORANCE, J. BERTRAND, A. BRIND'AMOUR, M.-L. COCHARD, F. COPPIN, J.-P. LEAUTE, J.-C. MAHE, J. MORIN, M.-J. ROCHET, M. SALAUN, A. SOUPLET AND Y. VERIN (2009). Grands invertébrés et poissons observés par les campagnes scientifiques. Atlas de distribution. Bilan 2008. Nantes, Ifremer, EMH : 09-003.
- TRIPLET, P. (1984). "Le phoque veau marin, *Phoca vitulina*, en baie de Somme. Statut, biologie et avenir." *Mammalia* 48.
- TRITES, A. W. & JOY, R. (2005). "Dietary analysis from fecal samples: How many scats are enough?" *Journal of Mammalogy* 86(4): 704-712.
- VAN PARIJS, S. M., JANIK, V. M. & THOMPSON, P. M. (2000). "Display-area size, tenure length, and site fidelity in the aquatically mating male harbour seal, *Phoca vitulina*." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78(12): 2209-2217.
- VINCENT, C., MCCONNELL, B., DABIN, W., ROUSSEL, M., DUPUIS, L. & RIDOUX, V. (2010). Suivis télémétriques 2008-2009 de phoques veaux-marins en Baie de Somme., ABIES; La Compagnie du Vent: 68.
- YOCHER, P. K., STEWART, B. S., DELONG, R. L. & DEMASTER, D. P. (1987). "Diel haul-out patterns and site fidelity of harbor seals (*Phoca vitulina-Richardsi*) on San Miguel Island, California, in Autumn." *Marine Mammal Science* 3(4): 323-332.
- YOUNG, C. (2009). Disturbance of harbor seals by vessels in Johns Hopkins Inlet, Glacier Bay, AK. PhD Thesis. Faculty of Moss Landing Marine Laboratories. San José, San José State University: 120.