Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition

Yann Planque

▶ **To cite this version:**

Yann Planque. Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2021. Français. NNT : 2021LAROS032 . tel-03720984

HAL Id: tel-03720984
https://theses.hal.science/tel-03720984

Submitted on 12 Jul 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition

Yann Planque

Thèse de doctorat – 2021

Directrices de thèse : Florence Caurant et Cécile Vincent

La Rochelle Université

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé

Centre d'Études Biologiques de Chizé

La Rochelle Université

cnrs

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR, DE LA RECHERCHE ET DE L'INNOVATION

Liberté
Égalité
Fraternité

LA ROCHELLE UNIVERSITÉ

ÉCOLE DOCTORALE EUCLIDE

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé
UMR 7372 La Rochelle Université – CNRS

THÈSE présentée par :

Yann PLANQUE

Soutenue publiquement le 29 novembre 2021
pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition

---

JURY :

Véronique LESAGE	Chercheure, Pêches et Océans Canada, Rapporteure
Jean-Benoît CHARRASSIN	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, LOCEAN, Rapporteur
Sophie BRASSEUR	Chercheure, Wageningen Marine Research, the Netherlands, Examinateure
Vincent RIDOUX	Professeur, La Rochelle Université, CEBC, Examinateur
Florence CAURANT	Maître de conférences, La Rochelle Université, CEBC, Directrice de thèse
Cécile VINCENT	Maître de conférences, La Rochelle Université, CEBC, Directrice de thèse

« J'ai toujours adoré enseigner. Pour moi, c'est indispensable et complémentaire au métier de chercheur. Sinon, tu finis par tourner en rond. Ces deux activités se nourrissent mutuellement. Pour enseigner, tu dois être présent et sensible à l'autre. Cette dimension affective est très importante. Il faut toujours que tu te demandes si l'autre comprend, si ça lui plaît, etc... »

Extrait de « Je chemine avec... » d'Hubert Reeves.

Remerciements

Il y a bien une seule chose dont je suis absolument certain en cette toute fin de thèse... si j'ai pu réaliser cette thèse, c'est en grande partie grâce aux nombreuses personnes qui m'ont accompagné tout au long de ce parcours, m'ont fait confiance, et m'ont apporté un grand soutien. De la baie de Somme à la Côte d'Opale, en passant par la Bretagne, et évidemment jusqu'à La Rochelle ces cinq dernières années, ce sont les échanges et partages avec de très nombreuses rencontres qui m'ont directement (ou indirectement) amené à réaliser ce travail. Par ces quelques lignes qui suivent, je tiens vivement à tous vous remercier, et je m'excuse d'avance s'il manque quelques noms !

Mes premiers remerciements s'adressent évidement à Cécile Vincent et Florence Caurant, mes deux directrices de thèse, qui m'ont suivi au cours de ces cinq dernières années, avant et pendant la thèse. Je tiens à vous adresser un très grand merci pour votre soutien sans faille depuis le début, pour vos conseils qui m'ont toujours été d'une grande aide, et pour m'avoir donné votre plus grande confiance tout au long de ce projet. Vous m'avez donné le contexte de travail le plus essentiel pour réaliser une thèse : la liberté. Liberté de choix sur les analyses, sur la démarche scientifique, sur l'organisation de la thèse... difficile de rêver mieux en doctorat ! L'histoire de cette thèse n'a pas commencé il y a trois ans, mais dès mes stages de Master avec vous. Il aura fallu attendre deux ans pour commencer la thèse, et je tiens alors vous exprimer toute ma reconnaissance pour l'énergie que vous avez donnée durant cette période pour décrocher un financement de thèse (merci Cécile, plus particulièrement, pour cet investissement sur ce projet de thèse dès mon stage de Master 2 en 2016). Merci beaucoup à vous deux d'avoir été très disponibles pour moi, et d'être toujours autant force de proposition !

Je tiens aussi à remercier Jean-Benoît Charrassin, Véronique Lesage, Sophie Brasseur et Vincent Ridoux d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse, et d'évaluer mon manuscrit.

Merci également aux membres du comité de suivi scientifique de ma thèse, Christophe Guinet, Jérôme Spitz et Vincent Ridoux, pour m'avoir donné des conseils très pertinents et intéressants au cours de ces trois années.

Je remercie le ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation pour avoir financé mon contrat doctoral, *via* un financement alloué à La Rochelle Université.

Cette thèse a également pu se réaliser grâce aux nombreuses données acquises au cours de différents projets. Je tiens alors à remercier les partenaires financiers des projets qui ont permis le déploiement d'outils de suivis télémétriques sur les phoques : La Compagnie du Vent (suivis de 2008), la Région Poitou-Charentes et le Contrat de Plan Etat- Région (Poitou-Charentes) (suivis de 2012), et l'Office Français de la Biodiversité (OFB, alors AFB au début du projet) et la Région Nouvelle Aquitaine pour le co-financement dans le cadre du projet « Multistress » porté par le CEBC (suivis de 2019). Je remercie aussi les partenaires qui ont financé l'analyse du contenu de fèces de phoques de 2002 à 2015 : la Région Picardie, le Conseil général de la Somme, et La Rochelle Université. Les analyses de fèces collectées plus récemment, ainsi qu'une partie la valorisation et l'analyse des données sur les populations de phoques et leur écologie alimentaire, ont été réalisées dans le cadre du projet « Eco-Phoques » (2015-2018) financé par la Région Hauts-de-France et le Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale (PNM EPMO, OFB).

Ce travail de thèse est aussi le fruit d'une étroite collaboration scientifique avec les membres de l'Observatoire Pelagis, du CEBC, du LIENSs et du L3i. Je tiens d'abord à remercier Mathilde Huon, merci pour m'avoir donné l'opportunité de collaborer avec toi sur une partie à tes travaux de thèse dès 2015, lorsque je n'étais qu'en stage de Master. C'est de ces stages que tout est parti, donc encore merci ! Merci beaucoup à Jérôme Spitz, merci de m'avoir formé sur les analyses de régime alimentaire, pour m'avoir transmis de nombreuses connaissances sur l'écologie alimentaire, pour ton aide précieuse tout au long de la thèse, et pour tes nombreux conseils scientifiques et tes nombreuses idées ! Un grand merci aussi à Matthieu Authier, pour ton aide précieuse sur les analyses de données en Bayésien, pour ta patience et ta pédagogie, et pour les formations que tu as proposées pour mieux maîtriser R. Merci pour ton aide sur les analyses isotopiques ! Merci également à Arnaud Revel pour tes conseils sur les analyses en clustering, en espérant que l'on pourra continuer à collaborer sur ces questions très prochainement. Merci aussi à Benoit Lebreton pour les conseils que tu m'as apportés sur les analyses isotopiques du soufre. Merci également à David Pinaud pour les formations sur R, et pour les partages de scripts qui m'ont permis d'avancer sur les analyses de trajets des phoques. Enfin, je tiens à particulièrement remercier le « bureau des échoués » de l'Observatoire Pelagis (Willy, Léo, Fabien et Cécile) pour avoir été toujours très disponibles pour m'aider à (re)trouver des échantillons en chambre froide, et pour proposer des solutions techniques lorsque j'en avais besoin. Et aussi pour votre bonne humeur à chaque fois, merci à

vous. Enfin, merci à toutes les personnes de ces structures que je n'ai pas citées ici, avec qui j'ai pu avoir des courtes discussions informelles, autour d'un café, et qui ont apporté leur petite pierre à l'édifice, dans mon travail de thèse.

Les résultats de cette thèse ont aussi pu être acquis grâce au soutien technique de la Plateforme de Spectrométrie Isotopique (IRMS) et de la Plateforme Biologie Moléculaire du LIENSs. Un merci tout particulier à Gaël Guillou pour avoir effectué les analyses isotopiques, pour ton aide en encapsulation, et pour avoir été très compréhensif face à mes vibrisses de phoques récalcitrantes (parfois un peu trop soufrées !). Merci beaucoup aussi à Vanessa Becquet pour l'accès à la plateforme Biologie Moléculaire, et pour l'aide que tu m'as apportée sur les analyses ADN sur les fèces de phoques.

I would like to thank Carin Reisinger, thanks for the proofreading work you made on the English writing of the two papers published during my PhD. Thanks very much for your extensive work!

Je tiens à remercier les nombreux stagiaires et techniciens de laboratoire, à l'Observatoire Pelagis et au CEBC, qui, depuis plusieurs années, ont permis d'acquérir une partie des données présentées dans la thèse (régime alimentaire et isotopes stables) : Magali Dumont, Marine Beaudet, Morgane Dubois, Marta Tykarska, Andrea Kabumbu Bakaji, Emma Lebrault, Alice Blanchard, Alice Riti, Katie Besson, Zoé Provost, Bruno Dubief, Marie-Hélène Picard, et Lucien You. Merci plus particulièrement à Marie-Hélène, Marta, et Lucien, pour les moments que j'ai pu passer avec vous au laboratoire à filtrer des crottes (ou à échanger en franco-québécois !!) et à nettoyer des vibrisses, et plus généralement... pour votre bonne humeur et pour votre très bon investissement. Et merci aussi à Jasmin pour les coups de mains « estomacs phoques » (et d'avoir été le fournisseur officiel de playlists musicales au labo !) : les gens du rez-de-chaussée du bâtiment doivent encore avoir quelques souvenirs olfactifs de nos manips, non ? Merci beaucoup à Lucien You, pour m'avoir grandement aidé sur l'analyse des crottes en laboratoire, pendant ton stage de Master. Merci beaucoup également à Julie Charrier, pour le travail que tu as accompli en stage sur les données de plongée (bien que compliqué... et en plus en télétravail contre ton gré, ton travail a vraiment bien fait avancer les choses !). Je te souhaite la re-bienvenue à La Rochelle, et le meilleur pour ta thèse au LIENSs qui commence tout juste ! (tu vas pouvoir profiter des effluves d'éthanol de Gauthier qui nettoie ses plumes). Et merci aussi à Théo, pour les partages tout au long de ton stage (même si j'ai été

fort occupé l'année qui vient de passer, *[plongé dans la fin de thèse]*), et je te souhaite le meilleur pour la suite.

Je voudrais aussi remercier l'ensemble des personnes qui ont participé aux captures de phoques sur le terrain (pour suivis télémétriques), en baie de Somme, et qui sont issues de ces structures : La Rochelle Université (Observatoire Pelagis, LIENSs et CEBC), le Sea Mammal Research Unit (SMRU), Picardie Nature, l'OFB (dont ex-AFB et ex-ONCFS), le PNM EPMO, l'Association Découverte Nature (ADN), la Réserve naturelle nationale de la baie de Somme, le Zoo de la Flèche et l'Université de Liège (Belgique). Merci plus particulièrement aux participants des captures de mai et octobre 2019, pour les très bons moments passés avec vous... quelle équipe de choc ! Mais prenons garde aux filets vrillés dans les bouées du chenal, et aux crocs. Merci aussi à tous ceux qui, depuis plusieurs années, participent vaillamment aux collectes de fèces de phoques en baie de Somme. Merci à tous les membres de Picardie Nature qui ramassent des crottes de phoques depuis près de vingt ans, et aux agents du PNM EPMO qui s'investissent depuis plus récemment sur cette mission. Et aussi aux membres des associations « plus au Nord » qui ont récemment initié les collectes de crottes, en quêtes de nouvelles connaissances : ADN, GDEAM-62 et la CMNF. Un merci tout particulier à toutes les personnes qui sont venues durant la « mission fèces » de mon début de thèse, en février 2019, pour pallier aux manques de connaissances sur le régime alimentaire des phoques en hiver : Sarah (encore un grand merci d'avoir été force de proposition pour ce terrain ! comme d'habitude !), Chantal, Corentine, Philippe, Gregory, Sylvain, Jean-Yves, (merci aussi à Carole Perron et Xavier Harley pour les différentes propositions/solutions que vous apportez), Fred, Alice, Lison, et Sandrine (qui nous a malheureusement quittés l'an dernier). Un grand merci à vous tous, de toutes les structures du Nord, pour votre motivation continue sur le terrain, votre présence si précieuse, qui permet d'acquérir tant de connaissances, et sans laquelle nous aurions du mal à aller aussi loin !

En parlant du Nord de la France... certains l'auront peut-être compris en lisant les remerciements jusque-là, j'ai comme un certain « passif » sur ce secteur. En effet, c'est il y a maintenant presque dix ans que j'ai mis les pieds pour la première fois en baie de Somme, en été, où j'ai appris à compter des phoques, pendant des heures, dans les vents (humides) du Nord de la France, et où j'ai pu rencontrer de nombreuses personnes (ainsi que dans les années qui ont suivies), que ça soit à Picardie Nature, la CMNF, ADN, GDEAM-62... Le temps a filé, et me voilà maintenant à soumettre une thèse... sur des thèmes d'intérêts qui semblent peu

changés, me direz-vous ! Pour toutes ces années passées là-bas, où vous avez été nombreux à me faire confiance, à me partager tant de choses sur le terrain (à m'apprendre à piloter un bateau, à faire des suivis naturalistes, des échouages, des suivis par ULM, à faire de la vulgarisation au grand public), et aussi pour tous ces échanges humains, amicaux, pour tous ces moments de partage sur le terrain... je tiens sincèrement à vous remercier. Évidemment, je n'arriverai pas à faire tenir tout le monde sur quelques lignes, mais, simplement, un grand merci à tous : Christine, Daniel, Muriel, Max, Julie, Sarah, Laëtitia, Simon, Valérie, Mathilde, Sarah, Corinne, Patrick, Jacky, Célia, Marie-Hélène, Jean-Louis, Viviane, Jacques, *Papy*, Chantal, Philippe, François, Fred, Olivier,..... et j'en passe. Une chose est sûre : je ne suis pas arrivé là par hasard, et vous y êtes en partie pour quelque chose !

Au cours de ces années de contrat à l'Université, j'ai eu la chance de pouvoir m'atteler à une mission plus que captivante pour moi : l'enseignement. Je tiens alors à remercier l'ensemble des membres du Département de Biologie avec qui j'ai pu travailler sur des enseignements, ou tout simplement échanger. Françoise, David, Lola, Juliette, Christine, Gilles, Mickael, Paula... merci pour tous les différents échanges/partages lors de ces activités d'enseignement, qui ont rendu ces heures encore plus qu'intéressantes.

Tout d'abord aux côtés du LIENSs puis de l'Observatoire Pelagis, le quotidien au travail ne se résume évidemment pas qu'à des échanges professionnels, mais a été aussi très enrichi grâce à toutes les personnes que j'ai pu rencontrer ! C'était autour d'un café, lors d'un repas photos, ou autour d'un verre... Difficile de pouvoir citer tout le monde en détails, tant toutes ces rencontres ont été très nombreuses ! Je pense bien évidemment à l'ensemble de la Team Pelagis !! Merci beaucoup pour votre enthousiasme et votre bonne humeur : Auriane, Hélène, Léo, Etienne, Cécile D, Willy, Fabien, Olivier, Camille D, Lola, Mathilde, Camille O, Matthieu, Bruno, Mathieu, Jérôme, Sophie, Olivier, Florence, Cécile V, Vincent, Jasmin, Paula, Manon Audrey, Tiphaine, Ghislain, Charlotte, Ariane, Rose,... Et c'est aussi LIENSs que j'ai pu faire de nombreuses rencontres, partager des moments... Cyril, Anouk, Élizabeth, Françoise, Thierry, Martine, Adrián, Eva, Mannaïg, Marie, Clément, Clémence, Bastien, Ion, Hien, Valentin, Camille, Benoît,... Et la team des stagiaires en leurs (vieux) temps (5 ans déjà)... Pierre-Louis, Alice vous êtes les bienvenus le jour où vous voulez revenir voir les tours rochelaises ! La Team de l'ADocs de 2017 (avec notre président émérite, Guillaume !), et tous les doctorants de l'université que j'ai pu côtoyer depuis cinq ans... le temps d'une soirée, d'une pause, d'un événement. Bastien et Capucine, merci aussi pour tous les bons moments passés

avant la thèse, jusqu'à votre départ pour de nouvelles aventures dans le Sud, maintenant à trois. Gauthier et Léa, après les raclettes ou Monts d'Or, j'espère que nous pourrons très rapidement nous refaire un repas de nourritures bien légères ! Pareil, Mélanie, à quand la carbonade flamande frites, et la tarte au maroilles ?!

Que je dois manquer de noms... j'espère que vous ne m'en tiendrez pas rigueur !

Encore un immense merci pour tous pour ces moments de vie, partagés ensemble. Dans toutes ces aventures rochelaises, il y a aussi de très bonnes connaissances qui se transforment en amitiés... je pense évidemment aux anciens rochelais (re)devenus néerlandais, nantais et sud charentais. Guillaume et Chloé, on vous attend dans quelques jours avec petit Gaspard pour venir fêter les fins de thèse ! (on a hâte !). Alice et Loïc, pareil, évidemment, et on pourra bientôt être plus libres pour venir déplacer des meubles (attention aux dos en post-thèse !), boucher des trous, faire de la peinture, dans votre grand nouveau chez vous... Anouk et Romain, Tot Ziens voor en weekend in het GoudaLand of CambertLand? We willen je zien! (excusez-moi pour mon néerlandais très approximatif... aidé de GoogleTrad... je suis flamand français, pas plus hein :-)). Merci de votre amitié. Et Cyril, merci pour ton amitié et d'être toujours un si grand soutien !

Aux amis de longtemps, Marc, Philippe, Alex, Max, etc. Les périodes post-thèse/post-covid arrivent, ce qui devrait aider à pouvoir vagabonder plus jusqu'à la pointe bretonne, dans l'Ouest, dans le Nord !

Un grand merci aussi à toute ma famille, à mes parents, mon frère, ma sœur, mes grands-parents... Merci d'avoir toujours cru en moi pendant toutes ces années, et pour votre soutien si précieux. Et merci plus particulièrement à ma mère et à mon frère, Thomas, les deux profs (et littéraires !) de la famille, pour avoir accepté de faire une relecture orthographique de la thèse à la dernière minute ! J'espère que vous ne rêverez pas trop de « plongées », de « vertical », de « chasse probable » et de « niche trophique » dans les prochains jours !

Enfin, mon plus grand merci va évidemment à ma plus belle rencontre de la thèse, Magali. Ta présence durant ces trois années a été le plus grand soutien que je pouvais avoir, et aussi le plus grand des apaisements. Ça y est, nous sommes début octobre... signe que tu vas (très très) bientôt finir... ta... ta thèse !!! :-) En route vers de nouveaux projets, en route pour tous nos projets personnels !

Préface

Cette thèse de doctorat a été réalisée à La Rochelle Université, au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC, UMR 7372 CNRS – ULR), sous la direction de Dr Florence Caurant et de Dr Cécile Vincent. Le contrat doctoral qui m'a permis de réaliser cette thèse a été financé par le ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation, *via* une allocation recherche attribuée à La Rochelle Université. Ce contrat s'est déroulé d'octobre 2018 à septembre 2021.

Le travail que j'ai mené au cours de ces trois années de doctorat s'est construit à la suite de contrats d'ingénieur d'étude que j'ai réalisés au CEBC et à l'Observatoire Pelagis de 2016 à 2018. Au cours de ces deux années, j'ai eu l'opportunité de prendre part au projet ECO-PHOQUES (2015-2018), mené par le CEBC en collaboration avec plusieurs associations locales (Picardie Nature, ADN, CMNF, GEMEL, GDEAM-62), et financé par la région Hauts-de-France et le Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale (OFB). Au cours de cette période, j'ai pu étudier l'écologie alimentaire des phoques veaux-marins et gris en Manche Nord-Est (Axe 2 de ce projet), et construire progressivement un projet de thèse avec Cécile Vincent et Florence Caurant. Les raisonnements scientifiques que j'ai explorés durant ma thèse s'inscrivent ainsi dans la continuité des travaux que j'ai réalisés en tant qu'ingénieur.

Une part conséquente des données utilisées dans cette thèse sont issues du projet ECO-PHOQUES, mais reposent également sur des suivis de plus long terme, dont le suivi du régime alimentaire (collecte de fèces), aidés par l'appui sur le terrain de structures locales : essentiellement Picardie Nature en baie de Somme, et Parc naturel marin EPMO plus récemment. Cette thèse a aussi été possible grâce aux données acquises au cours de différents suivis télémétriques, réalisés en baie de Somme depuis 2008, et financés par : la Compagnie du Vent (2008), la Région Poitou-Charentes et le Contrat de Plan Etat- Région (Poitou-Charentes) (2012), l'Office Français de la Biodiversité (OFB) et la Région Nouvelle Aquitaine (financement du projet Multistress) (2019).

Les travaux de cette thèse ont été réalisés en étroite collaboration avec l'Observatoire Pelagis à La Rochelle Université.

Deux stagiaires de Master 1, Lucien You et Julie Charrier, ont également contribué à certaines parties de la thèse (voir Encadrements de stagiaires ci-après).

La présente thèse apporte de nombreux résultats sur l'écologie trophique / alimentaire et les stratégies de chasse de deux espèces de phoque, le phoque veau-marin et le phoque gris, en leur limite d'aire de répartition européenne. L'utilisation de nombreuses données et approches différentes vise à apporter une vision exhaustive de l'écologie de ces espèces selon plusieurs dimensions : alimentaire et spatiale, de l'échelle individuelle à l'échelle de la colonie/population. Cette thèse s'articule ainsi autour de deux chapitres distincts :

- Le **Chapitre 3** porte sur les méthodologies d'identification des zones et des comportements de chasse. Il est exclusivement basé sur l'analyse de données issues de suivis télémétriques, et apporte des éléments sur les stratégies de chasse des phoques dans l'espace et en plongée. Ce travail a mené à la publication d'un article scientifique dans *Marine Biology*, sur l'identification des zones de chasse (Planque et al. (2020), voir Article 1, p277). Un autre article sur l'analyse du comportement de chasse en plongée est aussi en préparation : il sera basé sur les résultats présentés en section 3.3 *Classification des plongées* et sera travaillé en 2022 (voir Article 4, p337).
- Le **Chapitre 4** porte sur l'identification des niches trophiques des deux espèces de phoques dans un contexte écologique particulier, en limite d'aire de répartition. Ce chapitre vise principalement à évaluer si une potentielle compétition trophique pourrait exister entre ces deux espèces. Ce travail a mené à la publication d'un article scientifique dans *Ecology and Evolution*, sur le chevauchement des niches trophiques des phoques veaux-marins et gris (Planque et al. (2021), voir Article 2, p295).

Chacun de ces chapitres est un axe d'étude à part entière, et ils sont alors relativement indépendants l'un de l'autre sur le fond. Il a donc été décidé ici d'avoir une discussion générale directement à chaque fin de chapitre, et d'émettre des conclusions et perspectives à la fin de la thèse.

Au cours de ces travaux, j'ai également pu collaborer avec Mathilde Huon, qui a soutenu sa thèse en 2017 sur la modélisation d'habitat des phoques veaux-marins et gris (Huon 2017). Une partie des travaux de ma thèse sur l'identification des zones de chasse ont ainsi servi à l'étude l'habitat de chasse de ces espèces à fine échelle, et ces résultats ont été valorisés dans un article scientifique auquel j'ai participé en tant que coauteur (voir Article 3, p319).

Mon travail a été très diversifié au cours de ces trois années de thèse, et a aussi bien inclus du travail de terrain (captures de phoques et poses de balises, collectes de fèces), de l'analyse d'échantillons en laboratoire (contenus de fèces, analyses isotopiques), et de l'analyse de données (de localisation et de plongée issues de suivis télémétriques, d'isotopie et de régime alimentaire). Il a été aussi ponctué par des interventions en enseignement au département de Biologie de La Rochelle Université (dispensés en Licence et Master, voir Activités d'enseignement).

L'ensemble de ce travail a également été communiqué au cours de cinq conférences internationales (trois avant la thèse, et deux pendant la thèse), où j'ai pu faire une présentation orale de mes recherches. Une future présentation des résultats de ma thèse est également prévue lors de la prochaine conférence de la *Society for Marine Mammalogy* (SMM) (août 2022).

Bonne lecture !

Productions scientifiques et valorisation

• Articles scientifiques

○ Publiés

Planque Y, Huon M, Caurant F, Pinaud D, Vincent C (2020) Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators. Marine Biology 167:25. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8 (voir Article 1, p.277)

Planque Y, Spitz J, Authier M, Guillou G, Vincent C, Caurant F (2021) Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). Ecology and Evolution 11:10004-10025. https://doi.org/10.1002/ece3.7739 (voir Article 2, p.295)

Huon M, **Planque Y**, Jessopp M, Cronin M, Caurant F, Vincent C (2021) Fine scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic. Ecology and Evolution 11:12349-12363. https://doi.org/10.1002/ece3.7934 (voir Article 3, p.319)

○ En préparation

Planque Y, Charrier J, Revel A, Lovell P, Caurant F, Vincent C. *En préparation*. Foraging behaviour of two marine predators confirmed by accelerometry and dive clustering (voir Article 4, p.337)

• Conférences internationales

➔ Présentations orales

Avant la thèse (mais en lien direct avec la thèse)

Planque Y, Huon M, Caurant F, Vincent C (2017). Comparing horizontal and vertical approaches for the identification of harbour and grey seals' foraging areas. 31st annual conference of the European Cetacean Society, Middlefart, Denmark. (abstract, p58).

Planque Y, Huon M, Caurant F, Vincent C (2017). Comparing horizontal and vertical approaches for the identification of harbour and grey seals' foraging areas. 13th student meeting of Ecology and Behaviour, Chizé, France.

Planque Y, Vincent C, Caurant F, Picard M-H, Tykarska M, Authier M, Spitz J (2018). Harbour and grey seals' foraging ecology in the Eastern English Channel highlight potential competitive trophic interactions. 32nd annual conference of the European Cetacean Society, La Spezia, Italy. (abstract, p60).

Pendant la thèse

Planque Y, Vincent C, Caurant F, Picard M-H, Tykarska M, Authier M, Spitz J (2018). Harbour and grey seals' foraging ecology in the Eastern English Channel highlight potential competitive trophic interactions. SFEcologie 2018 – International Conference on Ecological Sciences, Rennes, France.

Planque Y, Vincent C, Spitz, J, Caurant F (2019). Individual strategies are determining factors to gain insight on harbour and grey seals' foraging ecology. World Marine Mammal Conference, Barcelona, Spain. (abstract, p566).

À venir

Planque Y, Spitz J, Authier M, Guillou G, Vincent C, Caurant F (*à venir*) Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). 21th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals – The Society for Marine Mammalogy, Florida, USA. *Accepté pour un short talk (Août 2022).*

➔ **Posters**

Avant la thèse

Huon M, **Planque Y**, Jessopp M, Cronin M, Caurant F, Vincent C (2017). Local foraging habitat selection of grey seals in different colonies in France and Ireland. 31st annual conference of the European Cetacean Society, Middlefart, Denmark. (abstract, p209).

Huon M, **Planque Y**, McConnell B, Hammond P, Caurant F, Vincent C (2018). Influence of interspecific interactions between two sympatric seal species on their habitat use and foraging habitat selection. 32nd annual conference of the European Cetacean Society, La Spezia, Italy. (abstract, p110).

• Workshop en conférence internationale (participation)

"Application of stable isotopes in studies of marine mammal ecology, biogeography, and physiology. An introduction and update on developing methodologies." Workshop proposed by Luis A. Hückstädt, Cory Matthews and Seth Newsome. World Marine Mammal Conference, 2019, Barcelona, Spain.

• Rapport scientifique

Planque Y, Huon M, Caurant F, Picard M-H, Beaudet M, Besson K, Blanchard A, Dubois M, Riti A, Tykarska M, Windstein AM, Vincent C, Spitz J (2018). Écologie alimentaire des phoques. *Dans* : Eco-Phoques : Bases scientifiques pour une meilleure connaissance des phoques et de leurs interactions avec les activités humaines en Manche Nord-Est (Vincent C, **Planque Y**, Brévart C, Leviez F, Karpouzopoulos J, Monnet S, Dupuis L, Fremau M-H, Ruellet T, Decomble M, Caurant F, Spitz J). Rapport final pour la région Hauts-de-France et l'AFB. 127 PP. *Rapport en français disponible en ligne* : https://www.researchgate.net/publication/353523831_ECO-PHOQUES_-_Bases_scientifiques_pour_une_meilleure_connaissance_des_phoques_et_de_leurs_interactions_avec_les_activites_humaines_en_Manche_Nord-Est

• Diffusion de données et outils numériques

➔ **Données**

Planque Y, Vincent C, Caurant F, Spitz J (2020). Content of harbour seal (*Phoca vitulina*) and grey seal (*Halichoerus grypus*) scats in prey classified by functional groups (samples collected in the baie de Somme, France, from 2002 to 2019). SEANOE. https://doi.org/10.17882/76780

Planque Y, Vincent C, Guillou G, Lebreton B, Caurant F (2020). $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope compositions of the whisker of 8 harbour seals (*Phoca vitulina*) and 10 grey seals (*Halichoerus grypus*) captured in the baie de Somme, France, in 2008 and 2012, for telemetry tracking. SEANOE. https://doi.org/10.17882/76528

Planque Y, Caurant F, Vincent C (2021). Dive data obtained from telemetry tracking of ten harbour seals (*Phoca vitulina*) and twelve grey seals (*Halichoerus grypus*), captured in the Baie de Somme, France, in 2008 and 2012, and fitted with GPS/GSM tags. SEANOE. https://doi.org/10.17882/80016

➔ **Scripts R**

Planque Y (2021). Identifying diet clusters and interspecific overlap. Script écrit en langage R, disponible depuis GitHub : https://github.com/YannPlanque/Diet_Cluster_and_Overlap *(Script 1)*

Planque Y, Authier M (2021). Isotopic Niche Overlap: considering both intra- and interindividual variability in the identification of isotopic niches with standard ellipses. Script écrit en langage R, disponible depuis GitHub : https://github.com/YannPlanque/Isotopic_Niche_Overlap *(Script 2)*

Planque Y (2021). Identification of foraging areas with dive data obtained from telemetry tracking. Script écrit en langage R, disponible depuis GitHub : https://github.com/YannPlanque/Foraging_Areas_with_Dive_Data *(Script 3)*

• Séminaires nationaux

Avant la thèse (mais en lien direct avec la thèse)

Planque Y, Vincent C (2016). Détermination de l'effort de chasse des phoques veaux-marins et gris en Manche Est : comparaison de deux méthodes. 18e séminaire du Réseau National Echouages (RNE) français, Hyères, France. *Présentation orale en français.*

Planque Y, Vincent C, Caurant F, Picard M-H, Tykarska M, Authier M, Spitz J (2017). Écologie alimentaire des phoques gris et veaux-marins en Manche Est. 19e séminaire du Réseau National Echouages (RNE) français, Le Croisic, France. *Présentation orale en français.*

• Vulgarisation scientifique, conférences grand public et communications aux partenaires

Avant la thèse

Planque Y, Vincent C (2017). Les phoques en région Hauts-de-France : état des connaissances actuelles. 8e édition de la Fête de la mer de Boulogne-sur-Mer - conférence grand public organisée par le Parc Naturel Marin des estuaires picards et de la mer d'Opale, Boulogne-sur-Mer, France. *Présentation orale en français.*

Planque Y, Vincent C, Spitz J, Brévart C, Caurant F, Decomble M, Karpouzopoulos J, Leviez F, Monnet S, Ruellet T, Everard A. Fremau M-H, Thiery P (2018) Population dynamics and feeding ecology of seals in the North of France. Thames Seal Forum 2018, Zoological Society of London, London, United Kingdom. *Presentation in English.*

Pendant la thèse

Planque Y, Huon M, Caurant F, Picard M-H, You L, Beaudet M, Besson K, Blanchard A, Dubois M, Riti A, Tykarska M, Windstein M, Vincent C, Spitz J (2018). Présentation des résultats de l'Axe 2 'Écologie alimentaire' du projet Eco-Phoques. Dans le cadre de : *Restitution des résultats issus du projet Eco-Phoques (2015-2018).* Conférence grand public organisée par le Parc Naturel Marin des estuaires picards et de la mer d'Opale, Boulogne-sur-Mer, France. *Présentation orale en français.*

Planque Y (2019). Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition : présentation des objectifs de la thèse. Réunion annuelle du "Réseau Phoques" français, Cabourg, France. *Présentation orale en français.*

Planque Yann (2019). Phoques en Crottes. Court-métrage réalisé dans le cadre du Festival du Film [Pas Trop] Scientifique (La Rochelle, 18e édition). *Support vidéo.* Disponible sur YouTube : https://youtu.be/OJR-9zQnydE

Planque Y (2021). Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition : présentation de quelques résultats et des échéanciers de la fin de thèse. Réunion annuelle du "Réseau Phoques" français. *Présentation orale en français.*

• Formations doctorales

➔ Spécifiques

- **Formation au logiciel R**. 16 heures.
  Utilisation des packages tidyr, tidyverse, dplyr.
  Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, La Rochelle Université. Mars 2019.
  Formateur : Benoît Simon-Bouhet.
  Modélisation dans un cadre bayésien en langage Stan sous R.
  Observatoire Pelagis, La Rochelle Université. Mars 2019.
  Formateur : Matthieu Authier.

- **LaTEX : Rédaction documents scientifiques**. 16 heures.
  Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, La Rochelle Université. Janvier 2020.
  Formateur : Benoît Simon-Bouhet.

- **Migration d'ArcMap vers ArcGIS Pro**. 15 heures.
  ESRI France. Juillet 2020.
  Formatrice : Pascaline Wallemacq.

➔ Transversales

- **Formation à la pédagogie universitaire**.
  La Rochelle Université. Janvier-Mars 2019. 15 heures.
  Formatrice : Violaine Charil.

- **Réalisation d'un film pour le Festival du Film [Pas Trop] Scientifique**.
  Festival organisé par l'Association des Doctorants et jeunes chercheurs de La Rochelle Université, ADocs. Octobre 2019. https://youtu.be/OJR-9zQnydE

- **Colloque des doctorants de deuxième et troisième années**.
  École doctorale EUCLIDE, La Rochelle Université. Septembre 2021.
  Prix de la meilleure présentation des doctorants de 3e année (prix délivré par les doctorants de 3e année).
  Poster de vulgarisation scientifique sur mon sujet de thèse :
  https://www.researchgate.net/publication/354782009_Poster_de_these_Ecologie_trophique_de_deux_especes_sympatriques_de_phoques_en_peripherie_de_leur_aire_de_repartition

Encadrements de stagiaires

Lucien YOU. Étude de la variabilité interspécifique et saisonnière du régime alimentaire des phoques veaux-marins et gris en Manche Nord-Est française. Stage de Master 1 au CEBC, printemps 2019, 8 semaines. Master *Sciences Pour l'Environnement*, parcours *Gestion de l'Environnement et Ecologie Littorale*, La Rochelle Université. Co-encadrement avec Florence Caurant.

Julie CHARRIER. Caractérisation du comportement de chasse de deux espèces de phoques en baie de Somme par analyse de données de plongée issues de suivis télémétriques. Stage de Master 1 au CEBC, printemps 2020, 8 semaines. Master *Sciences Pour l'Environnement*, parcours *Gestion de l'Environnement et Ecologie Littorale*, La Rochelle Université. Encadrement complet.

Théo GARNIER. Écologie alimentaire des phoques veaux-marins (*Phoca vitulina*) et gris (*Halichoerus grypus*) à Saint-Pierre-et-Miquelon. Stage de Master 2 au CEBC, 1er semestre 2021, 6 mois. Master *Sciences de la Mer et du Littoral*, mention *Biologie*, Université de Bretagne Occidentale. Stage réalisé sous la direction de Florence Caurant, Cécile Vincent et Jérôme Spitz. Co-encadrement de ma part.

Activités d'enseignement

Enseignements dispensés pendant la thèse au Département de Biologie de La Rochelle Université, au sein de formations en *Licence Sciences de la Vie* et en *Master Sciences pour l'Environnement.*

Nombres d'heures dispensées (avant et pendant la thèse) :

215 heures : 3h CM, 15h TD, 129h TP, 22h TEA pendant la thèse, et 46h TP avant la thèse.

Disciplines :

- TP Sciences de la vie : observation de cellules végétales au microscope (L1)
- TP Biologie Animale : dissections (L2)
- TD Lecture d'article scientifique et écriture d'un résumé (M1)
- TP Mammifères marins : odonto-chronologie et régime alimentaire (L3)
- CM, TD, TP Analyse de données issues de suivis télémétriques : présentation de méthodes et suivis de groupes de projets d'analyses de données (M1)
- Encadrement d'un groupe de projet d'étudiants en M2 informatique.

Table des matières

1 Introduction générale 1

1.1 Écologie trophique et concept de niche 3

1.2 Interactions inter- et intraspécifiques 6

1.3 Stratégies d'approvisionnement des ressources : de l'échelle individuelle à l'échelle populationnelle 8

1.4 Prédateurs supérieurs marins plongeurs à place centrale : quelles stratégies dans les dimensions horizontale et verticale ? 11

1.5 Prédateurs supérieurs marins : quelle place au sein des écosystèmes ? 15

1.6 Deux espèces sympatriques : le phoque veau-marin et le phoque gris 16

1.7 Objectifs et plan de thèse 27

2 Matériels et méthodes 31

2.1 Zone d'étude 33

2.2 Suivis télémétriques 34

2.2.1 Captures de phoques et déploiement de balises 34

2.2.2 Balises GPS/GSM et données 38

2.2.3 Approches horizontale et verticale 47

2.2.4 Analyse de données de plongée avec détection de tentatives de capture de proies (avec accéléromètres) 54

2.2.5 Identification des zones de chasse 62

2.2.6 Variabilité intraspécifique des zones de chasse 68

2.3 Isotopes stables 69

2.3.1 Généralités 69

2.3.2 Niches isotopiques 72

2.3.3 Chevauchement des niches isotopiques 77

2.3.4 Variabilité intraspécifique des niches isotopiques 78

2.3.5 Positionnement des valeurs isotopiques de proies potentielles par rapport aux niches isotopiques de phoques 78

2.4 Analyse du régime alimentaire 79

2.4.1 Généralités 79

2.4.2 Chevauchement interspécifique 85

2.4.3 Clusters alimentaires fonctionnels 85

2.4.4 Variabilité intraspécifique du régime alimentaire 86

3 Méthodologies d'identification des zones et comportements de chasse 89

3.1 Démarche scientifique 91

3.2 Zones de chasse : comparaison des approches horizontale et verticale 93

3.3 Classification des plongées (avec PCAs) 99

3.3.1 Représentation multivariée des plongées 99

3.3.2 Classification des plongées (clustering) 102

3.3.3 Composante benthique des plongées 109

3.4 Zones de chasse : comparaison entre approches horizontale, verticale et clusters de plongées111
3.5 Discussion 123
3.5.1 Première étape : la comparaison des zones de chasse détectées par les approches horizontale et verticale sans tentatives de capture de proies 123
3.5.2 Seconde étape : une analyse plus approfondie du comportement en plongée renforcée par des accéléromètres 126
3.5.3 Troisième étape : des conclusions plus précises sur la capacité de différentes approches à détecter les zones de chasse 132
3.5.4 Quelles perspectives sur la détection des zones de chasse ? 139

4 Niches trophiques 147
4.1 Démarche scientifique 149
4.2 Régime alimentaire 150
4.2.1 Composition taxonomique du régime alimentaire 150
4.2.2 Comparaison interspécifique des tailles de proies 153
4.2.3 Clusters alimentaires fonctionnels 155
4.2.4 Variations saisonnières et interannuelles 157
4.2.5 Structuration intraspécifique de l'image du régime alimentaire 160
4.3 Niches isotopiques 162
4.3.1 Variabilité interannuelle et chevauchement interspécifique 164
4.3.2 Variabilité isotopique interindividuelle 167
4.3.3 Positionnement des valeurs isotopiques de proies potentielles par rapport aux niches isotopiques de phoques 170
4.3.4 Isotope stable du soufre $\delta^{34}S$ dans les vibrisses de quatre individus 171
4.4 Zones de chasse 175
4.4.1 Comparaison interspécifique 175
4.4.2 Variabilité intraspécifique des zones de chasse 179
4.5 Discussion 191
4.5.1 Chevauchement des niches trophiques évaluées par différentes approches 191
4.5.2 Variabilité intraspécifique et stratégies individuelles 207
4.5.3 Potentiel de compétition interspécifique et implications 218

5 Conclusions et perspectives 231
5.1 Une compréhension intégrée des stratégies de chasse et de l'écologie trophique des phoques 233
5.2 Des connaissances utiles aux enjeux de gestion et de conservation 236
5.3 Perspectives d'études 238

Références bibliographiques 241
Annexes 267
Articles scientifiques 275

CHAPITRE 1

1 Introduction générale

Un groupe de phoques gris et quelques phoques veaux-marins sur un reposoir, baie de Somme. Photo Yann Planque

1.1 Écologie trophique et concept de niche

La survie d'individus d'une espèce animale et le bon fonctionnement de leur biologie (*e.g.* croissance somatique, reproduction) dépendent avant tout de leur capacité à s'alimenter sur des ressources en quantité suffisante (Pianka 1976; Stearns 1992). L'enjeu est alors de savoir comment ces espèces animales exploitent leur environnement et se partagent les ressources pour subsister (Schoener 1974). Chaque organisme d'un écosystème interagit avec d'autres organismes par des relations d'alimentation, et l'ensemble de ces relations constitue un réseau trophique. L'écologie de chaque espèce est donc intimement connectée à celle des autres, que ce soit directement (*e.g.* par consommation ou prédation) ou indirectement (*e.g.* par compétition). L'étude de l'écologie trophique d'une espèce vise à connaître son rôle au sein d'un écosystème, à identifier et mesurer l'intensité de ses relations d'alimentation avec d'autres composantes de l'écosystème (liens entre proies et prédateurs par exemple), et à comprendre les stratégies d'acquisition des ressources qu'elle déploie pour subsister.

La niche écologique est l'image théorique de la position occupée par une espèce dans son environnement. Cet espace est conceptualisé selon « n » dimensions qui correspondent aux facteurs environnementaux biotiques et abiotiques dont l'espèce dépend (Hutchinson 1957). Ces dimensions consistent en deux grands types : celles qui concernent l'habitat abiotique dans lequel évolue l'espèce (*e.g.* température de l'environnement, Magnuson et al. 1979), et celles qui portent sur l'utilisation des ressources (*e.g.* types de proies ciblées) (Hutchinson 1978). Ce second type constitue la niche trophique qui est le sous-ensemble de la niche écologique portant sur l'acte d'alimentation. La niche trophique d'un consommateur se décline selon trois axes principaux : le type de proies ciblées (*e.g.* quelles espèces, quels traits fonctionnels, quelle taille d'individus), la distribution spatiale de l'effort de chasse (quelles sont ses zones de chasse), et la dimension temporelle de cet effort (quelles variations saisonnières ou interannuelles des types de proies et/ou de localisations) (Figure 1.A). Tout comme la niche écologique au sens large, la niche trophique d'une espèce est un espace hyper-volumique défini par de nombreuses dimensions environnementales, ici trophiques (Figure 1.B), et il s'avère alors difficile de l'évaluer de façon exhaustive (*e.g.* Leibold 1995; Newsome et al. 2007). Ces informations d'ordre trophique sont associées à la niche « réalisée » par une espèce animale. La niche « réalisée » correspond à la position réelle utilisée par cette espèce dans son environnement (conditions biotiques et abiotiques), mais qui découle aussi des interactions biotiques qu'elle rencontre (*e.g.*

compétition). Elle n'est alors qu'une partie de la niche « fondamentale » qui correspond à la position que l'espèce pourrait théoriquement occuper dans l'environnement (cf. conditions environnementales théoriques permettant la survie de l'espèce) (Kearney 2006).

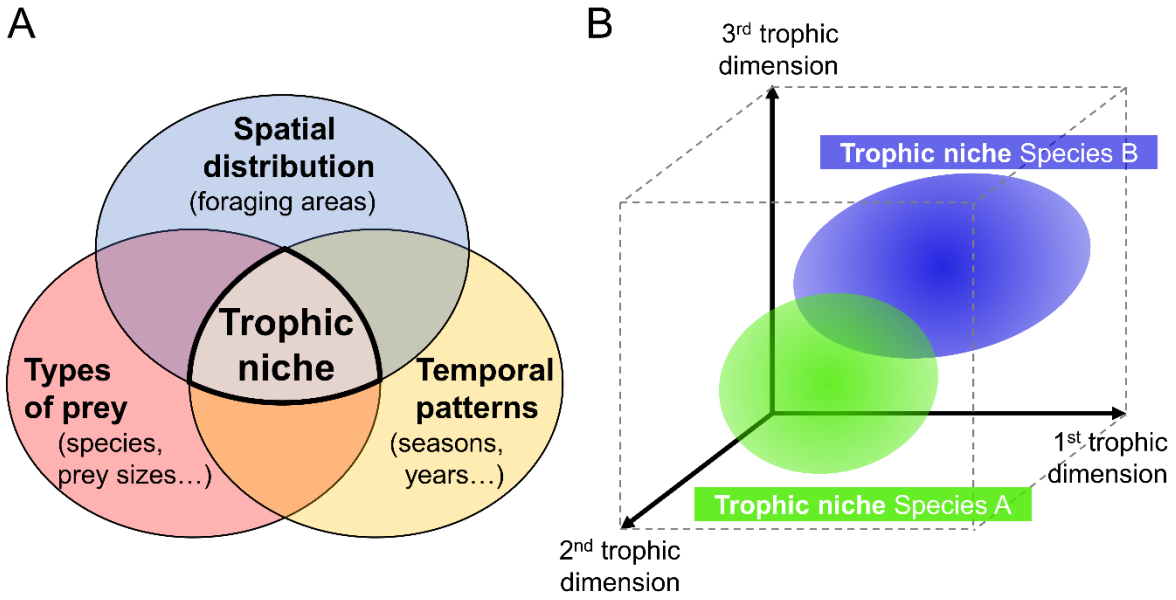


Figure 1 : Représentations schématiques des trois axes majeurs constituant la niche trophique d'une espèce (**A**) et des niches trophiques de deux espèces dans un espace théorique multi-dimensionnel (ici trois dimensions trophiques) (**B**). [Schematic representations of the three major axes describing the trophic niche of a species (**A**) and of two species trophic niches characterised in a theorical multidimensional space (here three trophic dimensions) (**B**)].

De nombreuses méthodologies ont été proposées pour décrire le régime alimentaire, une composante permettant de définir la niche trophique des espèces, populations ou individus. Le comportement d'alimentation peut parfois être directement observé *in situ* (*e.g.* Margalida et al. 2005), mais l'application de cette technique est limitée voire impossible pour de nombreuses espèces cryptiques (*e.g.* espèces aquatiques mobiles). D'autres méthodes empiriques indirectes sont alors généralement utilisées pour déterminer le bol alimentaire d'une espèce animale telles que l'analyse des restes alimentaires contenus dans le tractus digestif, les fèces ou pelotes de réjections (*e.g.* Hyslop 1980; Pierce et Boyle 1991). Ce type de méthode comporte cependant certaines limites telles que la digestion différentielle des restes alimentaires (*e.g.* Bowen et Iverson 2013), et ne donne qu'une image unique et instantanée du régime alimentaire. Des méthodes de biologie moléculaire telles que le séquençage de l'ADN des résidus trouvés dans le tractus digestif ou les fèces se sont également développées récemment afin d'identifier les espèces proies consommées (Deagle et al. 2005; Tollit et al. 2009; Flanders et al. 2020), et

peuvent parfois apporter des informations complémentaires aux estimations plus classiques et plus quantitatives du régime alimentaire (*e.g.* Jeanniard-du-Dot et al. 2017). La composition chimique de certains tissus biologiques apporte un haut potentiel informatif sur les stratégies alimentaires des individus d'une espèce, puisqu'elle est parfois, dans certains cas, intrinsèquement liée à la composition des ressources consommées. Différents types de paramètres chimiques s'avèrent alors être de bons « traceurs écologiques ». C'est le cas par exemple des rapports de certains isotopes stables (*e.g.* carbone et azote) qui peuvent renseigner sur les sources de carbone et l'habitat utilisé ($\delta^{13}C$ qui reflète la source de la production primaire à la base du réseau trophique) ainsi que sur la position trophique d'un consommateur (azote $\delta^{15}N$) (Post 2002; Fry 2006). D'autres traceurs écologiques tels que les acides gras à longues chaines peuvent aussi apporter des informations sur le profil général du régime alimentaire d'une espèce (Dalsgaard et al. 2003; Budge et al. 2006). Les éléments traces non essentiels (cf. contaminants) contenus dans les tissus d'une espèce animale, tels que le mercure, peuvent aussi être des traceurs écologiques utilisés pour étudier son écologie trophique (Furness et Camphuysen 1997; Catry et al. 2008). Ces traceurs apportent généralement une information qualitativement moins détaillée sur les ressources que les techniques descriptives du régime alimentaire, mais peuvent avoir une intégration spatio-temporelle des stratégies alimentaires à plus large échelle que des contenus digestifs ou de fèces. Ces traceurs écologiques incluent alors les dimensions spatiale et temporelle de la niche trophique à des échelles variables, en fonction de l'échantillon biologique étudié (de quelques heures avant le prélèvement pour du sang, jusqu'à plusieurs mois pour des tissus kératineux à croissance [poils, plumes, vibrisses], *e.g.* Bearhop et al. 2002; Newsome et al. 2009). Enfin, les études de bio-télémétrie et de bio-logging peuvent apporter des informations sur la localisation de ces animaux dans l'espace grâce au déploiement d'outils de mesure sur quelques individus (*e.g.* Cooke et al. 2004; Ropert-Coudert et al. 2009), ce qui peut aider à définir les dimensions spatiale et temporelle de la niche trophique. D'autres méthodes telles que le suivi par des campagnes d'observation peuvent aussi permettre d'évaluer la distribution spatiale d'animaux qui peuvent être difficilement suivis par télémétrie (*e.g.* suivi de distribution de certains prédateurs marins par campagnes aériennes/maritimes ; *e.g.* cétacés, Laran et al. 2017).

1.2 Interactions inter- et intraspécifiques

La niche trophique d'une espèce présente dans un écosystème peut aussi être structurée par les interactions directes ou indirectes avec d'autres espèces (interactions interspécifiques) ou entre congénères (interactions intraspécifiques). L'étude de la compétition interspécifique est un objectif majeur en écologie puisque cette dernière structure les niches et communautés (MacArthur et Levins 1967; Pianka 1974; Abrams 1980; Alley 1982). Cette interaction indirecte entre deux espèces peut être le produit du chevauchement de leurs niches trophiques, c'est-à-dire qu'elles sont marquées par de fortes similarités sur de nombreuses dimensions (*e.g.* utilisation de mêmes ressources, au même moment, au même endroit) (Hutchinson 1957; Alley 1982). Les espèces sympatriques qui ont des similarités de traits fonctionnels, de régime alimentaire, de stratégies et d'aires de chasse peuvent typiquement présenter un chevauchement trophique, et ainsi coexister ou entrer en compétition pour la ressource (*e.g.* González-Solís et al. 1997; Jones et Barmuta 1998; Cupples et al. 2011). Le principe d'exclusion compétitive de Gause (1932) suggère alors que deux espèces qui partagent une niche similaire ne peuvent coexister, et ce plus spécifiquement lorsque la ressource utilisée est en quantité limitée, ce qui doit théoriquement mener à l'exclusion de l'espèce la moins adaptée (Hardin 1960; Begon et al. 1986).

Deux espèces sympatriques peuvent coexister de façon stable si leurs niches se différencient au moins sur une dimension trophique, *i.e.* soit par partitionnement des ressources utilisées, soit spatialement, soit temporellement (Schoener 1974). Cela peut se traduire par exemple par l'utilisation de ressources similaires (cf. même régime alimentaire), mais par un effort de chasse ségrégé dans le temps et/ou l'espace (*e.g.* Wilson 2010; Granroth-Wilding et Phillips 2019; Gulka et al. 2019). C'est ce que Wilson (2010) a mis en évidence sur trois espèces de manchots sympatriques en Antarctique (manchot Adélie *Pygoscelis adeliae*, manchot à jugulaire *P. antarctica* et manchot papou *P. papua*) qui s'alimentent toutes essentiellement de Krill (*Euphausea superba*) mais à différentes strates de profondeurs et à différentes périodes de la journée (matin, après-midi ou nuit) selon l'espèce. Cependant, bien que la théorie de différenciation de niche soit dans ce cas respectée dans la dimension spatiale, et tend à appuyer un mécanisme de coexistence entre espèces sympatriques, Wilson (2010) a habilement suggéré que l'hypothèse de compétition indirecte ne pouvait pas être totalement exclue à partir du moment où les proies sont hautement mobiles et présentes dans les niches de plusieurs

prédateurs. La coexistence entre deux prédateurs qui ont un régime alimentaire similaire peut aussi se traduire par la prédation sur des espèces proies communes mais sur des gammes de tailles différentes, c'est-à-dire à des stades de vie différents (De Roos et al. 2008; Brink et al. 2015). Cependant, ce mécanisme n'implique pas une ségrégation parfaite des niches puisque la présence d'individus plus âgés d'une espèce proie dépend directement du recrutement de jeunes individus, et vice-versa (Murdoch et al. 2013). La description exhaustive des niches trophiques des espèces selon de multiples dimensions est donc un enjeu majeur en écologie pour aborder les hypothèses de compétition et/ou de coexistence (Friedemann et al. 2016; Costa-Pereira et al. 2019).

Les interactions intraspécifiques structurent aussi largement la niche trophique d'une espèce, dont plus particulièrement la compétition trophique entre individus conspécifiques. Les effets d'une compétition entre individus peuvent alors être théoriquement atténués par un partitionnement intraspécifique de la niche trophique sur au moins un de ses trois principaux axes (alimentation, spatial et temporel) (*e.g.* Ratcliffe et al. 2013; Zhao et al. 2014; Jones et al. 2020). La différenciation trophique à l'échelle de l'espèce peut usuellement se mettre en place par une ségrégation sexuelle (Breed et al. 2013; Ratcliffe et al. 2013), par un mécanisme d'ontogénie (Field et al. 2005; Carter et al. 2020) et/ou par une spécialisation des individus (Bolnick et al. 2003; Sargeant 2007). Une trop forte similarité trophique entre un nombre croissant de congénères peut mener par exemple à une augmentation de la diversité alimentaire à l'échelle de l'espèce, permettant de réduire la compétition interindividuelle (Svanbäck et Bolnick 2007). La compétition intraspécifique pour la ressource est un facteur qui limite le nombre d'individus d'une population par mécanisme de densité-dépendance (Southwood et al. 1974). Une réduction de cette compétition par partitionnement (ou élargissement) de la niche peut alors mener à une augmentation la capacité de charge de la population (Zhao et al. 2014; Jones et al. 2020). Ainsi, l'étude de la variabilité intraspécifique de la niche, dont les différences interindividuelles, est importante pour mieux appréhender l'écologie d'une espèce.

L'identification directe des interactions trophiques telles que la compétition est souvent impossible dans le milieu naturel, et ce plus particulièrement pour les espèces hautement mobiles. Quelques études ont tout de même réussi à mesurer directement les effets d'une compétition interspécifique sur le terrain (*e.g.* Schoener 1983; Alatalo et al. 1985). C'est ce qu'ont testé Alatalo et al. (1985) sur quatre espèces cooccurrentes d'oiseaux (*Parus montanus*, *Parus critatus*, *Parus ater*, et *Regulus regulus*) : ils ont ainsi observé que la niche trophique des

deux dernières espèces s'étend spatialement lorsque le nombre de *P. montanus* et *P. critatus* est artificiellement réduit dans une zone test, en comparaison avec une zone contrôle où les quatre espèces sont naturellement conservées. Cependant, ce type d'étude en milieu contrôlé est peu applicable dans la plupart des cas d'étude. Une alternative, lorsque de telles études en milieu contrôlé ne sont pas envisageables, est alors de mesurer le chevauchement entre les niches trophiques de plusieurs espèces cooccurrentes comme indice du potentiel de compétition trophique entre ces espèces (*e.g.* Pianka 1974; Ballejo et al. 2018; Ogloff et al. 2019). Cette approche a largement été explorée en écologie depuis plusieurs décennie – Pianka (1974) est un exemple d'étude « empirique » dans ce domaine. Cette approche permet de mieux appréhender le phénomène de compétition entre plusieurs espèces, bien qu'elle ne permette pas de confirmer ou non l'existence d'une compétition effective. La mesure du chevauchement interspécifique apparaît donc plus comme un indice de potentielles interactions compétitives puisqu'elle ne fournit aucune preuve de leur existence. Cette méthode indirecte s'avère tout particulièrement adaptée aux prédateurs mobiles et cryptiques tels que les prédateurs supérieurs marins qui vivent et évoluent dans un large environnement en trois dimensions ; cependant établir un protocole expérimental sur ce type d'espèce à une échelle compatible à ses réalités écologiques est très limité.

1.3 Stratégies d'approvisionnement des ressources : de l'échelle individuelle à l'échelle populationnelle

➔ Spécialisation des individus

Il est largement admis que la niche trophique d'une espèce animale à l'échelle d'une population (ou d'une colonie) est étroitement liée au comportement d'acquisition des ressources des individus qui la composent (*e.g.* Bolnick et al. 2003; Sargeant 2007; Cleasby et al. 2015; Schwarz et al. 2021). En effet, la forte variabilité trophique intraspécifique observée au sein d'une espèce animale peut parfois s'expliquer par une spécialisation individuelle des stratégies de chasse (Bolnick et al. 2003), ce qui peut avoir une incidence majeure sur la structure de la niche (Sargeant 2007). Ces différences de comportement entre individus peuvent avoir des origines physiologiques ou morphologiques telles que le sexe, l'âge, la taille et/ou les conditions corporelles (*e.g.* Polis 1984; Lima et al. 2019), être liées aux traits d'histoire de vie des individus et à leur ontogénie (*e.g.* Kernaléguen et al. 2016), et peuvent aussi découler d'un mécanisme

écologique permettant de minimiser une éventuelle compétition intra- et interspécifique (*e.g.* Kuhn et al. 2014). La spécialisation individuelle aurait alors lieu lorsque chaque individu n'occupe qu'une petite partie de la niche de l'espèce, et lorsque les différences interindividuelles ne peuvent pas uniquement s'expliquer par les facteurs physiologiques/morphologiques (Sommerfeld et al. 2013b; Ingram et al. 2018). Identifier les facteurs externes (*e.g.* présence de potentiels compétiteurs, limitation en ressources) et ceux agissant à l'échelle individuelle, induisant de potentielles stratégies individuelles de chasse et modelant la niche trophique, apparaît donc comme un enjeu prioritaire pour déterminer comment une population subvient à ses besoins et s'adapte aux changements de son environnement (Carneiro et al. 2017).

➔ Généralisme *vs* spécialisme

À l'échelle populationnelle, une espèce peut être considérée comme généraliste ou spécialiste selon la taille de sa niche trophique sur une ou plusieurs dimension(s) (principalement alimentaire, mais également spatiale et/ou temporelle). Une population peut s'avérer généraliste soit parce que les individus qui la composent sont généralistes, consommant tous la même variété de ressources dans un domaine spatial et temporel semblable, soit parce que les individus qui la composent se spécialisent chacun sur des ressources différentes et/ou dans un domaine spatial et temporel différent (*i.e.* avec de fortes différences trophiques interindividuelles) (Bolnick et al. 2003, 2007; Woo et al. 2008; Vander Zanden et al. 2010). L'étude réalisée par Vander Zanden et al. (2010) sur la tortue Caouanne (*Caretta caretta*) fournit un bon exemple d'une population généraliste composée d'individus spécialistes. En effet, si cette espèce est caractérisée par une large niche trophique au niveau alimentaire et spatial à l'échelle de la population, et peut alors être considérée comme généraliste, Vander Zanden et al. (2010) ont constaté que les individus d'une même population sont marqués par une forte stabilité isotopique intra-individuelle sur plus de 12 ans et sont marqués par des différences isotopiques entre individus conspécifiques, ce qui suggère une forte spécialisation à l'échelle individuelle. À l'inverse, une espèce animale est considérée comme spécialiste dès lors que les similarités trophiques entre individus d'une population sont fortes et que la niche trophique est restreinte (généralement au niveau alimentaire) (Futuyma et Moreno 1988; Poisot et al. 2011). L'étude des stratégies individuelles est donc bien d'ordre prioritaire, cependant il est important de noter que généralisme et spécialisme forment un *continuum* dont la distinction peut parfois être subjective et qui repose donc essentiellement sur des critères comparatifs entre espèces, populations ou individus.

➔ Théorie de l'approvisionnement optimal

Les individus d'espèces animales mobiles doivent faire des choix pour acquérir les ressources nécessaires à leur survie dans l'environnement : elles doivent plus particulièrement décider où s'alimenter, quand s'alimenter et de quoi s'alimenter. Les ressources alimentaires sont généralement hétérogènes dans un environnement, ce qui pousse les espèces animales à adopter des comportements qui permettant d'optimiser l'exploitation de ces ressources. La théorie de l'approvisionnement optimal (*Optimal Foraging Theory*, OFT) est centrale en écologie et explique qu'une espèce adopte une stratégie de quête alimentaire permettant d'optimiser l'exploitation des ressources (gains énergétiques) tout en minimisant les coûts énergétiques pour y accéder (cf. déplacement, effort de chasse) (Emlen 1966; MacArthur et Pianka 1966; Charnov 1976). Ceci implique un processus décisionnel des individus dans un contexte de connaissance préalable de l'environnement et des seuils menant à des bénéfices énergétiques (*e.g.* Stephens et Krebs 1986), leur permettant ainsi d'optimiser leur bonne santé physique. Suivant cette théorie, le comportement de chasse d'une espèce pourrait se structurer selon cette contrainte d'optimisation et expliquer l'utilisation des différents axes de la niche trophique : sélection des proies les plus énergétiquement profitables (alimentation), utilisation des zones de chasse où les proies ciblées sont en quantité suffisante (spatial) et optimisation temporelle de l'effort de chasse. La compétition et la prédation sont également deux facteurs qui peuvent structurer un comportement d'approvisionnement optimal, l'objectif pour une espèce étant alors d'éviter au plus ces interactions directes et indirectes pour parvenir à une ressource suffisante (Brown 1988).

La distribution hétérogène et souvent agrégée des ressources dans l'environnement, et plus spécifiquement en *patchs* (zones de plus forte concentration des proies), conditionne le comportement de recherche alimentaire d'un consommateur spatialement et temporellement (Charnov 1976; Stephens et Krebs 1986; Fauchald 1999). Le gain que tire un consommateur est alors fonction du temps passé à trouver et atteindre un *patch* de proies (trajet) et du temps passé au sein de ce *patch* (Charnov 1976). Dans la dimension horizontale de l'espace bidimensionnel latitude-longitude, la recherche optimisée de ressources est censée mener en théorie à un comportement en zones de recherche restreinte (*Area-Restricted Search*, ARS) qui se caractérise par l'augmentation du temps passé au sein d'une zone précise (Johnson et al. 1992; Fauchald et al. 2000). Les prédateurs ciblent alors spatialement leur effort de chasse là

où leurs proies sont en plus haute densité (Kareiva et Odell 1987; Fauchald 1999; Thums et al. 2011), à l'échelle spatiale des plus fortes densités de proies (Fauchald et al. 2000).

1.4 Prédateurs supérieurs marins plongeurs à place centrale : quelles stratégies dans les dimensions horizontale et verticale ?

➔ Prédateurs à place centrale

Certains prédateurs peuvent avoir des contraintes biologiques non-alimentaires telles que la reproduction, le repos, et/ou la nécessité de s'abriter (*e.g.* pour échapper à la prédation) qui nécessitent de retourner fréquemment à un site précis, localisé à un autre endroit que ses zones de chasse. Pour certaines espèces, ce site correspond à une « colonie » qui regroupe de nombreux individus conspécifiques. Dans ce cas, le comportement d'alimentation de ce type de prédateur est structuré par ces contraintes, comme expliqué par la théorie de l'approvisionnement optimal, à partir d'une place centrale (*Central Place Foraging*) (Orians et Pearson 1979). Cette extension de la théorie de l'approvisionnement optimal suggère que les déplacements d'un prédateur à place centrale sont conditionnés par le besoin de revenir sur à son site central après s'être alimenté à un endroit spécifique (au sein d'un *patch* de proies). La distance qui sépare les sites d'alimentation du site central est alors un paramètre essentiel dans la balance coût-bénéfice, et dans la décision d'aller s'alimenter sur un *patch*, ou non (Schoener 1979). Cette distance à leur zone de chasse doit alors être suffisamment petite et avoir un coût raisonnable (de transport) pour le prédateur par rapport au gain alimentaire qu'il en tirera (quantité et qualité des ressources présentes). Suivant ce comportement théorique, les mouvements horizontaux de prédateurs à place centrale devraient se rapprocher d'un comportement en ARS où les transits entre le site central et le *patch* de proies sont restreints au profit d'un effort de chasse accru au sein de ce *patch*.

➔ Prédateurs supérieurs marins plongeurs : ajout d'une dimension verticale

Les prédateurs supérieurs marins plongeurs constituent un cas d'étude particulier en écologie puisqu'ils évoluent et s'alimentent dans un vaste environnement dynamique tridimensionnel : l'océan ouvert. Leur comportement se structure alors selon leurs déplacements dans une dimension verticale – la profondeur à laquelle ils plongent – en complément de ceux

dans l'espace horizontal (latitude-longitude). Les prédateurs plongeurs à respiration aérienne tels que les mammifères marins, les oiseaux marins et les tortues marines sont également soumis à une contrainte physiologique qui est de retourner fréquemment à la surface pour respirer (Kooyman 1965). La question est alors de savoir comment ces prédateurs utilisent cet environnement 3-D pour trouver leurs proies. Basée sur la théorie de l'approvisionnement optimal, la « théorie de la plongée optimale » postule qu'un prédateur plongeur à respiration aérienne maximise son temps en plongée à la profondeur où il trouve ses proies, tout en minimisant les coûts (en dioxygène) nécessaires pour y accéder (Kramer 1988; Houston et Carbone 1992; Carbone et Houston 1996). Dans ce cas spécifique, la surface peut être considérée comme une « place centrale » du prédateur à l'échelle d'une plongée, où l'animal a un comportement contraint dans sa dimension verticale (Houston et Carbone 1992). Un comportement en ARS pourrait alors aussi être attendu sous l'eau, dans les dimensions horizontale et verticale, lorsque le prédateur restreint ses mouvements pour chercher ses proies (Bailleul et al. 2010). Les espèces plongeuses qui sont donc à la fois des prédateurs à place centrale et à respiration aérienne (*e.g.* pinnipèdes, oiseaux marins plongeurs, tortues marines) ont ainsi un comportement d'alimentation structuré par ces contraintes (physiologiques et biologiques) dans les dimensions horizontale et verticale, à l'échelle des trajets en mer et des plongées respectivement.

➔ L'étude du comportement de quête alimentaire : utilisation d'outils de suivis télémétriques, application d'approches horizontale et verticale et indices du comportement de chasse

L'étude du comportement en mer des prédateurs supérieurs marins plongeurs est une discipline complexe puisque ce sont des animaux dits « cryptiques ». Il est alors presque impossible de pouvoir observer directement leur comportement chasse qui a généralement lieu sous la surface, excepté sur de très courtes périodes de suivi (cf. enregistrements vidéos par caméras embarquées pendant quelques heures, *e.g.* Bowen et al. 2002). Un nombre croissant d'études de « bio-logging » et de « bio-télémétrie » ont pu être effectuées ces trente dernières années sur des espèces animales mobiles dans leur milieu naturel, et ce grâce à un développement accru des outils et technologies de suivis (*e.g.* systèmes de localisation en surface, capteurs de pression pour enregistrer la profondeur en plongée, accéléromètres et magnétomètres pour mesurer les changements de vitesse et de direction). Les deux types

d'étude nécessitent de déployer des capteurs/balises sur les animaux. Dans le cas du « bio-logging », les données enregistrées (*e.g.* localisation, en plongée), souvent en haute fréquence, sont accumulées à bord de l'appareil qui doit être récupéré pour en extraire les données brutes (Ropert-Coudert et al. 2009). Dans le cas de la « bio-télémétrie », les outils déployés permettent aussi d'enregistrer des données de localisation et de plongée, mais ces dernières sont habituellement transmises à distance par satellites (*e.g.* Argos), par réseau de téléphonie mobile (GSM) ou par signal radio (VHF) (Cooke et al. 2004). Toutes les données acquises lors de ces types de suivis renseignent sur le comportement des prédateurs marins plongeurs, et permettent ainsi d'identifier leur comportement de chasse (*e.g.* Carter et al. 2016). Des équipements de suivis télémétriques et de bio-logging sont de plus en plus déployés sur de nombreux types de prédateurs marins tels que les oiseaux marins (*e.g.* Ropert-Coudert et al. 2004; Zimmer et al. 2007; Sommerfeld et al. 2013a), les tortues marines (*e.g.* Chambault et al. 2016; Freitas et al. 2018) ou les mammifères marins (*e.g.* Austin et al. 2006; Heerah et al. 2014; Prieto et al. 2014), afin d'étudier leurs déplacements et comportements de chasse.

L'acquisition d'informations qui caractérisent la « réalité de terrain » de l'effort de chasse des prédateurs plongeurs reste ardue, malgré les développements technologiques récents. De nombreuses études de suivis télémétriques ont alors utilisé des indices comportementaux basés sur des données de localisation et/ou de plongée, pour identifier le comportement de chasse des prédateurs dans les dimensions horizontale et/ou verticale (*e.g.* Schreer et Testa 1996; Fauchald et Tveraa 2003; Bailleul et al. 2008, et voir la revue de Carter et al. 2016). Ces études se basent alors sur la théorie de l'approvisionnement optimal dans la dimension horizontale (*e.g.* détection d'un comportement en ARS) et sur la théorie de la plongée optimale dans la dimension verticale (*e.g.* analyses des métriques de plongée), dans l'optique de caractériser un comportement de chasse probable. La plupart des études ont généralement porté sur l'utilisation d'une seule approche, soit dans la dimension horizontale (*e.g.* Jonsen et al. 2005; Breed et al. 2009) soit dans la dimension verticale (*e.g.* Schreer et Testa 1996; Baechler et al. 2002) séparément. Des études ont alors comparé la capacité des données de localisation (dimension horizontale) et des données de plongée (dimension verticale) à détecter un comportement de chasse (Robinson et al. 2007; Dragon et al. 2012; Ramasco et al. 2015). Certains auteurs ont alors trouvé que les résultats issus d'approches horizontales n'étaient pas concordants avec les zones de chasse prédites avec les données de plongée – c'est le cas pour des éléphants de mer du Nord ou pour des albatros de Laysan (Robinson et al. 2007) – alors

que d'autres ont détecté une relation positive du comportement de chasse détecté entre les dimensions horizontale et verticale – par exemple pour des phoques veaux-marins (Ramasco et al. 2015). Les conclusions sont donc variées d'un cas à l'autre et portent essentiellement sur la capacité des approches à détecter un effort de chasse, mais moins sur leur efficacité pour spatialiser les zones de chasse. Enfin, des études plus récentes ont suggéré que l'intégration des mouvements horizontaux et verticaux au sein d'une même approche permet d'améliorer l'identification de l'effort de chasse d'éléphants de mer austraux (Bailleul et al. 2008; Bestley et al. 2015; Vacquié-Garcia et al. 2015), ce qui renforce l'importance des mouvements verticaux pour comprendre le comportement de prédateurs plongeurs (Carter et al. 2016).

Dans certains cas, l'étude du comportement de chasse dans les dimensions horizontale et/ou verticale a été complétée par des indices de l'activité de chasse. Ils apportent alors une information qualitative et quantitative du comportement de chasse probable qui peut être particulièrement intéressante pour tester l'efficacité d'une approche ou pour caractériser un comportement en surface/plongée. Ces indices sont par exemple :

- le taux de dérive passive d'un animal en plongée comme indice de sa condition corporelle ; une augmentation de la flottabilité reflète l'acquisition de graisses, et donc un succès de chasse (*e.g.* Dragon et al. 2012),
- une augmentation de la température stomacale qui indique la digestion d'une proie ingérée (*e.g.* Lesage et al. 1999; Naito 2007),
- l'accélération de la tête ou de la mâchoire qui peut indiquer une tentative de capture de proie, (*e.g.* Liebsch et al. 2007; Viviant et al. 2010; Thums et al. 2011; Gallon et al. 2013; Heerah et al. 2019), parfois additionnée des magnétomètres permettant d'identifier l'orientation de l'animal en plongée (*e.g.* Vance et al. 2021),
- des images issues de caméras embarquées qui informent sur les proies rencontrées, sur la fréquence de ces rencontres, ou sur le comportement en plongée (*e.g.* Bowen et al. 2002; Hooker et al. 2002; Watanabe et al. 2003), mais sur de courtes périodes de suivi.

Ainsi, Dragon et al. (2012) ont constaté par exemple que les mouvements d'éléphants de mer austraux caractéristiques d'un effort de chasse intensif en surface (ARS) – détecté par application d'un modèle état-espace sur des données de localisation – sont de bons prédicteurs de l'activité en plongée et du succès de chasse dans la dimension verticale (cf. dérive passive). Ce type d'indice peut aussi aider à la caractérisation du comportement des prédateurs. Par

exemple, Lesage et al. (1999) ont identifié différentes classes de plongées chez les phoques veaux-marins selon leurs caractéristiques comportementales dans la dimension verticale (*e.g.* forme de plongée, vitesse), et ont constaté que l'activité de chasse (détectée grâce à des sondes stomacales) est répartie selon des proportions différentes dans les différents types de plongées, suggérant que certains types portent la majorité du comportement de chasse (en particulier les plongées en forme de « U » avec une vitesse rapide au fond).

Un nombre croissant d'études ont récemment déployé des accéléromètres sur la tête ou sur la mâchoire de prédateurs marins, en complément des outils classiques de télémétrie, dans l'optique de détecter de fortes accélérations qui pourraient caractériser des tentatives de capture de proies (*Prey Capture Attempts*, PCAs), l'effort de nage, ou encore l'orientation de l'animal dans sa plongée (Suzuki et al. 2009; Naito et al. 2010; Viviant et al. 2010; Gallon et al. 2013; Ydesen et al. 2014; Guinet et al. 2014; Vance et al. 2021). Des informations directes du comportement de chasse peuvent alors être acquises avec de tels outils. Ces avancées technologiques récentes pourraient donc s'avérer prometteuses pour renforcer les connaissances sur le comportement chasse et l'écologie de certains prédateurs, à fine échelle spatiale et temporelle, tels que le phoque veau-marin (voir des premiers résultats très récents sur cette espèce : Ydesen et al. 2014; Vance et al. 2021), et pour déterminer plus précisément comment et où chassent ces espèces.

1.5 Prédateurs supérieurs marins : quelle place au sein des écosystèmes ?

Les prédateurs supérieurs marins occupent une place particulière au sein des écosystèmes marins puisqu'ils sont, par définition, au sommet des réseaux trophiques. Ces espèces animales peuvent avoir un rôle structurant sur les niveaux trophiques inférieurs s'ils s'alimentent sur une quantité importante de ressources, par processus de contrôle *top-down* (*e.g.* Estes et Palmisano 1974; Birt et al. 1987). Ce processus suggère alors que l'intensité de prédation peut influencer la distribution et/ou l'abondance des communautés de proies. L'écologie de ces prédateurs est aussi directement liée à celle des espèces de niveaux trophiques inférieurs. Ainsi, une modification écologique à la base d'un réseau trophique peut également avoir un impact sur les proies et sur les prédateurs qui en dépendent, par un processus de contrôle que l'on appelle *bottom-up* (*e.g.* Frederiksen et al. 2006). Une telle modification peut par exemple avoir

lieu au niveau des producteurs et consommateurs primaires (phyto- et zoo-plancton) sous influence de forçages environnementaux (*e.g.* climatiques, Beaugrand 2002) ou à des niveaux trophiques intermédiaires (poissons, céphalopodes, etc. qui peuvent être des proies potentielles) suite à des pressions environnementales ou anthropiques (*e.g.* pêche industrielle, Frederiksen et al. 2004). Considérant ces processus écologiques et trophiques, l'enjeu de nombreuses études a alors été d'évaluer comment des changements environnementaux peuvent influencer les populations de prédateurs (*e.g.* Frederiksen et al. 2004; Hazen et al. 2013), ou alors d'évaluer l'influence potentielle des prédateurs sur certaines espèces d'intérêt (*e.g.* chevauchement avec les pêcheries, Trzcinski et al. 2006; Cronin et al. 2012; Vincent et al. 2016 et voir la revue de Matthiopoulos et al. 2008). Comprendre le rôle des prédateurs supérieurs marins au sein des écosystèmes peut donc s'avérer utile à leur gestion et conservation, ce qui nécessite d'étudier différentes facettes de leur écologie : leur distribution spatiale, leur abondance, les habitats qu'ils utilisent, leurs stratégies alimentaires et leurs relations trophiques avec d'autres espèces (proies et/ou autres prédateurs) (*e.g.* Costa 1993; Croll et al. 1998).

1.6 Deux espèces sympatriques : le phoque veau-marin et le phoque gris

➔ Généralités sur leur biologie, leur comportement et leur écologie

Le phoque veau-marin (*Phoca vitulina*, Linnaeus, 1758) et le phoque gris (*Halichoerus grypus*, Fabricius, 1791) sont deux espèces de mammifères marins de l'ordre des Carnivores incluses dans le clade des Pinnipèdes et plus spécifiquement dans la famille des Phocidés (Figure 2.A). Ces deux espèces partagent de fortes similarités morphologiques, bien que les phoques veaux-marins soient plus petits et légers (environ 1.4-1.6 m pour 90-110 kg en moyenne) que les phoques gris (environ 1.8-2.1 m pour 150-240 kg en moyenne) à l'âge adulte (McLaren 1993). Les phoques veaux-marins adultes présentent peu de dimorphisme sexuel, bien que les mâles soient légèrement plus lourds que les femelles, ce qui contraste avec les phoques gris adultes pour lesquels les mâles sont plus grands et lourds (2.1 m, 240 kg) que les femelles (1.8 m, 150 kg). Pour les deux espèces, la charge pondérale varie en fonction des périodes de l'année, et s'avère plus importante au début de la reproduction (après avoir acquis des réserves pendant plusieurs mois) mais est plus réduite à l'issue de la reproduction et de la mue puisque les individus vivent essentiellement sur leurs réserves au cours de ces périodes.

- **Cycle biologique : quelle influence sur leur comportement**

Les phoques veaux-marins et gris ont un comportement amphibie marqué par l'utilisation du milieu marin pour s'alimenter et se déplacer, et par l'utilisation de sites de repos à terre émergés pour se reproduire, muer et se reposer. Ces deux espèces sont des prédateurs à place centrale terrestre, puisqu'elles doivent fréquemment revenir à un substrat ferme (sableux, rocheux ou banquise) pour des raisons biologiques et physiologiques. Les phoques veaux-marins et gris ont des cycles biologiques annuels asynchrones : les phoques veaux-marins se reproduisent en juin-juillet puis muent en août-septembre alors que les phoques gris se reproduisent de septembre à décembre et muent de janvier à avril, dans les eaux européennes (Bonner 1972) (Figure 2.B). Onze mois après l'accouplement, les femelles de phoques veaux-marins et gris mettent bas d'un jeune unique qu'elles allaitent sur les sites de repos à terre durant une courte période (de 2 à 4 semaines environ) avant leur sevrage.

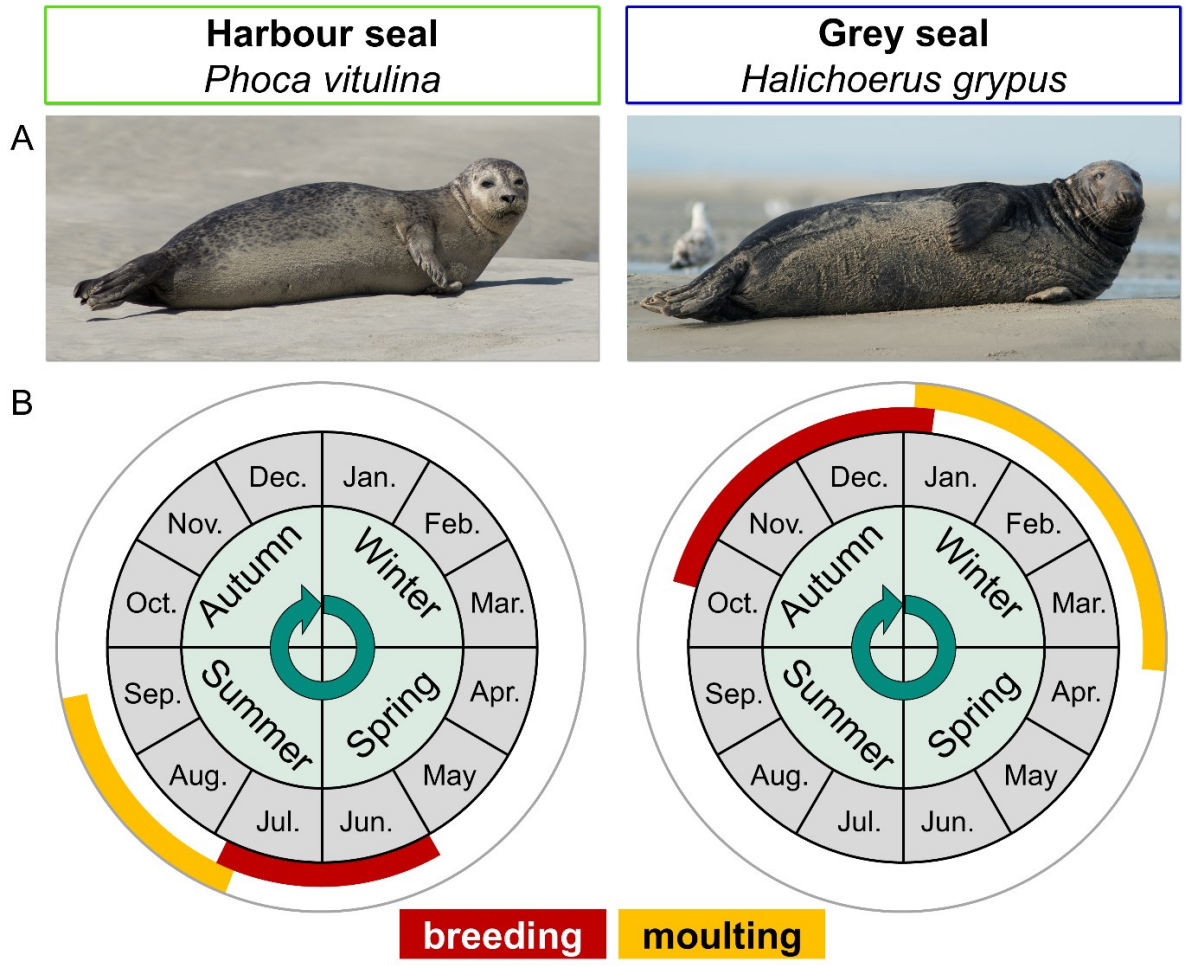


Figure 2 : Photographies d'un phoque veau-marin (vert, à gauche) et d'un phoque gris (ici un mâle adulte) (bleu, à droite) (**A**) et comparaison de leurs cycles biologiques annuels (**B**). [Photography of a harbour seal (green, left) and a grey seal (here an adult male) (blue, right) (**A**) and comparison of their annual biological cycles (**B**)].

Les nouveau-nés de phoques veaux-marins naissent généralement juste après avoir mué *in utero* et peuvent directement nager quelques heures après la mise bas, ce qui permet alors à la mère de se déplacer en mer, en plongée, avec son jeune entre deux périodes de lactation sur les reposoirs (Bekkby et Bjørge 2000). Les nouveau-nés de phoques gris naissent quant à eux sur des sites de reproduction à terre qui rassemblent ponctuellement de nombreux individus conspécifiques au cours de cette période : les femelles adultes y viennent pour mettre bas sur les reposoirs et pour s'occuper de leur jeune, et les mâles adultes y viennent pour tenter de s'accoupler avec les femelles. *A contrario* des phoques veaux-marins, les phoques gris naissent avec un lanugo et restent presque exclusivement à terre durant toute la période de lactation. Les femelles allaitent et s'occupent de leur jeune sur les reposoirs durant la courte période de lactation, jusqu'au sevrage brutal de ces jeunes et de leur première mue à partir desquels ils quittent d'eux-mêmes leur reposoir pour aller s'alimenter en mer. Après cette courte période de lactation et d'investissement parental (ou parfois allo-parental, Arso Civil et al. 2021), les jeunes phoques veaux-marins et gris se dispersent en mer où ils devront trouver et acquérir leurs propres ressources seuls, sans aide parentale.

Le temps passé à terre ou en mer est variable selon les périodes du cycle biologique. En effet, durant les périodes successives de reproduction et de mue, les phoques veaux-marins et gris augmentent leur temps de présence à terre sur les reposoirs afin de s'occuper/d'alimenter un nouveau-né pour une femelle reproductrice, de se reproduire pour les mâles, puis de muer pour tous les individus. Lors de cette dernière période, les phoques veaux-marins et gris renouvèlent complètement leur pelage de l'année précédente, ce qui a un coût énergétique important pour les individus. Ainsi, pendant leur mue, les phoques diminuent leur temps dans l'eau, où ils perdent plus d'énergie, et passent plus de temps à terre dans un souci de thermorégulation (Boily 1995). Ils restreignent alors leur activité d'alimentation en mer à proximité immédiate de leur site de repos à terre durant ces périodes, et s'éloignent donc peu de leur « place centrale » (Thompson et al. 1994; Beck et al. 2003). Les phoques gris sont particulièrement marqués par ce phénomène. En effet, ils sont considérés comme des reproducteurs dépendant d'un capital (*capital breeders*) puisque les individus puisent dans leurs réserves de graisses et de protéines au moment de la reproduction pour palier leur faible alimentation, et ce plus particulièrement pour les femelles adultes qui allaitent un nouveau-né (Mellish et al. 2000). Ceci est moins marqué pour les phoques veaux-marins puisque l'activité d'alimentation est moins diminuée en reproduction par rapport aux phoques gris, et ce plus

spécifiquement pour les femelles adultes qui se déplacent en mer avec leur nouveau-né entre deux périodes de repos à terre. Les phoques veaux-marins sont donc également en partie des reproducteurs dépendant d'un certain capital, mais dans une moindre mesure que les phoques gris puisqu'ils possèdent aussi quelques caractéristiques de reproducteurs dépendant de revenus concomitants (*income breeders*).

- **Déplacements en mer et utilisation de sites de repos à terre**

En dehors des périodes de reproduction et de mue, les phoques veaux-marins et gris passent la majorité de leur temps en mer où ils augmentent leur activité de quête alimentaire, c'est-à-dire d'octobre à mai pour les phoques veaux-marins et de mai à septembre pour les phoques gris, dans les eaux européennes. Ils continuent alors d'utiliser les sites de repos à terre entre deux trajets en mer, mais ils y passent moins de temps. Les phoques veaux-marins se déplacent et s'alimentent essentiellement sur de courtes distances en zones côtières (quelques dizaines de kilomètres des côtes sur de nombreux sites en Atlantique Nord-Est) en restant à proximité de leurs sites de repos à terre (Thompson et al. 1996; Cunningham et al. 2009; Dietz et al. 2013). Ils constituent alors des populations discrètes, fidèles à leurs sites de repos à terre et relativement sédentaires (Thompson et al. 1996; Härkönen et Harding 2001; Dietz et al. 2013), ce qui peut en partie s'apparenter à une agrégation en « colonies » lorsque les échanges avec d'autres colonies sont limités. Les phoques gris peuvent quant à eux effectuer de plus longues distances en mer pour se déplacer et/ou s'alimenter, allant jusqu'à quelques centaines de kilomètres (Sjöberg et al. 1995; McConnell et al. 1999), mais peuvent aussi parfois rester à proximité immédiate de leurs reposoirs dans certains cas (Vincent et al. 2016). Cette espèce hautement mobile peut alors utiliser de nombreux sites de repos à terre, spatialement éloignés, tout au long de son cycle biologique annuel (Thompson et al. 1996; Jones et al. 2015; Vincent et al. 2017) et s'alimenter sur des zones géographiques différentes de celle où se situe son site de reproduction (Russell et al. 2013). Ainsi, bien que les individus aient tendance à revenir sur le même site de reproduction chaque année (cf. philopatrie de cette espèce, Pomeroy et al. 2000), les phoques gris utilisent une grande diversité de sites de repos à terre en dehors de cette période et pourraient alors être considérés comme des prédateurs à « place centrale mobile ».

- **Comportement en plongée, comportement de chasse et écologie trophique**

Les phoques veaux-marins et gris passent la plupart de leur temps en mer à plonger (environ 80-85%, Thompson et al. 1991; Thompson et Fedak 1993) pour s'alimenter, mais

également pour se déplacer voire pour se reposer (*e.g.* Thompson et al. 1991; Bjørge et al. 1995; Lesage et al. 1999). Ils sont donc des plongeurs continuels. Ces espèces peuvent également passer de longues périodes en surface vraisemblablement pour se reposer/ou pour digérer leur alimentation, surtout pendant de longs trajets en mer (Russell et al. 2015). Ces deux prédateurs sont généralement considérés comme des chasseurs benthiques qui effectuent typiquement des plongées en forme de « U » lorsqu'ils cherchent leurs proies et s'en alimentent, et plutôt en « V » lorsqu'ils sont en transit/déplacement (Thompson et al. 1991; Bjørge et al. 1995; Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002; Beck et al. 2003; Bowen et al. 2006).

Les deux espèces de phoques sont deux prédateurs supérieurs marins considérés comme « chasseurs généralistes » à l'échelle de l'espèce, puisqu'ils s'alimentent sur un large panel de proies (poissons, céphalopodes, voire crustacés) disponibles dans leur environnement local (*e.g.* Olsen et Bjørge 1995; Mohn et Bowen 1996; Kavanagh et al. 2010). Le régime alimentaire des phoques veaux-marins est vraisemblablement variable entre différents sites d'étude, comme dénoté par quelques études comparatives (*e.g.* Olsen et Bjørge 1995; Spitz et al. 2010), probablement à cause des différences locales en proies disponibles selon les sites d'étude, mais s'avère parfois moins variable au sein d'un même site (*e.g.* Spitz et al. 2015). Spitz et al. ont noté, dans un cas spécifique, une certaine homogénéité du régime alimentaire des phoques veaux-marins à l'échelle d'une colonie (Baie des Veys, Manche Est, Spitz et al. 2010), mais ont identifié de fortes différences alimentaires avec une colonie voisine (Baie de Somme, Spitz et al. 2015), alors que ces deux sites sont spatialement rapprochés (~200 km, voir localisation en Figure 4) et ont des caractéristiques écologiques et des assemblages de poissons similaires. Les auteurs ont alors suggéré que ces similarités observées au sein d'une colonie de phoques veaux-marins pourraient découler de « traditions de chasse », transmises en partie par l'investissement parental (et alloparental) au cours des premiers jours de vie, lorsqu'une femelle adulte se déplace en plongée avec son nouveau-né (Spitz et al. 2015). Les phoques gris sont marqués par un plus haut degré de spécialisation individuelle des stratégies de chasse, comme détecté dans leur régime alimentaire (Tucker et al. 2008), par les mesures d'isotopes stables du carbone et de l'azote (Tucker et al. 2007; Hernandez et al. 2019) et par la variabilité de leurs zones de chasse (Austin et al. 2004). Cette spécialisation pourrait vraisemblablement résulter de l'ontogénie du comportement individuel de chasse en mer des juvéniles juste après leur sevrage (Carter et al. 2017, 2020), en l'absence de toute transmission de stratégies de chasse par investissement parental.

➔ Distribution et abondance des deux espèces sympatriques

Le phoque veau-marin et le phoque gris sont des espèces dites « sympatriques » puisqu'elles sont phylogénétiquement proches, peuvent utiliser de mêmes habitats et ressources, et sont cooccurrentes sur une même zone géographique en Atlantique Nord (*e.g.* Jones et al. 2015). Les phoques gris se distribuent sur le plateau continental en Atlantique Nord, du côté Ouest (côtes états-uniennes et canadiennes) et Est (*e.g.* côtes irlandaises, britanniques, françaises, et d'autres pays bordant les mers du Nord et Baltique) (Hall et Russell 2018). Les phoques veaux-marins ont une plus grande distribution mondiale le long des côtes de l'hémisphère Nord qui se répartit selon trois sous-espèces : le phoque veau-marin du Pacifique (*P. vitulina richardii*), de l'Ungava (*P. vitulina mellonae*) et de l'Atlantique (*P. vitulina vitulina*) (Teilmann et Galatius 2018). Les phoques veaux-marins de l'Atlantique partagent ainsi des zones géographiques en mer avec les phoques gris, et ces espèces se retrouvent parfois sur les mêmes sites de repos à terre.

Ces deux prédateurs supérieurs marins se retrouvent en sympatrie sur le plateau continental européen, où leur distribution s'étend des eaux subantarctiques (Islande et Russie) aux côtes de la Manche (France). Les estimations d'abondance de phoques effectuées ces dernières années en Europe montrent que l'essentiel des individus des deux espèces se situent majoritairement en mer du Nord et en mer Baltique (Figure 3.A), ce qui constitue alors le cœur de leur distribution européenne. D'après les données les plus récentes, le centre de la population européenne de phoques gris est localisé le long des côtes britanniques, avec une estimation de 149 700 [IC95% : 120 000-174 900] individus en 2019 et de 68 050 [60 500-75 100] naissances en 2018 au Royaume-Uni (SCOS 2020). Environ un peu plus de 80% des naissances de phoques gris en Europe sont observées au Royaume-Uni (SCOS 2020), et leur abondance est alors plus restreinte sur les autres sites européens. Les phoques veaux-marins sont également répartis entre les côtes britanniques (environ 44 000 [36 000-58 700] individus en 2019, SCOS 2020) et la mer de Wadden (28 352 individus comptés en 2020, Galatius et al. 2020).

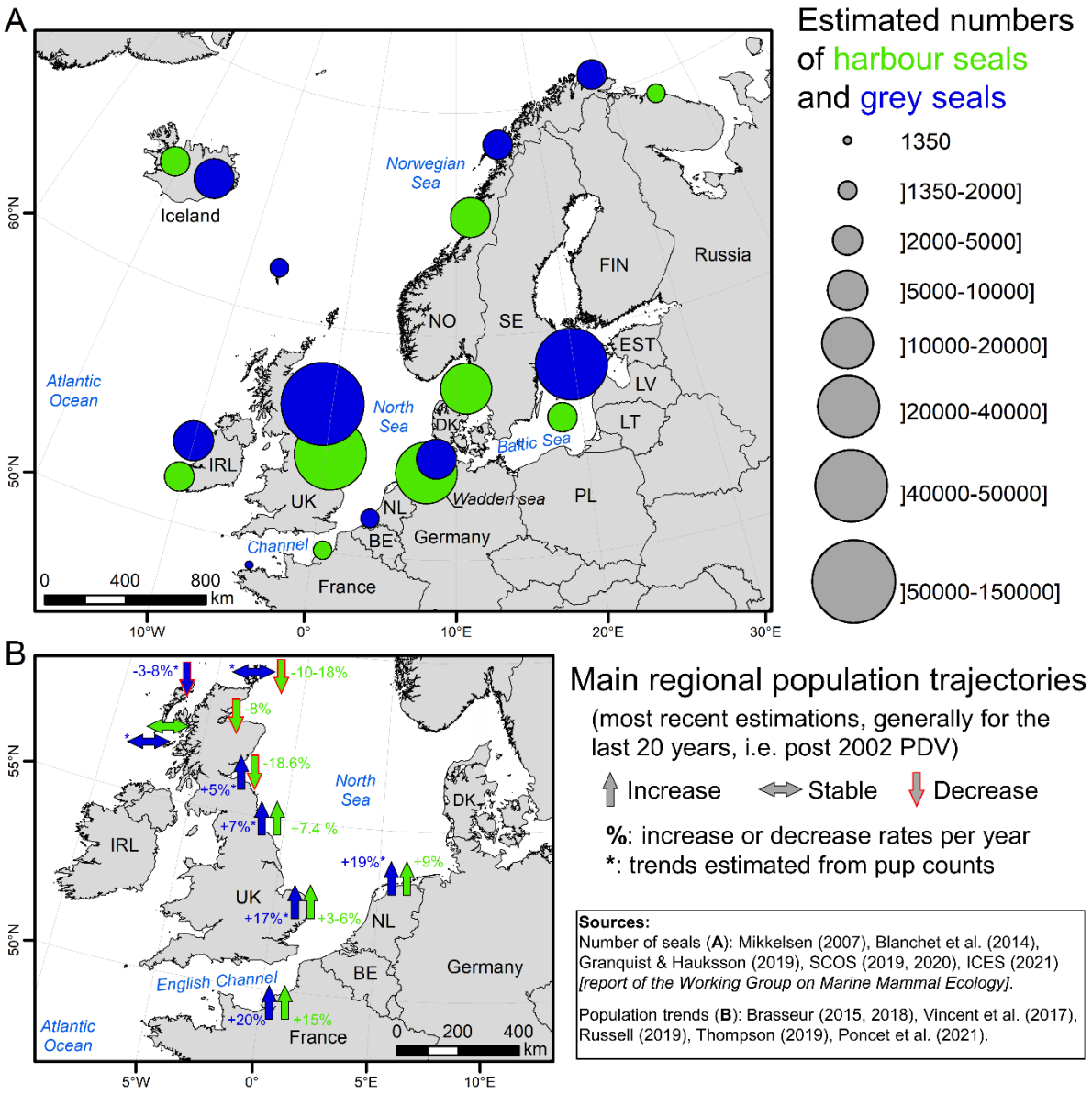


Figure 3 : **A** : Ordres de grandeur des effectifs de phoques veaux-marins (vert) et de phoques gris (bleus) estimés en Europe selon différentes régions/pays. **B** : Trajectoires générales des populations de phoques selon différentes régions (côtes britanniques, mer des Wadden et France), essentiellement au cours des 20 dernières années, après l'épisode de *Phocine Distemper Virus* (PDV) de 2002 (les trajectoires les plus récemment évaluées sont présentées). [**A**: General estimations of harbour seal (green) and grey seal (blue) numbers in Europe in different regions/countries. **B**: General trajectories of seal populations in the last 20 years, *i.e.* after the last Phocine Distemper Virus (PDV) event in 2002 (the most recently assessed trajectories are presented here]. (Sources: Mikkelsen 2007; Blanchet et al. 2014; Brasseur et al. 2015, 2018; Vincent et al. 2017; Granquist et Hauksson 2019; SCOS 2019, 2020; Russell et al. 2019; ICES 2021 [Working Group on Marine Mammal Ecology, WGMME]).

Les abondances de ces deux espèces sont marquées par des tendances variables selon les zones géographiques en Europe (Vincent et al. 2017; Brasseur et al. 2018; Russell et al. 2019; Thompson et al. 2019; SCOS 2020; Poncet et al. 2021, voir Figure 3.B). Ces dernières années, le nombre de phoques gris a continué de croître dans certaines régions telles que le sud de la mer du Nord, ou a atteint une asymptote (Ouest Écosse) (Russell et al. 2019; Thomas et al. 2019), et ces variations de tendances pourraient être attribuées à un effet densité-dépendance au niveau des régions géographiques les plus peuplées (Russell et al. 2019). Les effectifs de phoques veaux-marins sont quant à eux marqués par de fortes disparités de tendances entre régions géographiques : le nombre d'individus a fortement décru sur certains sites au Royaume-Uni (au Nord et Nord-Est de l'Écosse) dès environ l'an 2000, alors que les effectifs sont restés stables ou ont continué de croître dans d'autres régions (*e.g.* Ouest Écosse, sud de la mer du Nord) (Lonergan et al. 2007; Vincent et al. 2017; Brasseur et al. 2018; Thompson et al. 2019). Les fortes croissances d'effectifs de phoques veaux-marins au sud de la mer du Nord ont été ponctuées par des diminutions brusques du nombre d'individus en 1988 et 2002 en raison du virus de la maladie de Carré des phoques (*Phocine Distemper Virus*, PDV, Brasseur et al. 2018; Thompson et al. 2019). Les plus hauts taux de croissance des populations de phoques sont observés à la limite sud de leur aire de répartition européenne, le long des côtes françaises (Vincent et al. 2017).

➔ Deux espèces potentiellement compétitrices

L'existence d'une compétition trophique interspécifique entre les phoques veaux-marins et gris, qui serait défavorable aux phoques veaux-marins, est une hypothèse de plus en plus suggérée dans la littérature scientifique (Bowen et al. 2003; Svensson 2012; Sharples et al. 2012; Hanson et al. 2013; Jones et al. 2015; Wilson et Hammond 2019; Thompson et al. 2019). Cette hypothèse découle de l'observation de déclins locaux du nombre de phoques veaux-marins alors que les populations de phoques gris étaient stables ou continuaient de croître (Bowen et al. 2003; Svensson 2012; Thompson et al. 2019). Wilson et Hammond (2019) ont récemment constaté que les phoques veaux-marins ont décliné là où les stocks lançons (Ammodytidae) ont également décliné, alors que cette proie était précédemment une composante clé du régime alimentaire des deux espèces de phoques. En effet, les stocks de lançons de la mer du Nord ont décliné au cours des années 1990 vraisemblablement à cause de la pêche industrielle et/ou de changements climatiques (augmentation de la température de l'eau de mer) (Furness 2002; Heath 2005), ce qui a pu induire le déclin de certains prédateurs marins (par contrôle

bottom-up, cf. Frederiksen et al. 2004, 2006) dont hypothétiquement les phoques veaux-marins. Il a été montré que les lançons constituaient toujours une part importante (mais moindre) du régime alimentaire des phoques gris après les déclins de phoques veaux-marins et de lançons, et Wilson et Hammond (2019) ont alors suggéré qu'une compétition interspécifique pour ce type de proie pourrait avoir lieu si les lançons sont en quantité limitante. La réduction de ressources disponibles pourrait alors avoir eu des effets délétères sur certaines colonies de phoques veaux-marins. D'autres résultats récents suggèrent que les niches trophiques des deux espèces sont maintenant ségrégées en mer du Nord, autant spatialement que sur les ressources ciblées, puisque les phoques gris continuent à s'alimenter sur des lançons au large alors que le régime alimentaire des phoques veaux-marins est plus diversifié et orienté vers d'autres types de proies en zone côtière (Damseaux et al. 2021). Ceci pourrait alors refléter un mécanisme d'évitement de compétition.

Des interactions interspécifiques directes ont été récemment détectées entre les deux espèces de phoques en mer du Nord, et pourraient avoir une influence sur leur écologie. En effet, il a été récemment observé et décrit que les phoques gris peuvent prédater d'autres mammifères marins tels que les marsouins communs (*Phocoena phocoena*) (Bouveroux et al. 2014; Leopold et al. 2015), mais également des phoques veaux-marins (van Neer et al. 2015, 2021) voire même des congénères de la même espèce (Bishop et al. 2016; Brownlow et al. 2016; van Neer et al. 2019). Le phénomène de prédation de phoques gris sur des phoques veaux-marins reste peu documenté pour l'instant, mais des efforts de recherche récents visent à mieux en évaluer l'intensité puisque cette interaction directe pourrait avoir un rôle capital dans l'écologie de ces espèces (van Neer et al. 2021). Enfin, des comportements d'agression sexuelle mortelle de mâles phoques gris sur des femelles phoques veaux-marins ont été également observés en mer du Nord (van Neer et al. 2015; Rohner et al. 2020). Comprendre les potentielles interactions trophiques compétitives entre ces deux espèces apparaît donc être un enjeu crucial pour étudier leur écologie avec plus de précision, et détecter la potentielle incidence de ces interactions sur leur reproduction et leur survie (*e.g.* Bowen et al. 2003; Wilson et Hammond 2019; Damseaux et al. 2021).

➔ **Cas d'étude : limite sud d'aire de répartition**

En France, les phoques veaux-marins et gris se situent en leur limite Sud d'aire de répartition européenne (Vincent et al. 2017), se distribuent du Sud de la mer du Nord à la Bretagne, et sont en nombres relativement limités par rapport au cœur de leur distribution (Figure 4.A, données de Poncet et al. *en préparation*). La limite Sud d'aire de sympatrie des deux espèces est localisée en Manche Nord-Est, où plusieurs centaines de phoques veaux-marins et gris sont principalement observés sur les reposoirs de deux estuaires adjacents (baie de Somme et baie d'Authie). La baie de Somme constitue la plus grande colonie reproductrice de phoques veaux-marins de France métropolitaine (maximum de 597 individus comptés à terre, dont 150 naissances, en 2020, Poncet et al. *en préparation* incluant les données de Monnet et al. 2021) et est marquée par une dynamique de croissance exponentielle depuis 1990 (+ 11.9%/an) (Figure 4.B). Cette croissance est trop rapide pour être exclusivement issue de la reproduction et s'expliquerait aussi par l'émigration d'individus depuis le sud de la mer du Nord (Vincent et al. 2017). Les phoques gris, arrivés plus récemment sur ce secteur, ont aussi vu leurs effectifs croître de façon exponentielle, mais à un rythme plus rapide que celui des phoques veaux-marins (+ 16.7%/an). Cependant, presque aucune naissance de phoque gris n'est constatée en Manche Est (deux en 2019, Poncet et al. 2021), donc cette tendance s'expliquerait par le mouvement d'un nombre croissant de phoques gris, principalement mâles adultes (81% [77-84%], Vincent et al. 2018), de la mer du Nord vers la Manche Est (Vincent et al. 2017). Ces phoques gris sont essentiellement présents sur ce secteur au printemps-été, c'est-à-dire en dehors de leur période de reproduction, ce qui pourrait refléter un effet de densité-dépendance au niveau du Sud de la mer du Nord menant certains individus à s'éloigner de leur site de reproduction pour s'alimenter (Vincent et al. 2017, et voir Gagglotti et al. 2002 pour un exemple de mécanisme de colonisation). Le nombre de phoques veaux-marins et gris en baie d'Authie – site à proximité immédiate de la baie de Somme – suit également une croissance exponentielle (+20.2%/an et +26.1%/an respectivement) bien qu'il n'y ait presque aucune naissance (trois de phoques veaux-marins en 2020) (Poncet et al. *en préparation* incluant les données de Fremau et Leviez 2021). Dans ce second cas, la croissance observée s'expliquerait aussi vraisemblablement par une émigration d'individus provenant d'autres sites.

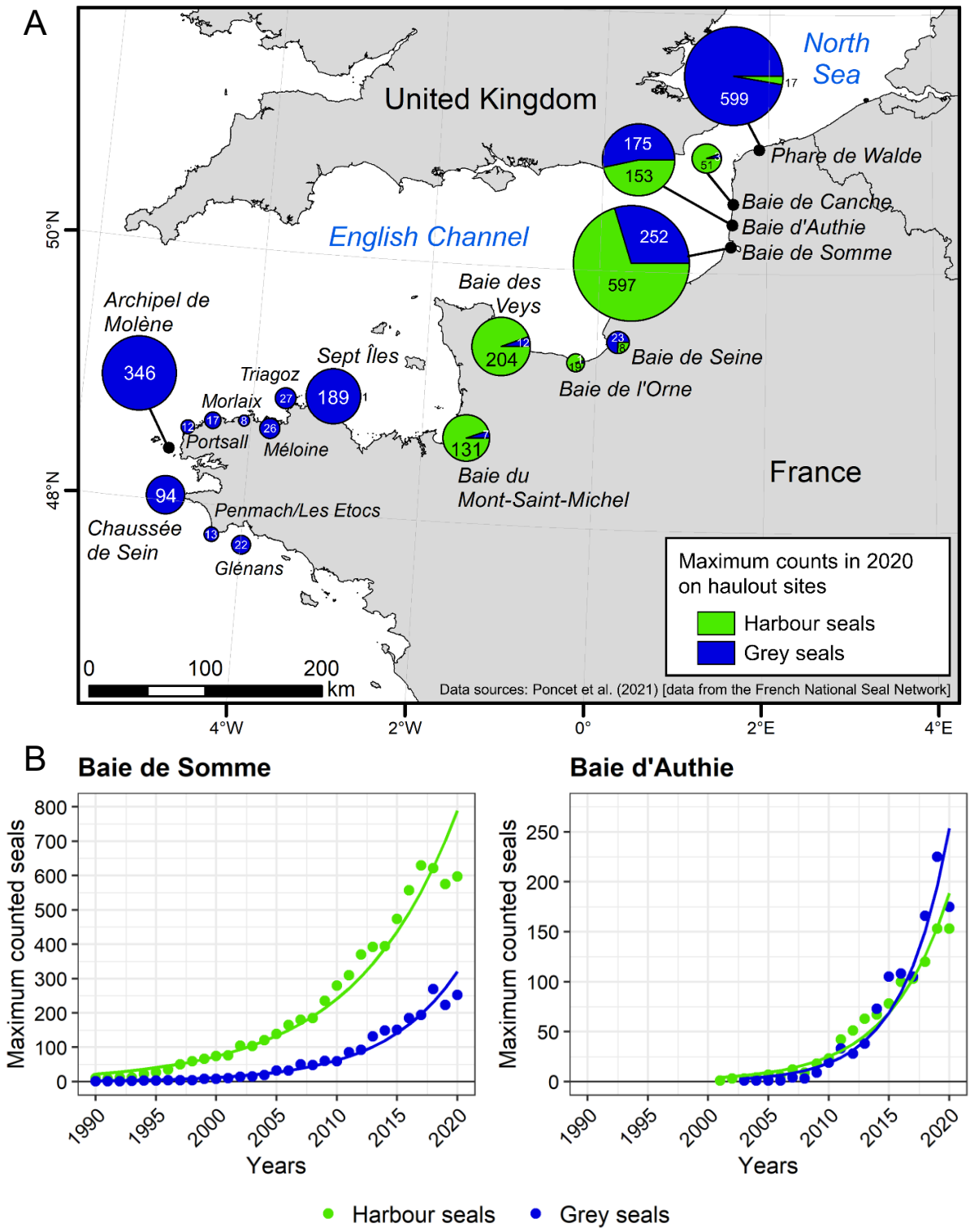


Figure 4 : **A** : Effectifs maximaux de phoques veaux-marins et gris comptés sur leurs sites de repos à terre en France métropolitaine en 2020. **B** : Effectifs maximaux annuels de phoques (points) et tendances associées (lignes) en baie de Somme et d'Authie (méthodes d'évaluation des tendances : Vincent et al. 2017, données mises à jour : Poncet et al. *en préparation*). [**A**: Maximum counts of harbour and grey seals on haulout sites in mainland France in 2020. **B**: Maximum yearly counts of seals (points) and associated trends (lines) in the Baie de Somme and in the Baie d'Authie (methods for trends: Vincent et al. 2017, updated data: Poncet et al. *in prep*)].

Le régime alimentaire des phoques veaux-marins est essentiellement composé de poissons plats en baie de Somme en période estivale (Spitz et al. 2015), mais il reste de nombreuses informations à acquérir sur ces deux espèces pour comprendre leur comportement d'acquisition des ressources sur ce secteur, et pour identifier leurs niches trophiques afin d'évaluer de potentielles interactions compétitives.

L'étude de l'écologie trophique des phoques veaux-marins et gris en leur limite d'aire de sympatrie pourrait alors constituer un cas d'étude intéressant. En effet, la limite d'aire de répartition d'une espèce peut s'avérer particulièrement intéressante d'un point de vue théorique pour étudier des mécanismes écologiques tels qu'une compétition interspécifique (Brown et al. 1996; Sexton et al. 2009), puisque la limite spatiale suppose théoriquement l'existence de conditions environnementales limitantes (*e.g.* ressources). Ainsi, les résultats obtenus à de tels sites pourraient servir de site modèle pour comprendre comment une population peut s'adapter (ou non) à de nouvelles conditions.

1.7 Objectifs et plan de thèse

L'objectif central de la présente thèse est d'étudier les stratégies d'acquisition des ressources et l'écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques, le phoque veau-marin et le phoque gris, dans un contexte écologique spécifique : en leur limite sud d'aire de répartition européenne. Ce travail s'articule autour de deux grands axes qui reposent successivement sur l'étude des stratégies de ces espèces pour acquérir leurs ressources alimentaires dans l'espace (comportement en plongée et zones de chasse) puis sur l'étude de leurs niches trophiques dans un contexte de potentielles interactions compétitives. Suivant ces deux axes, différentes questions sont alors posées :

- Quelles sont les stratégies comportementales déployées par les phoques veaux-marins et gris dans l'espace pour s'alimenter ? Comment ces espèces utilisent-elles leur environnement dans ses dimensions horizontale et verticale pour chasser ? Comment se caractérise leur comportement de chasse en plongée et/ou depuis la surface ? Et comment caractériser ce comportement spatialement pour l'identification de leurs zones de chasse ?
- Comment se structurent les niches trophiques des phoques veaux-marins et gris selon plusieurs dimensions (alimentaire, spatiale et temporelle), en leur limite d'aire de répartition ? Quel est le potentiel d'interactions interspécifiques et intraspécifiques ?

Existe-t-il un potentiel de compétition trophique entre les deux espèces sympatriques de phoques pour l'accès à la ressource ?

Ces deux axes sont abordés dans cette thèse en étudiant les stratégies de chasse de l'échelle individuelle à l'échelle de la colonie/sous-population. L'objectif sous-jacent est d'évaluer comment l'écologie trophique de ces espèces peut être structurée à l'échelle de la colonie/sous-population par l'ensemble des stratégies individuelles. Nous pouvons ainsi nous demander quel est le degré de spécialisation des individus au sein de ces populations de prédateurs ?

Les résultats de cette thèse et leurs interprétations sont structurés autour de deux chapitres (chapitres 3 et 4). Ces chapitres étant relativement indépendants l'un de l'autre, il a été choisi de discuter les résultats et d'avoir une interprétation générale directement à la fin de chaque chapitre, plutôt que de faire une discussion générale scindée en deux sous-parties distinctes. Les méthodes appliquées pour obtenir les résultats de cette thèse sont présentées dans le chapitre 2. Des conclusions et perspectives sont également proposées en chapitre 5.

Cette thèse suit donc le plan suivant :

• Le **Chapitre 2** présente les **matériels et méthodes** utilisés dans cette thèse, et inclut une brève description de la zone d'étude, la Manche Est.

• Le **Chapitre 3** porte sur l'**identification des zones de chasse et du comportement en plongée** des phoques veaux-marins et gris. Il propose de répondre aux questions relatives aux stratégies de chasse utilisées par les phoques dans l'espace pour chercher leurs ressources. Ce chapitre a une **portée méthodologique** sur l'utilisation des outils de suivis télémétriques pour évaluer les zones de chasse, mais également une **portée écologique** sur **la compréhension du comportement de chasse** utilisé par ces espèces. Une partie de ces résultats ont été valorisés dans un article scientifique publié dans *Marine Biology* (Planque et al. 2020, voir Article 1 en annexe). Un autre article est en préparation sur des résultats de ce chapitre (voir Article 4).

• Le **Chapitre 4** vise à **identifier les niches trophiques de phoques veaux-marins et gris en Manche Est** selon plusieurs dimensions, et d'en **mesurer le chevauchement** afin d'**évaluer le potentiel de compétition interspécifique**. L'utilisation des analyses complémentaires du régime alimentaire fonctionnel (par analyse de fèces), des niches isotopiques et des zones de chasse à l'échelle de l'espèce permettent ici de caractériser les niches

trophiques de façon détaillée, et de mesurer les degrés de similarités et de différences entre les deux espèces. Les résultats principaux de ce chapitre ont été valorisés dans un article scientifique publié dans *Ecology and Evolution* (Planque et al. 2021, voir Article 2 en annexe).

- Le **Chapitre 5** apporte finalement des éléments de conclusion sur les principaux résultats de la thèse, et propose quelques perspectives d'étude sur l'écologie trophique des phoques veaux-marins et gris en leur limite d'aire de répartition européenne.

CHAPITRE 2

2 Matériels et méthodes

Un phoque veau-marin équipé d'une balise GPS/GSM ; les vibrisses d'un phoque veau-marin ; collecte de fèces sur les reposoirs de phoques en baie de Somme.
Photos Yann Planque

2.1 Zone d'étude

L'ensemble des analyses et résultats présentés dans cette thèse découlent de suivis réalisés depuis la baie de Somme (BDS) qui est un estuaire macrotidal localisé le long des côtes françaises de la Manche Est (ou « Manche Orientale », *Eastern English Channel*, France) (Figure 5).

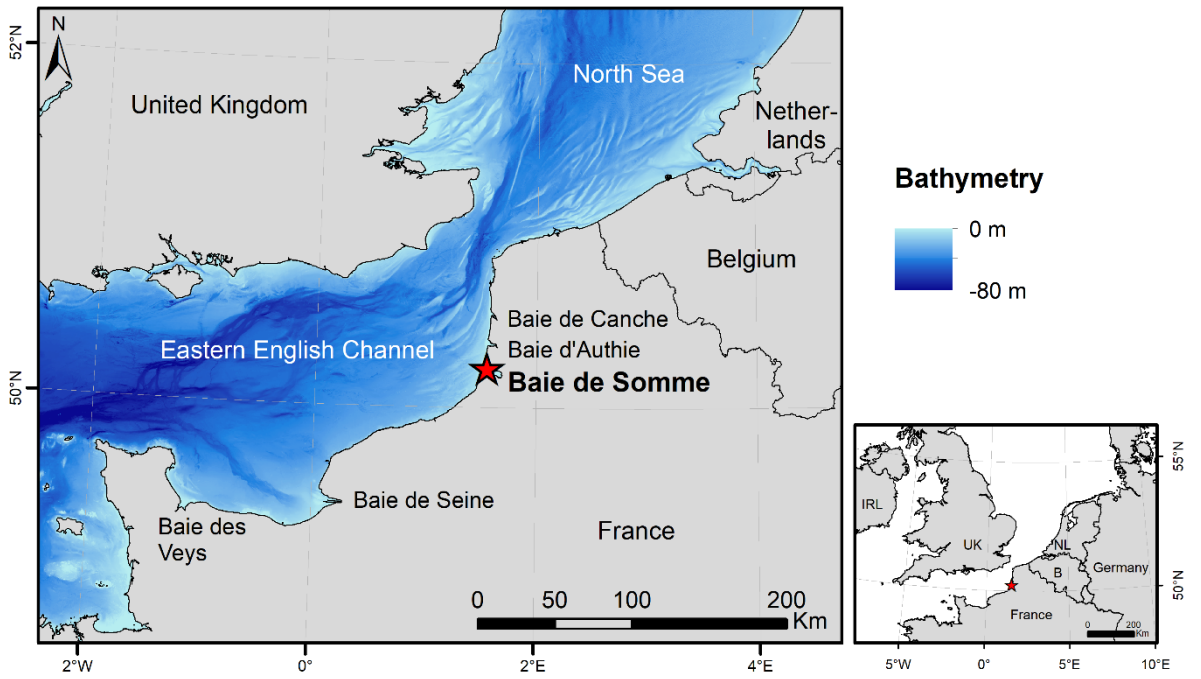


Figure 5 : Localisation de la baie de Somme, le long des côtes françaises de la Manche Est, utilisée par les phoques veaux-marins et gris comme site de repos à terre. L'ensemble des analyses et résultats de cette thèse découlent de suivis réalisés depuis ce site (étoile rouge). [Location of the Baie de Somme, along the French coast of the Eastern English Channel, used by harbour and grey seals as a haulout site. The whole analyses and results of this thesis arise from surveys realised from this site (red star)].

La Manche Est est une mer du plateau continental européen, encastrée entre les côtes britanniques et françaises, caractérisée par des eaux très peu profondes (majoritairement moins de 50 m) soumises à un fort hydrodynamisme, avec de forts courants tidaux et de surface (*e.g.* Sentchev et Yaremchuk 2007). Cette mer est aussi marquée par une forte productivité et diversité biologique, induisant la présence de nombreuses ressources halieutiques d'intérêts (Carpentier et al. 2009). Les écosystèmes de la Manche Est sont fortement structurés par la présence de plusieurs estuaires macrotidaux hautement productifs, qui sont des zones de nurseries pour de nombreuses espèces de poissons (baie de Seine, baie de Somme BDS, baie d'Authie, baie de Canche et baie des Veys ; *e.g.* Riou 2001; Carpentier et al. 2009; Girardin et

al. 2018). La baie de Somme constitue ainsi la seconde plus grande aire de nurserie de poissons de la Manche Est, après la baie de Seine, et est une zone d'intérêt majeure pour des espèces de poissons plats commerciales (principalement pour les soles communes *Solea solea* et les plies communes *Pleuronectes platessa* ; Riou 2001; Selleslagh et al. 2009; Carpentier et al. 2009).

2.2 Suivis télémétriques

2.2.1 Captures de phoques et déploiement de balises

Des outils de bio-télémétrie ont été déployés sur des phoques veaux-marins et gris afin d'étudier leur comportement en mer (en plongée et spatialement). Au total, 25 phoques veaux-marins (10 individus en 2008 et 15 en 2019) et 24 phoques gris (12 individus en 2012 et 12 en 2019) ont été capturés en baie de Somme (France) pour être équipés de balises Fastloc^{TM} GPS/GSM (détails généraux sur les individus capturés en Tableau 1 et Tableau 2). Un des phoques veaux-marins a été capturé deux fois, en mai et en octobre 2019, équipé de deux balises différentes, et est donc associé à la fois aux références S14 et S22. Cet individu a donc été suivi à deux périodes différentes. La plupart des individus ont été capturés et balisés juste après leur mue annuelle afin d'avoir la plus longue période de suivi possible, soit en octobre pour les phoques veaux-marins (N = 21) et en mai-juin pour les phoques gris (N = 19). Inversement les individus restants ont été capturés et équipés/échantillonnés juste avant la période de reproduction, soit en mai pour les phoques veaux-marins S11 à S14 et en septembre-octobre pour les phoques gris G10 à G12, G23 et G24. La capture a été effectuée à terre sur les reposoirs (sableux en baie de Somme) ou dans l'eau autour de ces reposoirs, avec des filets circulaires de type « hoop net » et/ou des filets droits de type « tangle net » spécialement conçus pour ce type de manipulation. Une fois capturé, un individu a été systématiquement pesé au kilogramme près afin d'être anesthésié par une injection en intraveineuse de 0.8 mg.kg^{-1} de Zoletil (Vibrac, Carros, France) (Baker et al. 1990). Les balises ont ensuite été collées sur le bas de la nuque des phoques avec de la résine epoxy bi-composante à prise rapide (*RS components*), afin de tenir sur leur pelage pendant plusieurs mois. La capture de ces phoques a permis l'acquisition d'informations morphométriques dont leur masse (kg), leur taille corporelle (du museau à la queue, cm) et leur circonférence axiale (cm) (Tableaux 1 et 2). Des vibrisses ont également été échantillonnées sur ces individus au cours de leur capture (la plus grande à gauche et à droite du museau), afin que leur composition en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (et optionnellement du soufre $\delta^{34}S$) puisse être analysée

(voir détails méthodologiques en section 2.3.1, et les Tableaux 1 et 2 pour la taille des vibrisses collectées et le nombre de segments analysés). Les captures de phoques et leur manipulation ont été réalisées sur la base des autorisations suivantes, délivrées par le ministère français de l'environnement : 08/346/DEROG (phoques veaux-marins en 2008), 11/874/DEROG (phoques gris en 2012) et autorisation accordée par les ministères de la Transition écologique et solidaire et de l'Agriculture et de l'Alimentation le 21/05/2019 (phoques veaux-marins et gris en 2019).

La quasi-totalité des phoques veaux-marins et des phoques gris capturés étaient des mâles, excepté les phoques veaux-marins S06 et S13 et le phoque gris G20 qui étaient des femelles. Les phoques veaux-marins pesaient 82 ± 17 kg et mesuraient 147 ± 8 cm en moyenne (±SD), au moment de leur capture, avec peu de variabilités entre individus. Seuls les quatre phoques veaux-marins capturés avant les périodes de reproduction et de mue (mai 2019) étaient plus lourds que ceux capturés après la mue (110 ± 19 kg), ce qui est cohérent avec la biologie de l'espèce : les réserves faites par les individus sont plus conséquentes avant la reproduction. Les phoques gris pesaient 117 ± 57 kg et mesuraient 166 ± 27 cm en moyenne, au moment de leur capture, mais avec une forte variabilité interindividuelle. Ainsi, la moitié des phoques gris les plus légers (≤ 100 kg) pesaient en moyenne 75 ± 17 kg pour 146 ± 14 cm, alors que l'autre moitié d'individus (les plus corpulents, > 100 kg) avaient une masse presque deux fois supérieure en moyenne (159 ± 52 kg pour 188 ± 18 cm).

Parmi les 25 phoques veaux-marins, la balise d'un individu, S09, capturé en 2008, n'a pas correctement fonctionné et aucune vibrisse n'a pu être collectée sur cet individu pour analyses isotopiques : cet individu a donc été écarté de l'ensemble des analyses de la thèse, et seuls 24 phoques veaux-marins sont alors ici présentés et étudiés. Le phoque gris G09 a été écarté des analyses de suivis télémétriques qui suivent (analyses de données de plongée et zones de chasse) à cause d'un temps de suivi très restreint lié à un dysfonctionnement de la balise cinq jours après le début du suivi, mais celui-ci a tout de même été conservé pour les analyses isotopiques puisque des vibrisses ont été collectées sur cet individu.

Tableau 1 : Informations sur les 25 phoques veaux-marins capturés en baie de Somme en 2008 et en 2019, équipés de balises GPS/GSM pour réaliser un suivi télémétrique, et sur lesquels leur plus longue vibrisse a été collectée pour analyser leur composition en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$). [Details of the 25 harbour seals captured in the Baie de Somme in 2008 and 2019, each was fitted with GPS/GSM tags for telemetry tracking and had their longest whisker sampled to analyse the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope composition].

Seal species	Individual	Sex	Body mass kg	Body length cm	Girth cm	Telemetry tracking with GPS/GSM tags					$\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope analyses on whisker segments	
						Tag number	Capture date / Start tracking	End tracking	Tracking duration days	Number of dives	Whisker length mm	Number of whisker segments
Harbour seals *Phoques veaux-marins*	S01	M	86	141	116	gp15s-S35-08	2008-10-20	2009-01-13	85	25094	65	7
	S02	M	82	151	108	gp15s-S37-08	2008-10-20	2009-05-04	196	87756	103	10
	S03	M	85	139	114	gp15s-S39-08	2008-10-20	2009-04-03	165	44020	88	10
	S04	M	55	130	97	gp15s-S36-08	2008-10-21	2009-02-19	121	42118	109	11
	S05	M	89	140	112	gp15s-S32-08	2008-10-21	2009-01-28	99	27565	102	11
	S06	F	77	143	106	gp15s-S30-08	2008-10-21	2009-01-03	74	18887	62	7
	S07	M	98	144	118	gp15s-S31-08	2008-10-21	2009-05-05	196	44787	116	13
	S08	M	83	138	105	gp15s-S34-08	2008-10-21	2009-05-05	196	55575	90	10
	S09	M	76	146	108	gp15s-S33-08	2008-10-22	-	-	-	-	-
	S10	M	83	145	113	gp15s-S33-08	2008-10-22	2009-02-19	120	32533	-	-
	S11	M	112	155	121	hg67-15025-19	2019-05-25	2019-07-10	46	11390	100	11
	S12	M	118	154	125	hg67-15009-19	2019-05-25	2019-08-10	77	29762	115	12
	S13	F	128	153	126	hg67-15023-19	2019-05-25	2019-06-12	18	4184	100	11
	S14	M	84	149	119	hg67-15012-19	2019-05-25	2019-08-14	81	28825	118	12
	S15	M	70	165	103	hg68-15124-19	2019-10-05	2020-01-03	90	40388	116	12
	S16	M	78	152	112	hg68-15122-19	2019-10-05	2020-01-09	96	34352	116	12
	S17	M	70	157	108	hg68-15109-19	2019-10-05	2019-12-26	82	27704	118	12
	S18	M	69	146	101	hg68-15115-19	2019-10-05	2020-03-19	166	51336	108	11
	S19	M	61	138	111	hg68-15113-19	2019-10-05	2020-01-26	113	42442	136	14
	S20	M	73	149	108	hg68-15111-19	2019-10-05	2019-12-29	85	31114	113	12
	S21	M	67	138	108	hg68-15121-19	2019-10-05	2019-12-30	86	36394	110	12
	S22	M	78	153	102	hg68-15106-19	2019-10-06	2019-12-11	66	23593	106	11
	S23	M	79	153	101	hg68-15112-19	2019-10-06	2020-01-31	117	35616	115	12
	S24	M	77	137	102	hg68-15107-19	2019-10-06	2019-12-07	62	19859	101	11
	S25	M	83	153	104	hg68-15108-19	2019-10-07	2019-12-16	70	26619	117	12

Tableau 2 : Informations sur les 24 phoques gris capturés en baie de Somme en 2012 et en 2019, équipés de balises GPS/GSM pour réaliser un suivi télémétrique, et sur lesquels leur plus longue vibrisse a été collectée pour analyser leur composition en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$). [Details of the 24 grey seals captured in the Baie de Somme in 2012 and 2019, each was fitted with GPS/GSM tags for telemetry tracking and had their longest whisker sampled to analyse the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope composition].

Seal species	Individual	Sex	Body mass kg	Body length cm	Girth cm	Telemetry tracking with GPS/GSM tags					$\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope analyses on whisker segments	
						Tag number	Capture date / Start tracking	End tracking	Tracking duration days	Number of dives	Whisker length mm	Number of whisker segments
Grey seals *Phoques gris*	G01	M	98	148	114	hg35-31-12	2012-05-29	2012-10-30	154	53433	82	9
	G02	M	150	188	136	hg35-32-12	2012-05-30	2012-10-20	143	33174	72	8
	G03	M	112	162	121	hg35-35-12	2012-05-30	2012-12-16	200	58977	114	12
	G04	M	146	173	130	hg35-42-12	2012-05-30	2012-11-30	184	40415	72	8
	G05	M	86	149	115	hg35-44-12	2012-05-30	2012-11-03	157	55914	110	12
	G06	M	170	-	-	hg35-193-12	2012-05-31	2013-01-31	245	47162	-	-
	G07	M	180	202	-	hg35-36-12	2012-05-31	2012-09-03	95	19592	52	6
	G08	M	139	183	131	hg35-30-12	2012-05-31	2013-01-09	223	46864	100	11
	G09	M	61	140	99	hg35-47-12	2012-06-01	2012-06-06	5	1256	132	14
	G10	M	70	149	106	hg36-509-12	2012-09-10	2012-10-04	24	6925	102	11
	G11	M	~100	165	123	hg35-46-12	2012-09-13	2013-01-16	125	34372	-	-
	G12	M	~200	205	-	hg35-39-12	2012-09-13	2013-01-02	111	24699	110	12
	G13	M	92	174	114	hg67-15015-19	2019-05-23	2019-10-14	144	34622	90	10
	G14	M	60	132	103	hg67-15016-19	2019-05-23	2019-11-10	171	45971	97	9
	G15	M	84	140	111	hg67-15007-19	2019-05-23	2019-10-07	137	29902	114	10
	G16	M	142	204	133	hg67-15017-19	2019-05-23	2019-06-09	17	3999	95	10
	G17	M	108	165	120	hg67-15013-19	2019-05-24	2019-11-19	179	42240	86	8
	G18	M	62	132	105	hg67-15010-19	2019-05-24	2019-06-12	19	7223	104	10
	G19	M	122	167	127	hg67-15011-19	2019-05-24	2019-11-11	171	39315	83	9
	G20	F	58	140	100	hg67-15024-19	2019-05-24	2019-11-24	184	52386	77	7
	G21	M	52	123	95	hg67-15014-19	2019-05-24	2019-09-30	129	39833	82	9
	G22	M	134	204	141	hg67-15008-19	2019-05-25	2019-10-31	159	38125	101	11
	G23	M	~300	210	179	hg68-15114-19	2019-10-07	2020-03-02	147	38396	97	10
	G24	M	74	154	105	hg68-15110-19	2019-10-07	2020-01-29	114	33035	127	13

2.2.2 Balises GPS/GSM et données

Les suivis télémétriques de phoques présentés dans cette thèse ont été exclusivement réalisés par l'intermédiaires de balises de type Fastloc^{TM} GPS/GSM développées par le *Sea Mammal Research Unit* (*University of StAndrews*, Royaume-Uni). Ces balises sont composées de différents outils et capteurs : une antenne Fastloc^{TM} GPS (permettant l'acquisition de données de localisation spatiale), un capteur de milieu air-eau (permettant de détecter lorsqu'un animal est à terre au sec, ou dans l'eau), un capteur de pression (permettant d'enregistrer des données de profondeur en plongée), un capteur de température, un microprocesseur (permettant de prétraiter les données avant transmission), et un modem GSM (permettant la transmission des données *via* le réseau de téléphonie mobile) (McConnell et al. 2004). Chaque balise a été programmée pour obtenir une localisation GPS environ toutes les 20 minutes, lorsque le phoque est à la surface. Cependant la fréquence d'acquisition de ces données peut être temporellement irrégulière à cause de longues périodes passées sous l'eau par le phoque, ou par une trop faible disponibilité de satellites.

Les données de localisation ont été filtrées avec un algorithme permettant de détecter et d'écarter les localisations irréalistes, qui auraient nécessité une vitesse de déplacement horizontale trop rapide pour un phoque (McConnell et al. 1992). Étant donné les forts courants marins observés en Manche Est (jusqu'à 2.3 $m.s^{-1}$ de courants de surface mesurés dans cette zone, Sentchev et Yaremchuk 2007) pouvant s'additionner au déplacement apparent des phoques en surface, le seuil de vitesse pour détecter les positions réalistes a été fixé plus haut pour les phoques gris pouvant chasser plus au large (où les courants sont parfois plus forts), que pour les phoques veaux-marins plus côtiers. Ainsi, après inspection visuelle des trajets observés en surface pour évaluer leur cohérence, les filtres de vitesse ont été fixés à 2.5 $m.s^{-1}$ pour les phoques veaux-marins et 3.2 $m.s^{-1}$ pour les phoques gris. 95% des localisations GPS, à la fois à terre et en mer, ont été attendues dans un rayon de 50 m autour de la véritable localisation (Wildtrack Telemetry Systems Limited 2021).

Une plongée a été enregistrée par la balise dès lors qu'un phoque dépassait une profondeur de 1.5 m pendant au moins 8 secondes. Dans ce cas, différents paramètres de plongée ont alors été enregistrés de façon standard par la balise : la date et heure de début et de fin de plongée, la durée de plongée, la profondeur maximale atteinte, le pourcentage d'aire parcourue "percent area" (permettant de calculer un indice de la forme de plongée ; voir section 2.2.3.2) et des

profondeurs intermédiaires (méthode d'enregistrement différente entre 2008-2012 et 2019, cf. ci-après). Quel que soit le suivi, les données de plongée sont structurées dans un plan en deux dimensions, avec des informations sur la profondeur en fonction du temps (principe d'un *Time Depth Recorder*, TDR, *e.g.* Gentry et Kooyman 1986; Boeuf et al. 1988). La localisation de chaque plongée a été déterminée par interpolation linéaire sur la base des localisations GPS.

Deux générations de balises GPS/GSM ont été utilisées dans cette thèse, les plus récentes intégrant un accéléromètre utile à la détection de tentatives de capture de proies (exclusivement pour les suivis de 2019). La présence de cet outil complémentaire dans les balises déployées en 2019 a ainsi permis d'obtenir des données informatives sur une forte présomption d'un comportement de chasse (cf. section 2.2.2.3). En revanche, les balises déployées en 2008 (10 phoques veaux-marins) et 2012 (12 phoques gris) n'intégraient pas d'accéléromètre, et ont exclusivement enregistré et transmis les données "classiques" de plongée, sans preuve d'un comportement de chasse probable.

2.2.2.1 Données de plongée spécifiques aux suivis de 2008-2012

Les balises GPS/GSM déployées en 2008-2012, *i.e.* sans accéléromètre, ont enregistré des profondeurs puis synthétisé et transmis neuf points intermédiaires de profondeur pour chaque plongée, tous les 10% de la durée totale de plongée (points D1 à D9, Figure 6). L'algorithme intégré dans cette génération de balises a ainsi permis de résumer les profondeurs intermédiaires de plongée à un intervalle de temps proportionnel.

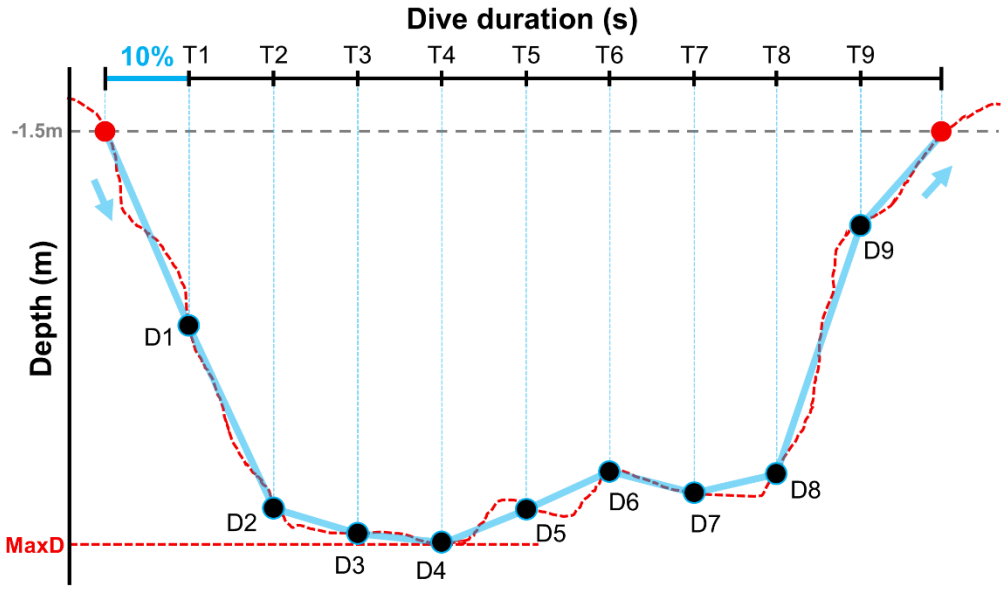


Figure 6 : Structure des données de plongée acquises avec les balises GPS/GSM en 2008 et en 2012, incluant neuf profondeurs intermédiaires de plongée (D1 à D9) calculées tous les 10% de la durée totale de plongée (T1 à T9). Les deux points rouges caractérisent le début et la fin de plongée à 1.5 m de profondeur. MaxD : la profondeur maximale de plongée (m). [Structure of the dive data obtained with GPS/GSM tags deployed in 2008 and 2012, that include nine intermediate depth points (D1 to D9) calculated each 10% of the total dive duration (T1 to T9). The two points in red characterise the dive start and dive end at 1.5 m depth. MaxD: maximum depth of the dive (m)].

2.2.2.2 Données de plongée spécifiques aux suivis de 2019

➔ Détection des profondeurs intermédiaires (modèle de « Broken-Stick »)

Les balises GPS/GSM déployées en 2019, avec accéléromètres, ont intégré de nouveaux algorithmes de traitement « à bord » des données de plongée. En effet, les profondeurs intermédiaires de plongée enregistrées ont été résumées à partir d'un modèle de « Broken-Stick » (*Broken-Stick Model*, BSM) permettant de fractionner un profil (ici de plongée) en plusieurs segments selon la trajectoire dans un espace en deux dimensions (profondeur en fonction du temps) (Photopoulou et al. 2015). Cet algorithme a été programmé de sorte à détecter de 3 à 12 points de profondeurs intermédiaires (Figure 7). Ces profondeurs correspondent ainsi à des points d'inflexion dans le profil de plongée permettant de dégager plusieurs segments du profil, caractérisés par des tendances homogènes. À l'inverse des suivis de 2008-2012, chaque profondeur a donc été enregistrée à des intervalles de temps spécifiques au profil de chaque plongée.

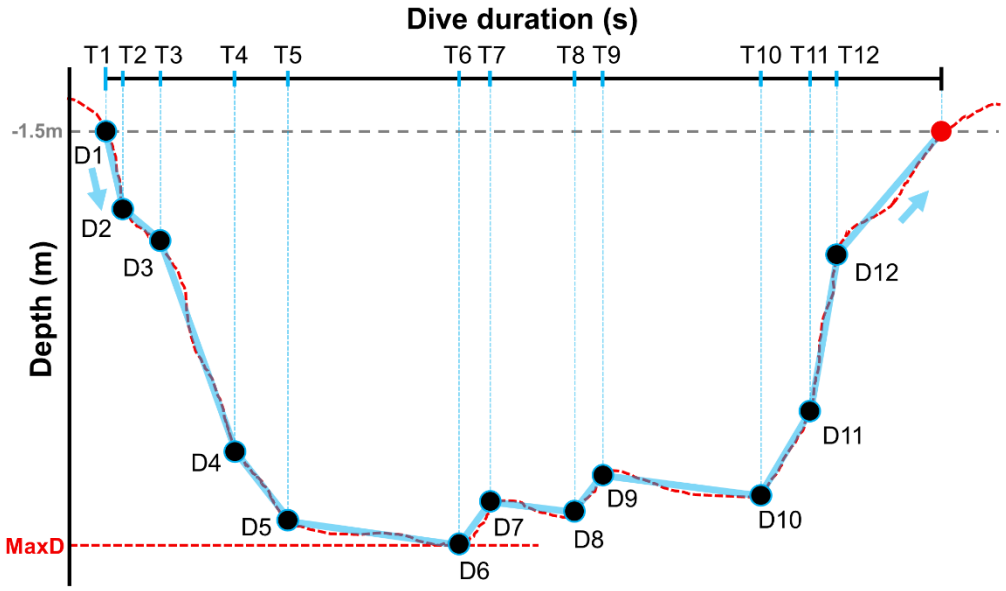


Figure 7 : Structure des données de plongée acquises avec les balises GPS/GSM en 2019, incluant de 3 à 12 profondeurs intermédiaires de plongée (D1 à D12) identifiées à bord par modèle de *Broken-Stick* à des moments précis de la plongée (T1 à T12). Le premier point D1 correspond au début de la plongée, et le point rouge caractérise la fin de la plongée, tous deux à 1.5 m de profondeur. MaxD : la profondeur maximale de plongée (m). [Structure of the dive data obtained with GPS/GSM tags deployed in 2019, including from 3 to 12 intermediate depth points (D1 to D12) identified on-board with a Broken-Stick Model at several specific times of the dive (T1 to T12). The first depth point D1 is associated with the dive start, and the red point characterises the dive end, and both points are at 1.5 m depth. MaxD: maximum depth of the dive (m)].

➔ Phases de descente, de fond et de remontée

Les balises ont été programmées pour détecter trois phases distinctes lors de chaque plongée : les phases de descente, de fond et de remontée. Ces trois phases sont déterminées sur la base d'un seuil de 75% de la profondeur maximale de plongée (ou 75% MaxD), déterminé arbitrairement par le constructeur (voir le schéma théorique en Figure 8). La phase de descente a ainsi été définie comme la période entre le début de la plongée (point D1) et le premier point d'inflexion (déterminé par « Broken-Stick ») dépassant 75% MaxD. La phase de remontée a quant à elle été définie comme la période entre le dernier point d'inflexion en-dessous de 75% MaxD et la fin de la plongée. La phase de fond a été associée à la période entre la descente et la remontée, *i.e.* entre les premiers et derniers points d'inflexion en-dessous de 75% MaxD . Certaines données issues des accéléromètres ont alors pu être résumées à bord par les balises

pour chacune de ces trois phases (*e.g.* nombre de tentatives de capture de proies par phase), et ce, avant leur transmission (cf. section 2.2.2.3).

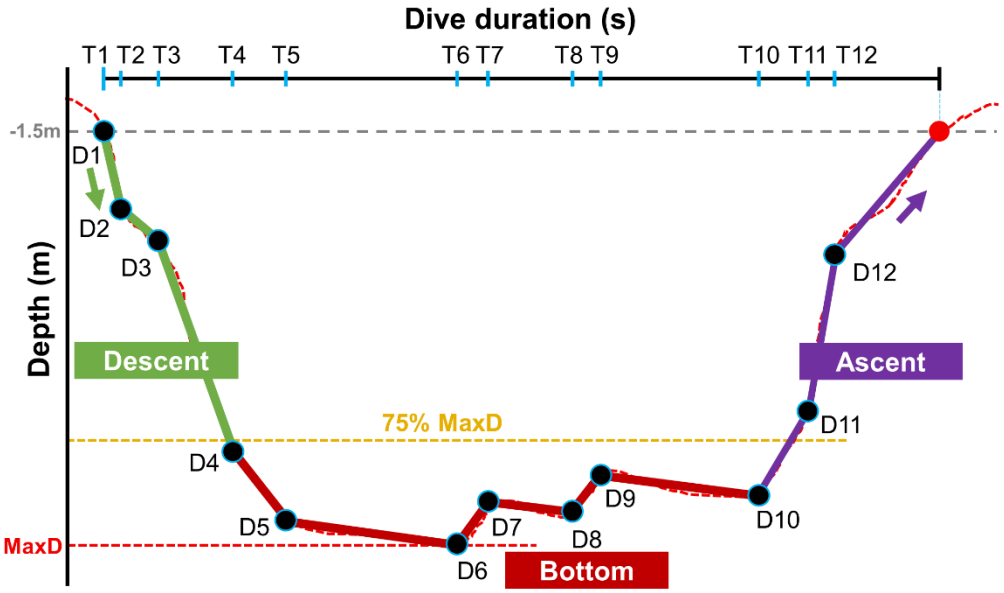


Figure 8 : Structure des trois phases de plongée (descente, fond et remontée) déterminées par les balises GPS/GSM déployées en 2019, sur la base des profondeurs intermédiaires détectées par le modèle de Broken-Stick. 75% MaxD : seuil de détection de la phase de fond à 75% de la profondeur maximale de plongée (MaxD). [Structure of the three dive phases (descent, bottom, ascent) determined by the GPS/GSM tags deployed in 2019, from the intermediate depth points identified with the Broken-Stick Model. 75% MaxD: detection limit of the bottom phase at 75% of the dive maximum depth (MaxD)].

2.2.2.3 Données issues des accéléromètres (suivis de 2019)

Les balises GPS/GSM déployées lors des suivis de 2019 ont inclus un accéléromètre de type ADXL345 (*Analog Devices*) permettant d'acquérir des données d'accélération dans trois axes (A_X A_Y et A_Z, cf. Figure 9). Ces mesures d'accélération sur trois axes visent à acquérir des données sur le mouvement des phoques en trois dimensions, pouvant potentiellement révéler des types de comportements dont les tentatives de capture de proies.

Les balises ont été positionnées sur la nuque des phoques avec l'antenne GSM orientée vers le crâne (vers l'avant de l'animal), permettant ainsi de mesurer accélération selon (Figure 9) :

- un axe crânial-caudal (axe A_X), pour mesurer les accélérations en avant et en arrière du corps du phoque
- un axe latéral gauche-droite (axe A_Y), pour mesurer les accélérations vers la gauche et la droite du corps du phoque
- un axe antéro-postérieur (axe A_Z), pour mesurer les accélérations vers le haut et le bas du corps du phoque.

L'accélération a été enregistrée à une fréquence d'acquisition de 25 Hz. Cette fréquence d'échantillonnage est notée F_S dans les détails méthodologiques qui suivent. Cette fréquence est la minimale requise pour détecter des tentatives de capture de proies par la méthode des « *Jerk* » (Ydesen et al. 2014 ; cf. ci-après). La résolution de l'accélération est de 3.9 mg (soit 0.038246 $m.s^{-2}$, ou newtons par kilogramme), et l'intervalle d'acquisition est de ±16 g (soit ±156.96 $m.s^{-2}$). Pour rappel, une accélération de 1 g équivaut à une accélération de 9.81 $m.s^{-2}$.

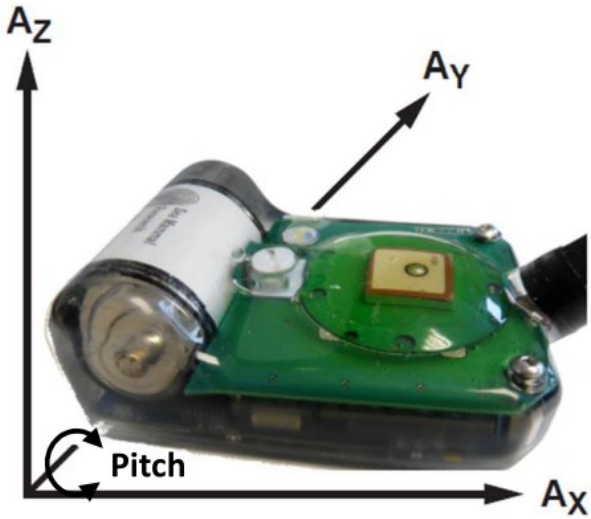


Figure 9 : Axes de mesure de l'accélération (A_X, A_Y et A_Z) des accéléromètres implémentés dans les balises GPS/GSM déployées en 2019 (Figure : SMRU) [Acceleration measure axes (A_X, A_Y and A_Z) of the accelerometers implemented in GPS/GSM tags deployed in 2019 (Figure: SMRU)].

Les données d'accélération ont été résumées à bord par la balise *via* différents algorithmes développés par le constructeur, afin d'obtenir trois données clés par phase de plongée (descente, fond et remontée) : (1) l'orientation statique de la balise et donc du phoque notée *Pitch*, (2) l'effort de nage de l'animal noté *Swimming effort*, et (3) les tentatives de capture de proies notées *Prey-Capture Attemps* (PCAs). Ces trois métriques ont été mesurées et résumées par la

balise selon les méthodes ci-dessous. Les valeurs brutes d'accélération acquises dans les trois axes sont notées [A_X A_Y A_Z] ci-après. Les algorithmes qui ont été inclus aux balises, et qui sont présentés ci-après, sont en partie basés sur les travaux de Ydesen et al. (2014) et de Cox et al. (2018). L'étude de Cox et al. (2018) résume également toutes les études qui ont permis de définir ces procédés de traitement des données, et propose différentes méthodes pour analyser les données d'accélération à bord de balises pour une transmission plus résumée. Les algorithmes déployés aux balises GPS/GSM ont donc été développés par le constructeur sur la base de ces études.

- **Pitch : orientation statique de la balise / du phoque**

Axe de la mesure : principalement A_X

Méthode : un filtre de passe-bas (*low-pass filter*) d'une fréquence de 0.2 Hz a été appliqué sur chacun des axes. Ce filtre est du type de « Butterworth » (un filtre linéaire), et est appliqué afin d'obtenir un gain (capacité à augmenter la puissance d'un signal) aussi constant que possible dans une bande passante. Ce filtre permet ainsi d'obtenir des valeurs filtrées F_X, F_Y et F_Z sur la base des valeurs brutes [A_X A_Y A_Z]. Par trigonométrie, le *Pitch* correspond donc à :

$$\text{Pitch} = \arctan\left(\frac{F_X}{\sqrt{F_Y{}^2 + F_Z{}^2}}\right)$$

(arctan : arc-tangente, en trigonométrie).

La valeur de Pitch a été moyennée par période de une seconde. Finalement, ces moyennes à 1 Hz ont été combinées afin d'obtenir la moyenne de Pitch pour les trois phases de chaque plongée (descente/fond/remontée).

- **Swimming effort : effort de nage du phoque**

Axe de la mesure : principalement A_Y. Chez les phocidés, les mesures d'accélération sur cet axe latéral droite-gauche sont connues pour refléter les battements de palmures caudales effectués vers la droite et la gauche pour se déplacer (*e.g.* Sato et al. 2003; Jouma'a et al. 2016). Ainsi, il a été admis que plus les accélérations étaient importantes dans cet axe A_Y, plus l'animal avait vraisemblablement effectué un effort de nage important (battements de palmures).

Méthode : un filtre de passe-bande (*band-pass filter*) de type « Butterworth » a été appliqué sur les données pour évaluer l'effort de nage, à une fréquence variant entre 0.48 Hz et 1 Hz.

Les valeurs filtrées F_X, F_Y et F_Z sont obtenues sur la base des valeurs brutes [A_X A_Y A_Z]. La racine carrée de la moyenne des carrés (*Root Mean Square*, RMS) des valeurs filtrées F_Y en sortie du filtre de passe-bande est calculée pour chaque seconde, afin d'obtenir la RMS de l'effort de nage :

$$\text{rmsSwimmingEffort}_i = \sqrt{\frac{\sum F_{Yi}{}^2}{25}}$$

où F_{Yi} est une valeur filtrée de F_Y dans l'axe A_Y.

Les valeurs de *rmsSwimmingEffort*$_i$ ont finalement été mises au carré et sommées pour obtenir l'effort de nage moyen au cours de chacune des phases de plongée (descente/fond/remontée), exprimé en g (peut être multipliée par 9.81 pour avoir une valeur en m.s^{-2}) :

$$\text{Swimming effort} = \sum (\text{rmsSwimmingEffort}_i)^2$$

- **Prey-Capture Attempt (PCA) : détection de tentative de capture de proies**

Axe de la mesure : dans les trois axes de mesures A_X, A_Y et A_Z.

Méthode : La métrique de capture de proie est calculée grâce à la mesure de « mouvements saccadés » notée *Jerk* (voir Ydesen et al. 2014 pour des détails complémentaires sur le choix de la méthode choisie). Le calcul du *Jerk* nécessite le calcul préalable de la dérivée première de chaque valeur brute d'accélération dans les axes A_X, A_Y et A_Z, c'est-à-dire la différence entre les valeurs successives i-1 et i :

$$D_{Xi} = A_{Xi} - A_{Xi-1}$$

$$D_{Yi} = A_{Yi} - A_{Yi-1}$$

$$D_{Zi} = A_{Zi} - A_{Zi-1}$$

La métrique Jerk, notée J_i pour la i^{eme} mesure d'accélération, est ainsi calculée :

$$J_i = F_S * \sqrt{D_{Xi}{}^2 + D_{Yi}{}^2 + D_{Zi}{}^2}$$

(F_S, la fréquence d'acquisition des données d'accélération).

La métrique de capture de proie, notée *rmsJerk*, correspond finalement à la moyenne mobile des Jerks enregistrés pendant environ 250 ms (soit pour six valeurs glissantes) :

$$\text{rmsJerk} = \sqrt{\frac{J_{i-5}^2 + J_{i-4}^2 + J_{i-3}^2 + J_{i-2}^2 + J_{i-1}^2 + J_i^2}{6}}$$

Sur la base de données exploratoires préalablement acquises par le constructeur sur des phoques veaux-marins, le seuil de détection d'une PCA a été fixé à une *rmsJerk* de 25. Les mesures *rmsJerk* contiguës dépassant ce seuil correspondaient finalement à la détection d'une unique PCA. Plusieurs PCAs distinctes pouvaient être enregistrées au cours d'une plongée lorsque le seuil de détection était franchi plusieurs fois. Les balises ont finalement transmis le nombre de PCAs détectées par plongée, au cours des phases de descente, de fond et de remontée.

Le nombre total de PCAs par plongée (sans distinction entre phases) a finalement été calculé *a posteriori* en additionnant les PCAs par phase de plongée, et le nombre de PCAs enregistrées par minute ($PCA.min^{-1}$) a été calculé pour chaque plongée.

2.2.2.4 Structure spatiale des données et identification de trajets

Les données de localisations GPS informent sur les déplacements spatiaux des phoques dans une dimension horizontale, c'est-à-dire en surface. Un trajet a été défini ici comme l'ensemble des mouvements horizontaux en mer (*i.e.* succession des localisations GPS en mer) qui ont eu lieu entre deux événements successifs de repos à terre. Les données de plongée informent quant à elles sur le comportement sous l'eau, dans une dimension verticale (cf. paramètres associés à la plongée), et leur localisation spatiale a été interpolée sur la base des localisations GPS en surface en fonction de leur date/heure. La Figure 10 illustre la structure spatiale de ces données.

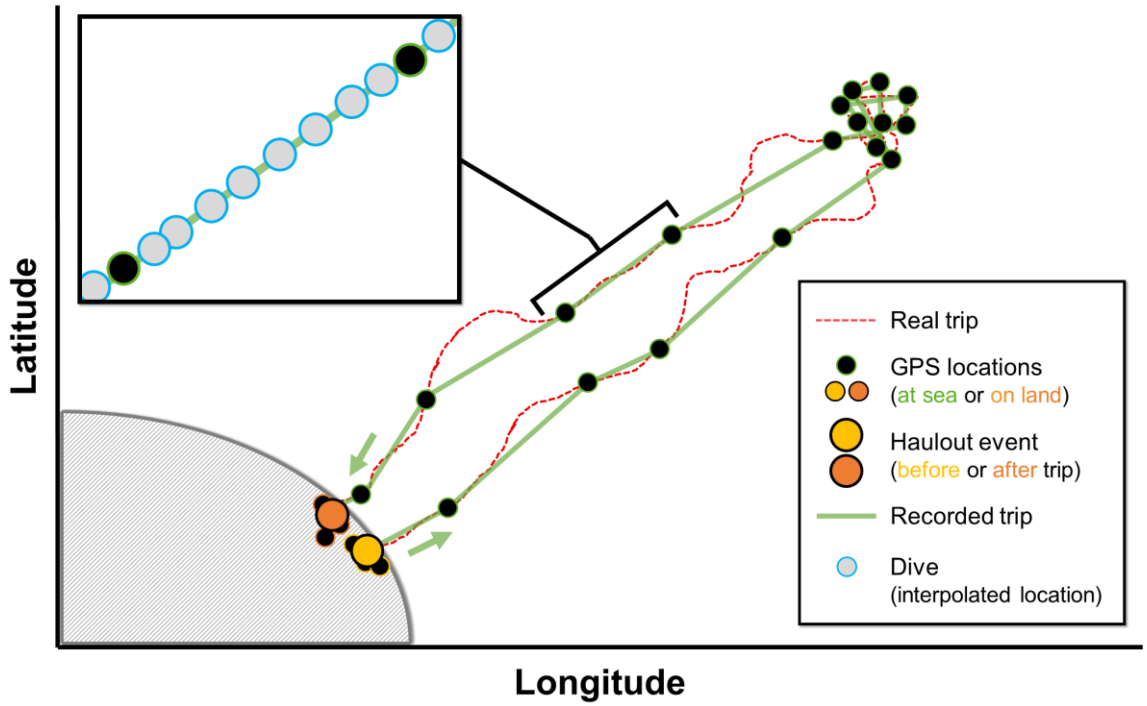


Figure 10 : Structure spatiale des données acquises avec une balise GPS/GSM, représentées schématiquement sur la base d'un trajet fictif effectué par un phoque (trajet réel caractérisé par les pointillés rouges). Le trajet enregistré avec ces données (trait vert) a été défini par l'ensemble des localisations GPS enregistrées en mer (points verts) entre deux événements de repos à terre successifs (grands points jaunes et oranges). La localisation d'un événement de repos à terre a été définie par la moyenne de plusieurs localisations GPS enregistrées à terre (petits points jaunes et oranges). Les localisations de plongée (points bleus) ont été interpolées sur la base des localisations GPS en mer. [Spatial structure of the data acquired with GPS/GSM tags, represented schematically with a fictional trip performed by a seal (real trip characterised by the red dotted line). The recorded trip (green line) was defined with the whole GPS locations at sea registered between two successive haulout events (large yellow and orange points). The location of haulout events were defined from the average of several GPS locations registered on land (small yellow and orange points). Dive locations (blue points) were interpolated from GPS locations at sea].

2.2.3 Approches horizontale et verticale

Deux approches, horizontale et verticale, ont été utilisées dans cette thèse pour identifier un comportement de chasse probable, par analyse des trajets en surface (données de localisation, approche horizontale) ou des données de plongée (approche verticale), et ainsi évaluer les zones de chasse probable associées à ces comportements. De telles approches sont généralement utilisées pour détecter un comportement de chasse, en l'absence de données permettant de confirmer ce comportement (*e.g.* PCAs détectées par des accéléromètres). Ici,

une approche horizontale (*First Passage Time*) et une approche verticale (détection des plongées en U les plus rapides) ont été appliquées afin d'identifier les zones de chasse.

2.2.3.1 Approche horizontale : First Passage Time, FPT

L'analyse du temps de premier passage (*First Passage Time*, FPT) est une méthode heuristique qui vise à mesurer les changements dans le mouvement général d'animaux le long de leurs trajets (Fauchald et Tveraa 2003). Cette méthode est plus particulièrement conçue pour détecter un comportement dit de recherche en zone restreinte (*Area-Restricted search*, ARS). Un comportement en ARS se caractérise par une diminution de la vitesse horizontale et une augmentation de l'angle de virage du trajet, *i.e.* par une augmentation du temps de résidence au sein d'une zone donnée (Kareiva et Odell 1987).

Cette analyse consiste à calculer le temps de premier passage FPT au sein de cercles de différents rayons r glissés successivement le long du trajet, afin de voir quel est le rayon le plus représentatif d'un comportement en ARS (Fauchald et Tveraa 2003). Le FPT a été calculé le long de chaque trajet de phoque, tous les 0.25 km (*i.e.* sur des localisations régularisées le long du trajet enregistré), pour des rayons r de 0.5 à 5 km par pas de 0.5 km, de 5 à 10 km par pas de 1 km, et de 10 à 100 km par pas de 10 km. L'analyse ne pouvait être lancée que pour des trajets avec un minimum de 20 segments de 0.25 km. Ainsi, les trajets ne respectant pas cette règle ont été écartés. Une valeur élevée de FPT était attendue sur les zones où un animal a effectué un comportement en ARS. Pour chacun des rayons testés, cette méthode permet d'obtenir une série temporelle du FPT (voir la Figure 11 pour une illustration théorique de la méthode). L'échelle la plus représentative d'un comportement en ARS au cours du trajet correspond finalement au rayon r pour lequel la variance de la série de valeurs de FPT log-transformées ($var[log(FPT)]$ aussi notée $S(r)$) est la plus élevée ; *i.e.* pour $max(S(r))$ (Fauchald et Tveraa 2003).

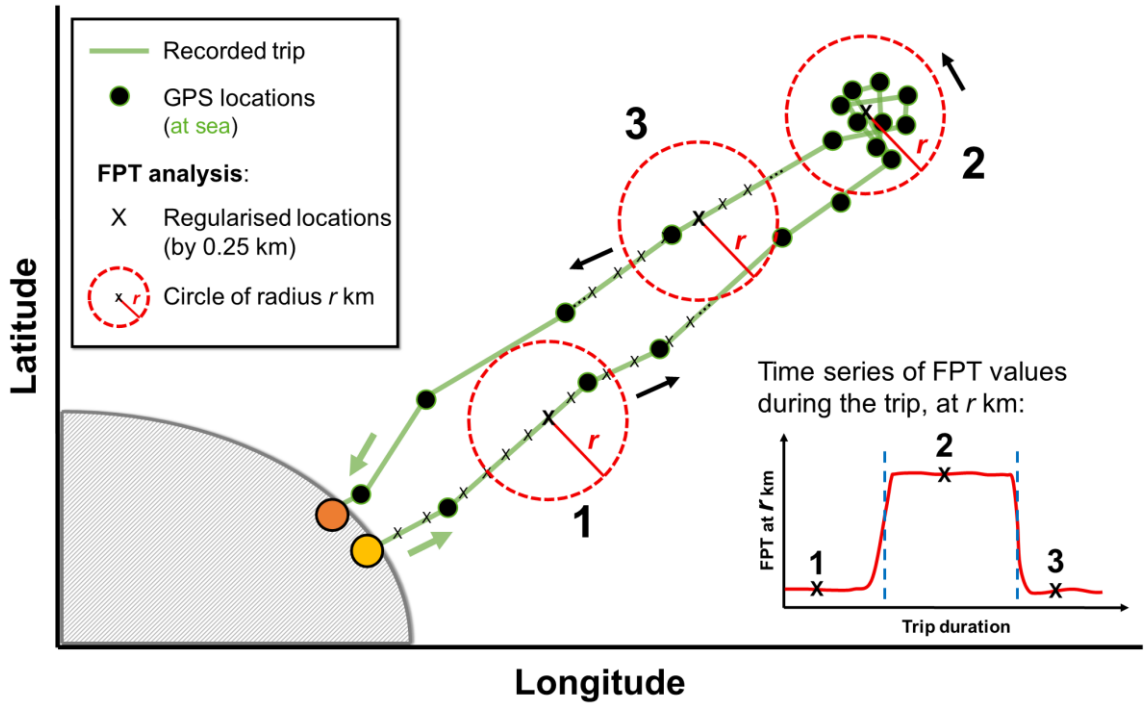


Figure 11 : Représentation schématique de l'application de l'analyse du temps de premier passage (*First Passage Time*, FPT) le long d'un trajet fictif (trait vert) défini par des localisations GPS (points verts), pour un rayon r spécifique. Le FPT est calculé pour chaque localisation régularisée (croix noires) tous les 0.25 km, et la série temporelle de valeurs de FPT au r km choisi informe sur les périodes caractérisant un comportement en ARS (2) ou non (1 et 3). Les traits pointillés bleus sur cette série temporelle représentent les limites de segments détectées avec la méthode de Lavielle pour identifier la/les période(s) en ARS. [Schematic representation of the application of First Passage Time (FPT) analysis along a fictional trip (green line) defined with GPS locations (green points), at a specific radius r. The FPT was calculated for each regularised location (black crosses) each 0.25 km, and the time series of FPT provide information on what periods characterising an ARS behaviour (2) or not (1 and 3). Blue dotted lines show the segment limits detected with the Lavielle's method to identify the period(s) in ARS].

La méthode de segmentation non-paramétrique de Lavielle (1999, 2005) a été appliquée pour sélectionner les parties du trajet associées à un comportement en ARS à l'échelle r correspondant à $max(S(r))$. Chaque trajet avec au moins une ARS a ainsi été divisé en K segments homogènes en moyenne et variance (Barraquand et Benhamou 2008). Le nombre de segments K, et les bornes temporelles associées, ont été déterminés grâce aux fonctions *lavielle*, *chooseseg* and *findpath* incluses au package *adehabitatLT* sur R (R Core Team 2020, v.4.0.2). Il a été défini de façon standard que les segments du trajet associés à un comportement en ARS correspondent à ceux ayant la plus haute moyenne de FPT, et que ces segments doivent représenter au maximum la moitié de tous les K segments du trajet. Ainsi, $K/2$ segments ont été associés avec un comportement en ARS lorsque K était une valeur paire, et $K/2 - 0.5$

segments lorsque K était une valeur impaire. Les localisations des plongées ayant eu lieu durant les périodes associées à un comportement en ARS ont finalement été sélectionnées pour permettre les analyses spatiales (détermination des zones de chasse ; cf. section 2.2.5.1). Les plongées sélectionnées avec cette approche horizontale sont désormais notées « plongées en ARS » dans la suite de la thèse.

2.2.3.2 Approche verticale : sélection des plongées en U et rapides

La sélection des plongées de chasse probable a été effectuée selon une approche verticale basée sur deux critères caractéristiques de ce comportement : la forme de la plongée et la vitesse verticale de descente (sur le même schéma que Vincent et al. 2016). Les phoques veaux-marins et gris étant considérés comme des chasseurs benthiques dans la plupart des cas d'étude, il est vraisemblable que ces espèces effectuent principalement des plongées en forme de « U » lorsqu'elles chassent (Thompson et al. 1991; Lesage et al. 1999; Beck et al. 2003). Le caractère benthique du comportement de chasse des phoques veaux-marins et gris est d'autant plus vraisemblable en Manche Est, puisque le régime alimentaire de ces deux espèces y est principalement composé de poissons plats benthiques (résultats en section 4.2 du Chapitre 4). Il est important de noter que ces deux espèces de phoques ont la capacité physiologique d'accéder facilement aux fonds marins de l'ensemble de la zone d'étude, puisque bathymétrie est très faible en Manche Est et en mer du Nord (Figure 5). L'approche verticale a donc été développée sur la base de ces connaissances, et vise à sélectionner les plongées de phoques les plus en « U ».

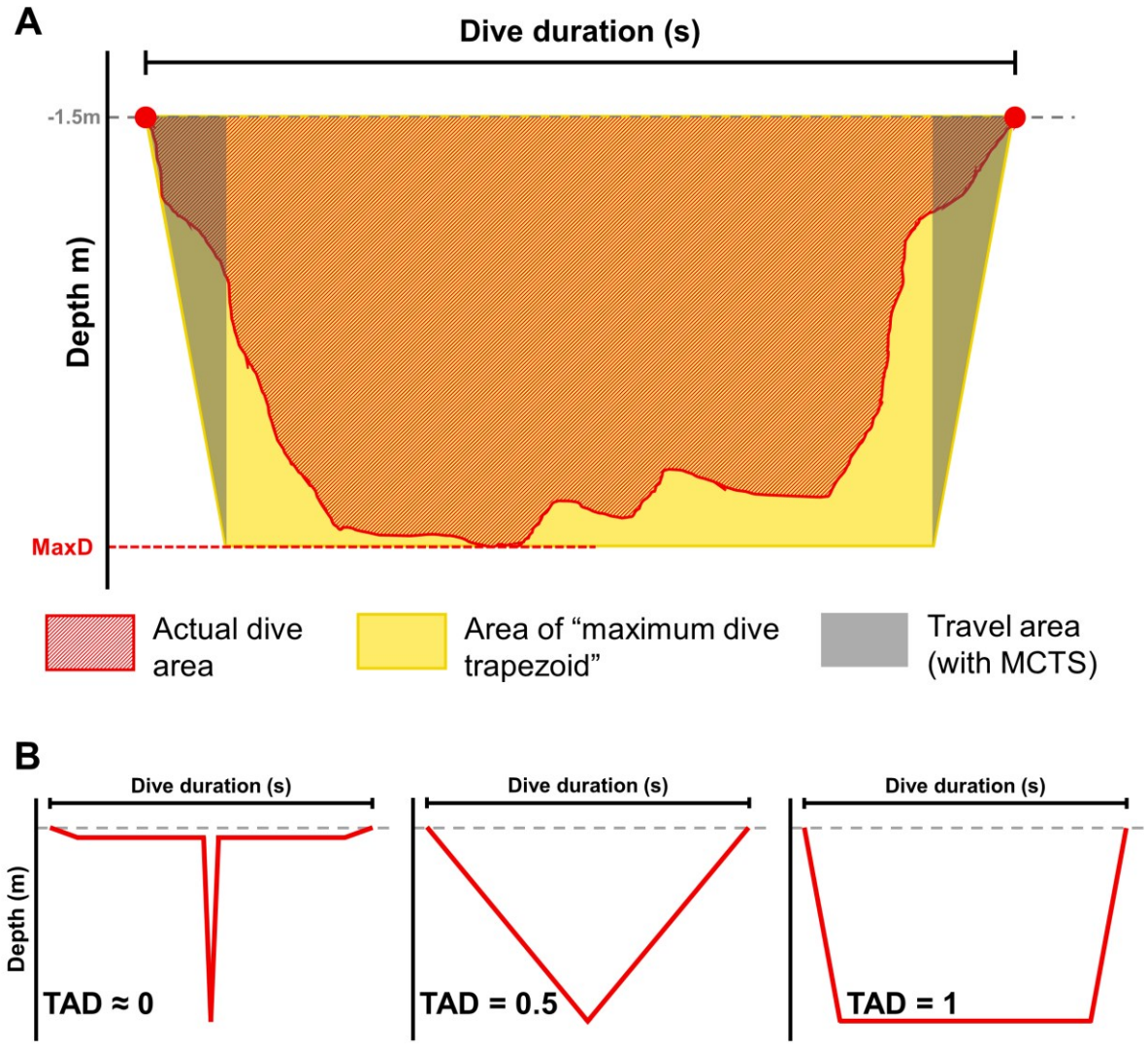


Figure 12 : Représentation schématique du principe du calcul de l'indice TAD pour une plongée d'après la méthode de Fedak et al. (2001) (**A**) et trois schémas théoriques de formes de plongée correspondant à des valeurs de TAD de 0, 0.5 et 1 (**B**). Une plongée est parfaitement en U lorsque TAD = 1. [Schematic representation of how calculating the TAD index for one dive according to the method presented by Fedak et al. (2001) (**A**) and three theorical dive shape patterns obtained with TAD values of 0, 0.5 and 1 (**B**). A dive is perfectly U-shaped when TAD = 1].

La forme de chacune des plongées a été évaluée par l'indice du temps d'allocation en profondeur *Time Allocation at Depth* (TAD ; Fedak et al. 2001). Cet indice est adimensionnel, et indépendant de la profondeur maximale et de la durée de plongée. Le calcul du TAD exclut ainsi les phases de descente et de remontée nécessaires à un animal pour arriver à sa profondeur maximale, en considérant une vitesse dite de coût minimal de transport *Minimum Cost of Transport Speed* (MCTS). La MCTS est une vitesse optimale théorique qu'un individu est censé adopter pour optimiser son déplacement vers la ressource, considérant la théorie de l'approvisionnement optimal (Williams 1999, 2000; Gallon et al. 2007). Cette vitesse traduit

donc un optimum théorique dont l'intérêt est de limiter les coûts pour accéder à une ressource en profondeur (besoins en dioxygène), tout augmentant alors la profitabilité dans son exploitation (*i.e.* passer le maximum de temps possible à la profondeur où se situe la ressource). Le calcul du TAD se base sur la comparaison de deux aires de plongée, calculées dans un espace bidimensionnel – profondeur en fonction du temps – en-dessous de la surface (ici 1.5 m de profondeur) (cf. Figure 12.A) :

- l'aire de la plongée enregistrée (calculée avec le *Percent Area*, et en y excluant les aires théoriques de descentes à la vitesse optimale MCTS)
- l'aire d'une plongée théorique dite « trapézoïdale maximale », *i.e.* l'aire d'une plongée théorique où l'animal passe l'ensemble de son temps disponible à sa profondeur maximale (*i.e.* en excluant les aires de descente et de remontée à la MCTS).

L'indice TAD a été calculé pour chaque plongée suivant **ces formules** :

- **Formule conceptuelle de comparaison des aires :**

$$\text{TAD} = \frac{\text{Actual dive area} - \text{Travel area}}{\text{Area of maximum dive trapezoid} - \text{Travel area}}$$

où :

Actual dive area = aire de la plongée étudiée

Area of maximum dive trapezoid = aire de la plongée trapézoïdale maximale (théorique)

Travel area = aire de trajet

- **Formule développée :**

$$\text{TAD} = \frac{\frac{\text{Percent Area}}{100} \times \text{DiveDur} \times (\text{MaxDepth} - 1.5) - \frac{(\text{MaxDepth} - 1.5)^2}{\text{MCTS}}}{(\text{Max Depth} - 1.5) \times \text{DiveDur} - 2 \times \frac{(\text{MaxDepth} - 1.5)^2}{\text{MCTS}}}$$

où :

Percent Area = pourcentage de la plongée trapézoïdale maximale couverte par la plongée enregistrée (transmis par la balise)

DiveDur = durée de plongée (s)

MaxDepth = profondeur maximale de la plongée (m)

MCTS = vitesse de coût minimal de transport ($m.s^{-1}$)

La valeur de TAD obtenue varie usuellement entre 0 et 1, où 0 caractérise une plongée où l'animal a passé la majorité de son temps proche de la surface et est allé à sa profondeur maximale très brièvement, où 0.5 caractérise une plongée en forme de « V » (allocation uniforme du temps à toutes les profondeurs), et où 1 indique une plongée en forme de « U » (Figure 12.B). Dans ce dernier cas, l'animal a passé la totalité de son temps disponible (*i.e.* hors des phases de descente et de remontée) à la profondeur maximale de plongée. La même conclusion apparaît pour une valeur de TAD supérieure 1, la différence étant dans ce cas que l'animal est descendu et est remonté à une vitesse supérieure à la MCTS.

La valeur de MCTS, utilisée pour le calcul du TAD pour chaque plongée, a été évaluée pour chaque individu suivant la méthode appliquée par Vincent et al. (2016). Bien que des valeurs fixes de MCTS soient proposées par certains auteurs pour les phoques (*e.g.* Williams 1999), son calcul à l'échelle individuelle est plus précis car il permet de prendre en considération l'influence de certains paramètres tels que les stratégies, les conditions physiologiques et/ou les capacités de nage de chaque individu. Plusieurs séries successives de TAD ont été calculées pour toutes les plongées de chaque individu, pour une valeur de MCTS variant de 1.0 à 3.0 $m.s^{-1}$ par 0.1 $m.s^{-1}$. Comme suggéré par Fedak et al. (2001), puis appliqué par Vincent et al. (2016), le nombre de plongées avec $0.5 < TAD < 1.0$ pour chaque valeur de MCTS testée renseigne sur le choix de MCTS individuelle la plus adaptée. Le calcul de la dérivée seconde de ce nombre de plongées en fonction de la MCTS testée informe ainsi sur l'apport successif de 0.1 $m.s^{-1}$ à la MCTS sur les valeurs de TAD obtenues. L'objectif est alors de détecter le point d'inflexion sur cette courbe. La valeur choisie de MCTS a finalement été associée à la première valeur de dérivée seconde qui arrive à 0 (ou passe d'une valeur négative à une valeur positive).

Dans le cas présent, le mécanisme de sélection des plongées de chasse probable a été standardisé à l'échelle individuelle afin de prendre en compte la potentielle variabilité interindividuelle des stratégies de chasse (*e.g.* Baechler et al. 2002; Austin et al. 2006). En effet, en choisissant une valeur seuil de TAD de 0.8 identique pour tous les individus, comme précédemment effectué (Vincent et al. 2016), la proportion des plongées sélectionnées aurait varié de 25% à 83% selon les individus, ce qui aurait potentiellement mené à une sûr- ou sous-estimation du comportement de chasse de certains individus. La détermination et l'application de seuils individuels de TAD et de vitesse verticale de descente a donc été préférée ici, et a permis de sélectionner la même proportion de plongées d'un individu à l'autre. Il a donc été

décidé ici de sélectionner un nombre restreint de plongées avec ces seuils (~22.5%) qui pourrait vraisemblablement caractériser un comportement de chasse benthique.

La sélection des plongées de chasse probable repose sur deux étapes successives :

1) la sélection des plongées les plus en « U » (seuil de TAD déterminé individuellement). Cette première étape a consisté en la sélection de 25 % des plongées de chaque individu avec les plus hautes valeurs de TAD

2) l'exclusion des plongées les plus en « U » qui pourraient correspondre à un comportement de sommeil ou de repos (seuil de vitesse verticale de descente). Ce choix méthodologique repose sur le fait que les phoques veaux-marins et gris sont connus pour pouvoir dormir ou se reposer en plongée sur les fonds marins de zones peu profondes, ce qui peut également produire une forme en « U » (Thompson et al. 1991; Sjöberg et Ball 2000; Ramasco et al. 2014). Ce comportement de repos se traduit alors par des phases de descente et de remontée moins actives qu'en chasse, et donc par une vitesse verticale plus faible (Thompson et al. 1991; Sjöberg et Ball 2000; Ramasco et al. 2014; Vance et al. 2021). La vitesse verticale de descente a été calculée entre la surface (1.5 m et la profondeur) et la profondeur intermédiaire D1 pour les données de 2008-2012, et au cours de l'ensemble de la « phase de descente » pour les données de 2019. Ainsi, les 10% des plongées les plus en « U » (préalablement sélectionnées) de chaque individu, marquées par les plus faibles valeurs de vitesse verticale de descente, ont été exclues.

Les plongées sélectionnées par l'approche verticale sont désormais notées « plongées en U les plus rapides » dans la suite de la thèse, et serviront ensuite à l'identification des zones de chasse (cf. section 2.2.5).

2.2.4 Analyse de données de plongée avec détection de tentatives de capture de proies (avec accéléromètres)

2.2.4.1 Analyse de classification hiérarchique (clustering) des plongées

Chacune des plongées enregistrées au cours des suivis télémétriques de 2019 a été décrite par différentes métriques, incluant les plus classiques (cf. durée de plongée, profondeur maximale, forme de la plongée et vitesses verticales de descente/remontée) ainsi que celles issues des accéléromètres (cf. orientation de la tête, effort de nage, PCAs). Quatorze paramètres

de plongée ont ici été choisis pour essayer de caractériser différents types de comportements. La signification de chacun des paramètres, son unité, et son nom (utilisé en analyses), sont rappelés en Tableau 3.

Tableau 3 : Paramètres utilisés pour analyser le comportement en plongée de phoques avec les données issues de balises GPS/GSM avec accéléromètres (suivis télémétriques de 2019). g : mesure d'accélération. [Parameters used to analyse the seal diving behaviour with the data acquired with GPS/GSM tags including accelerometers (telemetry tracking in 2019). g: acceleration measure.]

Name	Dive parameter (UK)	Paramètre de plongée (FR)	Unit	Additionnal information	Clust-ering
DIVE_DUR	Dive duration	Durée de plongée	sec.	-	0
MAX_DEP	Maximum depth	Profondeur maximale	m	-	0
TAD	Dive shape	Forme de la plongée	-	cf. TAD index, section 2.2.3.2	1
Prop_DESC	Proportion of dive duration during descent phase	Proportion de la durée de plongée en phase de descente	-	-	0
Prop_BTM	Proportion of dive duration during bottom phase	Proportion de la durée de plongée en phase de fond	-	-	0
Prop_ASC	Proportion of dive duration during ascent phase	Proportion de la durée de plongée en phase de remontée	-	-	0
V_DESC	Vertical descent speed	Vitesse verticale de descente	$m.s^{-1}$	-	1
V_ASC	Vertical ascent speed	Vitesse verticale de remontée	$m.s^{-1}$	-	1
SWIMM_EFF_DESC	Average swimming effort during descent	Effort de nage moyen en descente	g	Multiply by 9.8 to have a value in $m.s^{-2}$	1
SWIMM_EFF_BTM	Average swimming effort at the bottom	Effort de nage moyen au fond	g	Multiply by 9.8 to have a value in $m.s^{-2}$	1
SWIMM_EFF_ASC	Average swimming effort during ascent	Effort de nage moyen en remontée	g	Multiply by 9.8 to have a value in $m.s^{-2}$	1
PITCH_DESC	Average static orientation during descent	Orientation statique moyenne en descente	deg.	-	1
PITCH_BTM	Average static orientation during bottom	Orientation statique moyenne au fond	deg.	-	1
PITCH_ASC	Average static orientation during ascent	Orientation statique moyenne en remontée	deg.	-	1

L'objectif a été ici de regrouper les plongées phoques veaux-marins et gris partageant des similarités de paramètres, sans distinction de l'espèce de phoque et/ou des individus *a priori*, afin d'identifier plusieurs grands schémas de comportement en plongée. Les types de plongée vraisemblablement associés à un comportement de chasse ont été décelés en utilisant *a posteriori* les PCAs comme une information renforçant l'identification de ce comportement. Les phoques veaux-marins étant généralement plus côtiers en Manche Est que la plupart des phoques gris, des différences de profondeur et/ou de durée en plongée pouvaient être attendues

entre les deux espèces. Ces différences en profondeur et durée pourraient alors caractériser des différences d'habitats utilisés par les individus/espèces, et ne seraient pas nécessairement représentatives de différences comportementales (*e.g.* chasse ou non). Ainsi, il a été décidé d'exclure les variables dépendantes de la profondeur et durée de plongée (DIVE_DUR, MAX_DEP, Prop_DESC, Prop_BTM, Prop_ASC) pour les analyses qui suivent. Elles ont été néanmoins conservées à titre indicatif, pour description des plongées typiques *a posteriori*.

L'analyse des comportements en plongée a consisté ici à : **1)** représenter les données de plongée en fonction de paramètres comportementaux avec des statistiques multivariées descriptives, **2)** appliquer une analyse de partitionnement, dite de « clustering », afin de regrouper les plongées partageant des similarités comportementales. Les données de plongée, caractérisées par les neuf paramètres sélectionnés pour analyses, ont été mises en forme dans une matrice (9 paramètres en colonnes et 848 625 plongées en lignes). Cette matrice a été normalisée et centrée afin de standardiser les paramètres avec des échelles et unités différentes (fonction 'scale' dans R). La représentation multivariée des données a été effectuée par une analyse en composante principale dans les trois premiers axes, avec la fonction 'PCA' du package *FactoMineR* et la fonction 'fviz_pca_var' du package *factoextra* sur R (R Core Team 2020).

Une analyse de classification ascendante hiérarchique (clustering hiérarchique agglomératif) a été réalisée afin d'identifier les similarités entre plongées selon leurs neuf paramètres descriptifs choisis. Afin de donner le même poids à chaque individu dans les analyses, de réduire l'autocorrélation, et de limiter le temps de calcul, 2000 plongées par individu ont été sélectionnées aléatoirement pour chacun des 27 individus de phoques veaux-marins et gris. Parmi toutes les plongées de la matrice, 54 000 d'entre elles ont ainsi été extraites aléatoirement pour effectuer l'analyse en clustering. Une matrice de distances Euclidiennes (de dimension 54 000 x 54 000) a été calculée sur la base de la matrice de données sous-échantillonnée (fonction 'dist' du package *stats* sur R), permettant finalement l'application d'une analyse de clustering hiérarchique en utilisant l'algorithme de Ward.D2 (Murtagh et Legendre 2014 ; appliqué ici grâce à la fonction 'hclust' du package *fastcluster* sur R). Le dendrogramme issu de cette analyse a ainsi permis d'évaluer les tendances de regroupements des échantillons par similarités de paramètres de plongée, et de définir subjectivement un nombre de 5 clusters de plongées. Un algorithme du « K plus proche voisin » (*K-nearest Neighbors*, KNN) a finalement été appliqué *a posteriori* aux plongées non

sélectionnées pour l'analyse en clustering afin de déterminer à quel cluster ces plongées pourraient être associées (fonction « knn » du package *class* sur R). Cette méthode de KNN permet de classifier des données observées en fonction de leurs similarités avec d'autres données déjà classifiées, et fournit la probabilité d'avoir un assignement correct. Ainsi, chaque plongée a été associée à un des cinq clusters.

Les potentielles différences comportementales entre les plongées de chaque cluster ont finalement été explorées par comparaisons des distributions de valeurs des quatorze variables étudiées. La différence entre plongées issues du clustering hiérarchique ou de la méthode de KNN a également été vérifiée, pour confirmer la méthode choisie ici.

La proportion de PCAs au sein de chaque cluster permet finalement de détecter quels clusters pourraient plus vraisemblablement caractériser un comportement de chasse. Ces clusters seront alors nommés « clusters de chasse probable », et les plongées incluses à ces clusters pourront finalement être sélectionnées et servir de référence du comportement de chasse. Ces plongées incluses aux clusters de chasse pourront plus particulièrement servir à l'identification des zones de chasse.

La forme globale des plongées au sein des cinq clusters a été évaluée grâce aux profondeurs intermédiaires de plongée transmises par la balise (*i.e.* points d'inflexions enregistrés *via* la méthode de Broken-Stick, cf. section 2.2.2.2). Une interpolation linéaire tous les 0.1% de la durée de plongée a été appliquée entre chaque point d'inflexion (fonction 'approx' du package *stats* sous R) afin d'effectuer une représentation résumée des profils de plongée : pourcentage de la profondeur maximale atteinte en fonction du pourcentage de la durée de plongée.

2.2.4.2 Reconstruction de la profondeur d'eau associée aux plongées (considérant les marées)

La profondeur d'eau associée aux plongées a été reconstruite afin d'être comparée aux profondeurs maximales atteintes par les phoques, dans l'optique d'évaluer si un individu a plongé à proximité du fond marin (ou sur le fond marin) ou non (*i.e.* comportement supposé benthique, ou non). La « profondeur d'eau disponible » est l'addition de deux hauteurs : la bathymétrie, c'est-à-dire la profondeur en-dessous du zéro hydrographique, et la hauteur d'eau dépendante de la marée, c'est-à-dire la hauteur d'eau au-dessus du zéro hydrographique. La méthode appliquée pour reconstruire la marée en Manche Est est présentée dans l'Encadré méthodologique 1.

<u>Encadré méthodologique 1</u> :

Reconstruction de la marée en Manche Est

En Manche Est, les marées sont semi-diurnes, à influence astronomique, et marquées par de fortes disparités spatiales. En effet, pour un coefficient de marée de 120 (plus hautes mers astronomiques), le marnage peut varier de 5-6 mètres au milieu de la Manche et à la limite Sud de la mer du Nord, jusqu'à environ 9-10 mètres sur le secteur de la baie de Somme (Figure 13-A). L'onde de propagation de marée se dirige d'Ouest en Est en Manche, *i.e.* de l'Atlantique vers la mer du Nord, et implique donc une forte variabilité spatiale et temporelle de la marée (Figure 13-B). Ainsi, à titre d'exemple indicatif, une marée haute vers 12h00 à Cherbourg (Ouest) impliquera une marée haute vers environ 14h au Havre, 14h45-15h à Dieppe et 15h30 à Calais (Nord-Est). À noter que ces différences temporelles de marée entre différents points d'intérêt peuvent sensiblement varier entre basse mer et haute mer, et en fonction du coefficient de marée.

Il a été décidé ici de restreindre la reconstruction de la profondeur d'eau associée à chaque plongée de phoque sur une zone géographique précise – dans un rayon de 60 kilomètres autour de la baie de Somme – marquée par un marnage et des horaires de marées globalement homogènes (Figure 13-C).

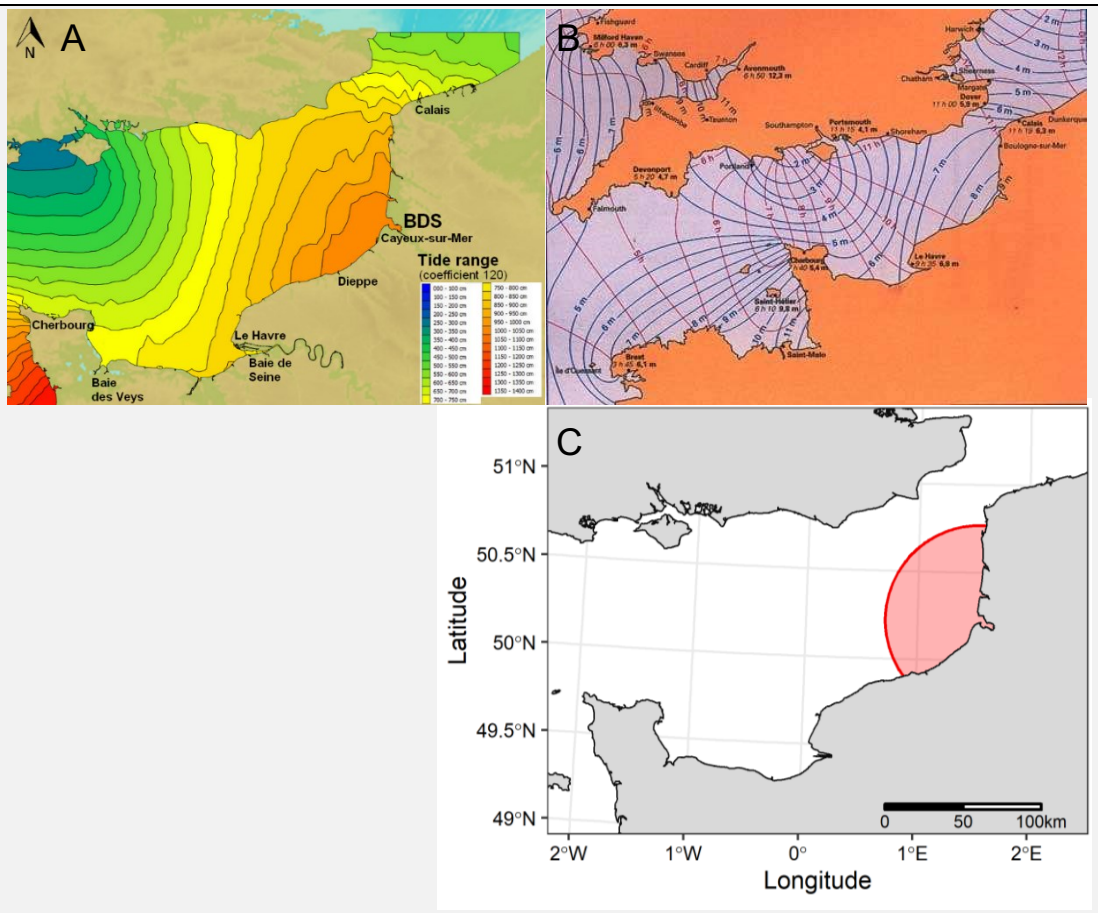


Figure 13 : **A** Lignes d'iso-marnage du phénomène de marée en Manche Est, montrant les plus faibles marnages (bleu) aux plus forts (orange-rouge) (source : SHOM[1]) ; **B** Variabilité spatiale et temporelle de la marée en Manche Est, mise en évidence par les lignes d'iso-marnages (bleu) et les lignes cotidales reliant les localisation spatiales auxquels l'heure de marée est la même (rouge) (source : IFREMER[2]) ; **C** Zone choisie de 60 km autour de la baie de Somme dans laquelle la hauteur d'eau associée aux plongées de phoques a été reconstruite. [**A** Tide range contours of the tide phenomenon observed in the Eastern English Channel, showing the lowest tide ranges (blue) to the highest ones (orange-red) (source : SHOM[1]); **B** Spatial and temporal variability of the tide in the Eastern English Channel, highlighted with tide range contours (blue) and co-range lines linking spatial locations at which the tide hour is the same (red) (source : IFREMER[2]); **C** Chosen area of 60 km around the Baie de Somme in which the water level associated to seal dives was reconstructed].

Les données de bathymétrie utilisées dans cette thèse proviennent d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT) bathymétrique de la façade atlantique française à une résolution de 0.001° (~ 111 m) (SHOM 2015). Chaque plongée de phoques présente sur la zone étudiée a ainsi été associée à une valeur bathymétrique, en fonction de sa localisation

[1] https://data.shom.fr/donnees

[2] https://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/oceanographie-phenomene-marees-415/page/3/

spatiale. Les données d'horaires de marées ont été obtenues grâce au logiciel libre « Marées » (version 4.5.3, Navilog). Le port de Dieppe a ici été choisi comme référence vu qu'il était le plus proche au Sud de la baie de Somme proposé par le logiciel (environ 45 km au Sud de la baie de Somme). Les horaires de marées et de hauteur d'eau de Dieppe, incluant les horaires de chaque marée basse et marée haute, ainsi que le coefficient associé, ont ainsi été extraites pour toute la période de suivis télémétriques de 2019. Des différences d'horaires de marées et de hauteur d'eau pouvant exister entre Dieppe et la BDS, une correction moyenne entre les deux sites a été calculée par utilisation de 290 horaires et hauteurs de marées de Cayeux-sur-Mer (référence choisie pour la BDS) extraites manuellement depuis le site internet http://maree.info. Ce calcul a été effectué sur les horaires de marées basses et hautes, sur trois groupes de coefficients de marée (Tableau 4). Ainsi, en fonction des types de marées (basse ou haute) et de leur coefficient, les horaires de marée et hauteur d'eau de Cayeux-sur-Mer (BDS) ont pu être évalués par correction des données de Dieppe. À noter que les horaires de marée et dates/heures de plongée ont tous deux été traités en temps universel coordonné (UTC+0).

Tableau 4 : Différences moyennes de temps et de hauteur d'eau entre les marées (basses et hautes) de Cayeux-sur-Mer (baie de Somme, BDS) et Dieppe, évaluées pour trois groupes de coefficients de marée. Une valeur positive indique que l'horaire de marée de la BDS a lieu après celle de Dieppe, ou que le niveau d'eau est plus élevé en BDS. [Average time and water level differences between tides (low and high) registered at Cayeux-sur-Mer (Baie de Somme, BDS) and Dieppe, calculated for three groups of tide coefficients. A positive value indicates that the tide event in the BDS occurred after those at Dieppe, or that the water level was higher in the BDS.]

Tide coefficient (Dieppe harbour)	Tide	Average time difference [BDS - Dieppe]	Average water level difference [BDS - Dieppe]
		Minutes	Meters
[20-55[	Low tide	+ 13.1	+ 0.31
	High tide	- 3.4	+ 0.76
55-85[	Low tide	+ 19.8	+ 0.34
	High tide	+ 6.8	+ 0.69
5-120]	Low tide	+ 27.2	+ 0.64
	High tide	+ 12.8	+ 0.4

Les hauteurs d'eau associées à la BDS entre deux événements de marée successifs (marée basse puis haute, ou l'inverse) ont finalement été reconstruites à la minute près par application de la méthode sinusoïdale (harmonique). Ainsi, pour une minute i entre deux événements de marée successifs j et j+1, aux temps t_j et t_{j+1} marqués par des niveaux d'eau WL_j et WL_{j+1}, le niveau d'eau estimé WL_i est :

$$WL_i = WL_j + TR \times \sin^2\left(\frac{90 \times T_i \times (\pi/180)}{TD}\right)$$

où :

$TR = WL_{j+1} - WL_j$: le marnage, *i.e.* niveau d'eau entre j et j+1 [Tidal Range, *i.e.* water level between j and j+1] (m). Positif si marée montante, négatif si marée descendante [Positive at rising tide, negative at falling dive].

$TD = t_{j+1} - t_j$: durée de la marée [Tide Duration] (h)

$T_i = t_i - t_j$: temps depuis l'événement de marée j [time from dive event j] (h)

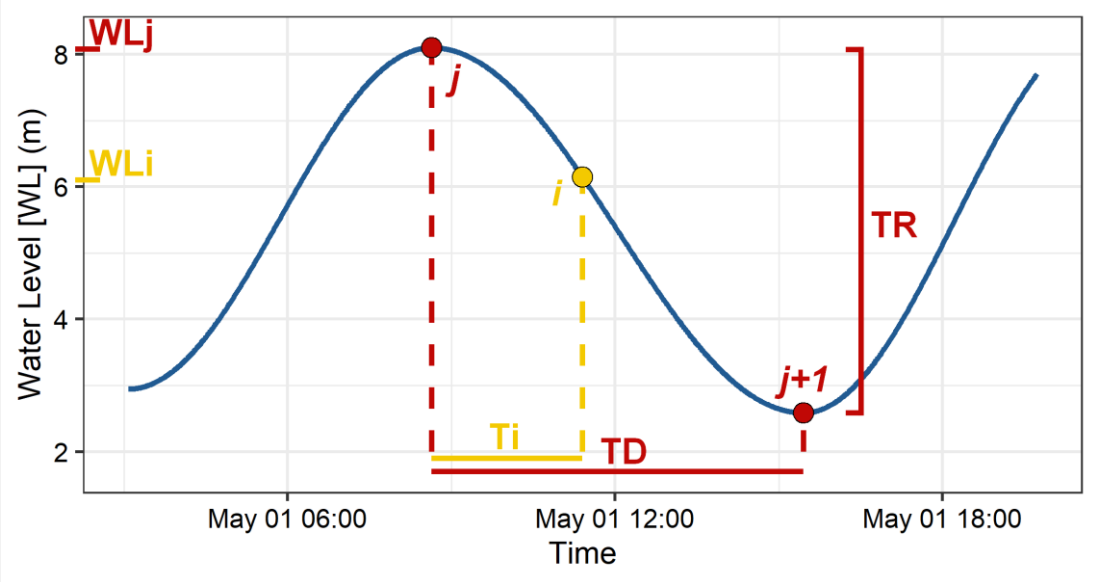


Figure 14 : Exemple de reconstruction de la hauteur d'eau entre deux événements de marée successifs (j et j+1) par la méthode sinusoïdale avec les données de marée, dont un point i pour lequel la hauteur d'eau (WL_i) a été calculée. [Example of water level reconstruction between two successive dive events (j and j+1) with sinusoidal method with tide data, and a point i for which the water level (WL_i) was calculated].

Une valeur de hauteur d'eau reconstruite a été attribuée aux plongées de la zone d'étude par association de date/heure à la minute près. La profondeur d'eau disponible pour chacune

de ces plongées correspondait donc à l'addition de la bathymétrie à sa localisation avec la hauteur d'eau attribuée à cette date/heure. La profondeur maximale atteinte par les phoques a ainsi pu être comparée à la profondeur d'eau disponible, graphiquement et numériquement. La relation entre profondeur disponible et profondeur maximale est donc supposée suivre une relation linéaire $X = Y$ lorsque l'animal a plongé à proximité ou sur le fond marin. Le ratio de la profondeur maximale atteinte sur la profondeur disponible a finalement été calculé, et correspond à la proportion de profondeur disponible utilisée. À noter que le seuil de détection de plongée (1.5 m) a été soustrait des profondeurs maximales de plongée et de profondeurs disponibles pour le calcul de ce ratio. Bien que ce ratio varie essentiellement entre 0 (la profondeur maximale atteinte était éloignée du fond marin) et 1 (la profondeur maximale atteinte était sur le fond marin), ce ratio peut produire quelques valeurs supérieures à 1 – lorsque la profondeur maximale dépasse la profondeur disponible – à cause des différentes incertitudes liées au calcul de la profondeur d'eau disponible (*e.g.* effets de variations locales de hauteur d'eau, de marnage, ou de la localisation interpolée de plongée). Dans ce dernier cas, il a été considéré par défaut que les valeurs entre 1 et 4.5 indiquaient que l'animal était sur le fond. Les quelques plongées avec un ratio supérieur à 4.5 ont été écartées des analyses car vraisemblablement trop anormales. Il a été considéré ici qu'un ratio ≥ 0.8 pouvait indiquer une profondeur maximale proche ou sur le fond marin.

2.2.5 Identification des zones de chasse

Les zones de chasse de phoques ont été caractérisées par la densité spatiale des localisations des plongées sélectionnées par approche horizontale ou verticale, ou par clustering. Ces zones de chasse sont plus particulièrement définies ici par les hotspots où la plupart des plongées sélectionnées sont localisées. L'analyse des zones de chasse a été réalisée selon deux objectifs :

- La **comparaison méthodologique (chevauchement) des zones de chasse identifiées par différentes approches**, afin de d'évaluer la/les approches qui pourraient le mieux caractériser un comportement de chasse (*i.e.* analyses à portée méthodologique en Chapitre 3)
- L'identification des zones de chasse afin d'évaluer la **dimension spatiale de la niche trophique des phoques veaux-marins et gris**, et d'évaluer le chevauchement spatial inter- et intraspécifique (*i.e.* questions écologiques en Chapitre 4).

L'ensemble des données de plongée a été utilisé pour l'identification des zones de chasse dans le contexte d'étude des niches trophiques, afin de caractériser la dimension spatiale de la niche sur la plus longue période possible – incluant plusieurs saisons, et potentiellement plusieurs périodes clés du cycle biologique dont la période de reconstitution des réserves, la reproduction et la mue (section 2.2.5.2, cf. Chapitre 4). Pour la comparaison des zones de chasse selon les approches méthodologiques utilisées, seules les données acquises avant la période de reproduction et de mue ont été conservées, c'est-à-dire lorsque les phoques reconstituent leurs réserves et ont une activité de chasse régulière (Thompson et al. 1994; McConnell et al. 1999; Beck et al. 2003; Breed et al. 2009) (section 2.2.5.1, cf. Chapitre 3). Dans cette section, l'objectif a alors été d'écarter les données acquises en reproduction et en mue, c'est-à-dire lorsque les phoques diminuent usuellement leur activité de chasse et la restreignent autour des sites de repos à terre. Ainsi, seules les données acquises lors de voyages en mer ayant exclusivement eu lieu avant le 1er juin (2008 ou 2019) pour les phoques veaux-marins, et avant le 1er octobre (2012 ou 2019) pour les phoques gris ont été conservées pour ce type d'analyses – les individus S11-S14, G10-G12, G23 et G24 ont été écartés puisqu'ils ont été balisés juste avant la période de reproduction.

2.2.5.1 Comparaison d'approches / chevauchement des zones de chasse

Le chevauchement entre les zones de chasse évaluées par différentes approches a été quantifié avec l'indice de différences dans la tendance spatiale *Index of Differences in Spatial Pattern* (IDSP) (Lee et al. 2010; Cronin et al. 2012). Cet indice est basé sur la comparaison de deux jeux de distribution spatiale de points de localisation résumés sur un quadrillage commun, subdivisé en un nombre donné de cellules de même superficie. Il compare ainsi la proportion de points de localisations de des deux séries de données au sein de chacune de ces cellules, et donne une valeur unique allant de 0 à 1, où 0 indique un chevauchement complet entre les deux distributions spatiales, et 1 indique une absence totale de chevauchement (cf. équation ci-dessous).

$$\text{IDSP} = \frac{\sum |p2 - p1|}{2}$$

où :

p1 = proportion de localisations spatiales d'un premier jeu de données par cellule de quadrillage. [proportion of spatial locations from a first data set by grid cell].

p2 = proportion de localisations spatiales d'un second jeu de données par cellule de quadrillage. [proportion of spatial locations from a second data set by grid cell].

La comparaison spatiale des zones de chasse répond à deux objectifs distincts, en fonction des suivis de 2008-2012 et ceux de 2019 :

1) La comparaison des zones de chasse obtenues par les approches horizontale et verticale, pour les suivis de 2008-2012, sans accéléromètres, afin d'évaluer si elles se chevauchent. Il s'agit ici d'évaluer si les plongées en ARS et les plongées en U les plus rapides produisent les mêmes zones de chasse. L'ensemble des résultats associés à cet objectif sont issus de l'Article 1 en annexe, et ont été obtenus sur une zone d'étude définie (en Manche Est).

2) La comparaison des zones de chasse obtenues par toutes les approches utilisées dans cette thèse – approches horizontale et verticale et clustering des plongées – pour les suivis de 2019 avec accéléromètres, afin d'identifier les comparaisons d'approches deux à deux qui traduisent le meilleur chevauchement. Il s'agit ici d'évaluer si les plongées de clusters de chasse probable (renforcés par PCAs, *i.e.* avec une forte présomption de comportement de chasse) sont sur les mêmes zones que les plongées en ARS et/ou les plongées en U les plus rapides, utilisées précédemment comme indicateurs d'un comportement de chasse, sans preuve réelle de la chasse.

L'utilisation de l'IDSP permet seulement de donner une valeur quantitative du chevauchement, et non une réponse dichotomique (*i.e.* présence ou absence de chevauchement spatial). De plus, l'IDSP peut potentiellement être influencé par des paramètres tels que la taille des jeux de données comparés (*i.e.* le nombre de points de localisation comparés) ou l'échelle spatiale des distributions comparées (*i.e.* le nombre de cellules couvertes). De ce fait, chaque comparaison spatiale a été complétée par une comparaison avec un cas contrôle, c'est-à-dire avec des plongées sélectionnées aléatoirement. Un procédé de comparaison des différentes approches a été développé pour s'affranchir de ces limites (Figure 15). Chacune des approches

implique la sélection d'un nombre différent de plongées : n_1 pour l'approche horizontale, n_2 pour l'approche verticale, et n_3 pour le clustering. Il a donc été choisi de standardiser les jeux de données à comparer (contrôle, approches horizontale et verticale, et clustering) par sélection aléatoire d'un nombre n_X de plongées, n_X étant le plus petit dénominateur commun entre n_1, n_2 et n_3. Ce procédé a été répliqué 100 fois afin d'évaluer l'incertitude autour du calcul de l'IDSP.

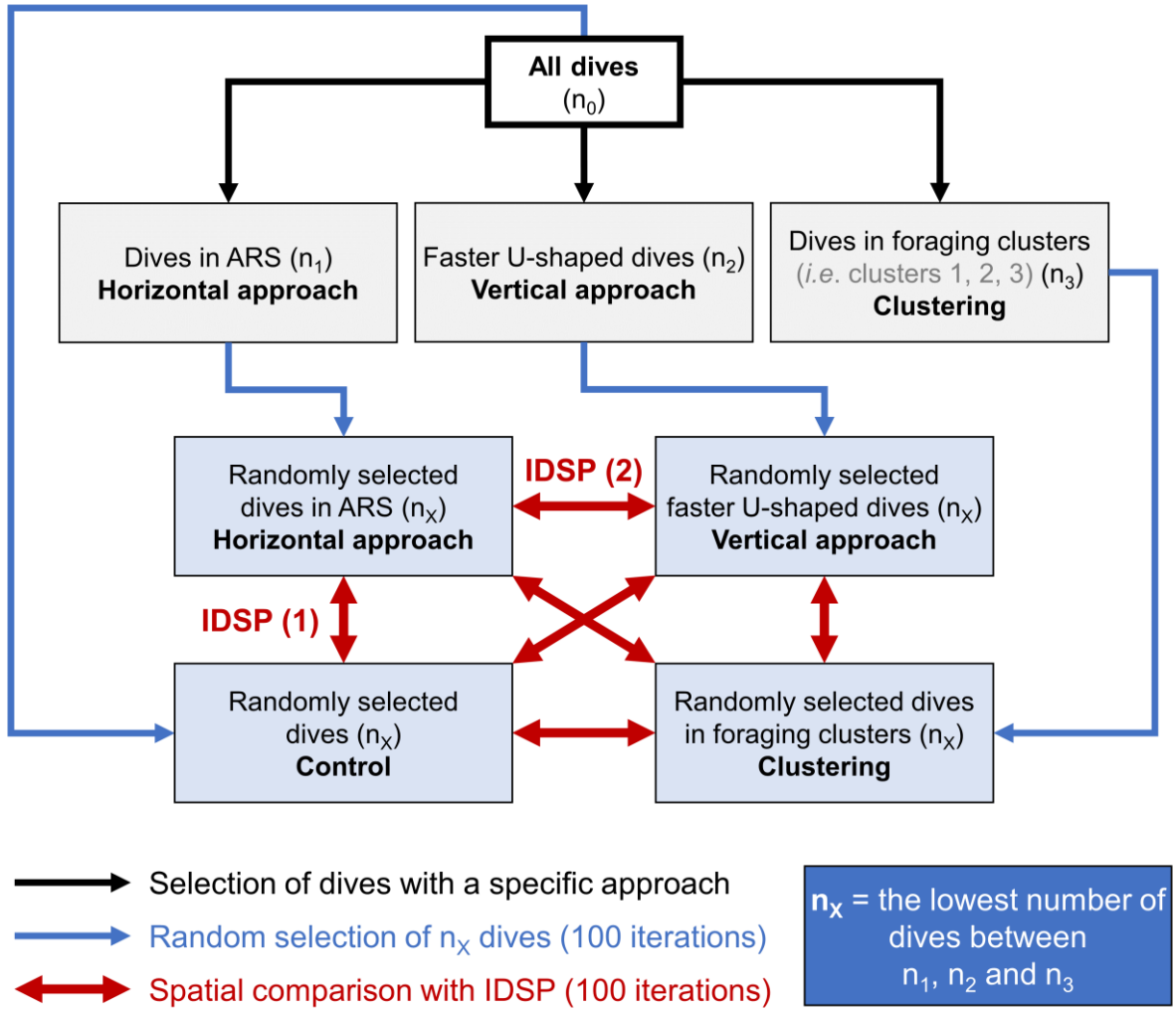


Figure 15 : Procédé appliqué pour sélectionner les plongées de chasse probable d'un individu (ou de tous les individus regroupés pour une espèce) par une approche spécifique (flèches noires et cases grises), pour standardiser les jeux de données par sélection aléatoire de n_X plongées (flèches et cases bleues), et pour quantifier les chevauchements spatiaux avec l'IDSP (flèches rouges). Les comparaisons spatiales IDSP (1) et (2) sont celles qui ont été effectuées pour les suivis de 2008-2012 (voir Article 1 et section 3.2). [Process used to select likely foraging dives of an individual (or for all individuals pooled for a species) with a specific approach (black arrows and grey boxes), to standardise data sets by randomly selecting n_X dives (blue arrows and boxes), and to quantify spatial overlap with IDSP (red arrows). Spatial comparisons IDSP (1) and (2) are those performed with the data in 2008-2012 (see Article 1 and section 3.2)].

Ces comparaisons spatiales de zones de chasse ont été effectuées à l'échelle des plongées de chaque individu, et à l'échelle des plongées de tous les individus regroupés par espèce. Pour les suivis de 2008-2012, seules deux comparaisons spatiales ont été effectuées: approche horizontale *vs* approche verticale [IDSP (2)], et approche horizontale *vs* cas contrôle [IDSP (1)] (cf. Figure 15). Dans ce cas, l'objectif a été de détecter si la sélection de plongées par critères comportementaux (approche verticale) produit un meilleur chevauchement avec les plongées en ARS (approche verticale) qu'en sélectionnant les plongées aléatoirement sans critère (cas contrôle) [IDSP (2) < IDSP (1)], ou non [IDSP (2) > IDSP (1)]. Pour les suivis de 2019, six comparaisons spatiales ont été effectuées pour chaque individu et pour tous les individus regroupés (cf. flèches rouges en Figure 15). Pour chaque cas individuel, les six comparaisons spatiales (6 jeux de 100 valeurs d'IDSP) ont finalement été triées par rang du meilleur chevauchement (1) au moins bon chevauchement (6). Les différences et similarités de moyennes d'IDSP entre chaque couple de comparaisons ont été testées par une ANOVA et des tests pairés effectués *a posteriori* par la méthode de Tuckey avec HSD. Le même rang a alors été associé à deux couples de comparaisons lorsqu'il n'y a pas de différence significative entre les moyennes d'IDSP. Finalement, les rangs de chevauchement entre approches pour chaque individu ont été synthétisés par fréquence d'occurrence à l'échelle de l'espèce.

2.2.5.2 Zones de chasse comme dimension spatiale de la niche trophique

L'identification des zones de chasse avait ici pour objectif d'évaluer l'image spatiale de la niche trophique des deux espèces (étendues spatiales couvertes), et de quantifier les aires de chevauchement entre espèces et individus. L'apport des zones de chasse individuelles dans l'image globale à l'échelle de l'espèce a également été testé.

La distribution d'utilisation (*utilisation distribution*, UD) est couramment utilisée pour identifier le domaine vital et le cœur de localisations d'espèces animales, et ainsi effectuer des comparaisons spatiales (voir la revue de Carneiro et al. 2017). L'estimation de kernels de densité permet la caractérisation de l'UD par des polygones décrivant la probabilité de distribution spatiale d'un individu ou d'une espèce à un pourcentage donné (Van Winkle 1975; Worton 1989). Ici, les zones de chasse de phoques ont été évaluées par des kernels identifiés par l'utilisation combinée de plusieurs fonctions sur R, incluant successivement : la fonction 'bkde2D' du package *KernSmooth*, la fonction 'calcHR' proposée par Fieberg (2014) sur la base

de précédants travaux sur le calcul d'indices de chevauchement de kernels (Fieberg et Kochanny 2005), et la fonction 'contourLines' du package *grDevices*. La fonction finalement développée ici est disponible sur GitHub, voir Script 3. À noter que les kernels ont été évalués en polygones sous le format spatial du package *sf* sous R.

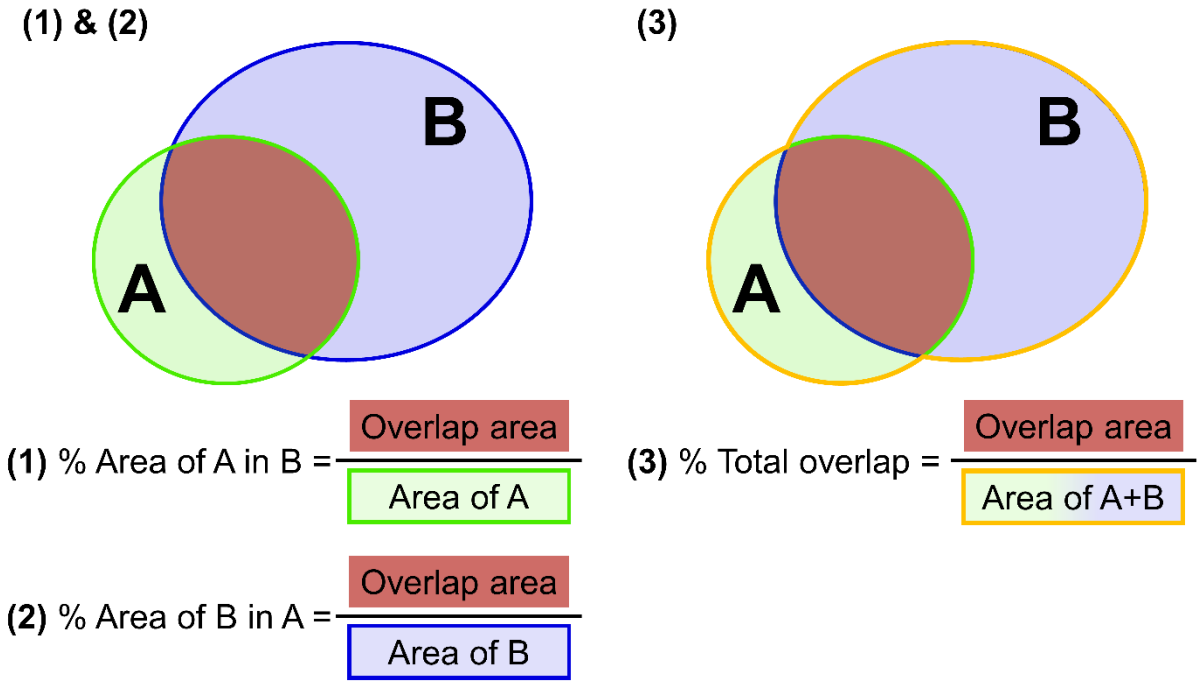


Figure 16 : Schéma conceptuel des trois mesures de chevauchement (1, 2 et 3) calculées entre les zones de chasse (polygones de kernels à 95%, 75% ou 50%) de deux individus/espèces A et B. [Conceptual scheme of the three measures of overlap (1, 2 and 3) calculated between foraging areas (kernel polygons at 95%, 75% or 50%) of two individuals/species A and B].

Dans le cas présent, les zones de chasse ont été évaluées à l'échelle des individus et de la colonie (*i.e.* tous les individus regroupés) en calculant les kernels à 95%, à 75% et à 50% autour des plongées de chasse probable, estimées par approche verticale pour les suivis de 2008-2012 ou par clustering pour les suivis de 2019, en utilisant un parmètre de lissage (*smoothing factor*) de 1000 m. L'aire de ces zones de chasse a été calculée en km^2, et le chevauchement entre zones de chasse a été évalué en pourcentage d'aires couvertes, en effectuant une intersection entre ces zones (fonction 'st_intersect' du package *sf*). Ainsi, pour une espèce/individu A et une autre espèce/individu B, trois mesures de chevauchement des zones de chasse ont été calculées : le pourcentage de l'aire de A dans l'aire de B (Figure 16 (1)), le pourcentage de l'aire de B dans l'aire de A (Figure 16 (2)), le pourcentage de l'aire totale de couverte par A et B qui se chevauche (Figure 16 (3)).

Dans l'ensemble de la thèse, nous considèrerons que les zones de chasse évaluées par les Kernels à 95% sont « les zones de chasse étendues », et celles évaluées avec les Kernels à 50% sont « les zones de chasse restreintes ».

Le chevauchement interspécifique a été évalué en utilisant l'ensemble des données obtenues pour tous les individus suivis de l'espèce, par période de suivi (2008-2012 *vs* 2019). Le chevauchement interindividuel des zones des chasse a également été exploré afin d'évaluer **1)** le chevauchement entre congénères d'une même espèce (variabilité intraspécifique) et **2)** celui des individus d'une espèce avec les individus de l'autre espèce.

2.2.6 Variabilité intraspécifique des zones de chasse

Chaque individu de phoque veau-marin ou gris peut avoir des zones de chasse spécifiques illustrant ses stratégies dans l'espace. L'addition des zones de chasse de plusieurs individus, capturés en baie de Somme et suivis par télémétrie, vise donc à donner une image des zones de chasse d'une espèce à l'échelle de la « colonie ». La représentativité des ces zones de chasse dépend de la variabilité interindividuelle (*i.e.* intraspécifique) observée et du nombre d'individus échantillonnés. Ainsi, plus la variabilité interindividuelle est marquée, plus le nombre d'individus suivis doit être important pour représenter fidèlement les zones de chasse d'une colonie, et réciproquement. La variabilité intraspécifique des zones de chasse des phoques veaux-marins et gris a ici été explorée en calculant et générant des courbes de découverte d'aires de chasse (en km^2) découvertes en fonction du nombre d'individus suivis (cf. principe similaire aux courbes dites « d'accumulation » ou de « raréfaction »). Les zones de chasse individuelles (kernels à 95% et 50%) ont été successivement jointes spatialement afin de calculer l'aire nouvelle de chasse d'un individu N_{X+1} qui n'avait pas déjà été couverte par les individus précédents, de N_1 à N_X. Ce calcul a été effectué 1000 fois par espèce, par itération de bootstrap en rééchantillonnant et réordonnant aléatoirement les individus de cette espèce sans remise. La valeur moyenne issue de ces 1000 itérations permet de déterminer la courbe de découverte moyenne. Un modèle non-linéaire asymptotique de Hill a été ajusté à ces valeurs moyennes en utilisant la fonction 'nls' du package *stats* sur R. La formule du modèle utilisée est :

$$Y = d + \frac{(a - d)}{(1 + (b/X)^c)}$$

où Y est la surface cumulée totale couverte par les Kernels de X individus, et où a, b, c et d sont les paramètres déterminés avec la fonction 'nls'.

Le modèle a été ajusté par espèce pour l'ensemble des phoques veaux-marins (N = 24) et gris (N = 23) suivis, à partir de 2008-2012 et 2019 sans distinction, pour les Kernels à 95% et à 50% de plongées de chasse probable (en U les plus rapides pour 2008-2012 et issues des clusters de chasse pour 2019). Pour les Kernels à 95%, les modèles définis sur la base des 24 phoques veaux-marins et 23 phoques gris ont été tracés jusqu'à 100 individus, à titre informatif, afin d'illustrer la tendance du modèle. Cet exercice n'est cependant pas prédictif mais uniquement informatif sur la tendance observée avec 23 et 24 individus.

2.3 Isotopes stables

2.3.1 Généralités

Des analyses de rapports d'isotopes stables ont été réalisées le long de vibrisses collectées sur les phoques veaux-marins et gris capturés en baie de Somme en 2008-2012 et en 2019 pour être équipés de balises télémétriques (cf. section 2.2.1, et voir les informations sur ces individus en Tableaux 1 et 2). Les plus longues vibrisses de 23 phoques veaux-marins (8 individus en 2008 et 15 en 2019) et de 22 phoques gris (10 individus en 2012 et 12 en 2019) ont ainsi été prélevées afin d'être analysées en laboratoire (Tableaux 1 et 2). Les analyses de rapports d'isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) ont été réalisées sur les vibrisses de l'ensemble de ces individus. À noter que des analyses complémentaires sur le rapport d'isotope stable du soufre ($\delta^{34}S$) ont été testées sur les mêmes vibrisses de deux phoques veaux-marins (S06 et S08) et de deux phoques gris (G03 et G08), sélectionnés selon leurs différences et similarités en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ et de leurs zones de chasse.

➔ Vibrisses de phoques et schéma de croissance

Les vibrisses de phoques sont composées de tissus kératineux et apportent une intégration temporelle de l'information isotopique durant leur période de croissance (Hobson et al. 1996; Hirons et al. 2001; Greaves et al. 2004; Zhao et Schell 2004). La collecte de la plus longue vibrisse de chaque individu fournit donc la plus longue intégration temporelle disponible d'isotopes stables pour un individu. Les vibrisses mesuraient 105 ± 17 mm pour les phoques veaux-marins et 95 ± 19 mm pour les phoques gris en moyenne (Tableaux 1 et 2). Ces vibrisses ont été sectionnées par segments de 2 mm, et un segment a été échantillonné environ tous les 10 mm de chaque vibrisse pour effectuer la mesure des isotopes stables du carbone $\delta^{13}C$ et de l'azote $\delta^{15}N$. Ces mesures isotopiques ont donc été réalisées sur 473 segments de vibrisses, soit

en moyenne sur 11 ± 1.6 segments par vibrisse de phoque veau-marin et 10 ± 2 segments par vibrisse de phoque gris.

La croissance des vibrisses varie chez les phocidés, et est connue pour être asymptotique et potentiellement irrégulière au cours d'une année, en fonction des espèces et de leur biologie (Greaves et al. 2004; Zhao et Schell 2004; McHuron et al. 2016, 2019, 2020). Chez le phoques veaux-marins, la croissance est discontinue au cours du temps et est caractérisée par des variations saisonnières : pour une nouvelle vibrisse (suivant la chute annuelle de la précédente en mai/juin), la vitesse de croissance est rapide en été-automne (0.78 mm.jour^{-1}) et est environ 10 fois plus lente de l'hiver au début du printemps (environ 0.075 mm.jour^{-1}), comme estimé sur un phoque veau-marin en milieu captif de décembre à mai (Zhao et Schell 2004). Ainsi, les plus longues vibrisses de phoques veaux-marins collectées en octobre 2008 (individus S01 à S08) et en octobre 2019 (S15 à S25) pourraient intégrer les variations isotopiques des quatre mois précédant la capture, c'est-à-dire à la fin du printemps, en été et au début d'automne de ces années. En revanche, les vibrisses collectées sur quatre phoques veaux-marins en mai 2019 (S11 à S14) pourraient intégrer des informations isotopiques sur une plus longue période (de la fin de l'été 2018 au printemps 2019, *i.e.* environ 9 mois), et comprenant donc l'hiver.

Chez les phoques gris, il semble que la croissance des vibrisses soit asynchronique, discontinue au cours du temps, et avec peu ou pas de tendance saisonnière claire (Greaves et al. 2004). Associer des dates potentielles aux mesures isotopiques réalisées le long d'une vibrisse s'avère donc très difficile. Néanmoins, l'estimation par Greaves et al. (2004) d'un taux de croissance moyen de 0.24 mm.jour^{-1} des vibrisses de phoques gris, au cours de plusieurs mois, donne un ordre de grandeur de l'intégration temporelle associée. Suivant ce schéma général de croissance, nous pourrions estimer qu'une vibrisse d'environ 100 mm collectée en mai (2012 ou 2019) pourrait avoir poussé au moins pendant 12 mois, soit au moins depuis mai de l'année précédente (2011 ou 2018). De même, les vibrisses collectées en septembre 2012 ou octobre 2019 pourraient avoir poussé depuis environ septembre 2011 ou octobre 2018 respectivement. La quasi-totalité des vibrisses de phoques gris collectées pourraient ainsi avoir inclus toutes les saisons, été compris, excepté pour la vibrisse la plus courte (individu G07, 52 mm).

Ces estimations de taux de croissances des vibrisses de phoques veaux-marins et gris restent très approximatives, puisqu'elles sont basées sur des périodes d'étude relativement courtes, et un faible nombre d'individus étudiés. Il persiste donc de grandes lacunes de

connaissances précises sur le schéma de croissance des vibrisses de ces deux espèces, et les estimations précédentes sont donc indicatives et à prendre avec beaucoup de précaution. Le temps de rétention des vibrisses est généralement supposé être annuel chez les phocidés, avec une chute des vibrisses aux environs de la période de mue pour certaines espèces comme les phoques veaux-marins (Zhao et Schell 2004; Lübcker et al. 2016; McHuron et al. 2016), et un schéma de chute moins clair pour d'autres espèces telles que les éléphants de mer (Beltran et al. 2015) et les phoques gris (Greaves et al. 2004). Cependant, des études récentes ont mis en évidence une chute bisannuelle de certaines vibrisses chez certaines espèces de phocidés (*e.g.* éléphants de mer), après une croissance asymptotique suivant la période de mue/chute de la vibrisse (*e.g.* Beltran et al. 2015; Lübcker et al. 2016; Rogers et al. 2016a; McHuron et al. 2019). Supposant qu'un tel schéma puisse aussi exister chez les phoques veaux-marins et gris, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que certaines vibrisses collectées ici pourraient avoir poussé durant une plus longue période que celle précédemment estimée, et ainsi inclure des informations trophiques jusqu'à deux ans avant la collecte. Supposant également que la croissance est asymptotique après la chute – rapide après la mue puis plus lente ensuite – les vibrisses ayant une chute bisannuelle pourraient dans ce cas avoir inclus majoritairement des informations trophiques sur l'année N-2 avant échantillonnage. En bref, au vu de toutes ces incertitudes, il convient de rester très prudent sur l'estimation de l'intégration temporelle associée aux vibrisses.

➔ Préparation des vibrisses et analyses en laboratoire

Toutes les vibrisses collectées ont été lavées avant analyses isotopiques, afin d'éliminer les impuretés qui pourraient biaiser les mesures isotopiques. Chaque vibrisse a ainsi été individuellement trempée dans un bain d'éthanol pur à 100%, nettoyée manuellement (avec gants) pour enlever les impuretés, puis trempée successivement dans trois bains d'eau ultrapure milli-Q. Chaque échantillon a ensuite été plongé dans un nouveau bécher d'eau milli-Q, placé dans un bain à ultrasons pendant 20 minutes. La vibrisse a finalement été placée dans une étuve à 50°C pendant 24 heures pour être séchée. Après avoir été nettoyées et séchées, les vibrisses ont été sectionnées en segments d'environ 2 mm, de leur extrémité proximale (base de la vibrisse) à leur extrémité distale (fin de la vibrisse). Chaque segment de vibrisse a été identifié par une référence correspondant à l'individu échantillonné et à la distance depuis la base de la vibrisse (extrémité proximale, en mm). Pour chaque vibrisse, un segment de vibrisse a été récupéré tous les 10 mm, et le premier segment – le bulbe de la vibrisse qui était dans la

peau – écarté. Enfin, ces segments ont été envoyés pour analyses isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$). Les analyses complémentaires de l'isotope stable du soufre ($\delta^{34}S$) sur quatre individus sélectionnés ont été réalisées sur les mêmes vibrisses, aux segments suivant ceux sélectionnés pour analyses du $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (*i.e.* segments N+1, soit 2 mm après). Les phoques étant des espèces marines, et donc vivant dans un milieu fortement marqué par la présence de sulfates, il a été nécessaire de recouper l'ensemble des segments sélectionnés en segments de 1 mm afin de réduire au plus la masse de l'échantillon de vibrisse à analyser (~2 mg maximum), et d'éviter la saturation des appareils de mesure.

L'ensemble des segments de vibrisses sélectionnés ont été analysés avec un analyseur élémentaire (Flash 2000 pour les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ et EA Isolink pour le $\delta^{34}S$, Thermo Scientific, Milan, Italie) couplé à un spectromètre de masse de rapport isotopique (Delta V Plus avec une interface Conflo IV, Thermo Scientific, Bremen, Allemagne). Les résultats ont été exprimés avec l'annotation usuelle δ en parts pour mille (‰), relatif au standard de Vienna PeeDee Belemnite pour le $\delta^{13}C$, à l'azote atmosphérique N_2 pour le $\delta^{15}N$, et au standard de Canyon Diablo Troilite pour le $\delta^{34}S$. Les résultats ont été calculés suivant cette formule :

$$\delta^{13}C \text{ ou } \delta^{15}N \text{ ou } \delta^{34}S = \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1\right) \times 10^3$$

où R sont les ratios isotopiques $^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$ ou $^{34}S/^{32}S$.

Sur la base de mesures répliquées de USGS-61, USGS-62 et de USGS-42 utilisés comme standards en interne au laboratoire, la précision analytique isotopique était respectivement $< 0.10‰$ pour le $\delta^{13}C$, $< 0.15‰$ pour le $\delta^{15}N$ et $< 0.20‰$ pour le $\delta^{34}S$.

2.3.2 Niches isotopiques

➔ Niches isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ à l'échelle de la colonie

• Structure du modèle considérant les variabilités intra- et interindividuelles

Les niches isotopiques de phoques veaux-marins en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ont été quantifiées par un modèle hiérarchique développé dans un cadre Bayésien. Jackson et al. (2011) ont été précurseurs dans la détermination de métriques multivariées basées sur des ellipses pour caractériser les niches isotopiques (implémentées dans la librairie *SIBER* sur R). La modélisation d'ellipses isotopiques standards dans un cadre Bayésien est considérée comme une approche particulièrement adéquate pour identifier des niches isotopiques à l'échelle de la

colonie avec un échantillonnage de petite taille, *i.e.* avec peu d'individus échantillonnés (Jackson et al. 2011). Cette approche permet de rendre compte des incertitudes existantes, et des inconnues que nous pouvons avoir dans l'inférence d'une niche isotopique à l'échelle d'une colonie – le faible nombre d'individus généralement échantillonné pour ce type d'étude implique cette incertitude. Ici, l'analyse des isotopes stables $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ a été effectuée au niveau des segments de vibrisses, ce qui apporte une information sur la variabilité intra-individuelle de la composition isotopique au cours de plusieurs mois (cf. section 2.3.1 sur la croissance des vibrisses). Le modèle standard isotopique proposé par Jackson et al. (2011) ne prend en compte que la variabilité interindividuelle dans l'identification de la niche isotopique à l'échelle de la colonie / de l'espèce. Cela a finalement amené à développer un nouveau modèle sur la base de ce modèle standard, en y incluant deux niveaux de variabilité isotopique : **1)** un niveau intra-individuel, caractérisé ici par plusieurs mesures isotopiques le long d'une vibrisse, et **2)** un niveau interindividuel. Ce nouveau modèle est présenté dans l'Encadré méthodologique 2, ainsi que dans l'Article 2 en annexe, et dans le Script 2 disponible sur GitHub.

<u>Encadré méthodologique 2</u> :

Modèle développé pour identifier des niches isotopiques considérant les variabilités intra- et interindividuelles (code R sur GitHub, voir Script 2)

Supposons que les données isotopiques puissent suivre une distribution normale bivariée de moyenne μ et de matrice de covariance Σ (Jackson et al. 2011). Pour k désignant la k^{th} espèce et i le i^{th} individu, n_{ik} est alors le nombre de mesures isotopiques pour l'individu i de l'espèce k. Notons aussi que $\mu_k = \{\mu_{1k}, \mu_{2k}\}$ est la moyenne des valeurs isotopiques de l'espèce k, le chiffre 1 en indice correspondant aux mesures isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$), et 2 aux mesures l'azote ($\delta^{15}N$).

Pour chaque individu i de l'espèce k,

$$Y_{ik} \sim \mathcal{N}_2\,(\alpha_{ik}, \Sigma_k) \qquad (1)$$

où $\mathcal{N}_2$ désigne une distribution normale bivariée des paramètres de position α_{ik} et de matrice de covariance Σ_k. À noter que la matrice de corrélation Σ_k autorise une corrélation entre les mesures isotopiques du carbone et de l'azote au niveau résiduel. Les paramètres α_{ik}

sont les moyennes de valeurs isotopiques individuelles spécifiques, aussi appelées « effets aléatoires » :

$$\alpha_{ik} \sim \mathcal{S}_2\,(n_{ik}, \mu_k, \Omega_k) \qquad (2)$$

où $\mathcal{S}_2$ désigne une distribution de Student bivariée de n_i degrés de liberté, avec les paramètres de position μ_k et la matrice de covariance Ω_k. La distribution de Student autorise de potentiels *outliers* (au niveau individuel) : si le nombre de mesures pour un individu i est faible, alors le modèle prévoit la possibilité que cet individu puisse être un outlier. La matrice de corrélation Ω_k autorise une corrélation entre les mesures isotopiques du carbone et de l'azote au niveau individuel. Les équations (1) et (2) définissent ainsi un modèle hiérarchique qui prend en compte les corrélations à la fois aux niveaux intra- et interindividuels *via* les matrices de covariances Σ_k et Ω_k respectivement. Les priors proposés par Huang et Wand (2013) ont été utilisés pour ces deux matrices afin d'assurer une distribution marginale uniforme sur la corrélation entre les valeurs isotopiques de carbone et d'azote :

$$\Omega_k \sim \mathcal{W}ishart^{-1}\left(3, \begin{bmatrix} a_{1k} & 0 \\ 0 & a_{2k} \end{bmatrix}\right), \text{ et}$$

$$\Sigma_k \sim \mathcal{W}ishart^{-1}\left(3, \begin{bmatrix} b_{1k} & 0 \\ 0 & b_{2k} \end{bmatrix}\right).$$

Les priors pour les paramètres de variance $\{a_{1k}, a_{2k}\}$ et $\{b_{1k}, b_{2k}\}$ ont été définis par des distributions inverse-gamma $\Gamma^{-1}\,(0.5, 1.0)$ qui induisent une demi-distribution marginale de Student avec 2 degrés de liberté sur les paramètres d'échelle (*i.e.* la racine carrée d'une variance) (Huang et Wand 2013). Des priors peu informatifs ont aussi été utilisés sur les paramètres de localisation $\mu_{1k}, \mu_{2k} \sim \mathcal{N}\,(0.0, 20.0)$. L'estimation des paramètres a finalement été réalisée en utilisant les méthodes de Hamilton Monte Carlo mises en place dans le logiciel Stan (Carpenter et al. 2017). Quatre chaînes ont été initialisées en utilisant les options par défaut du package *rstan* (version 2.21.0, Stan Development Team 2019), et lancées pour un total de 2000 itérations. Les 1000 premières itérations ont servi à une étape d'initiation (*warm-up*), et les 1000 itérations restantes ont suivi une étape d'amincissement (*thin*) pour produire un échantillon de 4 tirages par chaîne. La convergence de paramètre a été évaluée en utilisant les statistiques $\hat{r}$ de Gelman-Rubin-Brooks ($\hat{r} < 1.05$).

• Identification des niches isotopiques

Les niches isotopiques ont ainsi été définies à l'échelle de la colonie / de la population / de l'espèce par des ellipses dans les dimensions $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (avec l'intervalle de confiance à 95% dans leur tracé) pouvant être évaluées grâce la distribution conjointe postérieure des paramètres $\{\hat{\mu}_k, \widehat{\Omega}_k\}$. La variabilité isotopique à l'échelle individuelle est résumée par la matrice de covariance $\widehat{\Omega}_k$ et doit être incluse, autrement les niches isotopiques évaluées seront trop étroites s'il y a d'importantes différences dans les niches isotopiques à l'échelle individuelle pour une espèce donnée. Les valeurs isotopiques de 100 nouveaux individus ont ainsi été tirées de $\alpha_{ik}^{\text{new}} \sim \mathcal{N}_2\left(\hat{\mu}_k^{(j)}, \widehat{\Omega}_k^{(j)}\right)$, où j désigne le j^{eme} tirage (itération) de MCMC depuis la distribution conjointe postérieure ; ces valeurs ont ainsi été utilisées pour évaluer les niches isotopiques. Cette procédure a été répétée par 1000 tirages/itérations j depuis la distribution conjointe postérieure, afin d'évaluer l'incertitude autour de l'estimation de chaque niche. Nous obtenons finalement un échantillon de 1000 ellipses par espèce, avec lesquelles il est possible d'évaluer plusieurs informations telles que les tailles de niche ou le chevauchement interspécifique entre les niches de deux espèces, ainsi que les incertitudes associées.

La probabilité qu'un point isotopique (dans les dimensions $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) appartienne à la niche isotopique de phoques veaux-marins ou de phoques gris, et la probabilité de chevauchement interspécifique, ont été évaluées sur la base des ellipses en sortie de modèle (*i.e.* les niches évaluées) (Figure 17). Ce calcul a été effectué en générant des points uniformes tous les 0.01‰ en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ sur l'ensemble de l'espace couvert par les ellipses générées. La présence/absence de chaque point uniforme au sein de chacune des 1000 ellipses (niches isotopiques) des deux espèces a ainsi pu être évaluée. Pour chaque point, il est alors possible de calculer la probabilité de présence au sein de toutes les ellipses, c'est-à-dire la probabilité d'appartenir à la niche (P_A et P_B pour les espèces A et B). Les points associés à des valeurs similaires de probabilité de présence au sein des niches étant distribués en ellipses, des gammes de probabilités ont ainsi pu être évaluées dans l'espace isotopique. Enfin, pour chaque point, il est aussi possible de calculer la probabilité de chevauchement entre les deux espèces (P_O) à partir du produit des probabilités de présence au sein des niches (P_A et P_B), ce qui permet finalement de définir les gammes de probabilités de chevauchement.

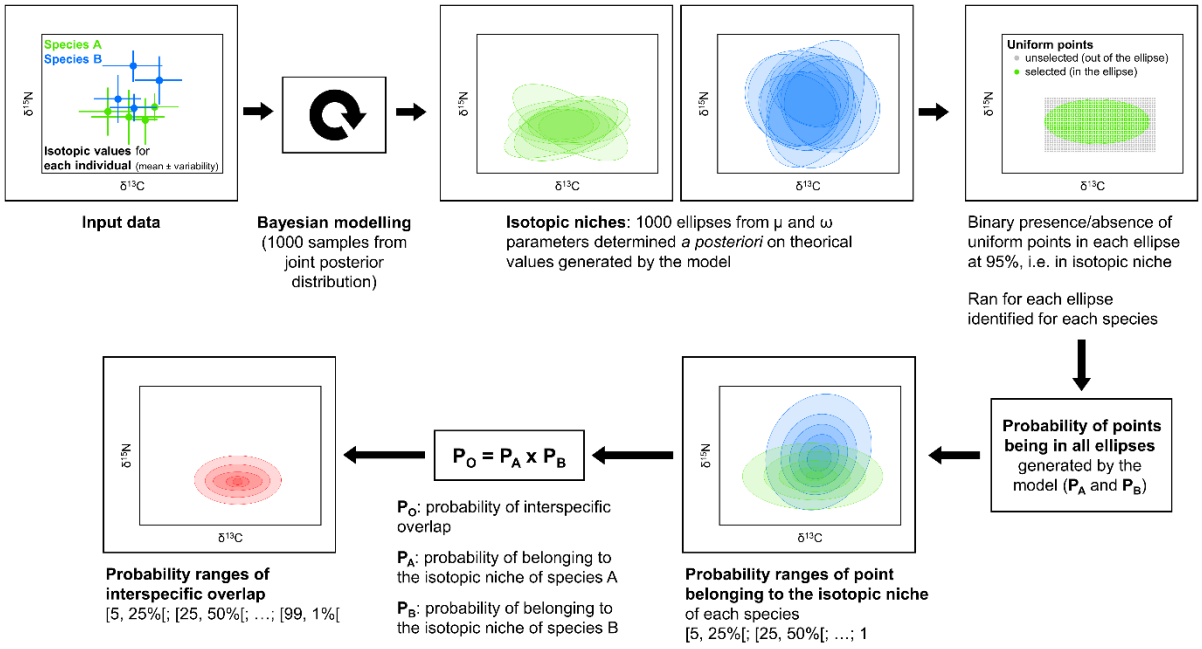


Figure 17 : Étapes méthodologiques appliquées pour identifier les niches isotopiques de deux espèces en utilisant le modèle Bayésien développé dans cette thèse (1000 ellipses à 95% pour les deux espèces, en vert et bleu), et pour caractériser des gammes de probabilités d'être inclus dans les niches isotopiques (ellipses caractérisant ces gammes en vert et bleu) et des gammes de probabilités de chevauchement interspécifique entre les deux espèces (ellipses caractérisant ces gammes en rouge). [Steps to identify isotopic niches for the two species using the Bayesian model developed in this thesis (1000 ellipses at 95% for two species, in green and blue) and to characterise probability ranges of being in isotopic niches (range ellipses in green and blue) and probability ranges of interspecific overlap between both species (range ellipses in red)].

➔ Niches isotopiques en $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et en $\delta^{34}S$ à l'échelle individuelle

• Valeurs de $\delta^{34}S$

Avant tout traitement des valeurs isotopiques de $\delta^{34}S$ mesurées sur les vibrisses de deux phoques veaux-marins et des deux phoques gris, choisies pour test, celles-ci ont été associées aux valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ sur le segment de vibrisse le plus proche (au segment N-1, soit 2 mm avant, dans la quasi-totalité des cas). Bien que les valeurs de $\delta^{34}S$ n'aient pu être mesurées sur le même segment de vibrisses que les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, il a ici été admis que le décalage de 2 mm sur la vibrisse pouvait être négligeable, et ces trois valeurs ont donc été associées. Certaines valeurs conjointes de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ont été écartées lorsque la mesure de $\delta^{34}S$ sur le segment suivant ne pouvait être réalisée (en partie distale de la vibrisse). Les valeurs conjointes de $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$ ont ainsi été obtenues pour 37 segments de vibrisses des quatre individus choisis (6, 9, 12 et 10 segments des vibrisses de S06, S08, G03 et G08 respectivement).

- **Modèle standard et niches individuelles**

Les niches isotopiques individuelles des deux phoques veaux-marins et des deux phoques gris, pour lesquels des mesures complémentaires de $\delta^{34}S$ ont été acquises sur les vibrisses, ont été identifiées par un modèle plus standard et « classique » développé dans un cadre Bayésien et proposé par Swanson et al. (2015) (modèle implémenté dans la librairie *nicheROVER* sur R). Ce modèle a été développé sur la base des précédents travaux sur l'identification de niches par des ellipses standards, dont les travaux de Jackson et al. (2011) proposant un modèle pour identifier les niches isotopiques dans un espace bidimensionnel en considérant un niveau de variabilité (interindividuel). Swanson et al. (2015) ont ainsi proposé un modèle pré-implémenté pour évaluer des niches écologiques (isotopiques ou non) dans un espace multidimensionnel ($\geq$ 2 dimensions), dans l'optique de proposer un outil de quantification qui suit au mieux le concept de niche en « hypervolume de n dimensions » de Hutchinson (1957). Ce modèle, conçu sur un seul niveau de variabilité interindividuel, pour évaluer les niches à l'échelle de l'espèce/de la population, a ici été testé sur les valeurs conjointes de $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et de $\delta^{34}S$ mesurées sur les vibrisses des quatre individus choisis. Dans le cas présent, les niches isotopiques individuelles ont été évaluées en prenant en compte un niveau de variabilité intra-individuel. De même que pour le modèle utilisé à l'échelle de la colonie, 1000 tirages ont été effectués pour obtenir 1000 ellipses caractérisant les niches, mais ici dans les dimensions $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$.

Les niches individuelles ont été représentées de façon synthétique en calculant une « ellipse moyenne » et deux « ellipses d'incertitudes », déterminées par application de moyennes sur les coordonnées d'ellipses choisies (voir la méthode présentée par Sabino et al. 2021, dont le script R associé est disponible sur GitHub[3]). Les deux ellipses d'incertitudes ont ici été déterminées en calculant la moyenne des 10% d'ellipses de plus petites aires et des 10% d'ellipses de plus grandes aires, et l'ellipse moyenne a été déterminée par la moyenne de toutes les ellipses.

2.3.3 Chevauchement des niches isotopiques

Le chevauchement entre les niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ a été quantifié en utilisant la fonction 'maxLikOverlap' du package SIBER (version 2.1.5; Jackson et al. 2011) sur R, sur la base des 1000 ellipses générés en sortie du modèle. Le

[3] https://github.com/magalisabino/FattyAcid_Isotopic_niche_computing

chevauchement isotopique est alors quantifié suivant le même schéma méthodologique que pour les zones de chasse (cf. section 2.2.5.2), c'est-à-dire qu'il est basé sur le chevauchement d'aires de niches (voir le concept en Figure 16 pour rappel). Les trois mesures de chevauchement sont donc : le pourcentage d'aire de la niche isotopique de l'espèce A dans celle de l'espèce B, le pourcentage d'aire de la niche isotopique de l'espèce B dans celle de l'espèce A, et le pourcentage d'aire de la niche isotopique totale couverte par les espèces A et B qui se chevauche. La même méthode a été appliquée pour mesurer le chevauchement entre les niches isotopiques individuelles en $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$.

2.3.4 Variabilité intraspécifique des niches isotopiques

La variabilité intraspécifique des niches isotopiques (en ‰), *i.e.* la variabilité interindividuelle, a été estimée à partir des paramètres d'échelle en sortie de modèle dans la matrice en $\boldsymbol{\Omega}$. Les valeurs associées permettent ainsi de quantifier les différences interindividuelles en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ pour les deux espèces de phoques par période d'étude. Les valeurs prédites en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de chacun des 23 phoques veaux-marins et des 22 phoques gris observés en entrée de modèle de niche, ont été associées aux valeurs de probabilité de chevauchement interspécifique afin d'évaluer le degré de similarités isotopiques de chaque individu d'une espèce avec l'autre espèce.

2.3.5 Positionnement des valeurs isotopiques de proies potentielles par rapport aux niches isotopiques de phoques

Les valeurs isotopiques de certaines espèces de poissons et céphalopodes, identifiées comme proies préférentielles des phoques veaux-marins et gris sur notre aire d'étude sont disponibles pour la Manche Est (Kopp et al. 2015). Kopp et al. (2015) ont mesuré les valeurs isotopiques de nombreux compartiments biologiques des réseaux trophiques de la Manche Est, incluant des espèces de poissons et de céphalopodes, échantillonnés à différentes couches de profondeurs (0-20 m, 20-38 m et 38-79 m). Les résultats isotopiques de cette étude sont présentés par compartiments/espèces pour chacune des couches des profondeurs échantillonnées, et pour toutes les profondeurs regroupées. Ici nous avons extrait de cette étude les valeurs isotopiques d'espèces de proies potentielles de phoques pour toutes les profondeurs regroupées, excepté pour le hareng *Clupea harengus* pour lequel nous avons distingué deux couches de profondeurs pour lesquelles Kopp et al. (2015) ont détecté une différence isotopique significative : *C. harengus* à 0-20 m avec une structuration benthique, et à 20-38 m avec une structuration

pélagique. Les proies préférentielles ont ici été choisies selon nos connaissances *a priori* du régime alimentaire des phoques en Manche Est (voir section 4.2). La consommation de proies par des prédateurs va systématiquement se traduire par un enrichissement des valeurs isotopiques de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ des tissus des proies jusqu'aux tissus des consommateurs, et ce phénomène est usuellement nommé « fractionnement trophique ». La valeur d'enrichissement associée à ce fractionnement est notée « facteur d'enrichissement trophique » (*trophic enrichment factor*, TEF). Les valeurs de TEFs ont été empiriquement estimées à environ +1.5‰ pour le $\delta^{13}C$ et +3.4‰ pour le $\delta^{15}N$ (DeNiro et Epstein 1978; Post 2002), cependant il s'avère que les TEFs peuvent considérablement varier selon les espèces de consommateurs, selon les espèces proies consommées, et selon les types de tissus analysés (Crawford et al. 2008). Il a donc été choisi ici d'appliquer des valeurs de TEFs évaluées par Lerner et al. (2018) pour les vibrisses de phoques gris avec la méthode de SIDER (Healy et al. 2018). Ces TEFs moyens sont : +2.4 ± 1.3‰ pour le $\delta^{13}C$ et +2.6 ± 1.2‰ pour le $\delta^{15}N$. Les valeurs isotopiques moyennes de proies potentielles ont finalement été recalculées en combinant les valeurs de proies et de TEFs avec leurs incertitudes – rééchantillonnage des deux paramètres suivant une loi normale selon leur moyenne ±SD, puis application du TEF – afin d'être comparées aux niches.

2.4 Analyse du régime alimentaire

2.4.1 Généralités

➔ Échantillonnage de fèces et assignation de l'espèce productrice

Les régimes alimentaires de phoques veaux-marins et gris ont ici été étudiés par l'analyse des « parties dures de proies » trouvées dans des échantillons de fèces de phoques collectées en baie de Somme de 2002 à 2019 (Tableau 5).

Une fois collectés sur les reposoirs de phoques, les échantillons ont été stockés congelés à -20°C avant analyse de leur contenu en laboratoire. Un aliquote de chacune des fèces a été préalablement prélevé pour analyses moléculaires (volume d'environ ~1.5 mL). Les deux espèces de phoque pouvant utiliser les mêmes bancs de sable en baie de Somme, il a été nécessaire d'identifier l'espèce de phoque productrice de chaque fèces par technique d'analyse moléculaire : analyses sur l'ADN de phoques, par diagnostic de bandes caractéristiques

permettant de différencier les phoques veaux-marins des phoques gris (méthode présentée par Spitz et al. 2015).

Tableau 5 : Échantillonnage de 196 fèces de phoques veaux-marins et de 126 fèces de phoques gris, collectées en baie de Somme de 2002 à 2019. Les nombres en noir correspondent aux fèces analysées, contenant au moins une proie. Les nombres en gris, entre parenthèses, correspondent aux fèces avec au moins une proie mesurable (*i.e.* avec biomasse reconstruite). Printemps / été se définit d'avril à septembre, automne / hiver d'octobre à mars. [Sampling of 196 harbour seal scats and 126 grey seal scats collected in the Baie de Somme from 2002 to 2019. Numbers in black are analysed scats with at least one prey. Numbers in brackets in grey are scats with at least one measurable prey (*i.e.* with reconstructed biomass). Spring / Summer from April to September, Autumn / Winter from October to March].

Seal species	Sampling season	Sampling years						Total
		2002-2005	2006-2008	2009-2011	2012-2014	2015-2017	2018-2019	
Harbour seals	Spring / Summer	3	44	86	44	5	-	182
		(3)	(44)	(86)	(44)	(5)	-	(182)
	Autumn / Winter	1	-	2	-	-	11	14
		(1)	-	(2)	-	-	(8)	(11)
Grey seals	Spring / Summer	-	-	-	-	33	10	43
		-	-	-	-	(22)	(1)	(23)
	Autumn / Winter	-	-	-	-	35	48	83
		-	-	-	-	(31)	(23)	(54)

Au total, 196 fèces de phoques veaux-marins et 126 fèces de phoques gris ont été collectées en baie de Somme, analysées en laboratoire, et contenaient au moins une proie (même non identifiée). Parmi ces échantillons, 193 fèces de phoques veaux-marins et 77 fèces de phoques gris ont inclus au moins une proie « mesurable », c'est-à-dire une proie identifiée pour laquelle il était possible de reconstruire sa masse (cf. ci-après). Les potentielles variations saisonnières de régime alimentaire ont ici été analysées selon deux différentes périodes saisonnières : au printemps-été (d'avril à septembre) et en automne-hiver (d'octobre à mai). Les potentielles variations interannuelles du régime alimentaire ont été également étudiées ici, selon six classes d'années de 2002 à 2019 (Tableau 5).

Les analyses de régime alimentaire présentées dans cette thèse ont donc porté sur une série temporelle de données acquises au cours des vingt dernières années, dont une part a déjà été présentée dans une étude précédente (régime alimentaire des phoques veaux-marins en période

estivale, de 2002 à 2011 ; 86 fèces ; Spitz et al. 2015). La continuité de ce suivi, et l'acquisition de premières fèces de phoques gris ont finalement complété ce jeu de données.

➔ Analyse du contenu de fèces

Le régime alimentaire des deux espèces de phoques a été déterminé suivant une procédure classique utilisée sur les fèces de pinnipèdes (Pierce et Boyle 1991; Ridoux et al. 2007; Spitz et al. 2010). Les fèces ont été lavées puis filtrées sur un tamis en nylon de fine maille (0.2 mm) afin d'analyser leur contenu en « parties dures diagnostiques », c'est-à-dire en otolithes de poissons, en os de poissons et en becs de céphalopodes. Les pièces récupérées ont finalement été inspectées afin d'identifier les proies consommées jusqu'au niveau de l'espèce, avec des guides et clés d'identification (Härkönen 1986; Tuset et al. 2008) et avec le matériel de référence disponible à l'Observatoire Pelagis. L'identification taxonomique des proies a ainsi été effectuée aux niveaux de l'espèce, d'un groupe d'espèces taxonomiquement proches (*e.g.* soles communes *Solea solea* et soles poles *Pegusa lascaris*), ou de la famille, en fonction de critères de distinction des pièces diagnostiques.

Les régimes alimentaires de phoques veaux-marins et gris ont ici été présentés en fréquence d'occurrence (proportion de fèces incluant un type de proie), en abondance relative (nombre ou proportion d'individus associés à une espèce proie, ou un groupe d'espèces proies, parmi toutes les fèces), et en masse reconstruite de proies ingérées (masse ou proportion de la masse totale associée à une espèce proie, ou un groupe d'espèces proies, parmi toutes les fèces). Ces résultats ont été présentés pour chaque espèce de phoque séparément, c'est-à-dire pour tous les échantillons d'une espèce regroupés, et parfois par périodes saisonnières et/ou par classes d'années, en fonction des questions posées.

Une espèce proie (ou un groupe) a été considérée présente dans une fèces dès lors qu'au moins une pièce diagnostique a été trouvée/identifiée. Le nombre minimal d'individus proies présents dans chaque fèces a été estimé par le nombre de pièces diagnostiques, en incluant aussi celles qui étaient cassées ou non mesurables. Le nombre total (et minimal) de poissons par fèces a été défini comme étant soit la moitié du nombre de pièces diagnostiques appariées (*e.g.* otolithes, opercules, dentaires, os prémaxillaires) arrondi au nombre entier le plus proche, soit le nombre total de pièces diagnostiques non appariées (*e.g.* parasphenoid), selon la valeur des deux qui était la plus grande. Le nombre total de céphalopodes a été évalué comme étant le plus grand nombre de becs supérieurs ou de becs inférieurs. Des mesures ont été effectuées sur

les otolithes de poissons mesurables (en longueur ou en largeur, en fonction de l'espèce proie associée) et sur les becs inférieurs de céphalopodes (longueur rostrale inférieure, « lower rostral length » LRL). Ces mesures ont été converties en taille et masse corporelle de proies par application de relations allométriques (Clarke 1986; Härkönen 1986; Coull et al. 1989; Brown et Pierce 1998; Leopold et al. 2001; Lundström et al. 2007; données non publiées de l'Observatoire Pelagis ; les relations et leur source sont présentées en matériels complémentaires[4] de l'Article 2 en annexe). La masse corporelle des proies consommées a ainsi été reconstruite avec les otolithes de poissons et becs inférieurs de céphalopodes qui n'étaient pas cassés ou qui étaient peu érodés. Les masses corporelles des proies individuelles ont été sommées pour évaluer la masse relative reconstruite pour chaque espèce proie (ou groupes d'espèces) dans chaque fèces. Dans le cas où le nombre total d'individus d'une espèce proie était plus grand que le nombre de pièces diagnostiques mesurables, la masse moyenne des individus mesurés a été appliquée afin de reconstruire la masse totale consommée à l'échelle de cette espèce proie. Le degré d'érosion des otolithes lié à la digestion n'a pas été relevé pour les analyses de contenus de fèces, ne permettant donc pas l'utilisation de facteurs de correction de digestion (*digestion correction factors*, DCFs, *e.g.* Tollit et al. 1997; Grellier et Hammond 2006). Les tailles et masses corporelles calculées ici sous-estiment donc probablement les tailles et masses absolues/réelles des proies consommées par les phoques.

➔ Groupes fonctionnels

Les régimes alimentaires de phoques veaux-marins et gris ont également été caractérisés par groupes fonctionnels de proies. L'utilisation de tels groupements fonctionnels permet de décrire plus justement les interactions écologiques proies-prédateurs qu'en utilisant des groupes taxonomiques classiques (Smith et al. 2015; Spitz et al. 2018). Elle pourrait aussi permettre de mieux identifier les stratégies de chasse associées aux proies consommées. Ainsi, six groupes fonctionnels ont été définis afin de regrouper les espèces proies (ou groupes de proies) qui partagent des traits fonctionnels similaires : petits poissons plats benthiques, grands poissons plats benthiques, poissons benthiques non-plats, poissons démersaux, poissons pélagiques et calmars-encornets pélagiques (Tableau 6). Les poissons plats benthiques ont été divisés en deux groupes fonctionnels, petits et grands, sur la base des fortes différences écologiques existant entre les poissons plats juvéniles et adultes/matures. En effet, bien qu'associés

[4] https://onlinelibrary.wiley.com/action/downloadSupplement?doi=10.1002%2Fece3.7739&file=ece37739-sup-0001-AppendixS1-S6.pdf

taxonomiquement, les poissons plats juvéniles sont dépendants des zones de nurseries localisées dans les eaux côtières et estuariennes durant leur premier stade de vie (*e.g.* environ 2 ans pour la sole commune *Solea solea* en Manche Est), et sont ensuite recrutés vers un stade plus adulte où ils vont pouvoir se diriger vers des eaux plus profondes pour s'alimenter (Riou 2001; Rochette et al. 2010). Ainsi, les poissons plats benthiques avec une taille corporelle reconstituée supérieure ou égale à 200 mm ont été considérés comme « grands », et tous les poissons plats en-dessous de ce seuil ont été considérés comme « petits ».

Tableau 6 : Proies mesurables observées dans les fèces de phoques veaux-marins et gris, et leurs groupes fonctionnels associés. Les espèces proies (ou groupes de proies) sont indiquées avec leurs noms scientifiques, anglais et français. Und.: espèces non déterminées. ND: non déterminé. [Measurable prey observed in harbour and grey seal scats, and associated functional groups. Prey species (or group of prey) are noted with their scientific name, and English and French vernacular names. Und.: undetermined species. ND: not determined].

Family	Scientific name	Vernacular name (UK)	Nom vernaculaire (FR)	Functional group
Pleuronectidea	*Pleuronectes platessa* / *Platichthys flesus*	European plaice / European flounder	Plie commune / Flet d'Europe	Small benthic flatfish (length < 200 mm) or Large benthic flatfish (length ≥ 200 mm)
Soleidae	*Solea solea* / *Pegusa lascaris*	Common sole / Sand sole	Sole commune / Sole pole	
Bothidea	*Buglossidium luteum* / *Microchirus variegatus*	Solenette / Thickback Sole	Petite sole jaune / Sole-perdrix commune	
	Und. Bothidea	Bothidae ND	Bothidés ND	
	Scophtalmus spp.	Turbot spp.	Turbot spp.	
	Phrynorhombus norvegicus	Norwegian Topknot	Targie naine	
Gobidae	Und. Gobiidae	Gobiidae ND	Gobiidés ND	Benthic non-flatfish
Trachinidae	*Trachinus draco*	Greater Weever	Grande vive	
Callionymidae	*Callionymus lyra*	Dragonet	Dragonnet lyre	
Triglidae	Und. Triglidae	Triglidae ND	Triglidae ND	
Gadidae	*Merlangius merlangus*	Whiting	Merlan	Demersal fish
	Trisopterus spp.	Pouting spp.	Tacaud spp.	
	Gadus morhua / *Pollachius* spp. / *Melanogrammus aeglefinus*	Atlantic cod / Pollock spp. / Haddock	Morue de l'Atlantique / Lieu spp. / Églefin	
Ammodytidae	Und. Sandeels	Sandeels ND	Lançons ND	
Moronidea	*Dicentrarchus labrax*	European seabass	Bar commun	
Mugilidae	Und. Mullets	Mullets ND	Mulets ND	
Clupeidea	*Clupea harengus*	Atlantic herring	Hareng de l'Atlantique	Pelagic fish
	Sardina pilchardus	European pilchard	Sardine commune	
	Sprattus sprattus	European sprat	Sprat	
Belonidae	*Belone belone*	Garfish	Orphie	
Carangidae	*Trachurus trachurus*	Atlantic horse mackerel	Chinchard commun	
Loliginidae	*Loligo* spp.	Squid spp.	Calmar-encornet spp.	Pelagic squids

L'analyse du régime alimentaire par groupes fonctionnels n'a porté ici que sur la composition des fèces en masse reconstruite, *i.e.* incluant des espèces proies pour lesquelles une pièce diagnostique pouvait être mesurée.

➔ Intervalle de confiance (Bootstrap)

La composition du régime alimentaire, en abondance ou en masse reconstruite, évaluée avec plusieurs fèces, a été calculée en pourcentage pour chaque espèce proie (ou pour chaque groupe fonctionnel). L'intervalle de confiance à 95% (CI95%) autour de ces pourcentages a été estimé en appliquant une méthode d'inférence statistique de bootstrap (Reynolds et Aebischer 1991) avec un code personnalisé sous R (voir Script 1). L'ensemble des N fèces utilisées pour déterminer le régime alimentaire ont été rééchantillonnés N fois avec remise, et ce procédé a été relancé 1000 fois pour générer 1000 compositions aléatoires de régime alimentaire. Les bornes inférieures et supérieures du CI95% de la composition du régime alimentaire ont ainsi été définies par les quantiles à 2.5% et à 97.5% des valeurs générées.

➔ Comparaison des distributions de taille des proies

La taille moyenne relative des proies fonctionnelles trouvées dans les fèces (reconstruites avec des relations allométriques sur les mesures d'otolithes de poissons et de becs de céphalopodes) ont été comparées entre phoques veaux-marins et phoques gris par un t-test paramétrique non apparié. Les distributions de tailles par groupe fonctionnel ont pour leur part été comparées entre les deux espèces de phoques par le calcul de « la taille d'effet » (*effect size*) du d de Cohen qui est une méthode statistique couramment utilisée en psychologie sociale pour comparer deux distributions normales (entre un groupe contrôle et un groupe "traité") (Cohen 1988). La statistique d de Cohen (*Cohen's d*) permet ainsi de quantifier un effet, *i.e.* la différence entre deux distributions, et ces différences peuvent être classifiées : $d < 0.15$ très faible, $0.15 \leq d < 0.36$ faible, $0.36 \leq d < 0.65$ moyenne, $d > 0.65$ forte (Lovakov et Agadullina 2021). Ici, cette statistique a essentiellement été utilisée pour mesurer le chevauchement entre les distributions de taille des proies entre les deux espèces de phoques ; ce chevauchement est noté OVL et exprimé en pourcentage (package *effectsize* (v0.4.5) sous R).

2.4.2 Chevauchement interspécifique

Le chevauchement interspécifique entre les régimes alimentaires de phoques veaux-marins et gris a été quantifié en comparant leur composition en proies fonctionnelles (en masse) avec l'indice de Pianka (1974), indiqué par O. Cet indice produit une valeur unique allant de 0 à 1, où 0 indique une absence totale de chevauchement, et 1 indique un chevauchement complet entre les deux régimes alimentaires ; une ségrégation alimentaire est considérée comme considérable lorsque la valeur de Pianka < 0.4 (Ross 1986) :

$$O = \frac{\sum PiAPiB}{\sqrt{\sum PiA^2 \sum PiB^2}}$$

où PiA est le pourcentage (par masse) de proies du groupe fonctionnel i trouvées dans le régime alimentaire de phoques veaux-marins (consommateur A), et PiB est le pourcentage (par masse) de proies du groupe fonctionnel i trouvées dans le régime alimentaire de phoques gris (consommateur B). Le CI95% autour de la valeur de Pianka O a pu être estimé en comparant aléatoirement 10 000 fois les deux jeux de régime alimentaire, rééchantillonnés aléatoirement (avec remise) 1000 fois par application du procédé de bootstrap (cf. section 2.4.1).

2.4.3 Clusters alimentaires fonctionnels

Les données de régime alimentaire des phoques veaux-marins et gris ont été introduites dans une matrice bidimensionnelle des proportions de masses reconstruites de proies par groupes fonctionnels (6 colonnes) pour chaque échantillon de fèces (270 lignes). Cette matrice a ainsi été construite sur toutes les fèces avec au moins une "proie mesurable", sans distinction *a priori* des deux espèces de phoques. Cette matrice a été normalisée et centrée avec la fonction 'scale' de la *base* de R (version 4.0.2, R Core Team 2020) afin d'exécuter une analyse de classification hiérarchique (clustering). Cette analyse vise ainsi à regrouper les fèces de phoques qui partagent une composition similaire en proies fonctionnelles. L'analyse de clustering hiérarchique a été réalisée en appliquant une procédure de distance Euclidienne aux données, et en employant l'algorithme de Ward.D2 pour rassembler les fèces avec une composition semblable (Murtagh et Legendre 2014). Le nombre de clusters optimal pour représenter cette analyse de classification a été déterminé avec la fonction 'NbClust' du package *NbClust* (version 3.0) sous R. Cette méthode est basée sur l'utilisation de 30 indices différents, et le nombre de clusters optimal finalement sélectionné correspond à la suggestion la plus fréquemment proposée par ces indices (voir détails méthodologiques dans l'étude de Charrad et al. 2014). Cette analyse

en clustering a ici été lancée avec la fonction 'clustCoDa' du package *robCompositions* (version 2.3.0) sous R. À noter que ce package propose différentes façons de traiter des données compositionnelles, et des transformations pour appliquer des méthodes de clustering sur ce type de données (cf. transformation isométrique log-ratio). Bien que testées sur les données présentes, ces dernières méthodes se sont avérées peu fructueuses dans notre cas d'étude (partitionnement des contenus de fèces peu précis), vraisemblablement à cause de l'abondance de valeurs nulles dans cette matrice.

Les clusters alimentaires identifiés lors de cette analyse ont été caractérisés *a posteriori* en termes de composition en proies fonctionnelles de l'ensemble des fèces associées, en pourcentage de masse totale, et ce séparément pour les deux espèces de phoques. Comme vu précédemment, les CI95% associés aux compositions de régime alimentaire par cluster ont été déterminées par rééchantillonnage aléatoire avec remise (bootstrap). L'utilisation de ces clusters par les phoques veaux-marins et gris a été définie par la proportion de fèces au sein de ces clusters, pour toutes les périodes confondues ou par périodes de saisons / années, et le CI95% associé calculé par le même type de procédé de bootstrap.

Les méthodes d'analyse du régime alimentaire appliquées ici sont présentées dans un script R, développé dans le cadre de l'Article 2 en annexe (script disponible sur GitHub : Script 1).

2.4.4 Variabilité intraspécifique du régime alimentaire

Similairement aux zones de chasse (cf. section 2.2.6), les individus de phoques veaux-marins et gris pourraient avoir des préférences alimentaires spécifiques illustrant des stratégies alimentaires individuelles. La collecte et l'analyse du contenu d'un nombre suffisant de fèces vise à représenter au mieux le régime alimentaire d'une espèce à l'échelle de la colonie (Trites et Joy 2005). Certaines études ont ainsi conseillé par exemple de collecter environ une centaine fèces pour représenter correctement le régime alimentaire de pinnipèdes et le comparer avec d'autres sites (Trites et Joy 2005). Chaque fèces prélevée est censée donner un aperçu instantané d'événements d'alimentation d'un individu, de plusieurs heures jusqu'à plusieurs jours avant la collecte. L'acquisition d'un nombre conséquent d'échantillons au cours de plusieurs saisons et/ou années permettrait ainsi de caractériser le régime alimentaire d'un consommateur en y incluant la potentielle variabilité intraspécifique (interindividuelle) des préférences alimentaires (*i.e.* en supposant l'existence de stratégies individuelles d'alimentation). Il n'est pas à exclure que plusieurs fèces aient pu provenir d'un même individu,

étant collectées à différentes dates, cependant il a été considéré ici que ce cas de figure est très probablement peu fréquent et devrait avoir un effet mineur sur l'image globale du régime alimentaire. La variabilité intraspécifique du régime alimentaire fonctionnel des phoques veaux-marins et gris a ici été évaluée suivant le même schéma méthodologique que celui appliqué aux zones de chasse, soit par la détermination de courbes de découverte (voir la section 2.2.6 pour rappels). Une courbe de découverte a été calculée en comparant les régimes alimentaires partiels obtenus en sélectionnant successivement de 2 à N fèces sans remise, et positionnées dans un ordre aléatoire. Le régime alimentaire partiel de 2 à N fèces a ainsi été comparé au régime alimentaire final, obtenu avec toutes les N fèces, en utilisant l'indice de Pianka. Ce processus a été répliqué 1000 fois afin d'estimer l'incertitude dans l'estimation de la courbe de découverte, et l'incertitude autour du régime alimentaire final a aussi été considérée en appliquant le processus de bootstrap pour chacun des 1000 tirages. Enfin, la moyenne de valeur de Pianka a été calculée de 2 à N fèces afin d'évaluer la courbe de découverte moyenne par espèce, et un modèle asymptotique de Hill a été ajusté à cette courbe (même méthode qu'en section 2.2.6).

CHAPITRE 3

3 Méthodologies d'identification des zones et comportements de chasse

Un phoque veau-marin équipé d'une balise GPS/GSM en baie de Somme. Photo Yann Planque

3.1 Démarche scientifique

Ce chapitre de la thèse vise à mieux comprendre les stratégies comportementales déployées par les phoques veaux-marins et gris dans l'espace pour s'alimenter, et plus spécifiquement en plongée et depuis la surface. Il s'oriente vers une démarche méthodologique afin d'identifier les zones de chasse de phoques et leur comportement de chasse. Ce chapitre s'est construit selon une démarche scientifique qui correspond aux questions que je me suis successivement posées sur les méthodologies utilisées pour identifier les zones de chasse de ces deux espèces phoques et sur leur comportement de chasse en plongée (Figure 18). Ce chapitre s'est donc organisé en trois étapes successives :

1) La première étape de ce chapitre se focalise sur la comparaison des zones de chasse évaluées par deux approches, horizontale et verticale, qui visent respectivement à identifier un comportement de chasse probable par analyse des trajets en surface (données de localisation) ou en plongée, sans preuve effective du succès de chasse. Je me suis alors demandé si les comportements théoriques de chasse attendus dans les dimensions horizontale et verticale, pour ces espèces, permettaient d'identifier les mêmes zones géographiques de distribution de cet effort de chasse. Ces résultats ont été valorisés par la publication d'un article scientifique dans *Marine Biology* (Planque et al. 2020, Article 1 en annexe).

2) La seconde étape du chapitre porte sur une analyse plus détaillée du comportement en plongée des deux espèces de phoques, grâce à l'utilisation de données caractérisant un succès de chasse probable grâce à la pose d'accéléromètres (détection de tentatives de capture de proies, PCAs). Elle vise alors à identifier les plongées caractérisant vraisemblablement un effort de chasse, afin de les sélectionner et de les spatialiser. Un article est en préparation sur ces résultats (Article 4).

3) La troisième étape du chapitre propose de revenir sur les analyses de zones de chasse réalisées à la première étape, en effectuant une comparaison des zones de chasse confirmées par un proxy direct du comportement de chasse (PCAs) avec celles identifiées par les approches horizontale et verticale (sans proxy direct du comportement de chasse). Cette étape vise alors à tester si les approches précédemment utilisées (horizontale et verticale) permettaient ou non de bien caractériser spatialement l'effort de chasse. Différentes conclusions et suggestions de méthodes peuvent finalement être tirées de l'ensemble des analyses de ce chapitre.

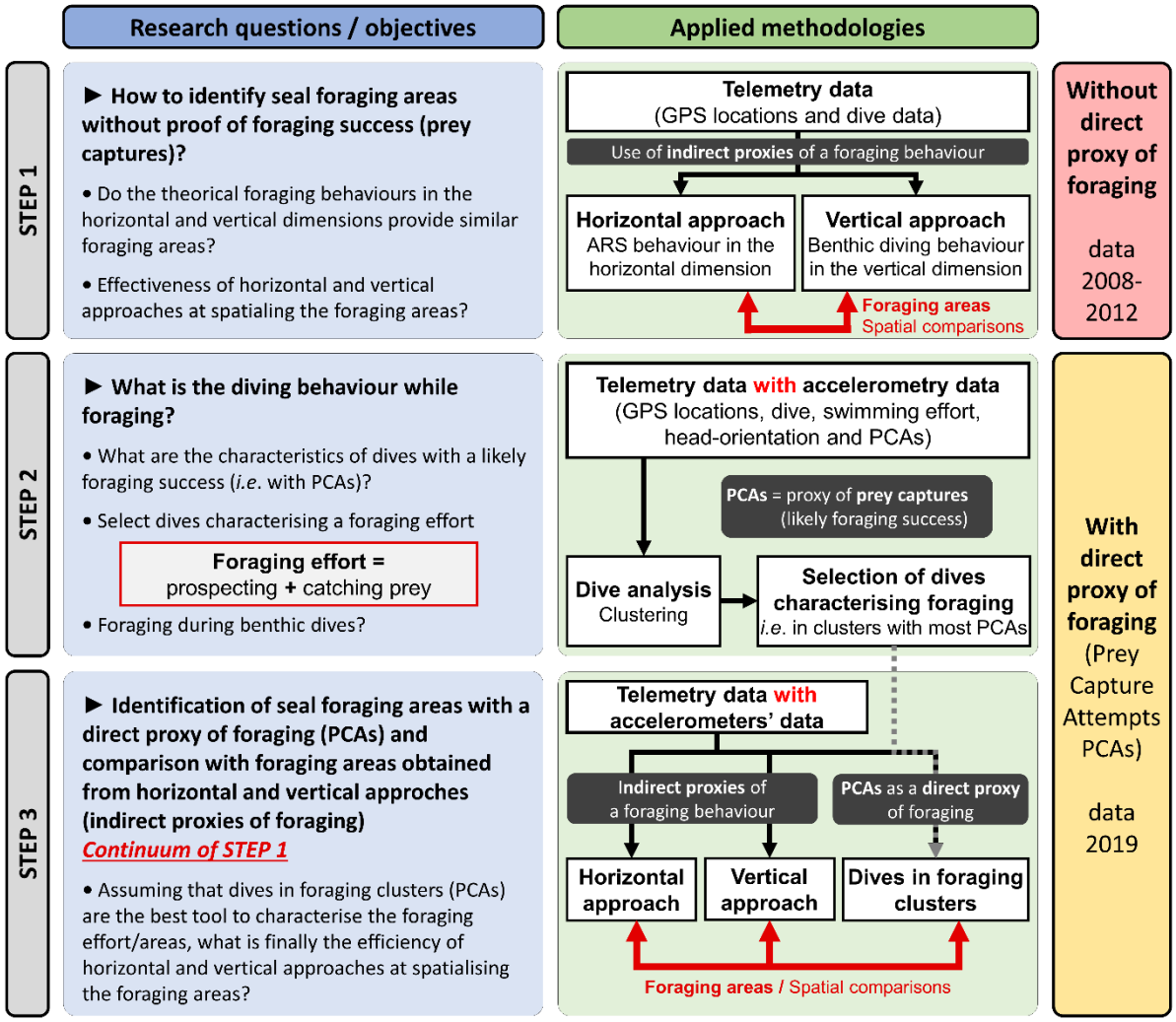


Figure 18 : Chronologie du raisonnement scientifique abordé dans le chapitre 3 de la thèse, incluant les questions, objectifs et méthodologies, selon trois étapes successives. La première étape a été réalisée sur la base des données de suivis télémétriques de 2008-2012 (sans tentatives de capture de proies, PCA) et les deux étapes suivantes sur les données de 2019 (avec PCAs). [Chronology of the scientific reasoning pattern in the chapter 3 of the thesis, including the questions, objectives and used methodologies, according to three successive steps. The first step was conducted with telemetry data obtained in 2008-2012 (without Prey Capture Attempts, PCA) and the two next steps with data obtained in 2019 (with PCAs)].

3.2 Zones de chasse : comparaison des approches horizontale et verticale

La comparaison des approches horizontale et verticale utilisées pour identifier les zones de chasse a porté sur neuf phoques veaux-marins et huit phoques gris capturés en baie de Somme en 2008 et 2012 respectivement (Figure 19.A), c'est-à-dire sur les individus capturés juste après leur période de mue et dont le temps de suivi a été suffisamment important. Dans ce cas d'étude, ces individus équipés de balises GPS/GSM ont été suivis 140 ± 50 jours pour les phoques veaux-marins et 96 ± 36 jours pour les phoques gris en moyenne jusqu'à la période de reproduction. Durant cette période, les phoques gris ont effectué la plupart de leurs trajets (*i.e.* période en mer entre deux périodes de repos à terre) en Manche Est, *i.e.* au sein de la zone d'étude (80% de toutes les localisations GPS, Figure 19.B), et les phoques veaux-marins sont restés exclusivement dans cette zone (Figure 19.C). Dans la dimension horizontale, les analyses ont porté sur 780 trajets de phoques gris ayant duré 161.3 ± 176.5 heures en moyenne, et 1211 trajets de phoques veaux-marins ayant duré 66.4 ± 75 heures en moyenne. Ces trajets incluent 9906 localisations GPS filtrées pour les neuf phoques veaux-marins, et 24 714 pour les huit phoques gris. Dans la dimension verticale, 377 878 plongées de phoques veaux-marins et 210 788 plongées de phoques gris ont été enregistrées.

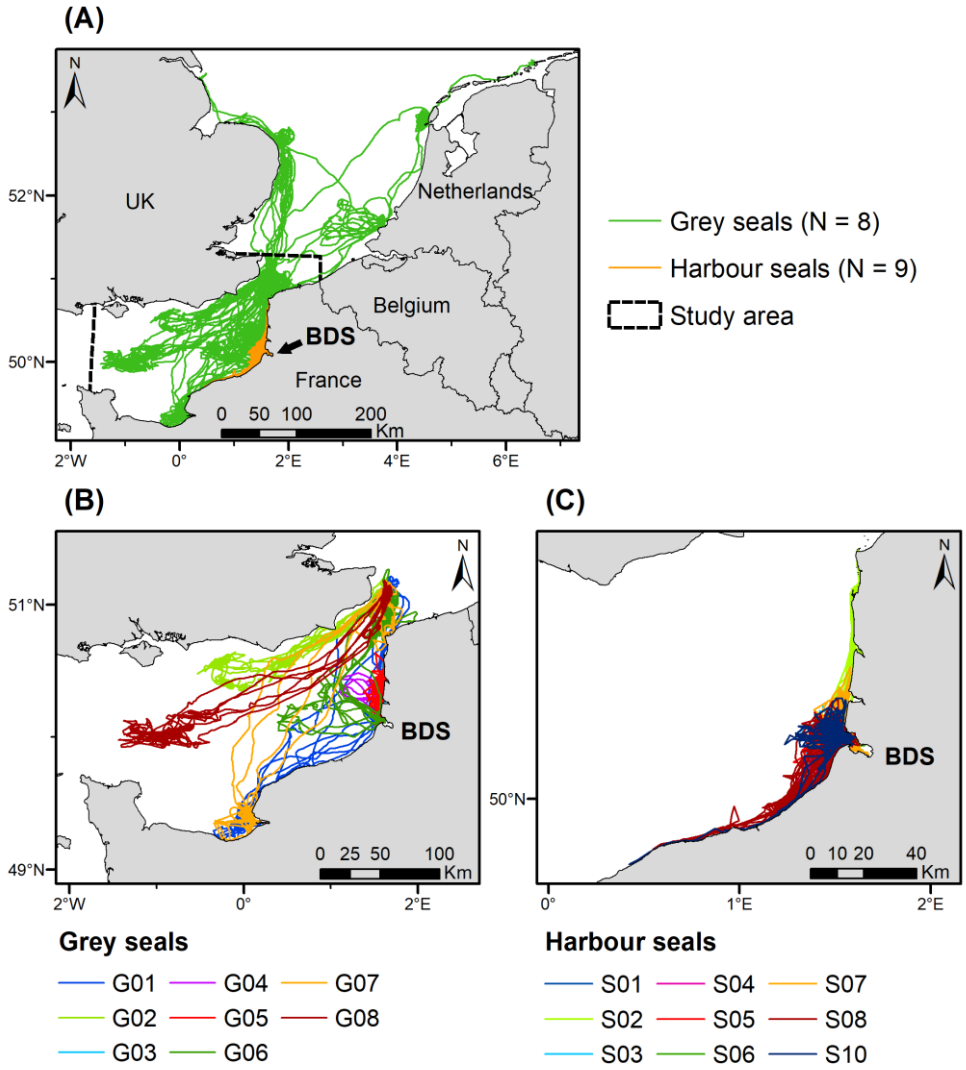


Figure 19 : **A** : Ensemble des trajets de neuf phoques veaux-marins et huit phoques gris capturés en baie de Somme (BDS), en 2008 et 2012 respectivement, et équipés de balises GPS/GSM. **B** et **C** : les trajets individuels de phoques gris et veaux-marins sélectionnés pour analyses. La zone d'étude (Manche Est) est délimitée par les lignes en pointillés noirs. [**A**: All tracks from nine harbour seals and eight grey seals captured in the Baie de Somme (BDS), in 2008 and 2012 respectively, and fitted with GPS/GSM tags. **B** & **C**: grey and harbour seal individual tracks selected for analysis].

➔ Comportement de chasse détecté par l'approche horizontale

Au moins un événement de comportement en zone de recherche restreinte (*Area-Restricted Search*, ARS) a été détecté par l'analyse du temps de premier passage (*First Passage Time*, FPT) pour 538 des 1211 trajets de phoques veaux-marins et pour 290 des 780 trajets de phoques gris (voir leur localisation en Figure 20, gauche). Ces trajets avec ARS représentent 75.8 ± 10.4% du temps passé en mer par les phoques veaux-marins et 85.5 ± 5.6% du temps passé en

mer par les phoques gris. Les événements de comportement en ARS détectés pour les phoques gris sont en moyenne plus spatialement étendus que ceux effectués par les phoques veaux-marins : le rayon moyen d'ARS pour les phoques gris est de 11.9 ± 12 km et celui des phoques veaux-marins de 2.1 ± 2.9 km ($P < 0.001$, test de Wilcoxon). Les trajets avec ARS sont très variables en durée pour les deux espèces mais sont généralement plus longs pour les phoques gris que les phoques veaux-marins : 187.8 ± 178.1 heures *vs* 74.2 ± 75.2 heures respectivement ($P < 0.01$, test de Wilcoxon). Des résultats complémentaires sont disponibles en Annexes 2 et 3 et *via* ce lien (annexes de l'Article 1).

➔ Comportement de chasse détecté par l'approche verticale

La vitesse de coût minimal de transport (MCTS) par individu est ici en moyenne de 1.6 ± 0.1 $m.s^{-1}$ pour les phoques veaux-marins et de 1.8 ± 0.2 $m.s^{-1}$ pour les phoques gris. La sélection des 25% de plongées individuelles les plus en « U » (*i.e.* avec les plus hautes valeurs de TAD) a donné un seuil d'indice du temps d'allocation en profondeur (*Time Allocation at Depth*, TAD) individuel de 0.91 ± 0.04 pour les phoques veaux-marins et 0.88 ± 0.05 pour les phoques gris en moyenne. Le seuil de vitesse verticale de descente utilisé pour écarter les 10% de plongée en « U » les plus lentes est en moyenne de 0.32 ± 0.18 $m.s^{-1}$ pour les phoques veaux-marins et 0.44 ± 0.31 $m.s^{-1}$ pour les phoques gris. La localisation des plongées en U rapides est présentée en en Figure 20 (droite). Plus de résultats sont disponibles en Annexes 2 et 3 et *via* ce lien.

➔ Chevauchement spatial des zones de chasse

Les zones de chasse probable de phoques veaux-marins et gris sont ici caractérisées par les plus hautes densités spatiales de plongées en ARS (approche horizontale) et de plongées les plus U et plus rapides (approche verticale). Les principales zones de chasse déterminées par les deux approches sont caractérisées par un fort chevauchement lorsque les données de tous les individus d'une même espèce sont regroupées, que ce soit pour les phoques veaux-marins ou gris (Figure 20). Dans les deux cas, les zones de plus forte densité de plongées sélectionnées sont globalement similaires entre les approches. Cependant, il y a quelques différences spatiales entre les deux approches pour les phoques gris puisque l'approche verticale a détecté des zones de chasse secondaires, plus dispersées spatialement, non détectées par l'approche horizontale.

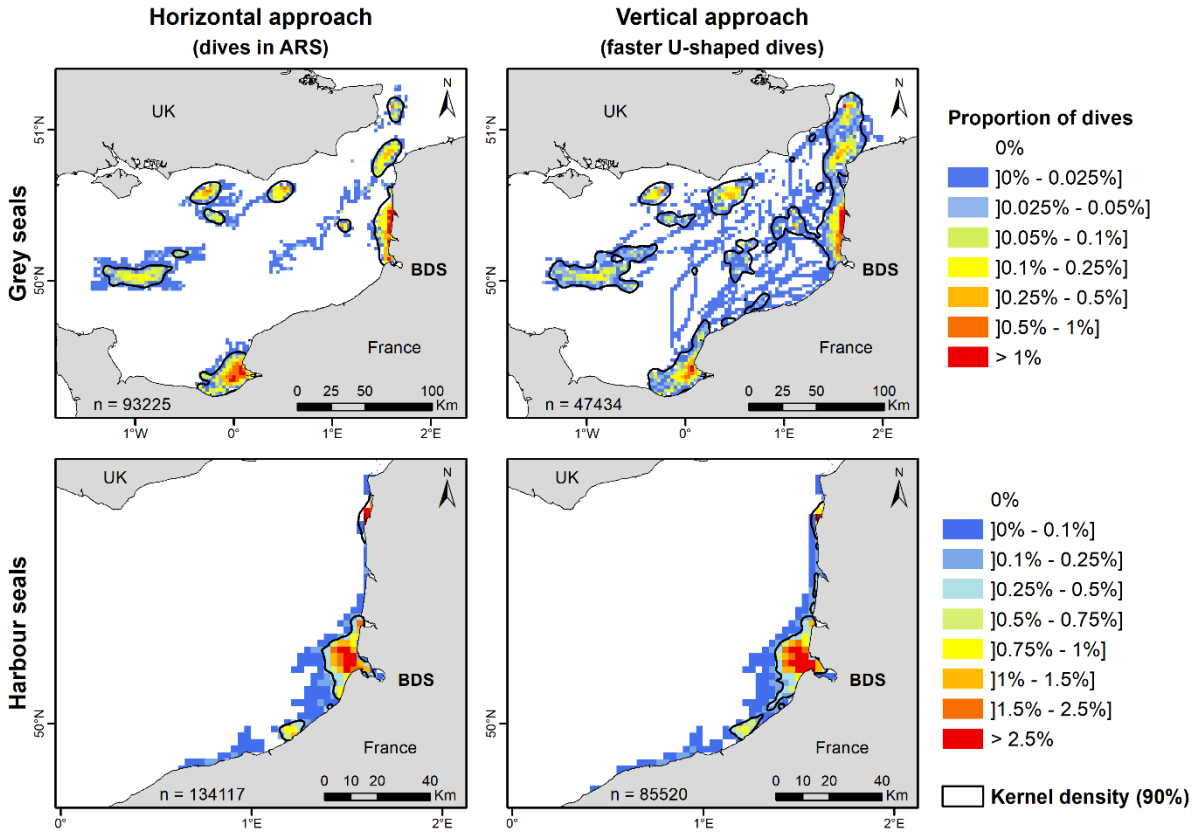


Figure 20 : Zones de chasse probable de l'ensemble des phoques gris (haut) et des phoques veaux-marins (bas), capturés en 2012 et en 2008 respectivement, déterminées en utilisant les approches horizontale (gauche) et verticale (droite). Les zones de chasse sont représentées sur un quadrillage de 2.5 × 2.5 km de maille et caractérisées par la densité spatiale de plongées en ARS sélectionnées par l'approche horizontale et de plongées en U les plus rapides sélectionnées par l'approche verticale. Les densités de Kernels à 90% des localisations de chasse sont également représentées (lignes noires). BDS Baie de Somme, le site de capture. [Likely foraging areas of all grey seals (top) and harbour seals (bottom), captured in 2012 and in 2008 respectively, determined using the horizontal (left) and vertical (right) approaches. The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterized by the spatial density of dives in ARS selected from the horizontal approach and faster U-shaped dives selected from the vertical approach. Cores to extended foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines). BDS Baie de Somme, the capture site].

Des différences de schéma de chevauchement spatial entre les approches ont été notées à l'échelle individuelle ou à l'échelle globale (ensemble des individus d'une même espèce suivis regroupés), en comparant les zones de chasse issues de l'approche horizontale avec des zones générées aléatoirement (cas contrôle) (boîtes grises en Figure 21), ou avec les zones de chasse issues de l'approche verticale (boîtes noires en Figure 21). Pour les zones de chasse obtenues à l'échelle de l'espèce, le chevauchement spatial est plus important en comparant les plongées en ARS (approche horizontale) avec les plongées en U les plus rapides (approche verticale)

(IDSP (2)), qu'en les comparant avec les plongées sélectionnées aléatoirement (cas contrôle) (IDSP (1)). L'indice de différences spatiales (*Index of Differences in Spatial Pattern*, IDSP) est donc de 0.304 [0.300–0.308] (IDSP (1)) et 0.235 [0.232–0.237] (IDSP (2)) pour les phoques veaux-marins, et de 0.358 [0.351–0.364] (IDSP (1)) et 0.326 [0.322–0.329] (IDSP (2)) pour les phoques gris.

Figure 21 : Valeurs d'indice de différences spatiales (IDSP) calculées en comparant la distribution spatiale des zones de chasse déterminées par l'approche horizontale à celles déterminées en sélectionnant des plongées aléatoirement (cas contrôle, boîtes grises, IDSP (1)) et à celles déterminées par l'approche verticale (boîtes noires, IDSP (2)). L'IDSP a été calculé pour tous les individus regroupés (*All individuals*) ou à l'échelle individuelle. Chaque boîte décrit la distribution des valeurs d'IDSP avec 100 itérations de bootstrap. Les comparaisons spatiales sont en rouge lorsque IDSP (1) < IDSP (2) et en vert lorsque IDSP (2) > IDSP (1). [Index of Differences in Spatial Pattern (IDSP) values calculated when comparing the spatial distribution of foraging areas determined by the horizontal approach to those using dives selected randomly (control, light grey boxes, IDSP (1)) and those determined using the vertical approach (black boxes, IDSP (2)). IDSP was calculated for all individuals pooled of the same seal species and for each individual separately. Each box describes the distribution of IDSP values generated from 100 bootstrap iterations. Headers are shaded in green when IDSP (1) < IDSP (2) and in green when IDSP (2) > IDSP (1)].

Des différences interindividuelles de schémas de chevauchement de zones de chasse ont été détectées par calcul de l'IDSP à l'échelle individuelle. Pour la majorité des phoques veaux-marins (5 *versus* 4) et des phoques gris (5 *versus* 3), il y a plus de similitude entre la répartition spatiale des zones de chasse identifiées par les approches horizontale et verticale que si les plongées de chasse étaient réparties aléatoirement (entre approche horizontale et cas contrôle) (cf. valeurs d'IDSP (2) < IDSP (1) ; individus en vert en Figure 21). Pour les autres cas individuels, il y a plus de similitudes entre les zones de chasse identifiées par l'approche horizontale et le cas contrôle qu'avec l'approche verticale (individus en rouge en Figure 21).

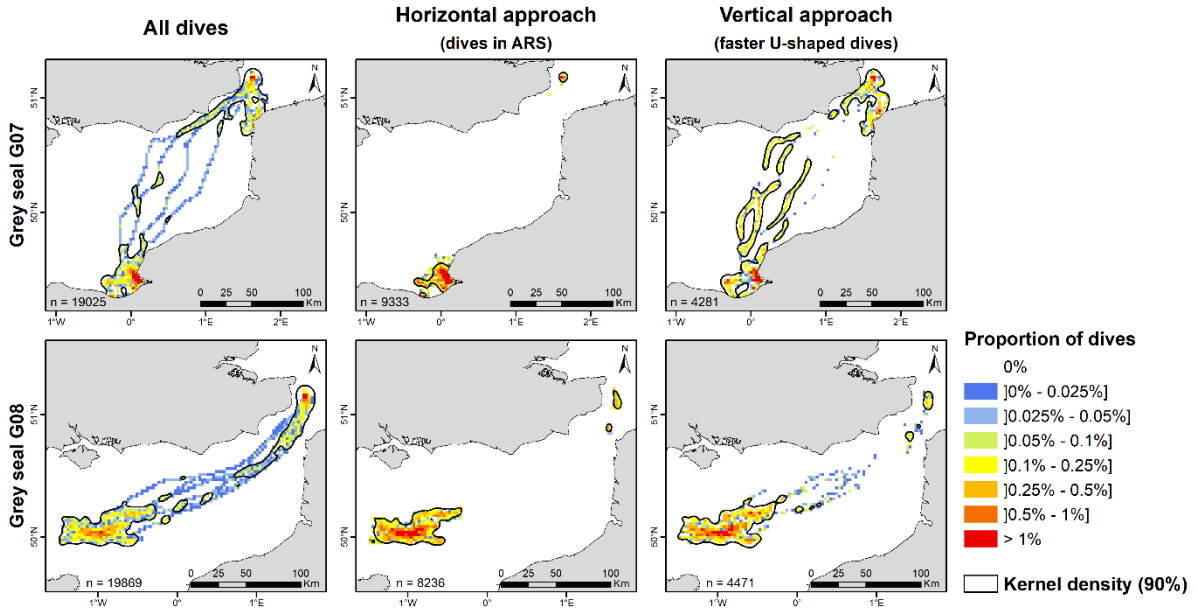


Figure 22 : Zones de chasse probable de deux individus de phoques gris (G07 en haut, G08 en bas) déterminées en utilisant l'approche horizontale (centre), l'approche verticale (droite), et la distribution spatiale de toutes les plongées sans aucune sélection préalable (gauche). Les zones de chasse sont représentées sur un quadrillage de 2.5 × 2.5 km de maille et caractérisées par la densité spatiale de plongées. Les densités de Kernels à 90% des localisations de chasse sont également représentées (lignes noires). [Likely foraging areas of two grey seal individuals (G07 at the top and G08 at the bottom) determined using the horizontal approach (centre), and vertical approach (right), and spatial distribution of all dives without any selection (left). The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterized by the spatial density of dives. Cores to extended likely foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines)].

Les phoques gris G07 et G08 illustrent deux principaux types de résultats issus du processus de comparaison des zones de chasse probable selon les approches utilisées (Figure 22). Les zones de chasse probable du phoque gris G07 se chevauchent moins en comparant les approches horizontale et verticale (IDSP (2) = 0.506 [0.499–0.514]) qu'en comparant l'approche horizontale et le cas contrôle (IDSP (1) = 0.425 [0.409–0.441]). Ce schéma de chevauchement

résulte de plongées en U les plus rapides à la fois au sein et en dehors des zones de comportement en ARS, le long de trajets plus directs entre deux zones d'ARS distinctes (approche horizontale ; cartes du haut en Figure 22). À l'inverse, les zones de chasse probable du phoque gris G08 se chevauchement spatialement plus important en comparant les approches horizontale et verticale (IDSP (2) = 0.239 [0.229–0.25]) qu'en comparant l'approche horizontale avec le cas contrôle (IDSP (1) = 0.55 [0.533–0.568]). Ainsi, dans ce type de cas individuel, la plupart des plongées en U les plus rapides sont bien localisées là où l'individu a réalisé un comportement en ARS (cartes du bas en Figure 22).

3.3 Classification des plongées (avec PCAs)

La classification des plongées de phoques selon différentes variables comportementales a porté sur les données acquises par le suivi de 15 phoques veaux-marins et 12 phoques gris capturés en baie de Somme en 2019, et équipés de balises GPS/GSM avec accéléromètres. Les résultats présentés ici sont issus de la classification hiérarchique de 54 000 plongées de phoques veaux-marins et gris sélectionnées aléatoirement (2000 plongées par individu) et rassemblées, et de l'assignation *a posteriori* des plongées non sélectionnées aux clusters par la méthode de KNN. Les résultats ci-après par cluster portent donc sur les 443 578 plongées de phoques veaux-marins et des 405 047 plongées de phoques gris rassemblées, sans distinction par espèce et individu. Les cinq clusters de plongées identifiés sont finalement caractérisés par d'autres variables illustratives de comportements, et leur distribution par espèce et par individu est présentée. Ces plongées incluent 323 807 tentatives de capture de proies (*Prey Capture Attempts*, PCAs) pour les phoques veaux-marins et 324 830 PCAs pour les phoques gris, détectées par les accéléromètres des balises. Les données relatives aux PCAs ne sont pas utilisées pour classifier les plongées, mais permettent d'identifier *a posteriori* les plongées qui pourraient être le plus vraisemblablement associées à un comportement de chasse (un effort de chasse), c'est-à-dire les types de plongées qui incluent la plupart des PCAs.

3.3.1 Représentation multivariée des plongées

Les 848 625 plongées des 15 phoques veaux-marins et des 12 gris ont été représentées de façon multivariée (analyse en composante principale) en fonction de neuf variables descriptives du comportement en plongée : la forme de la plongée TAD, les vitesses verticales de descente V_DESC et de remontée V_ASC, et l'effort de nage $SWIM_EFF$ et l'orientation de l'animal

PITCH selon les phases de descente *DESC*, de fond *BTM* et de remontée *ASC* de la plongée (Figure 23). Les données ont pu être résumées en trois facteurs (ou composantes principales) qui comptabilisent 70.7% de la variance totale. Certaines corrélations de variables peuvent ainsi être identifiées dans ces dimensions de l'ACP. Les plongées sont également représentées selon le nombre de PCAs enregistrées.

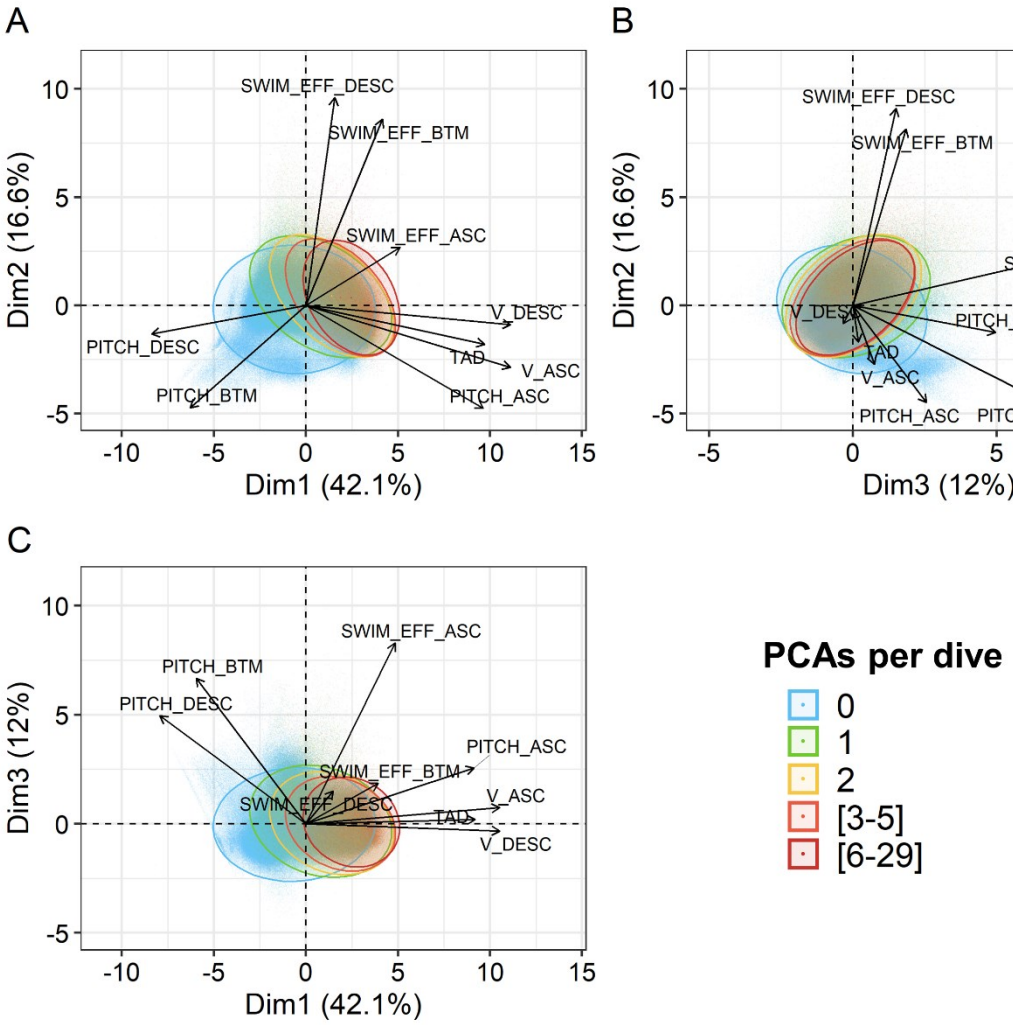


Figure 23 : Analyse en composante principale des plongées de phoques veaux-marins et gris (issues de balises GPS/GSM déployées en baie de Somme en 2019) selon neuf variables caractéristiques du comportement en plongée, dans les dimensions 1-2 (**A**, 58.7% de la variance expliquée avec ces deux axes), 2-3 (**B**, 28.6% de la variance expliquée), et 1-3 (**C**, 54.1% de la variance expliquée). Les plongées (points) sont représentées selon le nombre de tentatives de capture de proies (PCAs) détectées par l'accéléromètre de la balise. Les ellipses décrivent 95% des plongées. Les variables sont détaillées en Tableau 3. [Principal component analysis of harbour and grey seal dives (from GPS/GSM tags fitted in the Baie de Somme in 2019) according to nine variables characterising diving behaviour, in dimensions 1-2 (**A**, 58.7% of explained variance in these two axes), 2-3 (**B**, 28.6% of explained variance) and 1-3 (**C**, 54.1% of explained variance). Dives are shown by the number of Prey Capture Attempts (PCAs) detected with the tag accelerometer. Ellipses describe 95% of dives. Variables are presented in Tableau 3].

Dans les deux premières dimensions 1-2 (Figure 23.A, 58.7% de la variance expliquée), les plongées avec au moins une PCA tendent globalement vers une forme plus en « U », des vitesses verticales de descente et de remontée plus élevées, et un effort de nage plus important sur les trois phases de plongée, que de nombreuses plongées sans PCA. Ces plongées avec PCAs sont caractérisées par une orientation de la tête moins vers le bas (*pitch* plus faible) au cours des phases de descente et de fond. Dans les dimensions 1-2, une part conséquente des plongées sans PCA est caractérisée par la tendance inverse (tête moins orientée vers le bas en descente et au fond, cf. *pitch* plus élevé), mais le chevauchement entre les ellipses à 95% montre qu'un nombre conséquent de plongées sans PCA partagent des caractéristiques communes à celles incluant au moins une PCA.

Dans les dimensions 2-3 (Figure 23.B, 28.6% de la variance expliquée), la distinction de tendance des plongées selon leur nombre de PCAs est moins marquée que pour les dimensions 1-2, puisque les ellipses des 5 classes de plongées se chevauchent considérablement. Seules quelques plongées sans PCA se distinguent de toutes les autres plongées, et sont globalement marquées par une orientation de la tête moins prononcée vers le bas ou le haut au fond et en remontée respectivement, et par un effort de nage plus faible en descente et au fond.

Dans les dimensions 1-3 (Figure 23.C, 54.1% de la variance expliquée), les tendances des plongées avec PCAs sont globalement les mêmes que celles observées dans les dimensions 1-2, sans doute parce que la dimension 1 explique la majorité de la variance (42.1%). Ces dimensions confirment la tendance de certaines plongées sans PCA à être caractérisées par une orientation de la tête moins vers le bas en descente et au fond, et de fortes similarités entre certaines plongées (avec ou sans PCA).

3.3.2 Classification des plongées (clustering)

➔ Identification et caractérisation de clusters de plongées

Cinq clusters de plongées de phoques veaux-marins et gris ont été identifiés par analyse de clustering hiérarchique, sur la base des mêmes neuf variables (Figure 24). Le dendrogramme des plongées issu de cette analyse montre une forte distinction des plongées entre les clusters 1, 2 et 5 et les clusters 3 et 4 (Figure 24.A). Au sein de ces deux supra-groupes, les plongées ont été distinguées selon cinq groupes, où les clusters 2 et 5 sont les plus proches. Les valeurs des variables qui caractérisent les plongées de chaque cluster sont représentées en Figure 24.D. Les plongées qui ont été directement utilisées pour l'analyse de clustering (N = 54 000 plongées) ont des caractéristiques très similaires aux plongées qui ont été associées à chaque cluster *a posteriori* par la méthode du k plus proches voisins (KNN) (N = 846 625 plongées) (voir la comparaison des variables en Annexe 1). Les plongées et le nombre de PCAs associé sont inégalement distribués au sein des cinq clusters (Figure 24.B). Ces plongées sont également différemment distribuées au sein de chaque cluster en fonction du nombre de PCAs enregistrées par minute (Figure 24.C).

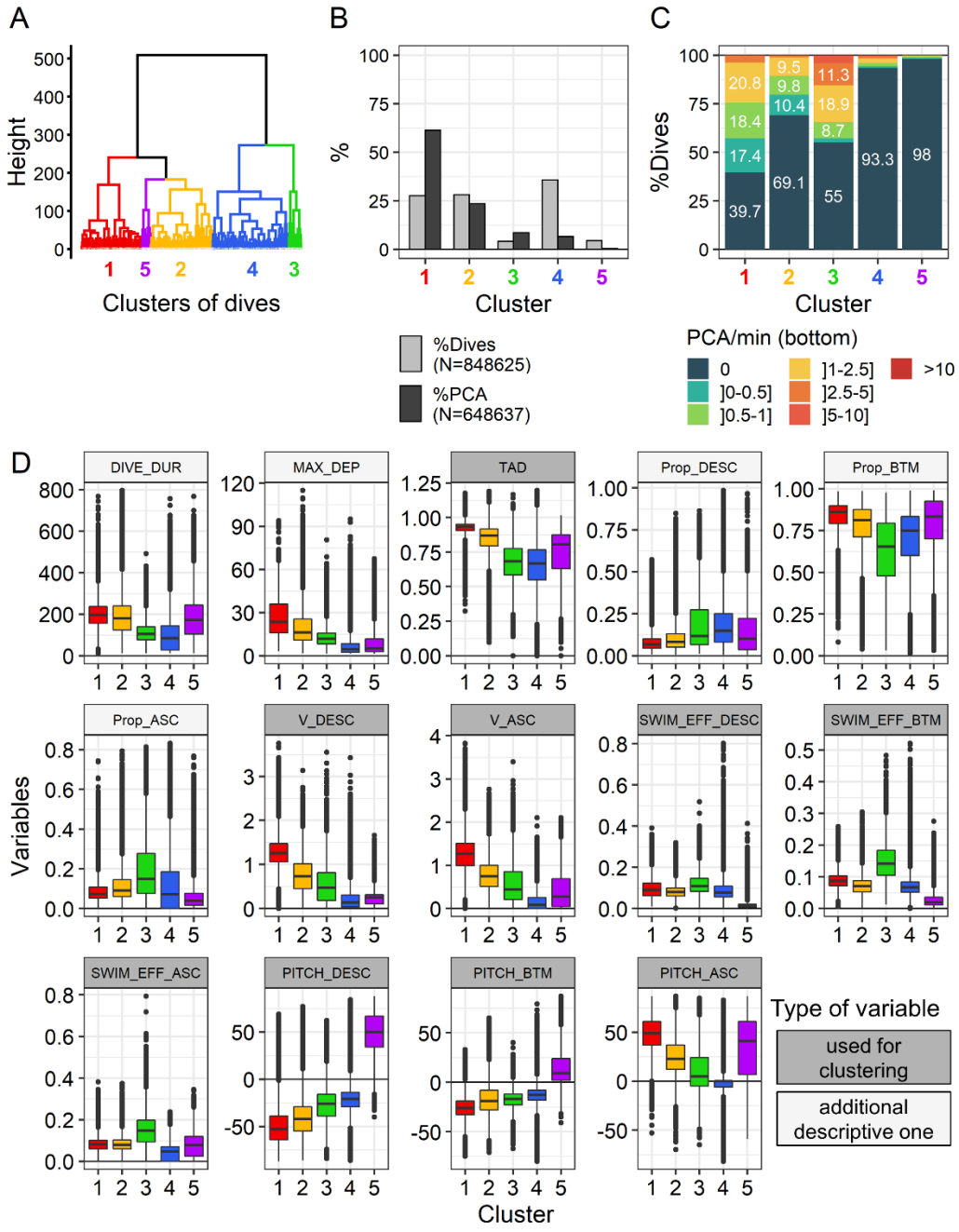


Figure 24 : **A** : Identification de cinq clusters de plongées de phoques veaux-marins et gris selon neuf variables décrivant le comportement en plongée (cf. **D**) (données issues des balises GPS/GSM déployées en baie de Somme en 2019). **B** : distribution du nombre de plongées (gris clair) et de PCAs (gris foncé) par cluster. **C** : distribution des plongées dans chaque cluster selon le nombre de PCAs enregistrées par minute sur la phase de fond. **D** : distribution des valeurs de variables de plongée par cluster (gris foncé, utilisées pour clustering ; gris clair, descriptives en complément). Unités des variables en Tableau 3. [**A**: Identification of five harbour and grey seal dive clusters from nine variables describing the diving behaviour (cf. **D**) (data from GPS/GSM tags fitted on seals in the Baie de Somme in 2019). **B**: number distribution of dives (light grey) and PCAs (dark grey) by cluster. **C**: distribution of dives in each cluster according to PCAs numbers registered by minute at the bottom. **D**: distribution of dive variable values by cluster (dark grey, used for clustering; dark grey, additional descriptive). Variable units in Tableau 3].

Un peu plus de la moitié des plongées sont classées dans le cluster 1 (28%) ou 2 (28%), et portent 85% de toutes les PCAs enregistrées, soit 61% pour le cluster 1 et 24% pour le cluster 2 (Figure 24.B). La majorité (60%) des plongées du cluster 1 incluent au moins une PCA, et un quart d'entre elles sont marquées par l'enregistrement d'au moins une PCA par minute (> 3 PCAs enregistrées au cours d'une plongée d'environ 200 secondes). En revanche, environ un tiers des plongées du cluster 2 (31%) incluent au moins une PCA, et seules un dixième d'entre elles sont marquées par l'enregistrement d'au moins une PCA par minute (Figure 24.C). Les plongées classées dans les clusters 1 et 2 sont globalement plus en « U » (TAD proche de 1) que celles des autres clusters et sont caractérisées par une part conséquente de leur durée en phase de fond (83% et 77% en moyenne respectivement). Ces plongées sont de durées globalement similaires (201 et 187 secondes en moyenne) et marquées par des profondeurs maximales moyennes légèrement supérieures pour celles du cluster 1 (27 m) à celles du cluster 2 (19 m). Les vitesses verticales de descente et de remontée des plongées du cluster 1 sont généralement plus élevées que celles des autres clusters, et celles du cluster 2 restent élevées bien que plus proches des autres clusters. L'effort de nage est similaire en moyenne entre les plongées de ces deux clusters, que ce soit en descente, au fond et en remontée. Enfin, ces plongées sont caractérisées par une orientation de la tête du phoque vers le bas en descente et vers le haut en remontée, et globalement de façon plus marquée pour le cluster 1. La tête est aussi orientée vers le bas au cours de la phase de fond des plongées des clusters 1 et 2 (-26° et -16° en moyennes respectivement) (Figure 24.D).

Une faible part des plongées de phoques sont classées dans le cluster 3 (4%), mais ces plongées portent 8% des PCAs (Figure 24.B). Environ la moitié (45%) de ces plongées incluent au moins une PCA, et plus d'un tiers d'entre elles ont au moins une PCA par minute (Figure 24.C). Les plongées de ce cluster 3 ont une forme différente de celles des clusters 1 et 2 puisqu'elles se rapprochent plus d'une forme en « V » (TAD qui tend vers 0.5) que d'une forme en « U », ce qui se caractérise en moyenne par une proportion du temps en plongée plus forte en descente (19%) et en remontée (19%), et plus faible au fond (62%). Ces plongées sont aussi en moyenne plus courtes (110 secondes) et de profondeur maximale plus faible (13 m) que celles des clusters 1 et 2. Les vitesses verticales de descente et de remontée des plongées du cluster 3 sont semblables à celles du cluster 2, mais l'effort de nage est bien plus important pour ces plongées que celui des plongées des quatre autres clusters, que ce soit en descente, au fond et en remontée. Les mêmes schémas d'orientation de tête sont observés pour les plongées du

cluster 3 que celles des clusters 1 et 2 – tête vers le bas en descente et au fond, et vers le haut en remontée – mais de façon moins accentuée (Figure 24.D).

Les plongées classées dans le cluster 4 représentent plus d'un tiers de toutes les plongées étudiées (36%) mais incluent uniquement une faible part des PCAs détectées (7%) (Figure 24.B). Ainsi, seules 6% de ces plongées ont au moins une PCA (Figure 24.C). De même que les plongées du cluster 3, les plongées du cluster 4 ont une forme tendant plus vers du « V » que du « U », sont marquées par des proportions de temps au fond plus réduites, sont relativement courtes (98 secondes en moyenne) et marquées par de faible profondeurs maximales (7 m en moyenne). Les vitesses verticales de descente et de remontée de ces plongées sont également bien plus faibles que celles des autres clusters. L'effort de nage des plongées du cluster 4 est modéré et similaire à ceux du cluster 2 en descente et au fond, mais considérablement réduit en remontée. Enfin, au cours de ces plongées, les phoques ont la tête faiblement orientée vers le bas en descente et au fond, et plutôt à l'horizontal en remontée (Figure 24.D).

Les plongées classées dans le cluster 5 représentent seulement 4% de toutes les plongées de phoques, et ne portent presque aucune des PCAs enregistrées (0.2%) (Figure 24.B et C). En effet, aucune PCA n'a été détectée sur 98% de ces plongées. Bien que ces plongées soient peu profondes (8 m de profondeur maximale en moyenne), elles sont de durée similaire à celles issues des clusters 1 et 2 (181 secondes en moyenne). La forme des plongées du cluster 5 est assez variable, et tend à être plus en « U » que celles des clusters 3 et 4, mais un peu moins que celles des clusters 1 et 2. La proportion de temps passée au fond est conséquente au cours de ces plongées (78%, *i.e.* similaire aux plongées des clusters 1 et 2), et le temps passé en descente (15%) est en moyenne deux fois plus important que celui passé en remontée (7%). Ce déséquilibre entre phases de descente et de remontée s'explique difficilement par la vitesse verticale de descente qui est faible dans les deux cas (0.24 et 0.41 $m.s^{-1}$ en moyennes), mais probablement plus par un effort de nage bien plus restreint en descente (0.02 g en moyenne) qu'en remontée (0.08 g). Une fois arrivé au fond, l'activité de nage du phoque est aussi réduite qu'en phase de descente (0.03g), ce qui indique qu'il nage peu. La particularité des plongées du cluster 5 est d'être marquées par une orientation de la tête vers le haut en phase de descente (49.6° en moyenne) et au fond (15.6°), avant de remonter (Figure 24.D). En résumé, ce type de plongée plutôt en « U » est généralement marquée par des phases de descente et de fond relativement passives, la tête vers le haut, puis une remontée plus active.

À partir d'ici, nous considérons donc que les clusters 1, 2 et 3 sont des « clusters de chasse probable » puisque, parmi ces plongées, entre 31% et 60% d'entre elles incluent au moins une PCA, et que ces plongées incluent 93% de toutes les PCAs enregistrées.

➔ Profil moyen des plongées par cluster

Les différents profils moyens de plongée présentés en Figure 25 permettent d'illustrer les types de plongées associés à chaque cluster.

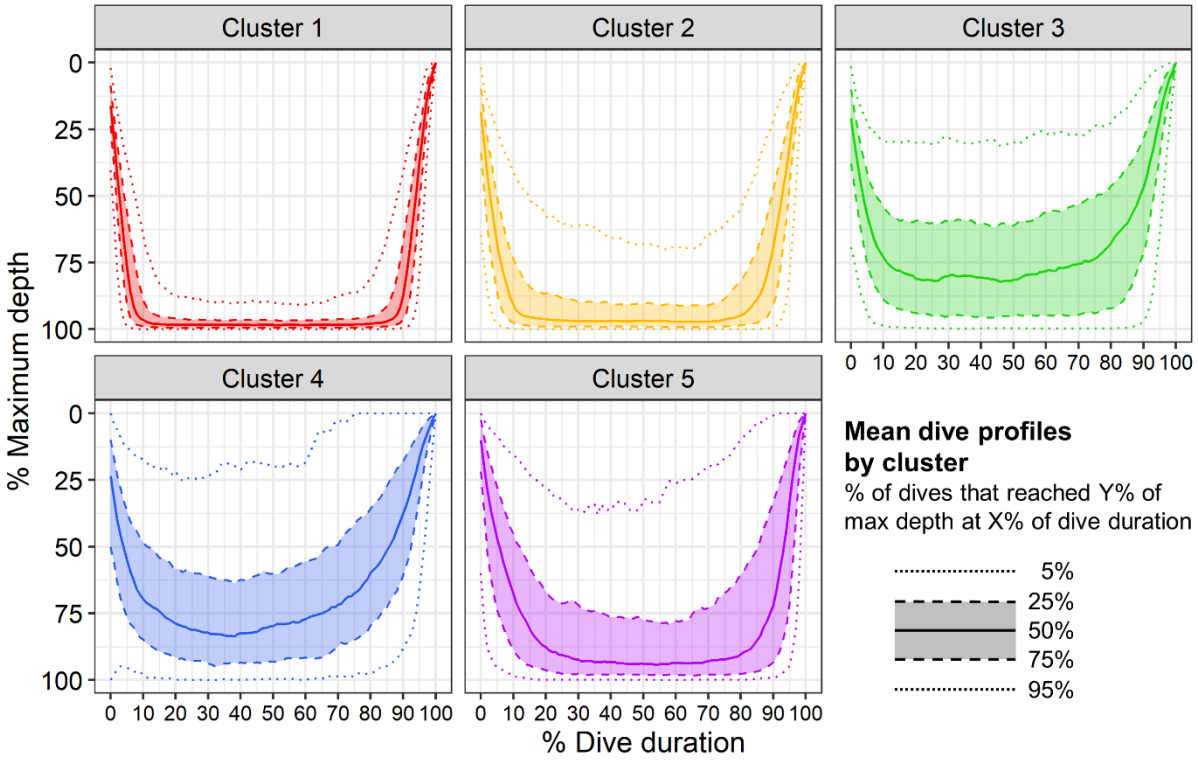


Figure 25 : Profils moyens des profondeurs de plongées par cluster en fonction de la durée de plongée, caractérisés par le pourcentage de la profondeur maximale de plongée atteinte à différents pourcentages de la durée totale de plongée. Les lignes (pointillés, tirets et pleines) indiquent le pourcentage des plongées du cluster qui ont atteint Y% de la profondeur maximale à X% de la durée de plongée. [Mean profiles of dive depths by cluster according to dive duration, characterised by the percentage of dive maximum depth reached at different percentages of total dive duration. Lines show the percentage of dives of the cluster that reached Y% of their maximum depth at X% of their duration].

Cette représentation nous confirme que les clusters 1 et 2 regroupent des plongées qui tendent essentiellement vers une forme en « U » où les phases de descente et de remontée sont réduites au profit d'une phase de fond de durée importante, à leur profondeur maximale. Les profils moyens des plongées des clusters 3 et 4 montrent que les phoques n'ont généralement pas passé la majorité du temps à la profondeur maximale, mais ont une allocation du temps en plongées à des profondeurs plus variables (inférieure à la profondeur maximale), ce qui est

cohérent avec une forme moins en « U » et tendant parfois plus vers un « V ». Enfin, le profil moyen des plongées du cluster 5 montre une part importante de temps passé à la profondeur maximale (cf. plongée plus en « U »), comme ceux caractérisés pour les clusters 1 et 2, mais avec plus de variabilité de profils entre plongées. Ce profil moyen met en évidence la phase de descente plus longue que celle de remontée pour ces plongées du cluster 5, ce qui concorde avec l'effort de nage plus faible en descente.

➔ Distribution individuelle des plongées et PCAs par cluster

Les plongées et PCAs effectuées par les individus des deux espèces sont distribués globalement de la même manière au sein des cinq clusters de plongées, malgré quelques différences interindividuelles (Figure 26). Parmi les clusters de chasse probable (clusters 1, 2 et 3), les clusters 1 et 2 incluent en moyenne 52 ± 15% des plongées individuelles de phoques veaux-marins et 60 ± 8% de celles de phoques gris, ce qui correspond à la majorité des PCAs détectées pour chaque individu (80 ± 19% et 87 ± 10% respectivement). Les différences interindividuelles de distribution dans ces deux clusters sont plus marquées entre phoques veaux-marins qu'entre phoques gris. En effet, les plongées du cluster 1 sont majoritaires pour certains phoques veaux-marins (S11 et S24) alors que celles du cluster 2 le sont pour d'autres individus (*e.g.* S12, S13, S14). En revanche, les différences entre phoques gris sont plus restreintes puisque les proportions de plongées au sein des clusters 1 et 2 sont globalement équivalentes entre chaque cas individuel. Pour cette espèce, la majorité des PCAs par individu (66 ± 14%) sont réalisées lors des plongées du cluster 1.

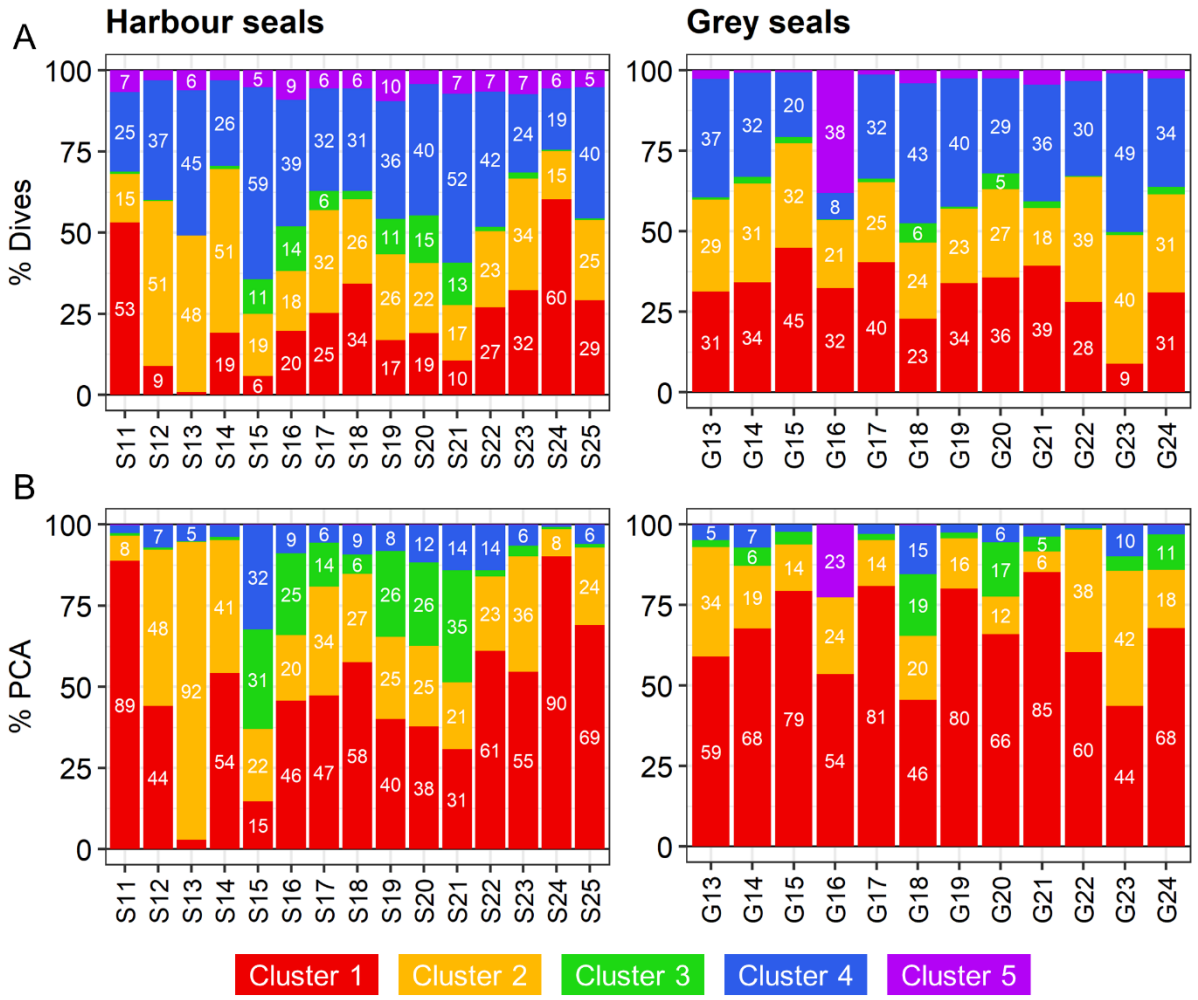


Figure 26 : Distribution des plongées des 15 phoques veaux-marins et des 12 phoques gris suivis au sein des cinq clusters (**A**) et distribution des tentatives de capture de proies (PCAs) détectées au cours de ces plongées au sein de ces clusters (**B**). [Distribution of the dives performed by the 15 harbour seals and 12 grey seals tracked in each of the five clusters (**A**) and distribution of the Prey Capture Attempts (PCAs) detected during these dives in each of these clusters (**B**)].

Parmi tous les individus, seuls six phoques veaux-marins (S15, S16, S17, S19, S20 et S21) et deux phoques gris (G18 et G21) ont au moins 5% de leurs plongées associées au cluster 3, incluant une part conséquente des PCAs individuelles (de 14% à 35%). Ces plongées du cluster 3 sont peu ou pas représentées pour les autres.

Environ un tiers à la moitié des plongées individuelles sont associées au cluster 4 (excepté pour le phoque gris G16, 8%), mais ce type de plongée n'inclut qu'une faible proportion de PCAs individuelles, excepté pour le phoque veau-marin S15 (32% des PCAs). Enfin, les plongées associées au cluster 5 ne représentent qu'une faible proportion ($< 10\%$) des plongées pour la majorité des individus. Toutefois, cette proportion est légèrement supérieure pour les phoques veaux-marins que les phoques gris, et ces plongées n'incluent presque aucune PCA

($< 1\%$). Le phoque G16 est exceptionnel à cet égard puisque 38% de ses plongées appartiennent au cluster 5 et 23% de ses PCAs sont associées à ce type de plongée.

3.3.3 Composante benthique des plongées

Les plongées associées aux cinq clusters sont représentées en Figure 27 selon leur profondeur maximale en fonction de la profondeur d'eau disponible (bathymétrie + correction de la hauteur d'eau) afin d'évaluer si ces plongées s'approchent ou non du fond marin (voir les régressions théoriques $X = Y$ en lignes noires).

Le ratio de la profondeur maximale de plongée sur la hauteur d'eau disponible permet d'identifier la part des plongées de chaque cluster s'approchant du fond (ratio proche ou supérieur à 1 ; Figure 28). Parmi les plongées issues des clusters de chasse probable (clusters 1, 2 et 3), celles associées aux clusters 1 et 2 sont essentiellement à proximité des fonds marins (distribuées essentiellement atour de la régression $X = Y$ en Figure 27), et pourraient alors être considérées comme benthiques dans la plupart des cas. En effet, 95% et 98% des plongées de phoques veaux-marins et gris du cluster 1 sont respectivement marquées par un ratio ≥ 0.8. Il en est de même pour 87% et 92% des plongées du cluster 2. Seules quelques plongées du cluster 2 sont marquées par une profondeur maximale bien plus faible que la profondeur d'eau disponible (voir Figure 27). Les plongées du cluster 3 des deux espèces de phoques sont quant à elles moins nombreuses à être marquées par une profondeur maximale s'approchant des fonds marins : 55% des plongées de phoques veaux-marins et 70% des plongées de phoques gris associées à ces clusters sont marquées par un ratio ≥ 0.8. Les plongées du cluster 4 des deux espèces suivent également ce même schéma, puisque seulement environ la moitié d'entre elles ont une profondeur maximale s'approchant des fonds marins : 55% et 46% des plongées de phoques veaux-marins et gris, respectivement, sont marquées par un ratio ≥ 0.8. Il en va de même pour les plongées de phoques gris associées au cluster 5 (52%; ratio ≥ 0.8), mais les plongées de phoques veaux-marins de ce même cluster sont plus nombreuses à s'approcher du fond marin (73%; ratio ≥ 0.8).

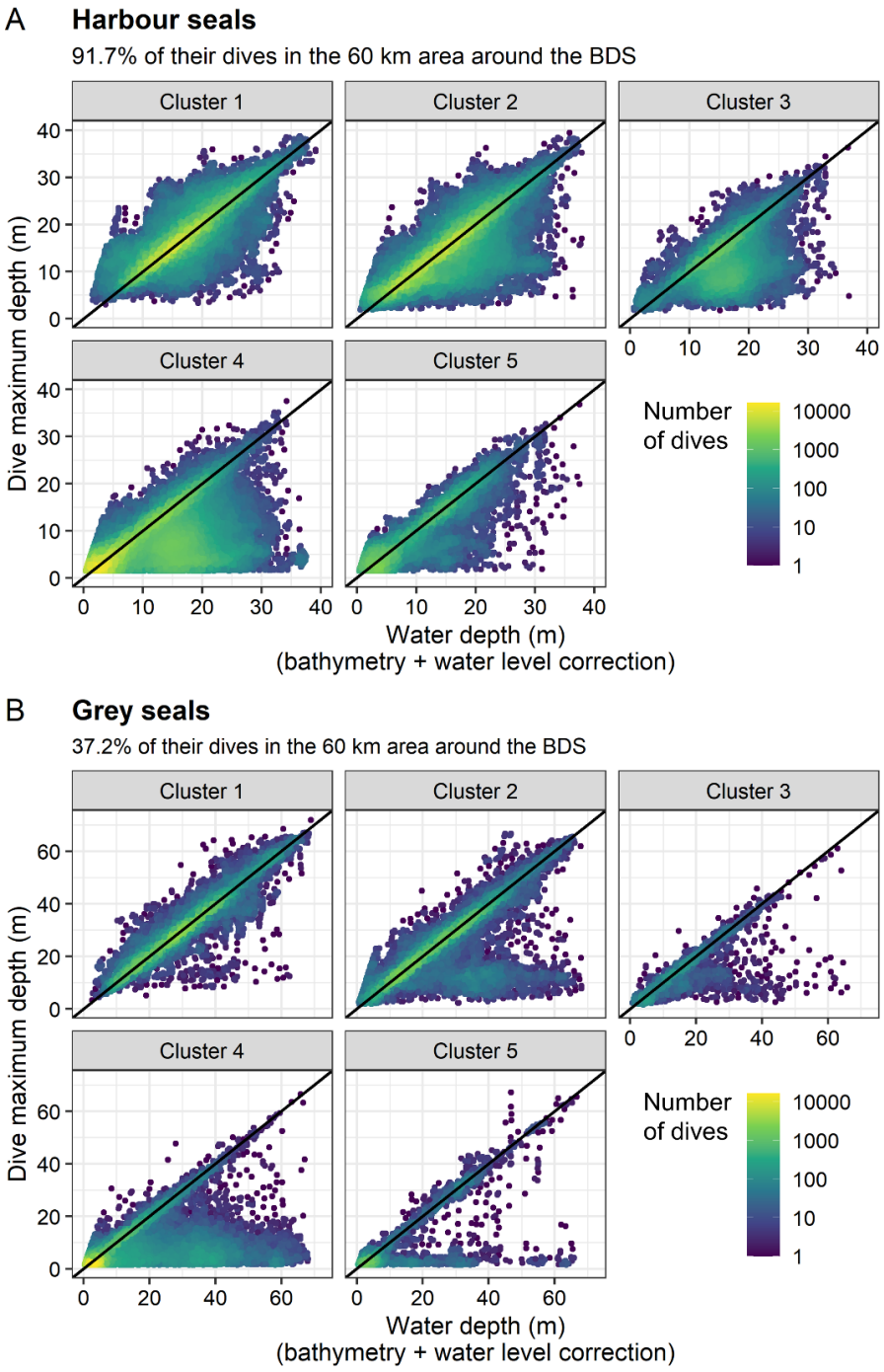


Figure 27 : Profondeur maximale des plongées de phoques veaux-marins (**A**) et gris (**B**) par cluster en fonction de la profondeur d'eau disponible à leur localisation (bathymétrie + correction de la hauteur d'eau). Chaque point caractérise une plongée. Le gradient de couleurs montre la densité de plongées. Les lignes noires sont des régressions linéaires théoriques où la profondeur maximale des plongées est égale à la profondeur d'eau ($X = Y$). Seules les plongées dans l'aire de 60 km autour de la baie de Somme sont présentées. [Maximum depth of harbour seal (**A**) and grey seal (**B**) dives by cluster according to the water depth available at their location (bathymetry + water level correction). Each point characterises a dive. Colour gradient shows the dive density. Black lines are theorical linear regressions where dive maximum depth is equal to water depth ($X = Y$). Only dives in the 60 km area around the Baie de Somme are presented].

Figure 28 : Distribution des plongées de chaque cluster selon leur valeur de ratio de la profondeur maximale de plongée sur la hauteur d'eau disponible à leur localisation. Les points sont les valeurs moyennes, les traits épais indiquent la distribution à 50% (entre les quantiles à 25% et 75%) et les traits fins la distribution à 95% (entre les quantiles à 2.5% et 97.5%). Les pourcentages en haut de figure correspondent aux proportions de plongées du cluster qui ont une profondeur maximale s'approchant du fond marin (ratio ≥ 0.8, cf. ligne pointillée). [Dive distribution by cluster according to the ratio of dive maximum depth on water depth available at their location. Points are mean values, thick lines show the 50% distribution (between 25-75% quantiles) and thin lines the 95% distribution (between 2.5-97.5% quantiles). Percentages at the top of the figure are proportions of cluster dives that are characterised by a maximum depth close to the sea bottom (ratio ≥ 0.8, cf. dashed line)].

3.4 Zones de chasse : comparaison entre approches horizontale, verticale et clusters de plongées

La comparaison des zones de chasse selon l'approche utilisée – plongées de chasse probable sélectionnées par approche horizontale, approche verticale ou par clustering des plongées – est ici basée sur les résultats d'analyses des données issues des balises GPS/GSM avec accéléromètres (suivis de 2019). De même que précédemment (suivis de 2008-2012, section 3.2), seules les données acquises hors période de reproduction ont été conservées, ce qui implique de ne conserver des données que pour 11 phoques veaux-marins (S15 à S25) et 10 phoques gris (G13 à G22). Considérant que les tentatives de capture de proies (PCAs) caractérisent bien un comportement de chasse, cette donnée nous permet ici d'évaluer quelle est la capacité des approches utilisées pour sélectionner les plongées de chasse probable, afin de les spatialiser pour identifier les zones de chasse probable.

Dans la dimension horizontale, les analyses présentées ici portent sur 1380 trajets de phoques veaux-marins et 1305 trajets de phoques gris, incluant respectivement 43 924 et 54 938 localisations GPS. Dans la dimension verticale, les analyses portent sur 369 417 plongées de phoques veaux-marins et 266 829 plongées de phoques gris.

Ces résultats s'inscrivent dans la continuité de ceux présentés en section 3.2, mais cette fois-ci avec ajout d'une nouvelle approche (clustering) et avec un renforcement des conclusions grâce à la détection de PCAs.

➔ Comportement de chasse détecté par l'approche horizontale (suivis 2019)

Au moins une ARS a été détectée par l'analyse du FPT pour 652 des 1380 trajets de phoques veaux-marins et pour 567 des 1305 trajets de phoques gris. Ces trajets avec ARS représentent 96 ± 2% du temps passé en mer par les phoques veaux-marins et 90 ± 8% du temps passé en mer par les phoques gris. Les événements de comportement en ARS détectés pour les phoques gris sont en moyenne plus spatialement étendus que ceux effectués par les phoques veaux-marins : le rayon moyen d'ARS pour les phoques gris est de 5.3 ± 6.1 km et celui des phoques veaux-marins de 3.0 ± 3.3 km ($P < 0.001$, test de Wilcoxon). Des résultats complémentaires sont disponibles en Annexes 2 et 3.

➔ Comportement de chasse détecté par l'approche verticale (suivis 2019)

La vitesse de coût minimal de transport (MCTS) par individu est ici en moyenne de 1.8 ± 0.2 $m.s^{-1}$ pour les phoques veaux-marins et de 2.1 ± 0.3 $m.s^{-1}$ pour les phoques gris. La sélection des 25% de plongées individuelles les plus en « U » (*i.e.* avec les plus hautes valeurs de TAD) a donné un seuil de TAD individuel de 0.9 ± 0.04 pour les phoques veaux-marins et 0.93 ± 0.32 pour les phoques gris en moyenne. Le seuil de vitesse verticale de descente utilisé pour écarter les 10% de plongée en « U » les plus lentes est en moyenne de 0.57 ± 0.33 $m.s^{-1}$ pour les phoques veaux-marins et 0.92 ± 0.23 $m.s^{-1}$ pour les phoques gris (plus de résultats en Annexes 2 et 3).

➔ Comportement de chasse détecté par clustering (suivis 2019)

Des 369 417 plongées de phoques veaux-marins retenues pour la période hors reproduction dans l'analyse de clustering hiérarchique, 55% des plongées ont été classifiée dans les clusters associés à un comportement de chasse probable (clusters 1, 2 ou 3), dont 54% incluant au moins une

PCA. Dans le cas des 266 829 plongées de phoque gris, 67% d'entre elles qui ont été classifiées dans les clusters de chasse probable, dont 46% incluant une ou plusieurs PCAs.

➔ Comparaison des approches utilisées pour sélectionner les plongées de chasse probable (proportions et PCAs associées)

Les proportions de plongées individuelles sélectionnées sont variables selon les approches appliquées (approche horizontale, approche verticale et clustering des plongées), mais plutôt similaires entre phoques veaux-marins et gris pour une même approche (Figure 29.A). Considérant que les PCAs sont un proxy pertinent du comportement de chasse de ces deux espèces, nous pouvons évaluer ici quelle est l'efficacité probable de chaque approche pour caractériser ce comportement. Ainsi, les plongées sélectionnées – en ARS, en U les plus rapides, ou associées aux clusters de chasse 1, 2, 3 – incluent des proportions variables de PCAs selon l'approche utilisée (Figure 29.A). Enfin il est possible de regarder la distribution des PCAs au sein des plongées sélectionnées, ou non, par les approches, ce qui renseigne sur l'efficacité de chaque approche à sélectionner des plongées caractérisant un comportement de chasse (dont une partie substantielle porte des PCAs) tout en excluant les plongées ne le caractérisant pas (avec le moins de PCAs possible) (Figure 29.B).

L'approche horizontale sélectionne environ la moitié des plongées individuelles de phoques veaux-marins (45 ± 14%) et environ un tiers de celles de phoques gris (31 ± 7%), et ces plongées incluent respectivement 52 ± 13% et 40 ± 8% des PCAs détectées pour ces individus. La part de plongées sélectionnées par l'approche horizontale (en ARS) qui incluent au moins une PCA est du même ordre de grandeur que celle pour les plongées hors ARS, exclues par l'approche, que ça soit pour les phoques veaux-marins (40 ± 8% et 29 ± 6% respectivement) ou pour les phoques gris (39 ± 14% et 29 ± 11% respectivement). Les PCAs apparaissent alors être également reparties entre plongées en ARS (sélectionnées) et hors ARS (exclues).

De même que pour l'approche horizontale, les plongées sélectionnées par l'approche verticale incluent environ la moitié des PCAs individuelles de phoques veaux-marins (48 ± 11%) et de phoques gris (44 ± 9%). Cependant, la principale différence entre les deux approches réside dans la plus petite proportion de plongées sélectionnées par l'approche verticale (~22.5%) et portant ces PCAs, ce qui suggère un schéma différent de sélection des plongées et des PCAs associées. La majorité de ces plongées en U les plus rapides incluent ainsi au moins une PCA (60 ± 11% et 54 ± 19% pour les phoques veaux-marins et gris respectivement), alors que seul

un quart des plongées exclues par l'approche en intègrent au moins une (26 ± 6% et 25 ± 11% respectivement). Ainsi, bien qu'une part non négligeable des PCAs ne soient pas sélectionnées par l'approche verticale, les plongées en U les plus rapides sélectionnées incluent majoritairement des PCAs.

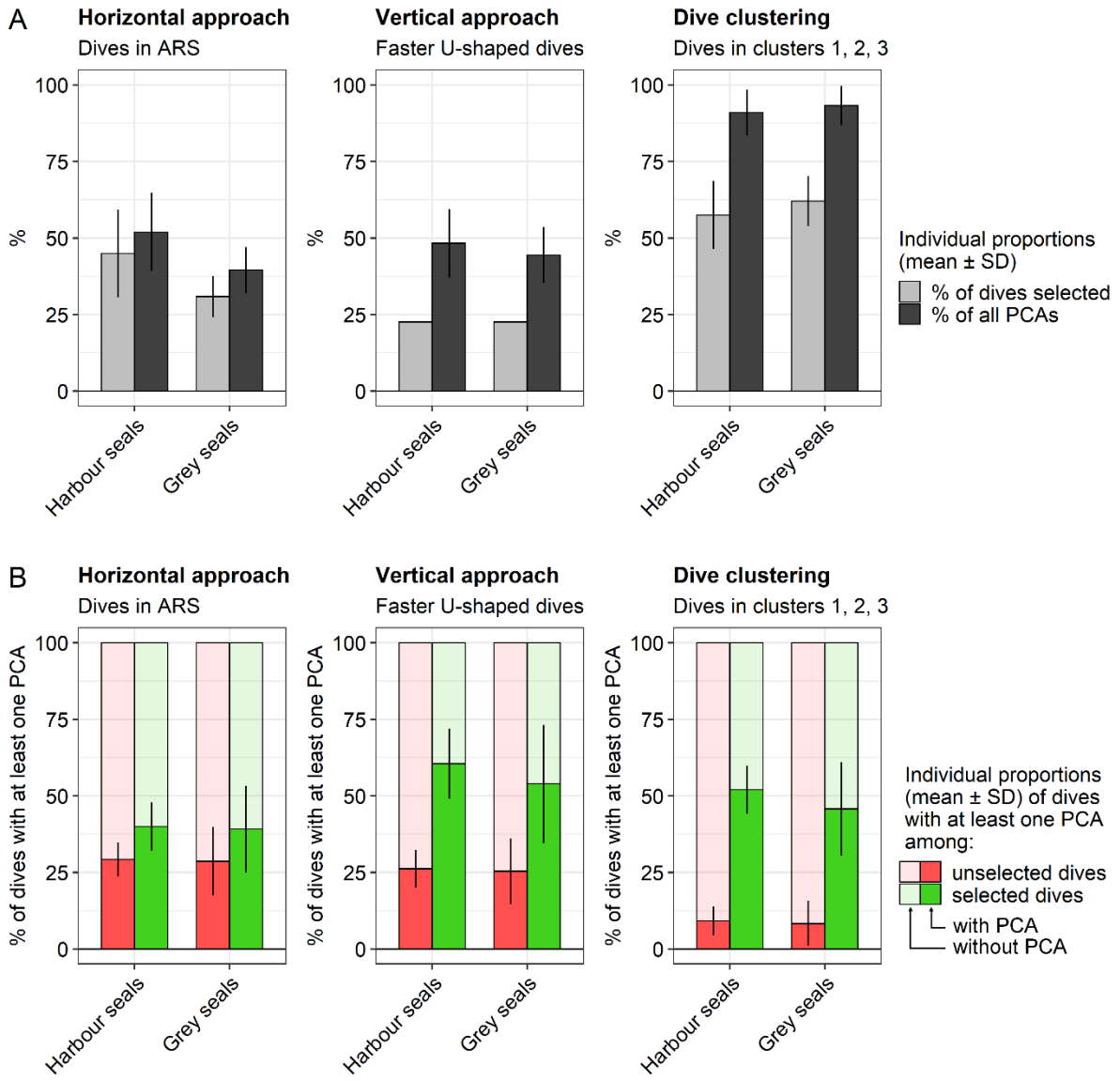


Figure 29 : **A** : Proportions moyennes des plongées individuelles sélectionnées par les approches horizontale, verticale ou par classification des plongées (clusters 1, 2, 3) (gris clair) et proportions de toutes les PCAs détectées par individu incluses dans ces plongées (gris foncé). **B** : Proportions moyennes des plongées individuelles sélectionnées par les approches (vert) ou non (rouge) qui incluent au moins une PCA (couleurs les plus foncées). [**A**: Mean proportions of individual dives selected by the horizontal approach, the vertical approach or by dive clustering (clusters 1, 2, 3) (light grey) and proportions of all detected PCAs by individual included in these dives (dark grey). **B**: Mean proportion of dives selected (green) or unselected (red) by the approaches for each individual that comprised at least one PCA (darker colours)].

Les plongées issues des clusters de chasse 1, 2 et 3 (clustering hiérarchique) constituent un peu plus de la moitié de toutes les plongées individuelles de phoques veaux-marins (58 ± 11%) et de phoques gris (62 ± 8%) et incluent une grande majorité des PCAs enregistrées (91 ± 8% et 93% ± 6% respectivement). Ainsi, plus de la moitié des plongées de phoques veaux-marins et gris sélectionnées incluent au moins une PCA (52 ± 8% et 46 ± 15% respectivement), alors que moins d'un dixième des plongées écartées (clusters 4 et 5) incluent une PCA (9 ± 5% et 8 ± 7% respectivement). Cette approche permet ainsi d'exclure essentiellement les plongées sans PCAs et de ne conserver que les plongées avec la plupart des PCAs. Nous pouvons ainsi considérer que cette approche est vraisemblablement celle des trois qui permet le mieux d'identifier un comportement de chasse.

➔ Comparaison des zones de chasse à l'échelle de l'espèce selon les approches

Les zones de chasse probable de phoques sont ici caractérisées par les densités spatiales de plongées en ARS (approche horizontale), de plongées en U les plus rapides (approche verticale) et de plongées issues des clusters de chasse probable (clustering). La distribution spatiale de toutes les plongées sans application d'une approche, *i.e.* sans critère comportemental, est également représentée comme cas contrôle afin d'être comparée aux zones de chasse probable. Les zones de chasse évaluées par les différentes approches sont marquées par un chevauchement spatial conséquent lorsque les données de tous les individus d'une même espèce sont regroupées, que ça soit pour les phoques veaux-marins (Figure 30) ou pour les phoques gris (Figure 31). Le chevauchement spatial entre ces zones de chasse, quantifié avec l'indice de différences spatiales (IDSP), est cependant différent selon les approches comparées deux à deux (Figure 32).

Les zones de chasse évaluées par les différentes approches à l'échelle de l'ensemble des individus d'une même espèce sont visuellement assez similaires sur les cartes. Pour les deux espèces, les principales différences portent essentiellement sur les zones de chasse issues de l'approche horizontale. Celles-ci sont caractérisées par un schéma de distribution spatiale légèrement différent en leur cœur et en leur périphérie par rapport aux zones de chasse issues des autres approches. Pour les phoques gris, et comme attendu, l'approche horizontale implique l'exclusion de la plupart des plongées en dehors des ARS, c'est-à-dire pendant les phases de transits entre zones de chasse théoriques. La particularité de l'approche verticale et des clusters de chasse est d'avoir conservé une part conséquente de plongées durant les phases plus linéaires

du trajet (hors ARS), ce qui résulte en une distribution plus diffuse des zones de chasse comparativement à l'approche horizontale.

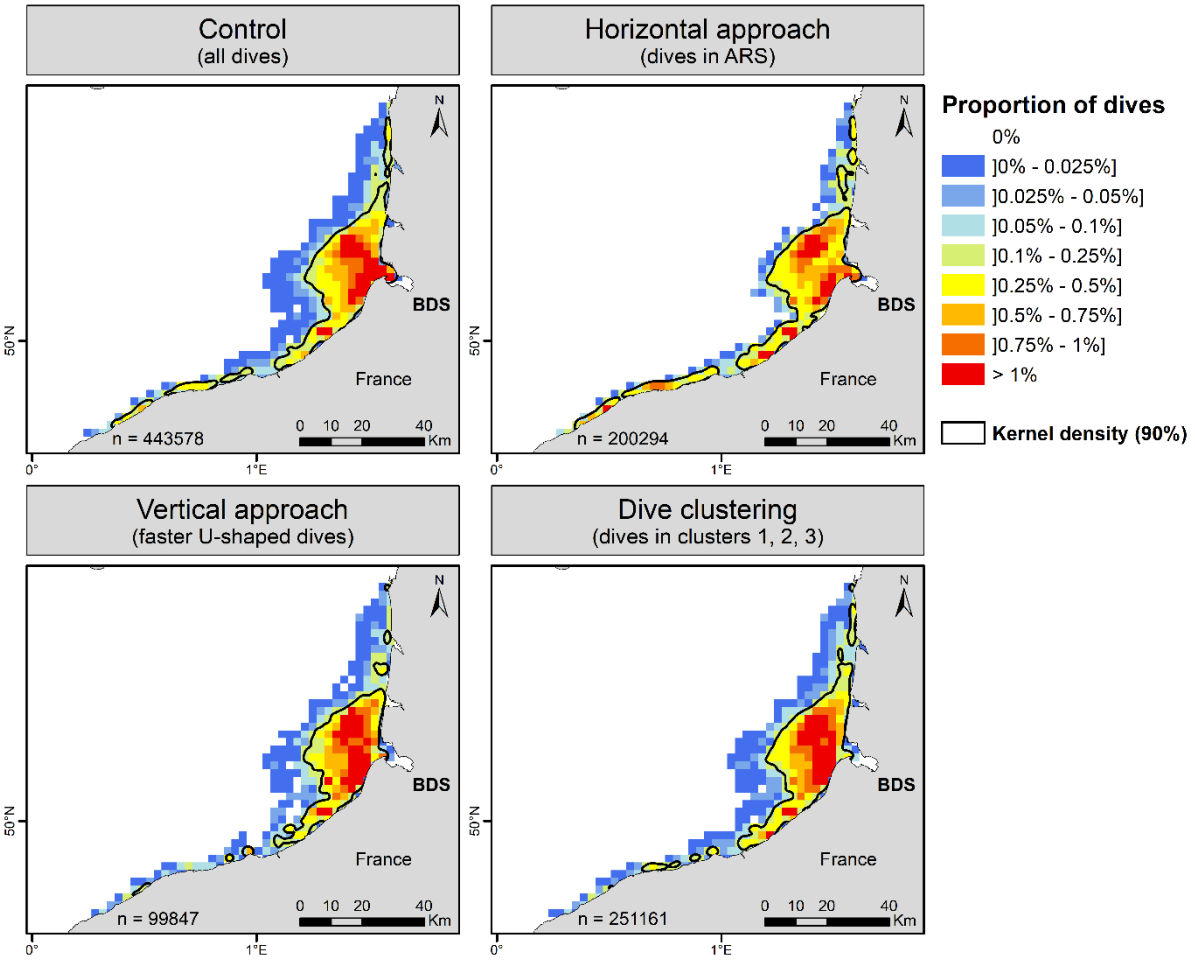


Figure 30 : Zones de chasse probable de l'ensemble des phoques veaux-marins rassemblés (11 individus suivis à partir de 2019) déterminées en utilisant l'approche horizontale, l'approche verticale, le clustering des plongées, ou avec l'ensemble des plongées sans aucune sélection (cas contrôle). Les zones de chasse sont représentées sur un quadrillage de 2.5 × 2.5 km de maille et caractérisées par la densité spatiale de plongées sélectionnées par les approches, ou de toutes les plongées (contrôle). Les densités de Kernels à 90% des localisations de chasse sont également représentées (lignes noires). BDS Baie de Somme, le site de capture. [Harbour seal foraging areas (11 individuals tracked from 2019) determined using the horizontal approach, the vertical approach, the dive clustering, or with all dives without any selection (control). The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterised by the spatial density of dives selected by the approaches, or of all dives (control). Cores to extended foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines). BDS Baie de Somme, the capture site].

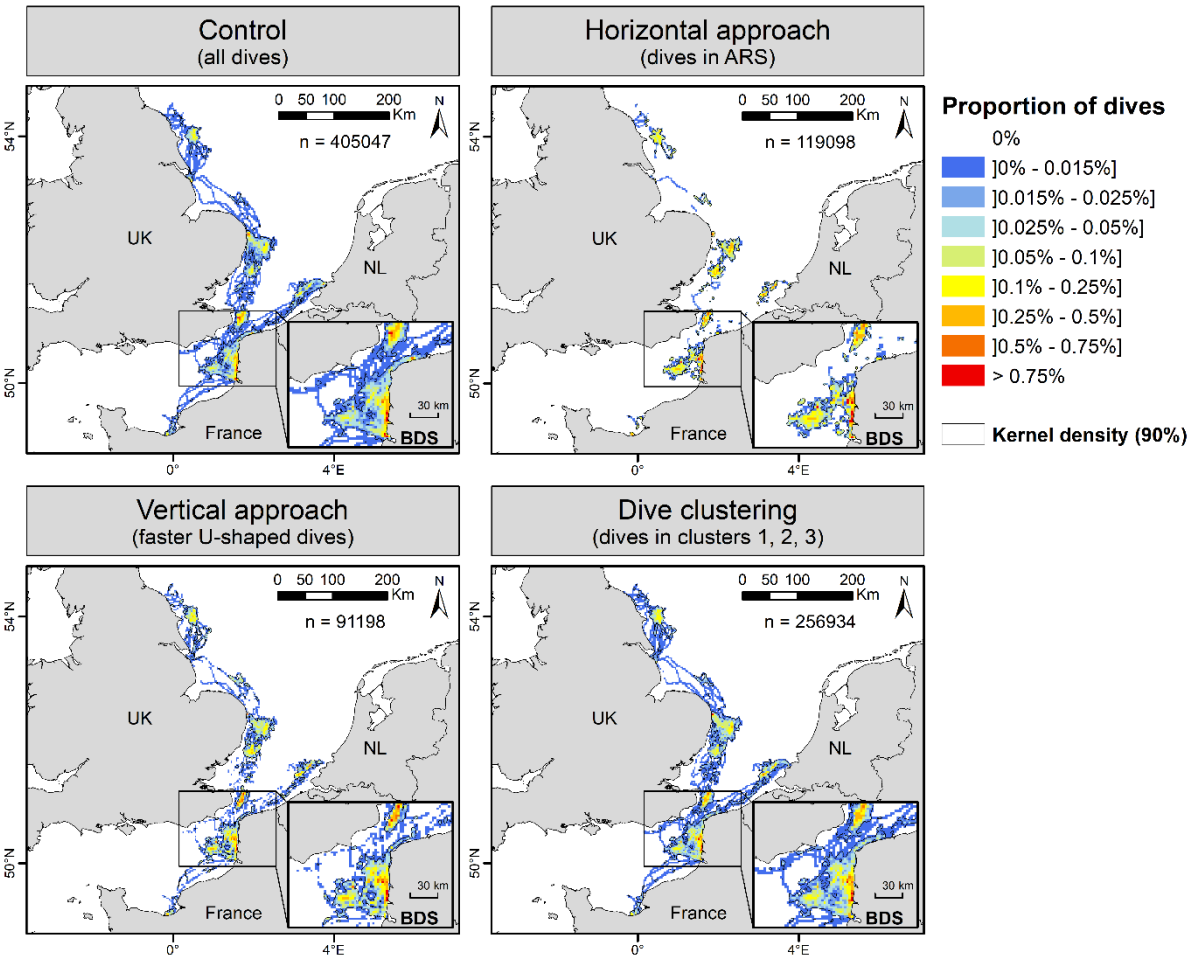


Figure 31 : Zones de chasse probable de l'ensemble des phoques gris rassemblés (10 individus suivis à partir de 2019) déterminées en utilisant l'approche horizontale, l'approche verticale, le clustering des plongées, ou avec l'ensemble des plongées sans aucune sélection (cas contrôle). Les zones de chasse sont représentées sur un quadrillage de 2.5 × 2.5 km de maille et caractérisées par la densité spatiale de plongées sélectionnées par les approches, ou de toutes les plongées (contrôle). Les densités de Kernels à 90% des localisations de chasse sont également représentées (lignes noires). BDS Baie de Somme, le site de capture. [Grey seal foraging areas (10 individuals tracked from 2019) determined using the horizontal approach, the vertical approach, the dive clustering, or with all dives without any selection (control). The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterised by the spatial density of dives selected by the approaches, or of all dives (control). Cores to extended foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines). BDS Baie de Somme, the capture site].

Si l'on compare les zones de chasse à l'échelle de l'espèce (Figure 32), les approches offrant les meilleurs chevauchements (IDSP plus faibles) sont : le clustering *vs* approche verticale, puis clustering *vs* cas contrôle. Ainsi, le chevauchement spatial est plus important en comparant les plongées des clusters de chasse (clustering) aux plongées en U les plus rapides (approche verticale) qu'en les comparant aux plongées sélectionnées aléatoirement (cas contrôle). Les valeurs d'IDSP pour ces deux cas de comparaisons sont donc respectivement de 0.099 [0.095-

0.102] et 0.210 [0.207-0.216] pour les phoques veaux-marins, et de 0.222 [0.218-0.226] et 0.237 [0.232-0.241] pour les phoques gris. Le degré de différence entre ces deux premiers cas de comparaisons est cependant plus faible pour les phoques gris (valeurs d'IDSP proches par rapport aux autres cas de comparaison). Enfin, ces plongées des clusters 1, 2, 3 se chevauchent spatialement moins avec les plongées en ARS (approche horizontale) qu'avec les deux autres types de plongées (approche verticale et cas contrôle), que ce soit pour les phoques veaux-marins (IDSP = 0.224 [0.220-0.228]) ou pour les phoques gris (IDSP = 0.344 [0.340-0.348]).

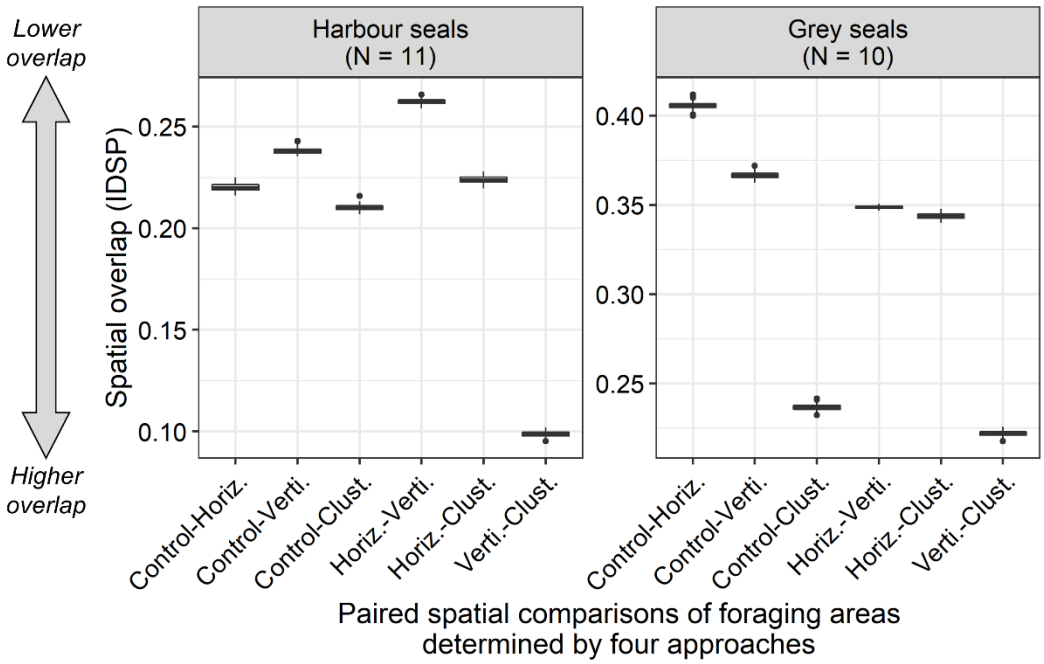


Figure 32 : Valeurs de l'indice de différences dans la tendance spatiale (IDSP) calculées en comparant deux à deux les distributions spatiales des zones de chasse de tous les phoques veaux-marins et gris rassemblés, déterminées par l'approche horizontale (plongées en ARS), par l'approche verticale (plongées en U les plus rapides), par clustering (plongées des clusters 1, 2, 3) ou avec des plongées sélectionnées aléatoirement (contrôle), pour les phoques capturés en 2019. Chaque boîte décrit la distribution des valeurs d'IDSP générées à partie de 100 itérations de bootstrap. [Index of Differences in Spatial Pattern (IDSP) values calculated when comparing two at the time the spatial distribution of foraging areas of all harbour and grey seals pooled, determined by the horizontal approach (dives in ARS), by the vertical approach (faster U-shaped dives), by clustering (dives in clusters 1, 2, 3) or by using dives selected randomly (control), for seals captured in 2019. Each box describes the distribution of IDSP values generated from 100 bootstrap iterations].

La comparaison des zones de chasse de tous les phoques gris suivis en 2019 regroupés, identifiées par les approches horizontale et verticale suit un schéma de chevauchement similaire à celui détecté précédemment en section 3.2 – suivis par balises GPS/GSM sans accéléromètres

en 2008-2012. En effet, pour les zones de chasse de tous les phoques gris regroupés, le chevauchement spatial est plus important en comparant les plongées en ARS (approche horizontale) aux plongées en U les plus rapides (approche verticale) (IDSP (2) = 0.349 [0.347-0.351]) qu'en les comparant aux plongées sélectionnées aléatoirement (cas contrôle) (IDSP (1) = 0.406 [0.4-0.412]). Cependant, le schéma de chevauchement est inverse pour les phoques veaux-marins en 2019 : le chevauchement spatial est plus faible en comparant les plongées en ARS (approche horizontale) aux plongées en U les plus rapides (approche verticale) (IDSP (2) = 0.262 [0.259-0.266]) qu'en les comparant aux plongées sélectionnées aléatoirement (cas contrôle) (IDSP (1) = 0.220 [0.216-0.225]). Le schéma de chevauchement entre ces approches est donc différent pour les phoques veaux-marins selon les données utilisées, *i.e.* entre les suivis de 2008 sans accéléromètres et ceux de 2019 avec accéléromètres. En 2019, la comparaison des zones de chasse identifiées par les approches horizontale *vs* verticale produit d'ailleurs le chevauchement spatial le plus faible des six comparaisons testées pour les phoques veaux-marins. Dans tous les cas, le chevauchement de zones de chasse entre approches horizontale et verticale est systématiquement plus faible que celui calculé en comparant l'approche de clustering avec ces deux premières approches.

➔ Comparaison des zones de chasse à l'échelle individuelle selon les approches

La comparaison spatiale des zones de chasse à l'échelle individuelle selon les approches utilisées révèle quelques différences d'un individu à l'autre. Les six cas de comparaisons spatiales testées ont été classés pour chaque individu, du chevauchement le plus important (rang 1) au plus faible (rang 6), et ces résultats par rang de chevauchement individuel sont synthétisés par espèce en Figure 33. Les zones de chasse issues de l'approche verticale et de l'analyse en clustering sont celles marquées par le plus fort chevauchement spatial dans la majorité des cas individuels, à la fois pour les phoques veaux-marins (9 des 11 individus) et pour les phoques gris (7 des 10 individus). Le chevauchement entre les zones de chasse issues de l'analyse en clustering et du cas contrôle est le plus important (rang 1) pour les cas individuels restants (2 phoques veaux-marins et 3 phoques gris), et est de rang 2 pour près de la moitié des individus, puis de rang 3, 4 ou 6 pour quelques individus.

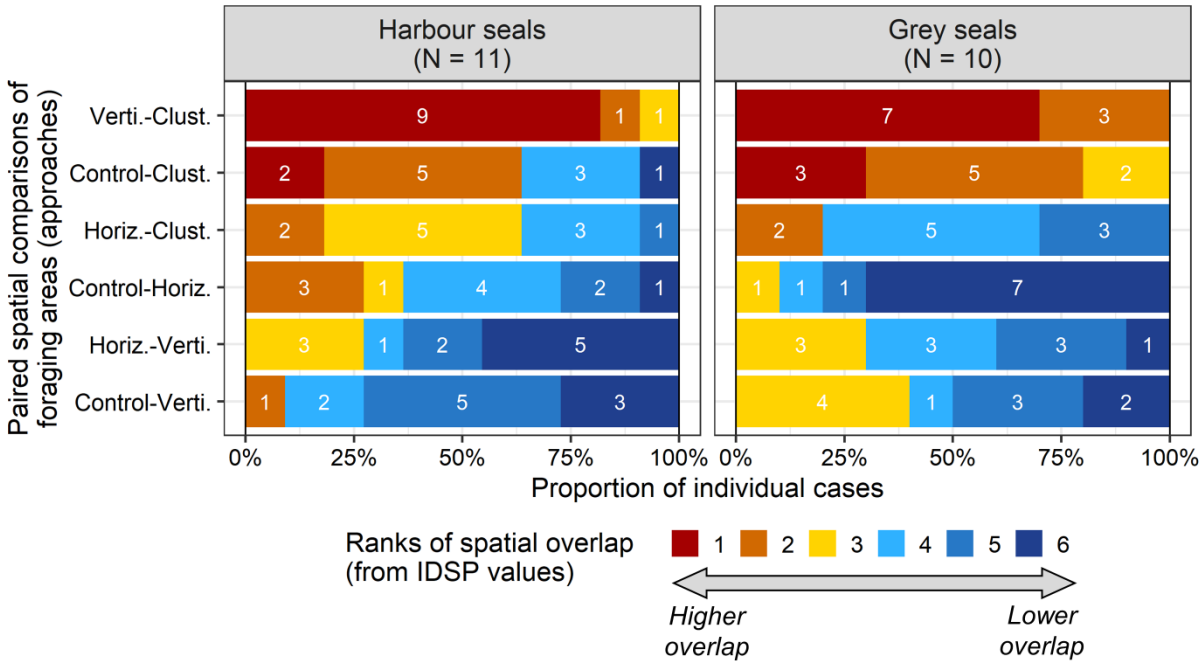


Figure 33 : Distribution des rangs de chevauchement spatial entre les zones de chasse individuelles évaluées par l'approche horizontale, par l'approche verticale, par clustering ou par le cas contrôle. Les approches sont comparées deux à deux pour chaque individu et les rangs de chevauchement sont attribués en fonction de la valeur d'IDSP, du chevauchement le plus important (rang 1, en rouge) au plus faible (rang 6, en bleu). Le même rang de chevauchement individuel est attribué à deux cas de comparaisons lorsque les valeurs moyennes d'IDSP ne sont significativement pas différentes ($P > 0.05$, t-test). [Distribution of ranks of spatial overlap between individual foraging areas determined by the horizontal approach, by the vertical approach, by clustering or with the control case. Approaches were compared two at the time for each individual, and overlap ranks were assigned according to IDSP values, from the highest overlap (rank 1, in red) to the lowest one (rank 6, in blue). The same individual overlap rank was assigned to two different comparison cases when the averaged IDSP values were not significantly different ($P > 0.05$, t-test)].

Parmi toutes les comparaisons testées, celle des zones de chasse identifiées par les approches horizontale et verticale produit le plus faible chevauchement spatial (rang 6) pour environ la moitié des phoques veaux-marins (5 sur 11) et pour un phoque gris, et est de rang 3, 4 ou 5 pour les autres individus. La comparaison des zones de chasse entre l'approche horizontale et le cas contrôle induit quant à elle des rangs individuels de chevauchement globalement supérieurs à la comparaison horizontale-verticale pour les phoques veaux-marins, alors que cette comparaison produit le plus faible chevauchement spatial pour sept des phoques gris. Le chevauchement spatial entre zones de chasse issues des approches horizontale et verticale (IDSP (2)) est donc plus important que celui entre l'approche horizontale et le cas contrôle (IDSP (1)) pour la majorité des individus de phoques gris (8 sur 10) mais seulement pour quelques individus de phoques veaux-marins (3 sur 11). Ce résultat obtenu à l'échelle

individuelle explique le schéma de chevauchement mesuré à l'échelle de l'espèce – chevauchement horizontal-vertical inférieur au cas contrôle (horizontal-contrôle) pour les phoques veaux-marins mais supérieur pour les phoques gris. Ces résultats sur les suivis de 2019 sont également contrastés par rapport à ceux obtenus sur les suivis de 2008-2012, où un chevauchement horizontal-vertical supérieur au cas contrôle est observé à l'échelle des deux espèces et pour cinq des neuf individus de phoques veaux-marins et pour cinq des huit individus de phoques gris (cf. Figure 21).

Les zones de chasse du phoque gris G13 montrent un exemple des schémas de chevauchements spatiaux observés à l'échelle individuelle (Figure 34). Les zones de chasse probable de cet individu sont marquées par un plus fort chevauchement spatial en comparant l'approche de clustering avec l'approche verticale (IDSP = 0.263 [0.25-0.274]) qu'en la comparant avec un cas contrôle (IDSP = 0.304 [0.291-0.319]). Les plongées associées aux clusters de chasse probable sont donc plus localisées à l'endroit des plongées en U les plus rapides qu'elles ne sont distribuées de façon aléatoire au cours du trajet. Les plongées sélectionnées par analyses en clustering sont également marquées par une plus forte différence spatiale avec les plongées en ARS (IDSP = 0.38 [0.368-0.391]) qu'avec les autres types de plongées, ce qui s'explique par la présence conséquente de plongées de clusters de chasse au niveau de phases plus linéaires des trajets en mer, c'est-à-dire hors des ARS. Enfin, les zones de chasse issues de l'approche horizontale se chevauchent plus avec celles de l'approche verticale (IDSP = 0.322 [0.312-0.33]) qu'avec celles issues du cas contrôle (IDSP = 0.516 [0.5-0.529]), ce qui signifie que les plongées en U les plus rapides sont plus localisées au niveau des ARS que de façon aléatoire le long des trajets. Ainsi, bien que les plongées de l'individu G13 issues du clustering soient à la fois localisées à l'intérieur et à l'extérieur des ARS, elles restent plus présentes à l'endroit des plongées en U les plus rapides que si elles étaient distribuées aléatoirement.

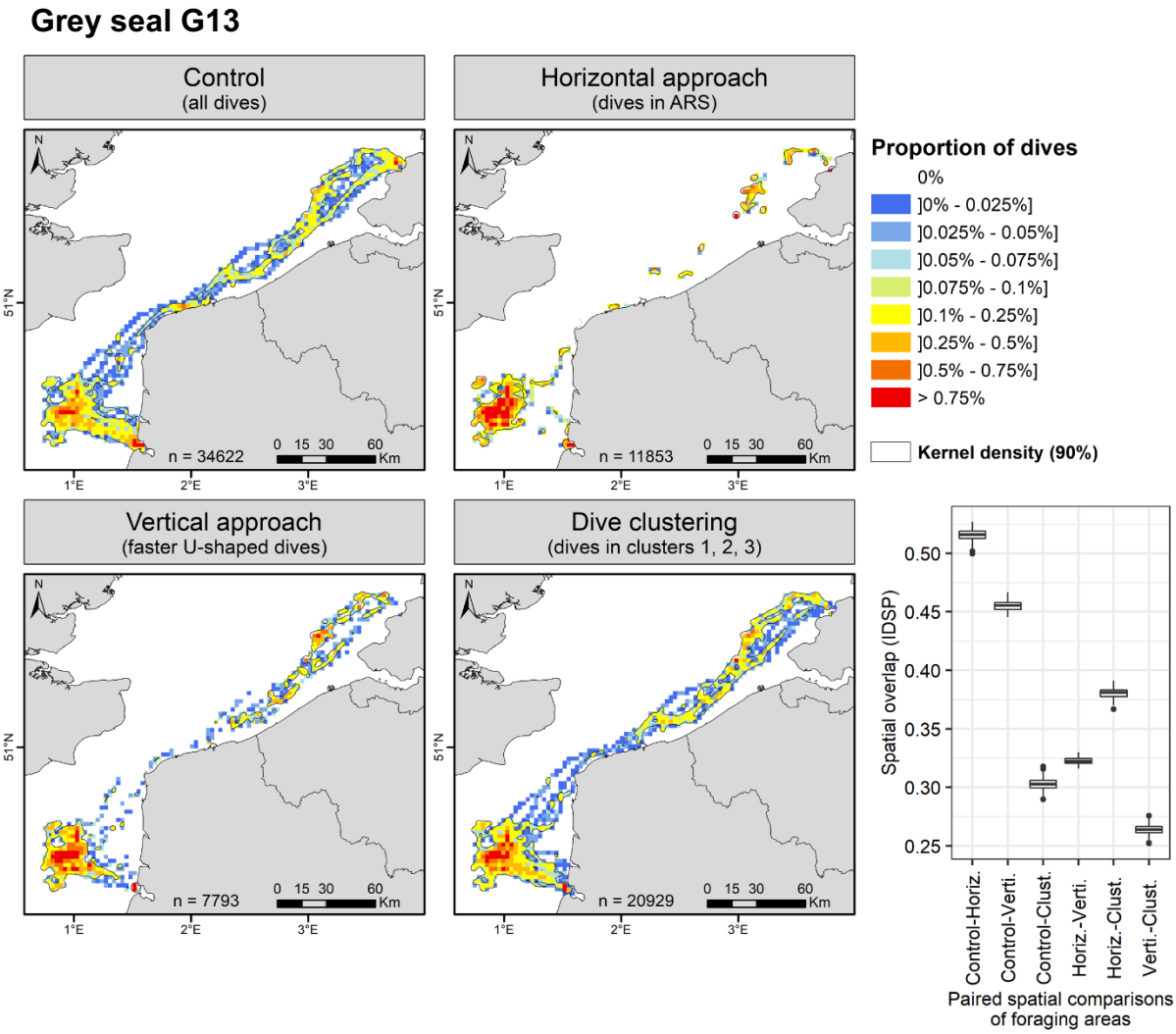


Figure 34 : Zones de chasse probable du phoque gris G13 déterminées par les différentes approches (horizontale, verticale, clustering), ou avec l'ensemble des plongées sans aucune sélection (cas contrôle). Les zones de chasse sont représentées sur un quadrillage de 2.5 × 2.5 km de maille et caractérisées par la densité spatiale de plongées. Les densités de Kernels à 90% des localisations de chasse sont également représentées (lignes noires). Le chevauchement spatial entre ces zones de chasse est quantifié par IDSP (distributions en bas à droite). [Likely foraging areas of the grey seal G13 determined using different approaches (horizontal, vertical and clustering), or with all dives without any selection (control). The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterised by the spatial density of dives. Cores to extended foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines). Spatial overlap between these foraging areas is quantified with IDSP (distributions at the bottom right)].

3.5 Discussion

Ce chapitre est construit selon trois étapes qui correspondent à la chronologie du raisonnement scientifique (voir quelques rappels en Figure 18). Les éléments de discussion présentés ci-dessous suivent donc un cheminement progressif dépendant des questions posées sur l'évaluation des stratégies et zones de chasse de phoques veaux-marins et gris, et des données acquises progressivement pour y répondre (*i.e.* suivis télémétriques sans accéléromètres en 2008-2012 et avec accéléromètres en 2019).

3.5.1 Première étape : la comparaison des zones de chasse détectées par les approches horizontale et verticale sans tentatives de capture de proies

Les résultats de la première étape ce chapitre (Figure 18), basés sur l'identification des zones de chasse sans preuve directe du comportement de chasse, *i.e.* sans indice de tentatives de capture de proies (données 2008-2012), montrent que les approches horizontale et verticale permettent toutes deux de détecter les mêmes principales zones de chasse probable des phoques veaux-marins et gris, en combinant les données de tous les individus par espèce. Ce résultat s'avère crucial puisqu'il pourrait signifier que chacune des approches est probablement efficace pour spatialiser l'effort de chasse des deux espèces à l'échelle de la colonie (parmi laquelle seuls quelques individus ont été sous-échantillonnés). Cependant, l'intensité du chevauchement spatial entre les deux approches est beaucoup plus variable lorsque les zones de chasse sont évaluées à l'échelle individuelle. Un peu plus de la moitié des individus de chaque espèce est caractérisée par un bon chevauchement entre les zones de chasse issues des approches horizontale et verticale, alors que ce chevauchement est plus faible pour les autres individus. Ces différences interindividuelles pourraient alors suggérer que les stratégies individuelles ont une influence majeure sur l'efficacité des approches dans la détection des zones de chasse. Dans le cas d'un faible chevauchement, au moins l'une des deux approches devrait mal représenter spatialement l'effort de chasse à l'échelle individuelle (le surestimer ou le sous-estimer).

➔ Implications à l'échelle de la colonie

Les approches horizontale et verticale permettent d'identifier des principales zones de chasse similaires en regroupant plusieurs individus par espèce. La convergence des zones identifiées entre les deux méthodes indique donc que les plongées en U les plus rapides (approche verticale) sont généralement plus localisées là où les phoques ont effectué un comportement en ARS (approche horizontale) que distribuées de façon aléatoire le long du trajet (cas contrôle). De nombreuses études se basent uniquement sur un seul des deux types d'approches (horizontal ou vertical) pour évaluer le comportement de chasse de prédateurs marins (*e.g.* Nordstrom et al. 2013; Oksanen et al. 2015; Vincent et al. 2016). Dans le cas présent, la correspondance spatiale entre deux types de comportements théoriques différents (ARS *vs* plongées en U rapides) nous apporte une plus grande confiance dans la capacité de ces approches à détecter des zones de chasse à une échelle globale (plusieurs individus). Cet exercice permet alors d'avoir une première évaluation de la crédibilité des zones de chasse, en l'absence d'indices plus directs de comportements de chasse (utilisation de caméras embarquées, *e.g.* Bowen et al. 2002 ; détection de tentatives de capture de proies, *e.g.* Viviant et al. 2010; Vacquié-Garcia et al. 2015; Heerah et al. 2019; Vance et al. 2021, etc.).

➔ Influence des stratégies individuelles ?

Les stratégies de chasse individuelles semblent avoir ici une forte influence sur le degré de chevauchement entre les zones de chasse déterminées par les approches horizontale et verticale. Certains individus (*e.g.* phoque gris G08) ont effectué l'essentiel de leurs plongées en U les plus rapides (approche verticale) là où ils avaient un comportement en ARS (approche horizontale). Dans ce cas, les mouvements de ces prédateurs ont suivi la théorie de l'approvisionnement optimal dans les deux dimensions, ce qui s'inscrit dans la continuité d'autres études (*e.g.* Dragon et al. 2012; Ramasco et al. 2015). Dans le cas inverse, lorsque le chevauchement entre les deux approches est plus faible (*e.g.* phoque gris G07), il est probable qu'au moins une des deux approches ne permette pas de caractériser correctement le comportement de chasse individuel. Admettant que les plongées en U les plus rapides constituent ici l'outil le plus adapté au comportement de chasse benthique de ces deux espèces (Thompson et al. 1991; Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002; Beck et al. 2003; Spitz et al. 2015, et voir Chapitre 4), nous pouvons supposer que leur détection en partie en dehors des ARS pourrait caractériser un comportement de chasse opportuniste de certains individus lors de mouvements linéaires en

mer, de voyage, entre les *patchs* de proies ciblés (Thompson et al. 1991; Weimerskirch et al. 2007; Vincent et al. 2016; Riaz et al. 2021). Dans ce cas, le comportement théorique en ARS dans la dimension horizontale pourrait ne pas complètement refléter le comportement de chasse de certains individus. Le manque de chevauchement entre les zones de chasse issues des deux approches pourrait également signifier qu'un individu peut utiliser plusieurs stratégies différentes pour s'alimenter. Bien qu'aucune des approches horizontale et verticale ne soit totalement inefficace dans la détection du comportement de chasse, aucune ne pourrait à elle seule détecter toutes les stratégies d'un individu. Le comportement en ARS pourrait alors être une part du comportement de chasse d'un individu, mais ce dernier pourrait aussi avoir des stratégies complémentaires telles que « chasser en transit » détectables par d'autres approches (*e.g.* ici verticale). Les phoques veaux-marins et gris sont également connus pour se reposer (voire même dormir) en plongée (Ramasco et al. 2014, 2015) ou en surface durant de longues périodes (plusieurs heures) lors de longs trajets en mer (Russell et al. 2015). Ce type de comportement peut alors aussi mener à un comportement en ARS, ce qui est un facteur de confusion avec des ARS liées à un comportement de chasse (Weimerskirch et al. 2007; Sommerfeld et al. 2013a).

➔ Qu'en conclure à ce stade ?

Au vue de ces premiers résultats, nous pouvons ici suggérer qu'une approche horizontale basée exclusivement sur l'analyse des localisations en surface peut vraisemblablement permettre la détection des principales zones de chasse de phoques veaux-marins et gris à large échelle (plusieurs individus combinés), comme similairement suggéré par Sommerfeld et al. (2013a) sur les fous masqués (*Sula dactylatra*). Cependant, la sensibilité des résultats à l'échelle individuelle nous suggère aussi que l'étude du comportement de chasse de prédateurs marins plongeurs avec exclusivement une approche horizontale peut probablement provoquer des imprécisions dans l'évaluation de zones de chasse à fine échelle et mener à des interprétations trop simplistes (Bailleul et al. 2008; McClintock et al. 2013; Bestley et al. 2015; Carter et al. 2016).

On ne peut également écarter que l'approche verticale appliquée ici ait exclu des plongées de chasse à tort. En effet, cette approche sur deux critères (forme et vitesse verticale) est volontairement restrictive (sélection de ~22.5% des plongées les plus en U et rapides) afin de ne garder que les plongées qui devraient caractériser un comportement de chasse benthique

« intensif », et d'exclure au plus des plongées de non-chasse. Bien que le comportement de chasse des phoques veaux-marins et gris soit principalement considéré comme benthique, et ce d'autant plus dans notre contexte d'étude (voir importance des proies benthiques et démersales dans leur régime alimentaire, Chapitre 4), d'autres types de comportements de chasse en plongée secondaires pourraient également exister chez ces espèces (plongées pélagiques et/ou ne suivant pas un « U parfait », *e.g.* Tollit et al. 1998; Lesage et al. 1999; Jessopp et al. 2013). Il est alors probable que le choix méthodologique fait ici, en l'absence de preuve directe d'un comportement de chasse, n'ait pas permis de représenter la totalité du comportement de chasse.

À ce stade, il apparaissait intéressant que ces résultats puissent être confrontés à des informations directes sur les événements de captures de proies acquises avec des moyens technologiques tels que des caméras embarquées (*e.g.* Bowen et al. 2002), des sondes de température stomachale (*e.g.* Lesage et al. 1999) ou des accéléromètres (*e.g.* Viviant et al. 2010).

3.5.2 Seconde étape : une analyse plus approfondie du comportement en plongée renforcée par des accéléromètres

➔ Accéléromètres récemment implémentés aux balises GPS/GSM

Au cours de la dernière décennie, un nombre conséquent d'études ont équipé des phocidés de balises incluant (ou jointes à) des accéléromètres, afin de mesurer des tentatives de capture de proies et d'avoir ainsi un indice direct du comportement de chasse (Naito et al. 2010; Viviant et al. 2010; Gallon et al. 2013; Ydesen et al. 2014; Guinet et al. 2014; Cox et al. 2018; Heerah et al. 2019; Vance et al. 2021). Dans le cadre de ces études, les données d'accélération ont été généralement acquises à l'état brut, à haute fréquence, par récupération des équipements déployés puis analysées *a posteriori* pour détecter des tentatives de capture de proies (PCAs) (*e.g.* Gallon et al. 2013; Guinet et al. 2014; Vance et al. 2021). Cependant, l'enregistrement et le stockage de telles données haute-fréquence peuvent être des facteurs limitants de la durée de suivi (*e.g.* moins d'un mois de suivi pour chaque phoque veau-marin dans l'étude de Vance et al. 2021). Des efforts de recherche ont alors été déployés pour développer des méthodes de pré-traitement des données à bord des balises, avant transmission de données résumées dont les PCAs détectées (*e.g. via* le système ARGOS) (Cox et al. 2018). L'implémentation très récente de tels algorithmes de traitements des données d'accélération dans les balises GPS/GSM par leur constructeur (Sea Mammal Research Unit, University of StAndrews, UK, Lovell *non*

publié) nous a permis ici de suivre le déplacement en mer, le comportement en plongée et plus spécifiquement le comportement de chasse de 15 phoques veaux-marins et de 12 phoques gris durant plusieurs mois (84 ± 33 jours et 131 ± 57 jours de suivi respectivement, par individu, en moyenne). Le seuil d'accélération défini par le constructeur pour détecter des PCAs a été choisi sur la base d'études réalisées en captivité sur un phoque veau-marin (Ydesen et al. 2014). De nombreuses incertitudes sur ce critère méthodologique peuvent persister puisqu'il repose sur un seul individu étudié en captivité, et a aussi été appliqué ici aux phoques gris alors qu'il repose sur des données comportementales de phoque veau-marin. Les résultats acquis dans notre cas d'étude sont donc les premiers du genre sur des balises GPS/GSM déployées sur ces deux espèces de phoques et doivent donc être interprétés avec précautions. Le nombre de PCAs enregistrées ici quotidiennement pour chaque individu est équivalent pour les phoques veaux-marins et gris (251 ± 68 et 209 ± 81 PCAs/jour/individu en moyenne respectivement) et apparaît cohérent avec le comportement de ces espèces. Bien que de futurs efforts de recherche amèneront très certainement à améliorer les critères de détection des PCAs pour ces espèces, nous considèrerons que les PCAs détectées ici apportent un bon premier indice de leur comportement de chasse. Ces nouveaux équipements pourraient alors offrir de nouvelles opportunités pour étudier le comportement d'individus de ces espèces et évaluer leurs zones de chasse sur des durées suffisantes (quelques mois) et cohérentes avec leur écologie.

➔ Caractéristiques des plongées de chasse confirmées par les accéléromètres (détection de PCAs)

La classification des plongées des 15 phoques veaux-marins et 12 phoques gris suivis par balises GPS/GSM avec accéléromètres a permis d'identifier ici cinq principaux types (clusters) de plongées qui se distinguent selon plusieurs caractéristiques : forme des plongées, vitesses verticales de descente/remontée, effort de nage et orientation de la tête. Les plongées associées à trois de ces cinq clusters rassemblent plus de la moitié (60%) de toutes les plongées et incluent la quasi-totalité (93%) de toutes les PCAs enregistrées, ce qui nous amène à suggérer que ces plongées peuvent ici caractériser l'essentiel du comportement de chasse de ces espèces. Les PCAs nous apportent ainsi un indice permettant d'identifier les types de plongées vraisemblablement associés à un effort de chasse (étape 2 en Figure 18).

• Importance du comportement de chasse benthique en plongée

Parmi les trois clusters associés à un comportement de chasse, les plongées des clusters 1 et 2 (56% de toutes les plongées) rassemblent la plus grande proportion de PCAs (85%) et ont des caractéristiques comportementales cohérentes avec le comportement de chasse de ces espèces décrites dans la littérature scientifique : une forme en « U » (Thompson et al. 1991; Bjørge et al. 1995; Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002; Beck et al. 2003; Bowen et al. 2006) et une vitesse de descente et de remontée plus élevée que pour d'autres types de plongées/comportements (Thompson et al. 1991; Sjöberg et Ball 2000; Ramasco et al. 2014). Ce résultat nous suggère alors que les deux critères précédemment choisis pour appliquer une approche verticale (sélection des plongées en U les plus rapides) sont probablement cohérents avec l'essentiel du comportement de chasse. L'effort de chasse illustre aussi le caractère actif de ces plongées, à la fois en descente, au fond et en remontée, ce qui pourrait être cohérent avec la recherche ou la poursuite de proies (*e.g.* Gallon et al. 2007). La comparaison entre la profondeur de plongée et la profondeur d'eau disponible a montré que ces deux types de plongées en U étaient essentiellement benthiques en phases de fond. Ceci est en accord avec le comportement de chasse de ces deux espèces qui est majoritairement considéré comme benthique ou démersal (Thompson et al. 1991; Baechler et al. 2002; Beck et al. 2003; Brown et al. 2012), et plus spécifiquement ici avec l'importance de poissons plats benthiques (voire de poissons démersaux) dans le régime alimentaire des phoques en baie de Somme (voir Chapitre 4 et Article 2 en annexe). L'importance de ce comportement benthique est aussi cohérente avec la faible bathymétrie rencontrée en Manche Est et en mer du Nord (quelques dizaines de mètres au maximum) qui donne ici la possibilité aux deux espèces de phoques d'accéder aisément aux fonds marins, quelle que soit leur localisation en mer. Lors de la phase de fond de ces plongées benthiques, les phoques ont la tête orientée vers le bas, ce qui pourrait s'expliquer par un comportement de recherche de proies à proximité ou sur les fonds marins (Vance et al. 2021). Ceci serait particulièrement vrai pour des proies benthiques telles que les poissons plats puisqu'ils sont à proximité ou sur les fonds marins, et sont cryptiques et discrets sur ce milieu. Les phoques pourraient alors garder la tête vers le bas lorsqu'ils cherchent ce type de proies, jusqu'à en détecter une – la détection et localisation de ce type de proies chez les phoques veaux-marins peut se faire par leur système sensoriel hydrodynamique au niveau de leurs vibrisses. Niesterok et al. (2017a, b) ont par exemple mis en évidence la détection de stimuli de mouvements d'eau par des phoques veaux-marins en captivité pouvant être assimilés

à la respiration de poissons plats. Ainsi, ce type de plongée en U, benthique, avec un effort de nage élevé, pourrait illustrer un optimum typique où les phoques priorisent leur temps à la profondeur à laquelle ils cherchent leurs proies (fonds marins), comme le prévoit la théorie de la plongée optimale (Kramer 1988; Houston et Carbone 1992; Carbone et Houston 1996).

- **Comportement de chasse complémentaire (moins benthique)**

Les plongées associées au cluster 3 constituent une faible part des plongées de phoques veaux-marins et gris (4%), mais pourraient avoir une importance non négligeable dans la stratégie de chasse de ces espèces puisqu'elles rassemblent 8% des PCAs. Le comportement associé à ce type de plongées diffère nettement des deux types précédents : ces plongées sont moins en U, avec une proportion de temps en phase de fond plus réduite, et sont essentiellement moins benthiques / plus pélagiques. Elles s'écartent alors des plongées de chasse « classiques » attendues pour ces espèces. Ceci coïncide avec d'autres études qui ont précédemment détecté que toutes les plongées assimilables à un comportement de chasse ne sont pas forcément en forme de U, bien que celles-ci restent majoritaires (Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002). La forme spécifique de ces plongées n'a pas été étudiée en détails, mais nous pouvons supposer que les phoques ont pu passer du temps en plongées à des profondeurs variables en phase de fond. Ceci correspondrait alors à un comportement « tortueux » (*wiggles*), utilisé par de nombreuses espèces de pinnipèdes ou de manchots pour s'alimenter sur des proies pélagiques dans la colonne d'eau (*e.g.* Hindell et al. 1991; Schreer et Testa 1996; Bost et al. 2007). Ce comportement pourrait résulter de la poursuite et/ou capture de proies hautement mobiles dans la colonne d'eau, hypothétiquement de poissons démersaux ou pélagiques ou de céphalopodes pélagiques dans notre contexte d'étude. Cette hypothèse est également renforcée par un effort de nage plus important que pour toutes les autres plongées (en descente, au fond et en remontée) : les individus seraient alors potentiellement plus actifs en plongée afin de poursuivre de nombreuses petites/moyennes proies visibles dans la colonne d'eau et qui tentent d'échapper à la prédation (*e.g.* clupéidés). Le nombre important de PCAs au cours de ces plongées suppose des rencontres régulières avec des proies, ou la poursuite multiple d'une unique proie. Une autre hypothèse serait la poursuite d'une proie de taille inhabituellement importante et qui s'avère profitable (*e.g.* large gadidé, mulet) : une fois capturée, le phoque pourrait alors rapidement remonter à la surface pour la consommer (Vance et al. 2021). Cette hypothèse pourrait aussi être appuyée par la courte durée de ce type de plongée. Ainsi, le comportement moins benthique / plus pélagique pourrait ne pas être détecté par des approches

plus classiques de détection de plongées de chasse des phoques veaux-marins et gris (basées sur la forme et vitesse des plongées ; approche verticale utilisée dans cette thèse), ce qui pourrait avoir des implications sur les résultats écologiques (cf. zones de chasse). Il illustre aussi que ces espèces peuvent également parfois chasser lors de plongées plus pélagiques que benthiques (Tollit et al. 1998; Jessopp et al. 2013). Ce comportement reste secondaire dans notre cas d'étude et n'est observé que pour certains individus spécifiques, ce qui nous amène à suggérer que ce comportement en plongée est une stratégie de chasse déployée par quelques individus, en complément de la chasse benthique.

- **D'autres types de plongées pour d'autres types de comportements ?**

Les plongées du cluster 4, qui tendent également plus vers une forme en V qu'en U (comme pour celles du cluster 3), constituent une part importante des plongées de phoques veaux-marins et gris (36% des plongées) mais ne caractérisent vraisemblablement qu'une très faible part de l'effort de chasse de ces espèces (7% des PCAs, et seules 6% de ces plongées ont au moins une PCA). Les caractéristiques de ces plongées (forme, faibles vitesses verticales) pourraient illustrer d'autres types de comportements que de la chasse tels que du transit en mer (*e.g.* Thompson et al. 1991; Bjørge et al. 1995; Lesage et al. 1999). Cette hypothèse repose également sur la courte durée de ces plongées, leur faible profondeur, et leur caractéristique parfois plus pélagique que benthique. Comme pour les plongées de chasse, l'effort de nage est important. Cependant, nous pouvons supposer que ce type de plongées n'est pas totalement exempt d'événements de captures de proies, bien que leur objectif initial soit potentiellement différent d'un effort de chasse. Ces PCAs pourraient alors peut-être caractériser un comportement de chasse opportuniste lors de plongées de transit. Ce comportement est plus ou moins utilisé selon les individus, mais nous pouvons admettre qu'il reste négligeable par rapport au reste de l'effort de chasse (plongées des clusters de chasse), et que ce type de plongée ne caractérise donc pas spécifiquement un comportement de chasse.

Les plongées du cluster 5 sont proportionnellement peu nombreuses (4%) et apparaissent presque exclusivement sans comportement de chasse (0.2% de PCAs). Ces plongées sont généralement de longue durée et tendent parfois vers une forme en U, où la proportion de temps passé au fond est conséquente, ce qui les rapproche alors fortement des plongées de chasse probablement benthique (voir clusters 1 et 2). Cependant, malgré ces facteurs de confusion, les plongées du cluster 5 se distinguent ici par un effort de nage quasi nul au cours de la descente

et de la phase de fond de la plongée, ce qui suggère que le phoque se « laisse couler » passivement et est ensuite statique une fois arrivé au fond. Il est probable que ces plongées correspondent au comportement de repos/sommeil en plongée, largement décrit chez ces deux espèces (Thompson et al. 1991; Lesage et al. 1999; Sjöberg et Ball 2000; Ramasco et al. 2014), et qui peut former une plongée en U penchée (plus passive) en descente (voir la revue de Carter et al. 2016). Ce type de plongées pourrait en partie être comparé aux plongées dites de « dérive passive » (drift dives) observées chez les éléphants de mer qui leur permettent de se reposer/dormir durant la phase de descente avant d'arriver à leur profondeur de chasse (Boeuf et al. 1988; Hindell et al. 1991; Crocker et al. 1997). Étant donné que les phoques veaux-marins et gris évoluent ici en zones peu profondes, le fond marin peut être rapidement atteint, ce qui amène finalement à poursuivre un comportement de repos/sommeil au cours de la phase de fond, pendant un temps conséquent, avant de devoir revenir en surface pour respirer (phase de remontée plus active). Ceci est d'autant plus vrai pour les phoques veaux-marins très côtiers dans notre cas d'étude, ce qui induit une caractéristique plus benthique de leurs plongées du cluster 5 par rapport à celles des phoques gris. Enfin, l'orientation de la « tête vers le haut » en phase de descente passive est un comportement qui a déjà été observé chez les éléphants de mer (Sala et al. 2011). Cette même orientation de « tête vers le haut » a ici été observée au cours des phases de descente et de fond des plongées du cluster 5, et renforce ainsi l'hypothèse que ces plongées illustrent un comportement de repos/sommeil. Bien que ce comportement ait déjà pu être décrit par des observations naturalistes en zone côtière, il n'a à ma connaissance pas encore été décrit dans la littérature scientifique pour les phoques veaux-marins et gris. La détection de ces plongées permet finalement de les distinguer des plongées de chasse probable, qui ont parfois des caractéristiques similaires.

• Quelles plongées sont associées à un effort de chasse ? Sélection pour analyses des zones de chasse

Dans la présente thèse, j'ai choisi de considérer que le comportement de chasse des phoques veaux-marins et gris en mer, et en plongée, correspond à la fois à : l'effort de chasse déployé pour trouver la ressource, la rencontre avec une proie, la tentative de capture (PCA) et, le cas échéant, sa consommation. Les PCAs apportent un proxy direct de rencontres avec des proies et de tentatives de leur capture, ce qui permet de détecter une partie de l'effort de chasse des phoques. Cependant, l'effort de prospection alimentaire sans succès de rencontre de proie fait directement partie du comportement de chasse, mais ne peut être détecté par les PCAs. Dans

ce sens, les approches classiques de détection d'un comportement de chasse telles que les approches horizontale et verticale se focalisent sur l'effort de chasse au sens large. Ainsi, l'analyse de classification a permis de mettre en évidence que trois clusters caractériseraient bien un comportement de chasse (par confirmation avec les PCAs). Par analyse en clustering, les plongées de ces clusters sans PCAs possèdent donc des caractéristiques similaires à celles avec des PCAs, et sont donc aussi considérées comme des plongées de chasse probable (au sens de recherche alimentaire), mais vraisemblablement sans rencontre de proie ni succès de chasse. L'ensemble des plongées issues des clusters 1, 2 et 3, qui concentrent l'essentiel des PCAs, correspondent alors aux plongées de chasse probable sélectionnés par cette analyse. Ces plongées peuvent finalement être utiles à l'identification des zones de chasse probable, et il serait alors possible de les comparer à celles détectées par des approches heuristiques horizontales et verticales exclusivement basées sur les connaissances comportementales *a priori* sans confirmation directe du comportement de chasse.

3.5.3 Troisième étape : des conclusions plus précises sur la capacité de différentes approches à détecter les zones de chasse

La détection de tentatives de capture de proies probables (PCAs) au cours des suivis télémétriques les plus récents (balises avec accéléromètres déployées en 2019) a permis de confirmer que certains types de plongées sont vraisemblablement associés à un comportement de chasse. Il s'agirait ici des plongées associées aux clusters 1, 2 et 3 (clusters de chasse probable), qui sont marquées par des caractéristiques similaires : principalement des plongées en U benthiques avec un important effort de nage, complétées par quelques plongées moins en U et moins benthiques. Les zones de chasse évaluées grâce à ces plongées pourraient plus fidèlement représenter un comportement de chasse que celles évaluées avec les approches horizontale ou verticale qui reposent exclusivement sur des critères comportementaux, sans preuve directe de la chasse. Ces zones de chassent fournissent ainsi une référence qui nous permet de mieux tester l'efficacité des approches horizontale et verticale dans la spatialisation de l'effort de chasse (continuité de la section 3.5.1, cf. étape 3 en Figure 18).

➔ Approches horizontale et verticale : quelles conclusions sur les zones de chasse à l'échelle de la colonie ?

Les résultats issus de la première étape de ce chapitre avaient mis en évidence que les approches horizontale et verticale permettaient de détecter les mêmes principales zones de chasse, en combinant les données de tous les individus par espèce (*i.e.* quelques individus qui constituent un sous-échantillonnage de la colonie) et qu'elles seraient donc pertinentes. Le même schéma de chevauchement a été observé pour les phoques gris, en appliquant la même méthodologie sur les données de localisations et de plongées issues des suivis de 2019, mais le schéma inverse a cette fois-ci été constaté pour les phoques veaux-marins (Figure 35). Dans ce second cas, la sélection des plongées en U les plus rapides (approche verticale) fournit un moins bon chevauchement spatial avec les zones en ARS (approche horizontale) qu'en sélectionnant les plongées aléatoirement (cas contrôle). Cette variabilité de résultats pour une même espèce, selon les données utilisées, soulève la prudence à avoir sur la relation spatiale entre les comportements de chasse théoriques dans les dimensions horizontale et verticale. Au moins un de ces deux types d'approches pourrait alors s'avérer fragile dans la détection spatiale du comportement de chasse, peut-être par une trop forte simplification par ces approches d'un comportement complexe (Robinson et al. 2007; Bailleul et al. 2008; Bestley et al. 2015; Riaz et al. 2021).

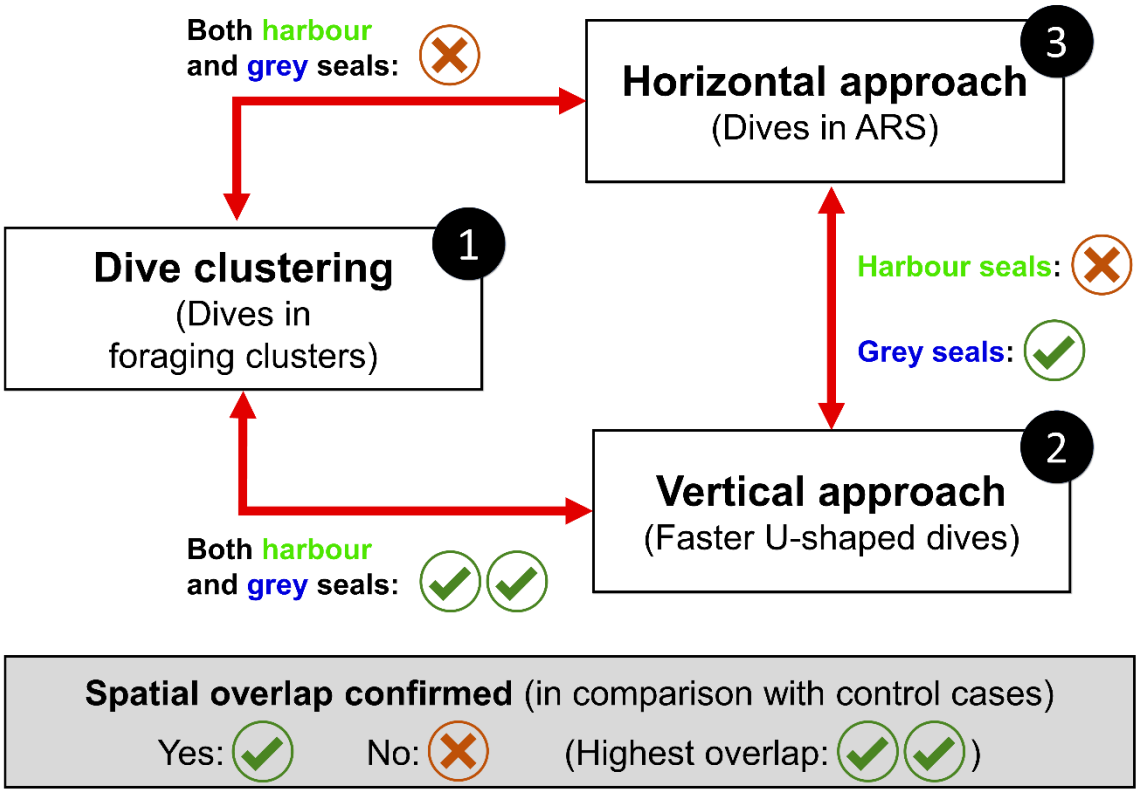


Figure 35 : Schéma synthétisant les principaux résultats de chevauchement spatial identifiés entre les zones de chasse de tous les phoques veaux-marins et gris rassemblés (données de 2019), évaluées par l'approche horizontale (plongées en ARS), par l'approche verticale (plongées en U les plus rapides) et par clustering (plongées associées aux clusters de chasse probable). Les conclusions sur le chevauchement spatial ont été déterminées par comparaisons spatiales avec un cas contrôle (plongées sélectionnées aléatoirement). Les chiffres 1 à 3 indiquent le rang de fiabilité donné à chaque approche pour correctement spatialiser les zones de chasse. [Schematic figure summarising the main spatial overlap results obtained between the foraging areas of all harbour and grey seals pooled (data from 2019), identified from the horizontal approach (dives in ARS), the vertical approach (faster U-shaped dives), and with the dive clustering (dives in likely foraging clusters). Conclusions on spatial overlap were determined by spatial comparisons with a control case (dives selected randomly). The numbers 1 to 3 indicate the rank of reliability gave to each approach in its ability to accurately spatialise foraging areas].

- **Une approche verticale plus pertinente que l'approche horizontale**

Les résultats de la troisième partie de ce chapitre mettent en évidence que les zones de chasse des phoques veaux-marins et gris obtenues par l'approche verticale sont bien plus similaires à celles issues de l'analyse en clustering, validées par la détection de PCAs, que ne le sont celles issues de l'approche horizontale (Figure 35). Ce résultat central suggère que l'approche verticale devrait théoriquement mieux caractériser les zones de chasse de ces espèces que ne pourrait le faire l'approche horizontale. L'approche verticale est ainsi la seconde

meilleure méthode de détection des zones de chasse, après le clustering des plongées (utilisé comme référence du comportement de chasse, cf. PCAs). Ceci apparaît relativement cohérent puisque, par similarités de caractéristiques, la quasi-totalité des plongées en U les plus rapides sélectionnées par l'approche verticale sont incluses aux clusters de chasse probable (93% de ces plongées pour les phoques veaux-marins et 99% pour les phoques gris). Les critères comportementaux précédemment déterminés dans la dimension verticale, qui s'appuient sur un comportement de chasse benthique en plongée (*e.g.* Thompson et al. 1991; Bjørge et al. 1995; Bowen et al. 2006), seraient donc ici vraisemblablement plus pertinents pour spatialiser l'effort de chasse de ces espèces que ceux basés sur la détection du comportement en ARS avec la méthode du FPT dans la dimension horizontale.

La fragilité de l'approche horizontale dans la détection de zones de chasse chez les phoques veaux-marins et gris est ici également accentuée par le manque de chevauchement spatial entre les plongées associées aux clusters de chasse et celles en ARS, par rapport à un cas contrôle (Figure 35). Ce manque de chevauchement suggère que l'effort de chasse de ces espèces, confirmé par la détection de PCAs, est plus uniformément réparti le long des trajets en mer qu'il n'est spécifiquement inclus aux ARS. Cette hypothèse est également renforcée par le fort chevauchement spatial entre les plongées des clusters de chasse et celles sélectionnées aléatoirement (cas contrôle) – celui-ci correspond au second meilleur chevauchement pour ces deux espèces, après le chevauchement clustering *vs* approche verticale. Ces résultats pourraient alors confirmer que les phoques veaux-marins et gris peuvent déployer un effort de chasse non négligeable lorsqu'ils sont sur des phases plus linéaires de leur trajet (*i.e.* hors ARS), généralement associées à un transit. Cette stratégie pourrait suggérer que de tels prédateurs marins peuvent profiter de déplacements en mer pour chercher des proies et s'en alimenter (Thompson et al. 1991; Weimerskirch et al. 2007; Vincent et al. 2016; Riaz et al. 2021). Riaz et al. (2021) ont d'ailleurs très récemment montré que les manchots Adélie (*Pygoscelis adeliae*) chassaient de façon continue lors de leurs trajets en mer, et se reposaient en mer essentiellement en ARS (marquées par un moindre effort de chasse). Ils ont alors suggéré que cette stratégie pourrait s'avérer plus bénéfique pour les manchots Adélie dans un environnement marin imprédictible, plutôt que d'attendre de trouver un *patch* de proies profitable. Dans ce cas, les comportements théoriques attendus dans la dimension horizontale, suivant la théorie de l'approvisionnement optimal, ne seraient pas systématiquement représentatifs des stratégies de chasse chez certaines espèces (Robinson et al. 2007; Bailleul et al. 2008; Bestley et al. 2015;

Riaz et al. 2021), et pourraient même peut-être dépendre des individus et/ou les sites d'étude. Dans notre cas d'étude, les phoques veaux-marins et gris ne chassent pas continuellement puisque 40% des plongées ne caractériseraient pas ou peu un comportement de chasse – plongées des clusters 4 et 5 qui pourraient caractériser d'autres comportements tels que du voyage ou du repos/sommeil. Il est alors probable que ces espèces aient pu ponctuellement déployer un effort de chasse lorsqu'elle était en phase de trajets linéaires et rapides entre leur site de repos à terre et une ARS, mais des analyses complémentaires à l'échelle des trajets seraient nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

- **Différents degrés de fiabilité des approches ?**

Le degré de fiabilité accordé aux différentes approches de détection du comportement de chasse est variable. Ici, l'approche en clustering est la méthode qui a permis de mieux distinguer les plongées de chasse des autres plongées, puisqu'elle est appuyée par la détection des PCAs. L'approche verticale apparaît ensuite être la seconde approche la plus efficace dans notre cas d'étude, et celle-ci est cohérente avec les stratégies alimentaires des deux espèces en Manche Est (importance des proies benthiques ; à suivre en Chapitre 4). Cependant, cette approche basée sur seulement deux critères, la forme des plongées et la vitesse verticale de descente, et restrictive (sélection de seulement ~22.5% des plongées), peut s'avérer inappropriée pour détecter d'autres types de comportement de chasse lors de plongées plus pélagiques et/ou moins en U. Ce type de plongée s'avère d'ordre secondaire dans notre contexte d'étude, et a donc une influence mineure sur les zones de chasse à large échelle (plusieurs individus rassemblés), cependant, il pourrait avoir un rôle majeur sur d'autres sites d'étude où le comportement de chasse pélagique des deux espèces de phoques s'avère bien plus fréquent (Tollit et al. 1998; Jessopp et al. 2013). L'approche horizontale apparaît ici comme l'option la moins fiable pour caractériser spatialement le comportement de chasse. Les informations complémentaires acquises sur les tentatives de capture de proies nous amènent finalement à reconsidérer les hypothèses précédemment établies en étape 1 du chapitre (section 3.5.1). Comme précédemment suggéré, chacune des approches horizontale et verticale est vraisemblablement imparfaite pour détecter un comportement de chasse, mais les résultats nous amènent finalement à conclure que l'approche horizontale est ici probablement le moins bon compromis. La relation spatiale entre les comportements horizontaux et verticaux théoriques, initialement suggérée, s'avère ici être remise en question. Ceci confirme la difficulté de caractériser de façon universelle le comportement de prédateurs marins plongeurs tels que les phoques veaux-marins

et gris avec des méthodologies qui simplifient la théorie de l'approvisionnement optimal (*e.g.* Bestley et al. 2015; Riaz et al. 2021), et rappelle le caractère complexe de comportement de tels prédateurs dans un environnement en trois dimensions.

➔ Influence des stratégies individuelles

Il avait été soulevé, lors de la première étape du chapitre, que les stratégies de chasse ont vraisemblablement une influence sur le degré de chevauchement entre les zones de chasse déterminées à l'échelle individuelle par les approches horizontale et verticale, et les résultats obtenus ici avec des PCAs tendent à confirmer cette hypothèse. L'intensité du chevauchement entre les plongées en ARS (dimension horizontale) et les plongées en U les plus rapides (dimension verticale) est variable selon les individus, et s'est avéré ici plus faible qu'avec un cas contrôle pour la majorité des phoques veaux-marins suivis. Ainsi, le résultat obtenu à l'échelle de tous les individus rassemblés est la résultante des stratégies des quelques individus échantillonnés au sein de la colonie. La capture et le suivi d'autres individus auraient probablement pu mener à une conclusion différente sur la comparaison spatiale des zones de chasse issues des approches horizontale et verticale. Ce résultat est cohérent avec d'autres études qui ont mis en avant l'existence de différentes stratégies individuelles de chasse dans l'espace et en plongée au sein d'une même espèce, chez les pinnipèdes (*e.g.* Lea et al. 2002; Villegas-Amtmann et al. 2008; Weise et al. 2010). Similairement, les résultats obtenus à large échelle (plusieurs individus regroupés) sur les zones de chasse issues du clustering des plongées sont le reflet de la majorité des cas individuels : la plupart des individus ont des zones de chasse issues de l'analyse en clustering qui se chevauchent plus aux zones de chasse issues de l'approche verticale (plongées en U les plus rapides) qu'à un cas contrôle (distribution aléatoire des plongées).

Quelques cas individuels font parfois office d'exception. C'est le cas pour deux phoques veaux-marins et trois phoques gris pour lesquels les zones de chasse issues du clustering sont plus similaires à celles issues du cas contrôle qu'aux zones de chasse obtenues par l'approche verticale, *i.e.* l'inverse des résultats obtenus avec tous les individus rassemblés. Dans ces cas spécifiques, les critères appliqués dans la dimension verticale seraient trop restrictifs pour correctement caractériser le comportement de chasse individuel et/ou ne seraient pas totalement adaptés pour détecter l'essentiel de leurs stratégies de chasse. L'approche verticale pourrait alors parfois être trop réductrice pour identifier l'essentiel de l'effort de chasse de

certains individus. La variabilité des schémas de chevauchement de zones de chasse à l'échelle individuelle, selon les approches comparées, nous enseigne que les stratégies individuelles peuvent avoir un effet critique sur les conclusions à l'échelle de l'espèce. Le nombre d'individus suivis pourrait alors avoir un impact sur les résultats, ce qui doit nous amener à une certaine prudence avant de faire des généralités à l'échelle de la colonie/sous-population ou de l'espèce.

➔ Choix de méthodologies

Il existe une très grande diversité de méthodologies permettant d'évaluer un comportement de chasse de prédateurs marins, basées sur l'analyse de données de localisation et/ou de plongées, sans preuve directe d'un effort de chasse (voir plus de possibilités dans la revue de Carter et al. 2016). L'approche verticale utilisée ici a été spécifiquement construite et adaptée à nos connaissances sur l'écologie et le comportement en plongée des phoques veaux-marins et gris (Vincent et al. 2016 et Article 1 en annexe). Cependant, l'approche horizontale utilisée ici, l'analyse du temps de premier passage (FPT), a été choisie puisqu'elle se focalise exclusivement sur les mouvements horizontaux, et a largement été utilisée pour étudier les mouvements de prédateurs marins à partir de données de localisation (*e.g.* Fauchald et Tveraa 2003; Pinaud 2007; Nordstrom et al. 2013), dont dans certaines études récentes (*e.g.* Oksanen et al. 2015; Corbeau et al. 2019). Cependant, d'autres outils de modélisation plus sophistiqués sont également utilisés pour étudier les mouvements horizontaux de prédateurs tels que les modèles état-espace (*State-space model*s), appliqués en deux et en trois dimensions (Jonsen et al. 2005; Patterson et al. 2008; McClintock et al. 2013; Bestley et al. 2015; Russell et al. 2015). Il serait alors légitime de se demander si de telles approches permettraient (ou non) de plus fidèlement caractériser les zones de chasse de phoques veaux-marins et gris. L'incorporation simultanée de mouvements horizontaux et verticaux au sein d'une même approche apparaît également être plus précise pour évaluer le comportement de chasse de certains prédateurs marins plongeurs (Bailleul et al. 2008; Bestley et al. 2015; Vacquié-Garcia et al. 2015). Ainsi, les analyses de comparaison spatiale présentées dans cette thèse pourraient être étendues à l'avenir avec d'autres approches de ce type, en fonction des questions méthodologiques posées.

L'analyse des mouvements horizontaux avec des données de localisation à une résolution et fréquence limitée (*e.g.* précision limitée des localisations de type ARGOS, Vincent et al. 2002) peut parfois induire un sous-échantillonnage de la tortuosité des trajets, et donc limiter la détection de comportements de chasse à très fine échelle (Carter et al. 2016). Ici, les balises

déployées ont permis l'acquisition de localisations GPS fréquentes et précises (<50m), ce qui nous permet d'affirmer avec confiance que le manque de fiabilité accordé à l'approche horizontale est probablement plus d'ordre comportemental que lié à la définition des données utilisées.

3.5.4 Quelles perspectives sur la détection des zones de chasse ?

Les résultats de ce chapitre nous permettent d'avoir une meilleure compréhension des moyens méthodologiques utilisables pour caractériser les zones de chasse des phoques veaux-marins et gris en Manche Est, et plus globalement de leur comportement en mer. Ces résultats nous permettent de tirer plusieurs enseignements qui pourraient s'avérer utiles pour mieux spatialiser l'effort de chasse de ces espèces, ou même d'autres espèces. Quelques conseils et perspectives peuvent donc être évoqués à ce stade, bien que les présents résultats pourraient à l'avenir être étendus (*e.g.* autres méthodologies) et/ou renforcés.

➔ Quelle démarche suivre dans d'autres cas d'étude ?

La principale conclusion est que les stratégies individuelles peuvent influencer la fiabilité des approches pour définir les zones de chasse, sur la base de mouvements théoriques de chasse dans les dimensions horizontale et verticale. Détecter des comportements de chasse complexes de prédateurs plongeurs avec des méthodes basées sur des mouvements théoriques simplifiés, suivant les théories de l'approvisionnement optimal et de la plongée optimale, est donc une tâche qui reste difficile (Bestley et al. 2015; Carter et al. 2016; Riaz et al. 2021). Il convient d'assumer qu'aucune approche, qu'elle soit basée sur l'analyse des mouvements horizontaux et/ou verticaux, ne peut avoir la prétention de caractériser l'intégralité du comportement de chasse d'un prédateur. L'objectif est alors de viser le meilleur compromis, adapté au comportement de l'espèce et au contexte d'étude. Il est aussi probable qu'aucune approche ne puisse universellement être pertinente sur un nombre conséquent d'espèces (Riaz et al. 2021). Ce chapitre de thèse illustre bien l'importance de considérer l'écologie des espèces selon le contexte spécifique d'étude : dans notre cas, l'approche verticale est plus cohérente avec le régime alimentaire des phoques veaux-marins et gris sur notre zone d'étude, principalement composé de proies benthiques et démersales (Spitz et al. 2015 et voir Chapitre 4). Cependant, cette même approche verticale pourrait s'avérer moins pertinente sur ces mêmes espèces, lorsque leurs stratégies alimentaires sont localement différentes. Par exemple, Tollit et al. (1998) et Jessopp et al. (2013) ont montré respectivement en Écosse et en Irlande que le

comportement de chasse de ces espèces peut être plus pélagique. La connaissance *a priori* de l'écologie alimentaire locale devrait être un facteur de décision complémentaire aux connaissances générales du comportement de l'espèce, pour choisir une approche appropriée. Considérant cette potentielle variabilité entre sites d'étude, il serait alors généralement nécessaire de ré-adopter la même démarche de comparaison des zones de chasse pour tester l'efficacité de différentes approches, horizontale ou verticale, et ainsi choisir le meilleur compromis.

➔ Application à d'autres recherches (budget d'activité et utilisation d'habitat)

Les résultats obtenus ici grâce aux balises GPS/GSM avec accéléromètres donnent l'opportunité d'effectuer à l'avenir des budgets d'activité des phoques veaux-marins et gris à l'échelle de la colonie/sous-population et/ou à l'échelle individuelle (McClintock et al. 2013; Russell et al. 2015). Les données de tentatives de capture de proies, ainsi que l'identification des types de plongées associés à un comportement de chasse (par analyse en clustering), pourraient permettre le calcul de tels budgets. Il serait alors possible d'avoir des informations plus précises sur l'écologie des individus et leurs stratégies comportementales. De tels budgets permettraient aussi de suivre à l'avenir l'état écologique des populations, et amèneraient peut-être à des perspectives intéressantes sur des questions écologiques telles que les potentielles compétitions intra- et interspécifique (cf. questions posées au Chapitre 4).

L'identification de zones de chasse précises peut aussi avoir un intérêt direct pour évaluer les habitats préférentiels de chasse de ces espèces avec plus de justesse (Huon 2017; Huon et al. 2021 voir Article 3). Dans sa thèse, Mathilde Huon (2017) a montré que les résultats de modélisation d'habitat de phoques veaux-marins et gris pouvaient en partie être influencés par les données de localisation de plongées choisies *a priori* et injectées aux modèles. En effet, la sélection de localisations de plongées qui illustrent un comportement de chasse par une approche (horizontale ou verticale) apporte une vision probablement plus juste de l'habitat sélectionné par ces espèces pour chasser que l'utilisation de données de localisation brutes sans sélection comportementale (Huon 2017). Il est alors important de faire la différence entre la « sélection de l'habitat de chasse » (évaluée avec des localisations de chasse) *vs* la sélection de l'habitat « classique » (évaluée avec toutes les localisations) (Huon 2017). Ainsi, il a été récemment choisi d'évaluer la sélection d'habitat de chasse des phoques veaux-marins et gris

à fine échelle (depuis plusieurs sites en Europe, dont la baie de Somme) avec des plongées de chasse probable détectées par la même approche verticale que dans la présente thèse (Huon et al. 2021, cf. Article 3 en annexe). Incorporer des localisations spatiales cohérentes avec un comportement de chasse apparaît donc important pour inférer la sélection d'habitat d'une espèce (Riaz et al. 2021), et les nouvelles connaissances de ce chapitre sur les phoques veaux-marins et gris dans un cas d'étude spécifique pourront alors continuer de directement servir de bases à des études sur l'habitat utilisé.

➔ Choix d'approche pour identifier les zones de chasse : coûts, bénéfices et objectifs

Les outils techniques de bio-télémétrie ou de bio-logging déployés sur des prédateurs marins, tels que les phoques veaux-marins et gris, sont en constante amélioration, ce qui nous permet d'accroître nos connaissances sur leur comportement en mer (Cooke et al. 2004; Ropert-Coudert et al. 2009). Dans le présent chapitre de thèse, les approches de détection des zones de chasse caractérisent plus ou moins bien l'effort de chasse des deux espèces de phoques. Nous pourrions alors nous demander quels sont les choix d'approches à privilégier à l'avenir ? Quelles données doivent être acquises en priorité ? Ou comment réutiliser des données issues de suivis plus anciens qui n'apportent pas toutes le même degré d'information ? (cf. suivis par balises GPS/GSM sans accéléromètres jusqu'à récemment). La détection de PCAs grâce aux accéléromètres permet indéniablement d'avoir une compréhension plus précise du comportement en plongée et des zones de chasse. Ces données pourraient aussi s'avérer utiles pour aller plus loin sur le comportement de ces espèces, voire pour évaluer des budgets d'activité à l'échelle individuelle. Définir les zones de chasse de phoques et leur habitat exclusivement sur la base de localisations en surface apparaît être une option assez fragile, bien qu'elle soit la moins coûteuse (cf. balises avec moins de capteurs). L'acquisition *a minima* de données de plongée en complément des localisations permettrait alors d'avoir une identification plus juste des zones de chasse. L'utilisation d'une approche verticale devrait alors être privilégiée. Dans un contexte de gestion ou de conservation, où l'objectif est uniquement d'avoir une évaluation générale des zones de chasse principales de plusieurs individus rassemblés, il serait alors nécessaire d'acquérir au moins des données de localisations (cf. localisations GPS) couplées à des données de plongée résumées (avec les métriques nécessaires). Au-delà des nouveaux champs de recherche qu'apportent indéniablement les accéléromètres, la détection de PCAs

apparaît nécessaire si l'objectif d'un gestionnaire est d'avoir une évaluation plus précise des zones de chasse à l'échelle individuelle, et de mieux comprendre les stratégies de chasse des phoques veaux-marins et gris à l'échelle locale et individuelle. À titre d'exemple, de telles informations sur les PCAs probables seraient particulièrement utiles pour étudier les interactions directes entre phoques et activités de pêches : les PCAs permettraient ainsi de renforcer l'existence d'un effort de chasse sur des zones d'intérêt à très fine échelle.

➔ Un outil de réponse aux enjeux de gestion et de conservation

Au-delà de l'aspect fondamental, l'identification de zones de chasse robuste s'avère aussi critique pour répondre aux enjeux de gestion et de conservation de ces espèces (Huon et al. 2015; Vincent et al. 2016, 2018). Parmi ces enjeux, les zones de chasse peuvent aider des gestionnaires du milieu marin (ministères et agences publiques de l'environnement) à évaluer la pertinence et l'efficacité de zones spécifiques de protection du milieu marin par rapport à l'écologie des espèces et l'échelle spatiale de leurs déplacements. De tels enjeux existent dans le contexte d'étude présent puisque les phoques veaux-marins et gris sont deux espèces protégées à l'échelle nationale et communautaire, et font l'objet de suivis spécifiques dans le cadre de la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM / MSFD, 2008/56/EC) de l'Union Européenne. Les suivis télémétriques d'individus de ces espèces, et l'évaluation exhaustive de leurs zones de chasse, apportent alors des informations qui permettent de mieux apprécier l'échelle spatiale des colonies/sous-populations – échelle plus locale pour les phoques veaux-marins que pour les phoques gris (Vincent et al. 2017).

L'identification de comportements spécifiques de chasse, et leur localisation en mer, peut aussi s'avérer essentielle pour évaluer les interactions entre les prédateurs marins et les activités anthropiques, notamment de pêche (Cronin et al. 2012, 2016; Oksanen et al. 2014; Vincent et al. 2016; Murray et al. 2021). La comparaison spatiale entre les zones de chasse de phoques et la distribution spatiale de l'effort de pêche (*e.g.* par localisation VMS ou AIS des bateaux en temps réel) permet par exemple de mesurer l'intensité du chevauchement spatial phoques-pêches qui peut exister sur des ressources d'intérêts commerciales (*e.g.* Cronin et al. 2012; Vincent et al. 2016). Il s'agit alors d'évaluer le potentiel de compétition entre prédateurs et activités de pêche. L'acquisition simultanée des localisations de phoques et de bateaux de pêche peut même parfois permettre d'identifier de potentielles associations spatiales directes qui pourraient avoir des impacts sur les pêches (déprédation) ou sur les phoques (captures

accidentelles) (*e.g.* Cronin et al. 2016). L'identification des zones de chasse peut également servir à mieux évaluer les interactions avec d'autres types d'activités anthropiques : il peut s'agir par exemple d'évaluer l'impact potentiel de l'installation d'éoliennes en mer (pendant et/ou après installation) (Russell et al. 2014, 2016; Hastie et al. 2015), ou de de dérangements liés au bruit d'origine anthropique (*e.g.* trafic maritime) (Chen et al. 2017; Mikkelsen et al. 2019). Améliorer les méthodes d'identification du comportement et des zones de chasse s'inscrit donc également dans ce contexte, et peut permettre de mieux répondre aux questions posées par les acteurs en charge de la gestion/conservation de ces espèces, et cherchant parfois à mitiger les interactions phoques *vs* activités humaines.

➔ Zones de chasse : de la méthodologie à l'écologie

Le travail de recherche méthodologique suivi dans ce chapitre nous apporte finalement une compréhension précise de l'écologie des phoques veaux-marins et gris dans l'espace, ce qui a un intérêt direct pour évaluer correctement la dimension spatiale de leurs niches trophiques et ainsi explorer des questions d'ordre écologique telles que la compétition trophique (à voir dans la continuité de la thèse, au Chapitre 4, section 4.4). La meilleure compréhension du comportement de chasse en plongée, des schémas de zones de chasse et des bénéfices/limites des méthodologies utilisées pour les détecter fournit ici le cadre de connaissances nécessaires pour évaluer comment les phoques veaux-marins et gris se répartissent l'espace en Manche Est et mer du Nord pour s'alimenter. Dans le chapitre suivant, les zones de chasse seront alors utilisées comme un indice écologique de la dimension spatiale des niches trophiques de ces espèces, et pourront alors être comparées entre espèces et/ou individus pour mesurer le chevauchement spatial inter- et intraspécifique.

Points importants de la discussion

• **1ere étape : Comparaison zones de chasse détectées par approches horizontale et verticale** (sans tentative de captures de proies, données 2008-2012) **→ efficacité pour spatialiser comportement chasse ?** (section 3.5.1)

- Mêmes principales zones de chasse entre approches à l'échelle de tous les individus groupés (~ colonie/sous-population) → correspondance spatiale entre ARS et plongées en U rapides
  - ‣ + **grande confiance** dans la capacité des approches à détecter zones de chasse
- Variabilité du chevauchement spatial horizontal *vs* vertical à l'échelle individuelle
  - ‣ Influence potentielle des **stratégies de chasse individuelles**
  - ‣ Au moins 1 des approches → ne caractérise pas correctement comportement ind?
  - ‣ Plongées U rapides en mouvements linéaire (hors ARS) → chasse opportuniste ?
- Nécessité de confronter résultats à un proxy direct de la chasse (*e.g.* captures proies).

• **2nd étape : Analyse du comportement en plongée renforcée par accéléromètres** (tentatives de capture de proies, PCAs, données 2019) (section 3.5.2)

- 5 types/clusters de plongées → 3 associés à un comportement de chasse (PCAs)
- Importance du **comportement de chasse benthique** (2 principaux types)
  - ‣ Plongées en U benthiques, effort nage ++, tête vers le bas au fond

  → caractérise l'essentiel du comportement de chasse
- Plongées de **chasse moins benthiques et moins en U** → complémentaires
  - ‣ Comportement non détecté par approches classiques (cf. approche verticale)
  - ‣ Plus minoritaire → seulement chez certains individus (stratégies ind. ?)
- 2 autres types de plongée → autres comportements (transit, repos/sommeil)
  - ‣ Plongées moins en U, plus en V, courtes → *e.g.* transit en mer
  - ‣ Plongées en U, semblables aux plongées de chasse (confusion possible), mais tête vers le haut et faible effort de nage → repos/sommeil

➔ Sélection des plongées associées à un **effort de chasse** : référence pour spatialisation.

• **3e étape : Conclusions sur la capacité de différentes approches à détecter les zones de chasse** (aidées par les PCAs, données 2019) (section 3.5.3)

- Zones de chasse : clustering (ici, référence du comportement de chasse) *vs* approche horizontale *vs* approche verticale → approche verticale plus pertinente que l'approche horizontale à l'échelle des individus regroupés
- Plongées en U rapides (approche verticale) → pertinentes pour évaluer l'essentiel du comportement de chasse, mais quelques exceptions individuelles
  - Influence des stratégies individuelles et autres comportements (plus pélagiques)
- Approche horizontale (comportement en ARS) → la moins fiable dans le cas présent
  - Importance de l'effort de chasse hors ARS (~ en transit)
- Influence des stratégies individuelles sur les conclusions
  - Chevauchement horizontal *vs* vertical → non vérifié pour les P. veaux-marins en 2019 (*a contrario* de 2008)
  - Résultats à l'échelle colonie/sous-pop. ↔ dépendent des individus capturés
  - Reconsidération des hypothèses émises précédemment (en 1ere étape)
- Mise en évidence de la complexité du comportement de chasse des deux espèces
  - Difficulté à identifier zones de chasse par une méthode qui simplifie un comportement complexe (dans les dimensions horizontale et/ou verticale).

• **Perspectives sur la détection des zones de chasse** (section 3.5.4)

- Difficulté à détecter un comportement complexe → aucune approche horizontale et/ou verticale ne peut caractériser l'intégralité du comportement de chasse
  - Probablement pas d'approche universelle
  - Bien considérer l'écologie des espèces et selon les sites d'étude
  - Choix du meilleur compromis en fonction de l'espèce et du contexte d'étude

  → ici, approche verticale : cohérente avec stratégies alimentaires (cf. Chapitre 4)
- Des résultats sur les méthodes d'identification du comportement et des zones de chasse qui servent à d'autres recherches + réponses aux enjeux de gestion et conservation :
  - Budgets d'activité → informations plus précises sur l'écologie et les stratégies
  - Identification des habitats de chasse (modélisation avec plongées de chasse)
  - Détermination des zones de chasse précises et à fine échelle pour conservation
  - Indispensable pour compréhension de l'écologie des espèces

  → dimension spatiale de la niche trophique (cf. Chapitre 4).

CHAPITRE 4

4 Niches trophiques

Phoque veau-marin qui s'alimente sur un mulet en baie de Somme (photo non contractuelle). Photo Yann Planque

4.1 Démarche scientifique

Ce chapitre de la thèse vise à mieux comprendre l'écologie trophique des phoques veaux-marins et gris en limite de leur aire de répartition européenne (Manche Est), en évaluant leurs niches trophiques selon plusieurs dimensions. L'objectif principal est d'évaluer le chevauchement entre les niches trophiques des deux espèces afin d'évaluer le potentiel de compétition interspécifique. L'étude de l'écologie trophique s'effectue ici aussi au niveau intraspécifique afin d'évaluer l'importance des individus dans la structure de la niche trophique à l'échelle de la colonie/sous-population de phoques. Cette seconde information vise à évaluer le degré d'existence de stratégies individuelles et leur potentielle influence sur les conclusions écologiques. Elle permet aussi d'évaluer le potentiel d'interactions compétitives intraspécifiques, en complément de l'étude de la potentielle compétition interspécifique. Différentes analyses complémentaires sont utilisées dans ce chapitre pour définir précisément les niches trophiques des deux phoques veaux-marins et gris selon plusieurs dimensions :

- L'identification du régime alimentaire par l'analyse du contenu de fèces en restes de proies (section 4.2)
- L'évaluation des niches isotopiques avec les valeurs isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$), en azote ($\delta^{15}N$), et dans certains cas en soufre ($\delta^{34}S$), mesurées sur les vibrisses des phoques capturés pour suivis télémétriques (section 4.3)
- L'identification des zones de chasse d'individus équipés d'outils de suivis télémétriques (balises GPS/GSM) (section 4.4). Ainsi, les travaux réalisés au Chapitre 3 de la thèse sur les méthodologies d'identification des zones et comportements de chasse servent ici à mieux évaluer la dimension spatiale de la niche trophique.

Grâce à ces trois types de méthodes, ce chapitre propose ainsi une évaluation précise des niches trophiques des phoques veaux-marins et gris en Manche Est selon les dimensions qui les composent (spatiale, temporelle et alimentaire), de l'échelle individuelle à l'échelle de la colonie/sous-population. Ces résultats permettent finalement de débattre sur l'existence potentielle d'interactions compétitives, interspécifique et/ou intraspécifique, pour l'accès à la ressource, et d'émettre des hypothèses sur les potentielles évolutions futures (section 4.5).

4.2 Régime alimentaire

4.2.1 Composition taxonomique du régime alimentaire

La composition en proies des 196 fèces de phoques veaux-marins et 126 fèces de phoques gris – collectées sur les sites de repos à terre en baie de Somme en 2002-2019 et 2017-2019 respectivement – est présentée à l'échelle taxonomique dans les Tableaux 7 et 8 respectivement. Parmi tous ces échantillons analysés, 193 fèces de phoques veaux-marins (*i.e.* 98%) et 77 fèces de phoques gris (*i.e.* 61%) contiennent des proies dites « mesurables », *i.e.* pour lesquelles il est possible de déterminer une masse et une taille corporelles relatives à partir des pièces diagnostiques. Les contenus taxonomiques des régimes alimentaires des phoques veaux-marins et gris sont tous deux marqués par une présence importante d'espèces de poissons plats benthiques. En termes de biomasse, les plies communes et flets d'Europe (*Pleuronectes platessa/Platichthys flesus*) représentent 25.6% [CI95% : 21–31.3%] et 32.2% [18.2–45.2%] de la masse en proies dans les fèces de phoques veaux-marins et gris respectivement, et les soles communes et soles poles (*Solea solea/Pegusa lascaris*) 36% [28.9–42.9%] et 20.1% [13.5–27.6] respectivement. Les petites soles jaunes et les soles-perdrix communes (*Buglossidium luteum/Microchirus variegatus*) représentent près d'un quart de la biomasse en proies pour les phoques veaux-marins (23.4% [17.8–29.6%]). Cependant, ces espèces sont très peu présentes dans les fèces de phoques gris (1.9% [0.6–3.4%]). Ainsi, des traces de ces poissons plats sont détectées dans plus de la moitié des fèces de phoques veaux-marins (occurrence de 52% à 71.4%), cependant, seul un cinquième (19.8%) et un quart (26.2%) des fèces de phoques gris contiennent des traces de plies/flets et de soles communes/poles respectivement. En complément des poissons plats, les fèces de phoques veaux-marins contiennent quelques autres types de proies, dans de moindres mesures, telles que des dragonnets lyres *Callionymus lyra* (5.3% [2.6–8.9%]), des espèces de mulets (2.5% [0.8–4.8%]) ou des sardines communes *Sardina pilchardus* (1.8% [0.8–3.1%]). Les fèces de phoques gris incluent quant à elles des espèces peu ou pas détectées chez les phoques veaux-marins, telles que des encornets *Loligo* spp. (16.1% [4–33.9%]), des harengs de l'Atlantique *Clupea harengus* (12.3% [5.2–23.5%]) ou des poissons démersaux (*e.g.* tacauds *Trisopterus* spp., 8.6% [4.6–13.4%]). Ces données brutes ont ainsi été utilisées pour l'analyse du contenu fonctionnel du régime alimentaire (cf. ci-après).

Tableau 7 : Contenu en proies de 196 fèces de phoques veaux-marins collectées en baie de Somme de 2002 à 2019 (193 fèces incluent au moins une proie mesurable). Occurrence : nombre (Nscats) et pourcentage de fèces contenant cette proie. Nprey : nombre de proies individuelles. CI95% : intervalle de confiance à 95%. Und.: espèce non déterminée. [Details of harbour seal prey content found in 196 scats collected in the Baie de Somme between 2002 and 2019 (193 scats included at least one measurable prey). Occurrence: number (Nscats) and percentage of scats containing this prey type. Nprey: number of prey individuals. CI95%: confidence interval at 95%. Und.: undetermined species.].

Functional group	Family	Prey	Measurable prey	Occurrence		Abundance			Prey relative length (mm)	Reconstructed prey mass (g)	Biomass (kg)		
				Nscats	%	Nprey	%N	CI95%	Mean ± SD	Mean ± SD	Mass	%Total mass	CI95%
Small benthic flatfish (relative length < 200 mm) and Large benthic flatfish (relative length ≥ 200 mm)	Pleuronectidea	*Pleuronectes platessa* / *Platichthys flesus*	1	140	71.4	1159	17.5	13.3–22.4	160 ± 65	57 ± 1	65.7	25.6	21–31.3
	Soleidae	*Solea solea* / *Pegusa lascaris*	1	119	60.7	1556	23.5	17.1–30.4	172 ± 52	59 ± 65	92.4	36.0	28.9–42.9
		Buglossidium luteum / *Microchirus variegatus*	1	102	52.0	2370	35.8	27.7–43.6	138 ± 30	25 ± 16	60.0	23.4	17.8–29.6
	Bothidea	Und. Bothidea	1	56	28.6	205	3.1	2.2–4.1	107 ± 17	18 ± 8	3.7	1.4	1–1.9
	Scophthalmidae	*Scophtalmus* spp.	1	3	1.5	5	0.1	0–0.2	121 ± 24	26 ± 15	0.1	0.1	0–0.1
		Phrynorhombus norvegicus	1	1	0.5	1	0.0	0–0.1	104	15	0.0	0.0	0–0
		Und. Flatfish	0	4	2.0	6	0.1	0–0.2	–	–	–	–	–
Benthic non-flatfish	Gobidae	Und. Gobidae	1	30	15.3	274	4.1	0.8–9.9	64 ± 11	2 ± 1	0.6	0.2	0–0.6
	Trachinidae	*Trachinus draco*	1	10	5.1	86	1.3	0.2–3	159 ± 23	52 ± 23	4.5	1.7	0.2–4
	Callionymidae	*Callionymus lyra*	1	60	30.6	659	10.0	6–15.7	138 ± 32	21 ± 16	13.7	5.3	2.6–8.9
	Triglidae	Und. Triglidae	1	1	0.5	1	0.0	0–0.1	116	33	0.0	0.0	0–0
Demersal fish	Gadidae	*Merlangius merlangus*	1	5	2.6	9	0.1	0–0.3	187 ± 38	54 ± 34	0.5	0.2	0–0.4
		Trisopterus spp.	1	2	1.0	4	0.1	0–0.2	176 ± 68	72 ± 46	0.3	0.1	0–0.4
		Und. Gadidae	0	1	0.5	1	0.0	0–0.1	–	–	–	–	–
	Ammodytidae	Und. Sandeels	1	9	4.6	203	3.1	0.6–6.7	157 ± 24	14 ± 5	2.9	1.1	0.1–2.7
	Mugilidae	Und. Mullets	1	7	3.6	8	0.1	0–0.2	444 ± 54	802 ± 248	6.4	2.5	0.8–4.8
Pelagic fish	Clupeidea	*Clupea harengus*	1	2	1.0	3	0.0	0–0.1	114 ± 62	15 ± 17	0.0	0.0	0–0.1
		Sardina pilchardus	1	19	9.7	35	0.5	0.3–0.9	227 ± 32	131 ± 54	4.6	1.8	0.8–3.1
		Sprattus sprattus	1	2	1.0	14	0.2	0–0.7	137 ± 22	26 ± 14	0.4	0.1	0–0.4
	Belonidae	*Belone belone*	1	3	1.5	5	0.1	0–0.2	45 ± 3	101 ± 21	0.5	0.2	0–0.5
	Carangidae	*Trachurus trachurus*	1	1	0.5	1	0.0	0–0.1	6	2	0.0	0.0	0–0
Unidentified fish		Und. Fish	0	11	5.6	14	0.2	0.1–0.4	–	–	–	–	–

Tableau 8 : Contenu en proies de 126 fèces de phoques gris collectées en baie de Somme de 2017 à 2019 (77 fèces incluent au moins une proie mesurable). Occurrence : nombre (Nscats) et pourcentage de fèces contenant cette proie. Nprey : nombre de proies individuelles. CI95% : intervalle de confiance à 95%. Und.: espèce non déterminée. [Details of grey seal prey content found in 126 scats collected in the Baie de Somme between 2002 and 2019 (193 scats included at least one measurable prey). Occurrence: number (Nscats) and percentage of scats containing this prey type. Nprey: number of prey individuals. CI95%: confidence interval at 95%. Und.: undetermined species.].

Functional group	Family	Prey	Measu-rable prey	Occurrence		Abundance			Prey relative length (mm)	Reconstructed prey mass (g)	Biomass (kg)		
				Nscats	%	Nprey	%N	CI95%	Mean ± SD	Mean ± SD	Mass	%Total mass	CI95%
Small benthic flatfish (relative length < 200 mm) and Large benthic flatfish (relative length ≥ 200 mm)	Pleuronectidea	*Pleuronectes platessa* / *Platichthys flesus*	1	25	19.8	136	12.3	6.5–18.3	221 ± 74	146 ± 2	19.9	32.2	18.2–45.2
	Soleidae	*Solea solea* / *Pegusa lascaris*	1	33	26.2	161	14.6	8.9–21.6	189 ± 53	77 ± 2	12.4	20.1	13.5–27.6
		Buglossidium luteum / *Microchirus variegatus*	1	8	6.3	36	3.3	0.9–6.5	148 ± 33	32 ± 6	1.1	1.9	0.6–3.4
	Bothidea	Und. Bothidea	1	4	3.2	5	0.5	0.1–0.9	83 ± 19	9 ± 2	0.0	0.1	0–0.2
		Und. Flatfish	0	6	4.8	17	1.5	0.2–4.1	–	–	–	–	–
Benthic non-flatfish	Gobidae	Und. Gobidae	1	1	0.8	1	0.1	0–0.3	48	1	0.0	0.0	0-0
	Trachinidae	Und. Trachinidae	0	1	0.8	1	0.1	0–0.4	–	–	–	–	–
Demersal fish	Gadidae	*Merlangius merlangus*	1	19	15.1	72	6.5	3–11.4	185 ± 48	57 ± 1	4.1	6.7	3–11.5
		Trisopterus spp.	1	17	13.5	132	11.9	4.6–21.6	152 ± 49	40 ± 0	5.3	8.6	4.6–13.4
		Gadus morhua / *Pollachius* spp. / *Melanogrammus aeglefinus*	1	1	0.8	2	0.2	0–0.6	287 ± 38	214 ± 128	0.4	0.7	0–2.2
		Und. Gadidae	0	1	0.8	1	0.1	0–0.3	–	–	–	–	–
	Ammodytidae	*Und. Sandeels*	1	7	5.6	9	0.8	0.3–1.7	159 ± 62	18 ± 2	0.2	0.3	0–0.7
	Moronidea	*Dicentrarchus labrax*	1	2	1.6	3	0.3	0–0.7	229 ± 68	191 ± 61	0.6	0.9	0–2.7
Pelagic fish	Clupeidea	*Clupea harengus*	1	32	25.4	393	35.5	17.7–51.6	152 ± 66	19 ± 2	7.6	12.3	5.2–23.5
		Sprattus sprattus	1	2	1.6	18	1.6	0–4.3	91 ± 21	7 ± 1	0.1	0.2	0–0.6
	Carangidae	*Trachurus trachurus*	1	1	0.8	2	0.2	0–0.7	13 ± 2	23 ± 16	0.0	0.1	0–0.3
Pelagic squids	Loliginidae	*Loligo* spp.	1	9	7.1	29	2.6	0.5–5.8	253 ± 330	342 ± 150	9.9	16.1	4–33.9
Cephalopods		Und. Cephalopods	0	1	0.8	1	0.1	0–0.3	–	–	–	–	–
Cartilaginous fish		Und. Chondrichthyans	0	1	0.8	1	0.1	0–0.3	–	–	–	–	–
Unidentified fish		Und. Fish	0	56	44.4	86	7.8	4.8–13.2	–	–	–	–	–

4.2.2 Comparaison interspécifique des tailles de proies

Les distributions des individus proies identifiés dans les fèces de phoques veaux-marins et gris, et mesurables, sont présentées par groupe fonctionnel en fonction de leur taille corporelle relative (Figure 36). Les poissons plats benthiques mesurés dans les fèces de phoques veaux-marins sont en moyenne de plus petite taille que ceux mesurés dans les fèces de phoques gris (155 ± 51 mm *vs* 196 ± 66 mm respectivement ; t-test non apparié, t = -11.03, P < 0.001). Bien que les poissons plats benthiques soient globalement de taille inférieure pour les phoques veaux-marins, les distributions des tailles de proies se chevauchent entre les deux espèces de phoques, sur des individus de taille corporelle relative d'environ 150-200 mm (Cohen's OVL : 72.6%). Les différences et similarités de tailles corporelles relatives de poissons plats benthiques entre les deux espèces de phoques ont amené à déterminer un seuil de 200 mm pour distinguer les petits et grands poissons plats benthiques (cf. ligne rouge en Figure 36).

Les poissons démersaux identifiés dans les fèces de phoques veaux-marins et gris sont caractérisés, en moyenne, par des tailles corporelles relatives similaires (172 ± 62 mm *vs* 164 ± 54 mm respectivement ; t-test non apparié, t = 1.33, P = 0.18), et les deux distributions se chevauchent fortement (Cohen's OVL : 94.7%). Les poissons pélagiques identifiés dans les fèces de phoques sont en moyennes plus grands chez les phoques veaux-marins (184 ± 68 mm) qui se nourrissent essentiellement de sardines (*Sardina pilchardis*) comparativement aux phoques gris (149 ± 37 mm) qui se nourrissent surtout de harengs européens (*Clupea harengus*) (t-test non apparié, t = 3.69, P < 0.001). Il persiste toutefois un fort chevauchement entre les distributions de tailles entre les deux espèces de phoques (Cohen's OVL : 75.2%). Les poissons benthiques non-plats, quasi-exclusivement identifiés dans les fèces de phoques veaux-marins, sont en moyenne de 155 ± 51 mm. Les encornets pélagiques, exclusivement dans les fèces de phoques gris, sont quant à eux de 252 ± 45 mm en moyenne.

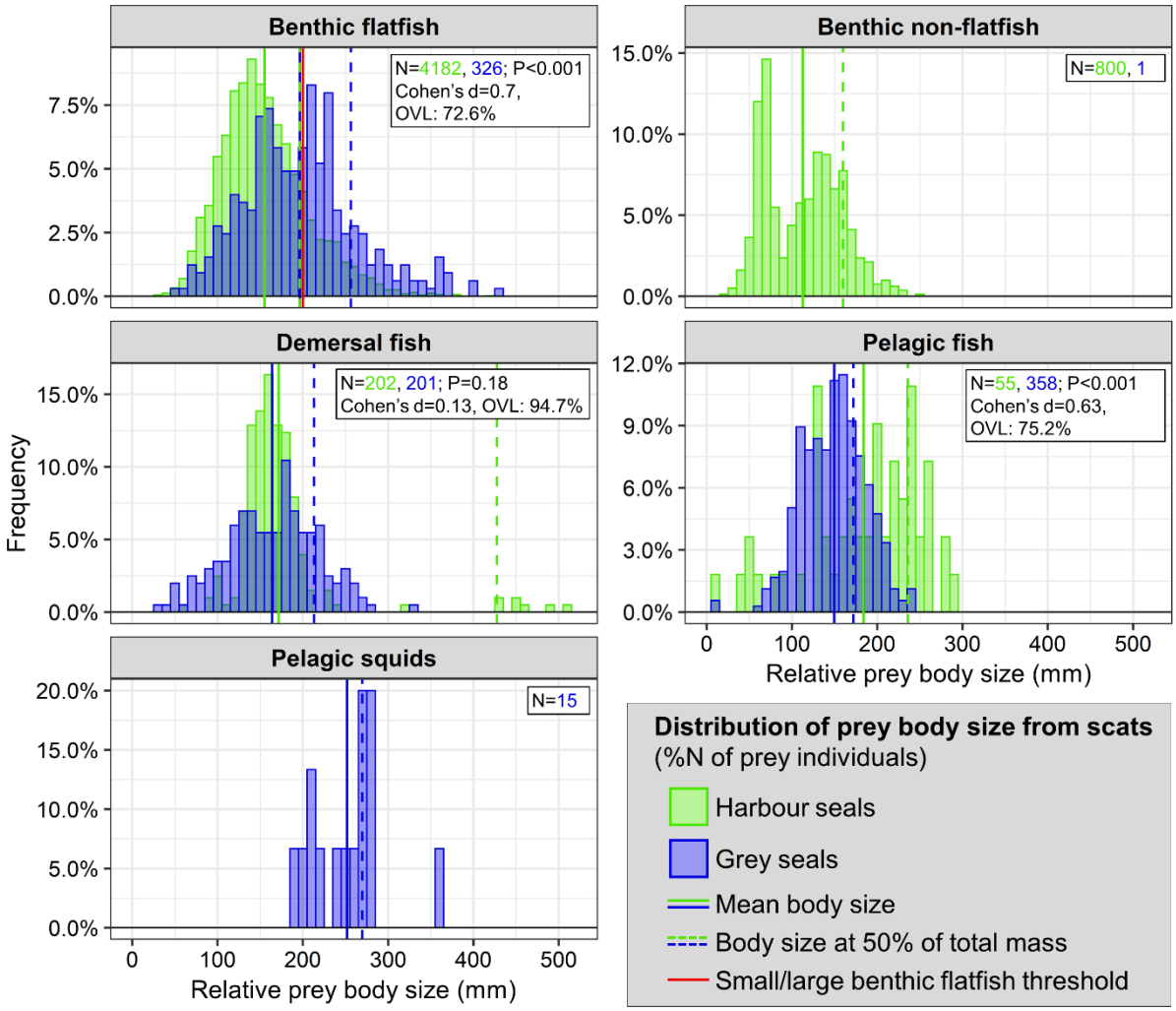


Figure 36 : Distribution de la taille corporelle des proies fonctionnelles consommées par les phoques veaux-marins et gris (détectées dans le contenu de 77 et 193 fèces respectivement). Tailles relatives des proies (en mm) estimées à partir des mesures d'otolithes de poissons et de becs de céphalopodes. Les traits pleins (vert/bleu) sont les moyennes de tailles de proies. Les traits pointillés sont la taille corporelle correspondant à 50% de la biomasse totale de ces proies consommées par les phoques. P : *P-value* de différence de moyenne de taille (t-test). La statistique *d* de Cohen quantifie la différence entre les deux distributions. OVL : le pourcentage de chevauchement des distributions selon la statistique de Cohen. [Body size distribution of functional prey consumed by harbour and grey seals (detected in the content of 77 and 193 scats respectively). Relative size of prey (in mm) estimated from fish otoliths and cephalopod beaks measurements. Solid lines (green/blue) are average prey sizes. Dotted lines are body size corresponding to 50% of total prey biomass consumed by seals. P: *P-value* of average size differences (t-test). Cohen's d statistic quantifies the differences between the two distributions. OVL: percentage of distributions overlapping according to Cohen's statistic.]

Les proies de plus grande taille contribuent de manière plus importante à la biomasse totale ingérée par les phoques que les plus petites proies. Ainsi la taille médiane des proies associée à 50% de la biomasse consommée par chaque espèce de phoque a été calculée à titre

informatif pour chaque groupe fonctionnel (lignes pointillées en Figure 36). Par exemple, cette valeur indique que 50% de la biomasse de poissons plats benthiques consommés sont de taille relative inférieure à 196 mm pour les phoques veaux-marins et 256 mm pour les phoques gris. Pour les poissons démersaux, cette valeur médiane de la biomasse consommée est nettement inférieure pour les phoques gris (213 mm) par rapport aux phoques veaux-marins (427 mm). Ceci qui peut s'expliquer par la présence de petits poissons démersaux de taille et masse réduites (lançons), et par la présence de quelques poissons démersaux de grande taille et masse importantes (mulets) (cf. Tableau 7). Enfin, pour les poissons pélagiques, la valeur médiane de biomasse correspond à des proies de 236 mm pour les phoques veaux-marins et de 172 mm pour les phoques gris.

4.2.3 Clusters alimentaires fonctionnels

Les clusters alimentaires de phoques veaux-marins et gris (Figure 37.A) sont caractérisés par des compositions typiques en groupes de proies fonctionnels différents, reflétant des typologies différentes de contenu des fèces en restes de proies (Figure 37.C). Les fèces issues des clusters 3, 5 et 6 sont exclusivement composées d'un seul type fonctionnel de proies, alors que celles issues des clusters 1, 2 et 4 ont un contenu partagé entre plusieurs types fonctionnels de proies.

Les fèces associées aux clusters 1 et 2 contiennent majoritairement des petits et grands poissons plats benthiques, complétés par une minorité d'autres types de proies (poissons non-plats benthiques, démersaux et pélagiques). La proportion (en masse reconstruite) de grands poissons plats benthiques ($\geq$ 200 mm) est significativement plus importante que celle des petits poissons plats ($<$ 200 mm) dans les fèces du cluster 1 (~50-75%). *A contrario*, c'est la proportion de petits poissons plats qui est significativement supérieure à celles des grands poissons plats dans les fèces du cluster 2 (~50-75%). Les fèces du cluster 3 incluent presque exclusivement des poissons démersaux, et celles du cluster 5 des poissons pélagiques. Les fèces du cluster 4 sont quant à elles caractérisées par une prépondérance d'encornets pélagiques, ainsi que par des quantités modérées de poissons démersaux, de grands poissons plats benthiques, et de quelques poissons pélagiques. Enfin, les fèces du cluster 6 contiennent une majorité de poissons non-plats benthiques, complétés par des faibles quantités de poissons démersaux et de poissons plats benthiques.

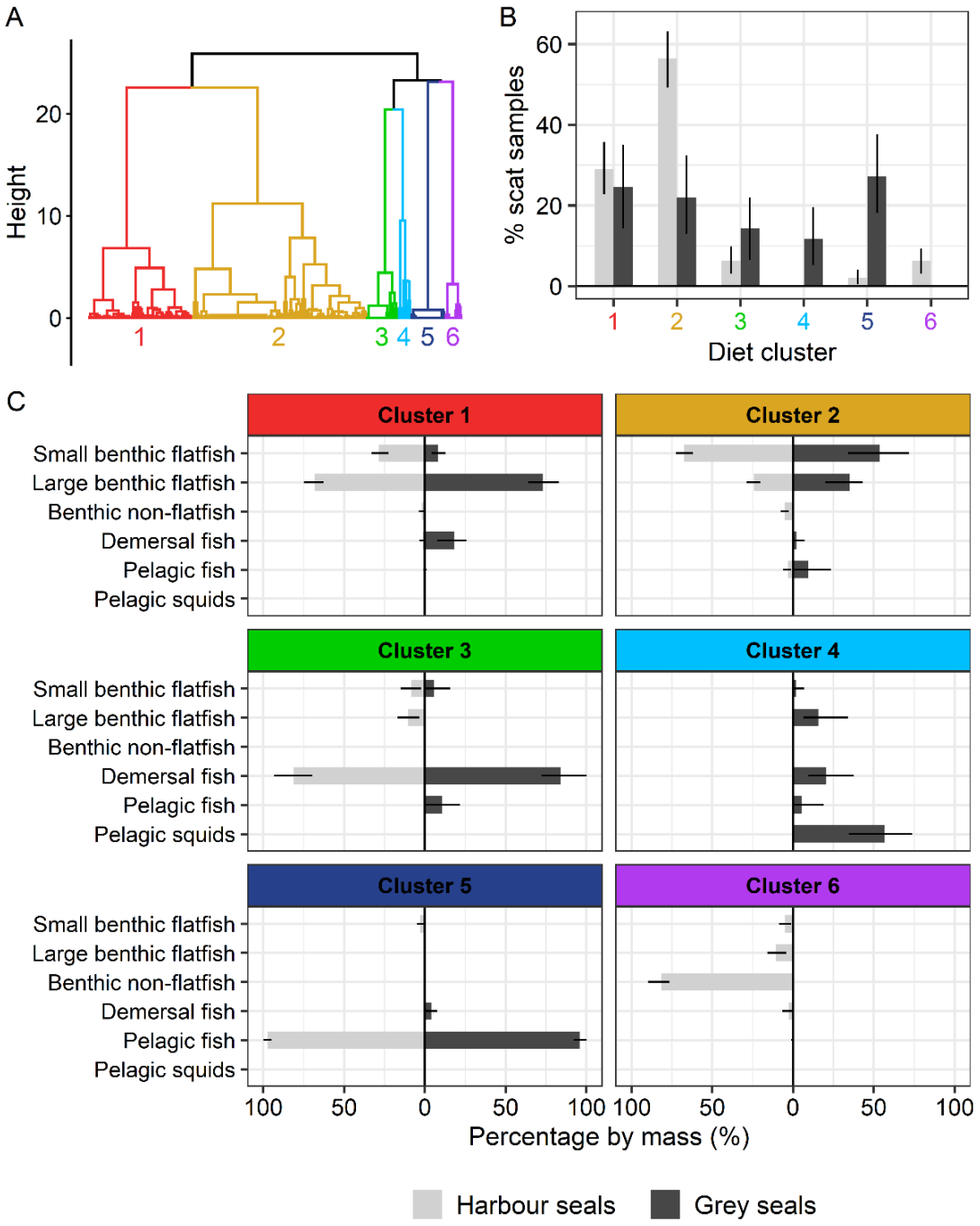


Figure 37 : Clusters alimentaires identifiés avec le contenu de 193 et 77 fèces de phoques veaux-marins et gris respectivement. **A** : Identification des six clusters alimentaires selon leur composition en proies fonctionnelles, par clustering hiérarchique. **B** : Pourcentage de fèces dans chaque cluster alimentaire pour chaque espèce de phoque. **C** : Composition des clusters en proies (en % de masse) basée sur le contenu des fèces associées à ces clusters. Barres d'erreurs : intervalle de confiance à 95% (CI95%). [Dietary clusters identified from 193 harbour seal and 77 grey seal scat samples. **A**: Identification of six diet clusters from scat samples according to prey composition (functional groups) by hierarchical clustering. **B**: Percentage of scat samples in each diet cluster for both seal species. **C**: The composition of each diet cluster (% prey mass) based on the scat samples associated with each cluster. Error bars: 95% confidence intervals (CI95%)].

Les fèces de phoques veaux-marins et gris sont inégalement distribuées dans les différents clusters alimentaires (Figure 37.B). La plupart des fèces de phoques veaux-marins (85.5% [80.3-90.2%]) et environ la moitié des fèces de phoques gris (46.8% [35.1-58.4%]) sont associées aux clusters 1 et 2. Ces deux clusters sont les seuls auxquels un haut pourcentage de fèces de chacune des deux espèces de phoques est associé. Ainsi, la plupart du chevauchement alimentaire interspécifique concerne les clusters 1 et 2. Le cluster 1, marqué par une forte prévalence de grands poissons plats benthiques, comptabilise environ un quart des fèces de phoques veaux-marins (29.0% [22.8-35.8%]) et gris (24.7% [14.3-35.1%]). Cependant, le cluster 2, caractérisé par une plus grande prévalence de petits poissons plats benthiques, compte près de la moitié des fèces de phoques veaux-marins (56.5% [49.2-63.2%]), mais un peu moins d'un quart des fèces de phoques gris (22.1% [13.0-32.5%]).

Les clusters 3 à 6, essentiellement caractérisés par des hautes proportions de proies fonctionnelles autres que des poissons plats benthiques, incluent ainsi environ la moitié des fèces de phoques gris (53.2% [41.6-64.9%]), et seulement environ un septième des fèces de phoques veaux-marins (14.5% [9.8-19.7%]). Parmi ces fèces, une part importante chez les phoques gris contient exclusivement des poissons démersaux (cluster 3 ; 14.3% [6.5-22.1%]) et pélagiques (cluster 5 ; 27.3% [18.2-37.7%]), alors que seule une faible part des fèces de phoques veaux-marins a une composition similaire en proies (6.2% [3.1-9.8%] et 2.1% [0.5-4.1%] pour les clusters 3 et 5 respectivement). Seules des fèces de phoques gris sont associées au cluster 4, marqué par une importante part d'encornets pélagiques et des traces modérées de poissons (démersaux ou benthiques), et représentent 11.7% [5.2-19.5%] de tous les échantillons. De la même façon, le cluster 6 est seulement défini par des fèces de phoques veaux-marins, avec une prévalence de poissons non-plats benthiques, et compte une faible part des échantillons (6.2% [3.1-9.3%]).

Un fort degré de chevauchement interspécifique a été détecté entre les régimes alimentaires de phoques veaux-marins et gris, sur la base du contenu de toutes leurs fèces en proies fonctionnelles : valeur d'indice de Pianka de 0.72 [0.53-0.82].

4.2.4 Variations saisonnières et interannuelles

Les variations saisonnières et interannuelles du régime alimentaire de phoques veaux-marins et gris ont été ici décrites par la distribution des fèces de chaque cluster alimentaire au

cours de périodes de trois années d'échantillonnage, séparément pour le printemps/été et pour l'automne/hiver (Figure 38). Seuls les résultats basés sur au moins huit fèces de phoques sont présentés ici afin de réduire le biais dans la détermination des variabilités saisonnières et interannuelles. Cependant, les résultats basés sur uniquement huit fèces peuvent uniquement produire une information préliminaire sur le régime alimentaire, et doivent être pris avec beaucoup de précautions (cf. fèces de phoques veaux-marins en automne/hiver en 2018-2019).

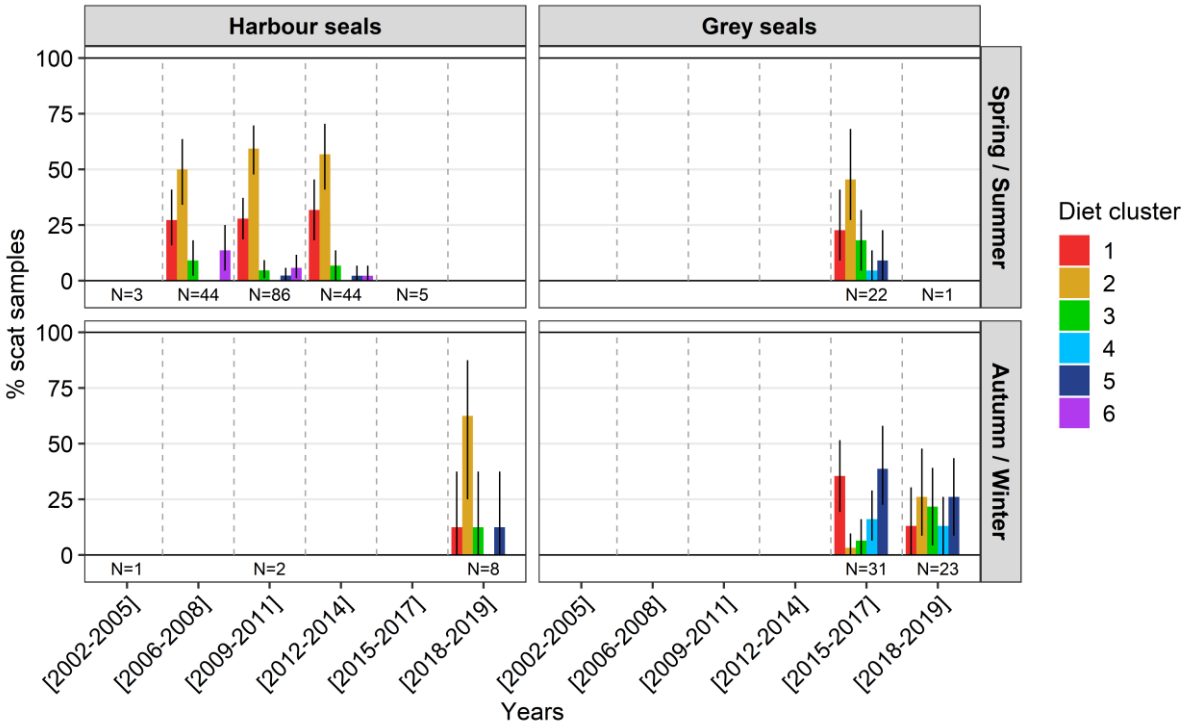


Figure 38 : Distribution en pourcentage des fèces de phoques au sein de chaque cluster alimentaire, au cours de six classes de 3 ans d'échantillonnages, de 2002 à 2019, au printemps/été et en automne/hiver, avec les barres d'erreur CI95%. Le nombre d'échantillons de fèces pour chaque classe d'année/saison est en-dessous des distributions. Seuls les résultats basés sur au moins 8 fèces sont ici présentés. [The percentage distribution of seal scat samples in each diet cluster along six 3-year sampling classes from 2002 to 2019, during spring/summer and autumn/winter periods, with CI95% error bars. The number of scats associated with each year-class/season is indicated under the distribution bars. Only results based on at least 8 scats are presented here.]

La proportion de fèces de phoques veaux-marins au sein des clusters alimentaires est plus ou moins stable au printemps/été, au cours de trois classes successives de trois ans, entre 2006 et 2014. Ainsi, au cours de ces neuf années, une grande part des fèces de phoques veaux-marins incluent essentiellement des petits et grands poissons plats benthiques (clusters 1 et 2) : 77.3% [65.9-88.6%] en 2006-2008 (N = 44), 87.2% [79.1-94.2%] en 2009-2011 (N = 86) et 88.6% [77.3-

97.7%] en 2012-2014 (N = 44). Les échantillons marqués par une prévalence de petits poissons plats (cluster 2) sont dominants au cours de cette période : de 50% [34.1-63.6%] des fèces en 2006-2008 jusqu'à 59.3% [47.7-69.8%] en 2009-2011. Le régime alimentaire printanier/estival des phoques veaux-marins est donc marqué par une faible variabilité interannuelle au cours de cette période. Malgré un nombre très restreint de fèces de phoques veaux-marins collectées en automne/hiver (N = 8 en 2018-2019), et l'exclusion des échantillons en 2002-2005 et en 2009-2011, en très petits nombres, la distribution de ces fèces est relativement similaire à celle du printemps/été puisque 75% [49.7-100%] de ces échantillons font partie des clusters 1 et 2.

La distribution des fèces de phoques gris au sein de chacun de ces clusters est beaucoup plus variable en automne/hiver pour cette espèce, que pour les phoques veaux-marins au printemps/été : un fort pourcentage de fèces collectées en 2015-2017 appartiennent aux clusters 1 (35.5% [19.4-51.6%]) et 5 (38.7% [22.6-58.1%]) – contenant des traces significatives de grands poissons plats et d'encornets pélagiques, respectivement – alors que les fèces collectées en 2018-2019 sont assez inégalement réparties entre clusters (13% [0-30.4%] pour le cluster 1, 26.1% [8.7-47.8%] pour le cluster 2, 21.7% [4.3-39.1%] pour le cluster 3, 13% [0-26.1%] pour le cluster 4 et 26.1% [8.7-43.5%] pour le cluster 5). Parmi les fèces de phoques gris collectées entre 2015 et 2019, seules 29.9% ont été trouvées au printemps/été, dont uniquement une trouvée en 2018-2019. La distribution observée pour le printemps/été en 2015-2017 est différente des autres distributions obtenues en automne/hiver, puisqu'une grande proportion de ces fèces contient des traces substantielles de petits et grands poissons plats (22.7% [9.1-40.9%] pour le cluster 1 et 45.5% [27.3-68.2%] pour le cluster 2). Les fèces de phoques gris sont ainsi caractérisées par des variabilités saisonnières et interannuelles plus élevées entre les différents clusters alimentaires que les fèces de phoques veaux-marins.

4.2.5 Structuration intraspécifique de l'image du régime alimentaire

Le chevauchement cumulé moyen du régime alimentaire en fonction du nombre d'échantillons de fèces (par rapport à l'image finale de régime alimentaire) suit correctement un modèle sigmoïdal de Hill pour les deux espèces ($R^2 > 0.999$ dans les deux cas, Tableau 9 et Figure 39).

Tableau 9 : Paramètres des modèles non-linéaires asymptotiques de Hill ajustés pour décrire la relation entre l'image cumulée moyenne du régime alimentaire et le nombre de fèces (chevauchement avec l'image finale du régime alimentaire mesuré par l'indice de Pianka) (cf. Figure 39). Les modèles ont été ajustés aux valeurs moyennes de Pianka déterminées par procédure de bootstrap avec rééchantillonnage aléatoire avec remise. Formule des modèles testés, selon les paramètres a, b, c et d : $Y=d+(a-d)/(1+(b/X)^c)$. [Parameters of non-linear asymptotic Hill's models adjusted to describe the relationship between mean cumulative diet image and the number of scats (overlap with the final diet image measured with the Pianka index) (cf. Figure 39). Models adjusted to mean Pianka values estimated from a bootstrap procedure by resampling with replacement. Formula of model tested, with parameters a, b, c and d: $Y=d+(a-d)/(1+(b/X)^c)$].

Species	Model parameters estimated				R^2
	a	b	c	d	
Harbour seals	1	1.18	1.1	0.52	> 0.999
Grey seals	1	0.99	0.89	0.08	> 0.999

Le modèle moyen ajusté aux données atteint un plateau (image cumulée du régime alimentaire fortement similaire de celle de l'image final, Pianka ≈ 1) pour un nombre de fèces analysées plus faible pour les phoques veaux-marins que pour les phoques gris (Figure 39). Ceci se caractérise par une valeur de Pianka de 0.95 (avec l'imagine finale du régime alimentaire) atteinte pour neuf fèces de phoques veaux-marins contre 23 fèces pour les phoques gris, et une valeur de Pianka de 0.98 atteinte pour 21 fèces de phoques veaux-marins et 58 fèces de phoques gris. Ce résultat illustre une plus forte variabilité intraspécifique de contenus de fèces pour les phoques gris que pour les phoques veaux-marins, et un plus fort degré de similarités de contenus entre fèces de phoques veaux-marins.

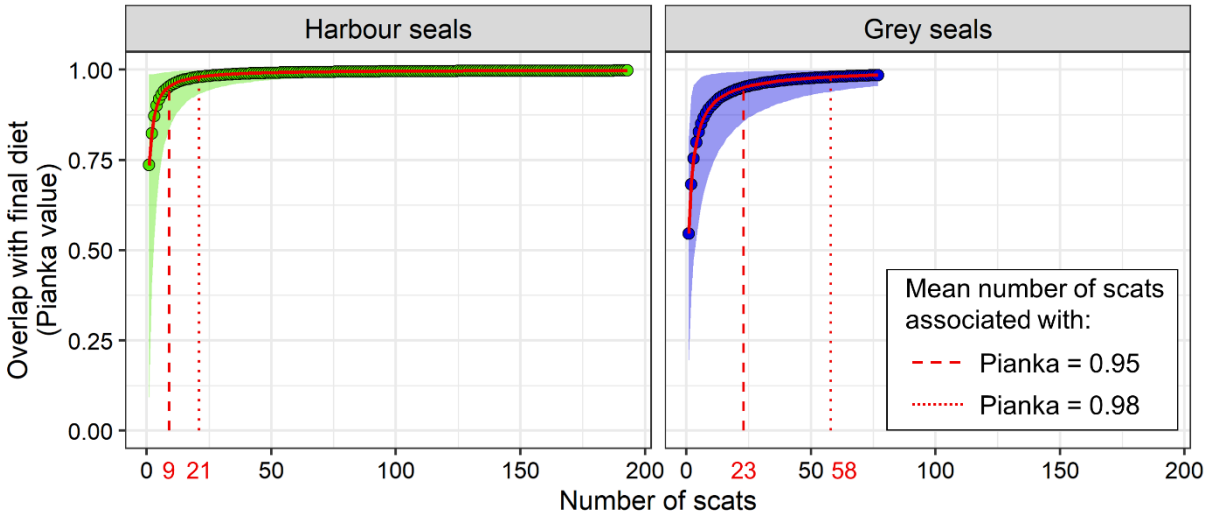


Figure 39 : Chevauchement cumulé entre l'image du régime alimentaire issue d'un nombre spécifique de fèces (successivement cumulées) et l'image finale du régime alimentaire avec toutes les fèces. Le chevauchement a été estimé avec l'indice de Pianka (0 : absence de chevauchement, 1 : chevauchement complet). Les valeurs moyennes (points) et l'intervalle de confiance à 95% (polygones) ont été estimées avec une procédure de bootstrap avec rééchantillonnage aléatoire avec remise de l'ensemble des fèces (par espèce de phoque). Les modèles non-linéaires asymptotiques de Hill ont été ajustés aux valeurs moyennes. Les lignes en tirets correspondent au nombre de fèces moyen pour *Pianka = 0.95*, et les lignes en pointillés au nombre de fèces moyen pour *Pianka = 0.98*. [Cumulative overlap between diet image from a specific number of scats (successively cumulated) and the final diet image with all scats. Overlap estimated with Pianka index (0: no overlap, 1: complete overlap). Mean values (points) and confidence interval at 95% (polygons) estimated from a bootstrap procedure by resampling scats with replacement (by seal species). Non-linear asymptotic Hill's models fitted to mean values. Dashed lines correspond to the average number of scats for *Pianka = 0.95*, and dotted lines to the average number of scats for *Pianka = 0.98*].

4.3 Niches isotopiques

Les valeurs isotopiques de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ mesurées le long des vibrisses prélevées sur les phoques veaux-marins et gris capturés en baie de Somme en 2008-2012 et en 2019 sont respectivement représentées en Figures 40 et 41. Considérant les potentielles variabilités de croissance de vibrisse entre les saisons et ces deux espèces, ces données sont ici représentées selon l'espèce et/ou le mois de prélèvement de la vibrisse. La représentation des valeurs par vibrisse sur ces figures, de la valeur la plus ancienne (extrémité de la vibrisse) à la valeur la plus récente (base de la vibrisse), renseigne sur la variabilité isotopique intra-individuelle. L'ensemble de ces données brutes ont été utilisées pour identifier les niches isotopiques (cf. sections ci-après).

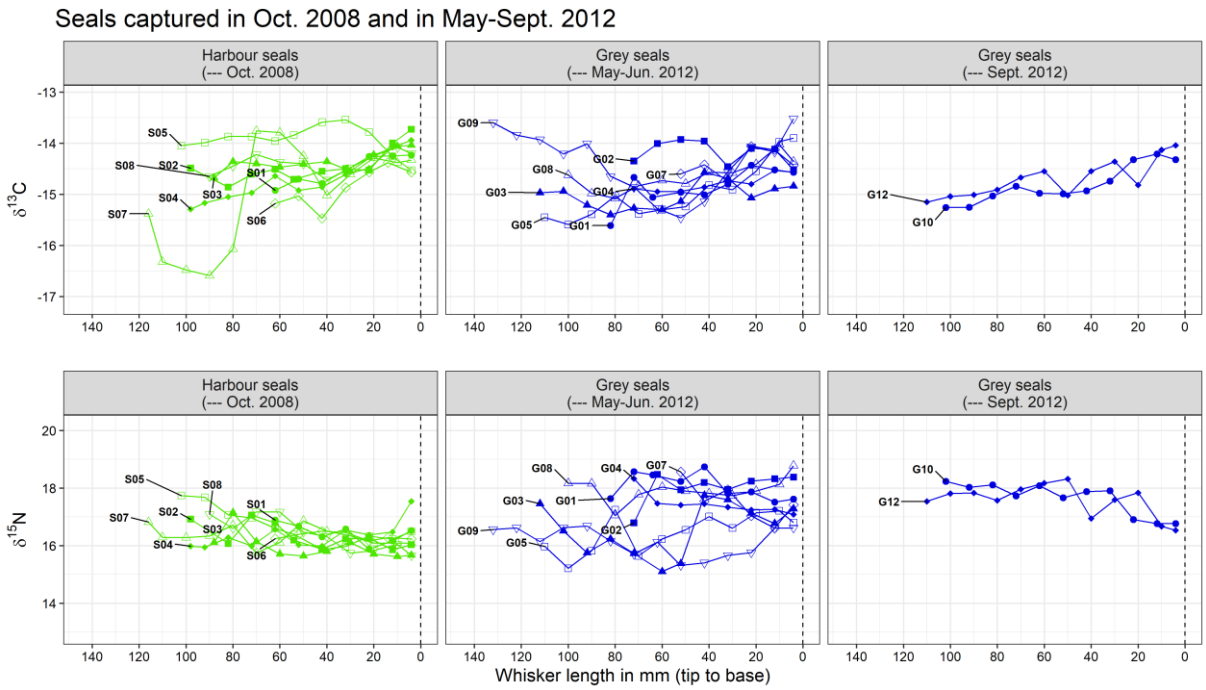


Figure 40 : Valeurs isotopiques brutes de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ mesurées le long des vibrisses de huit phoques veaux-marins et dix phoques gris, capturés en baie de Somme en 2008 et 2012 respectivement. Les données sont présentées selon leur distance sur la vibrisse par rapport à sa base (0 mm, cf. lignes pointillées grises), et ordonnées de l'extrémité à la base de la vibrisse, *i.e.* de la partie la plus âgée à la plus récente. [Raw $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope values measured along the whiskers of the eight harbour seals and ten grey seals captured in the Baie de Somme in 2008 and 2012 respectively. Data are ordered by distance to the base of the whisker (0 mm, indicated by dotted vertical lines) from tip to base, *i.e.* from the oldest to the newest part of the whisker growth.]

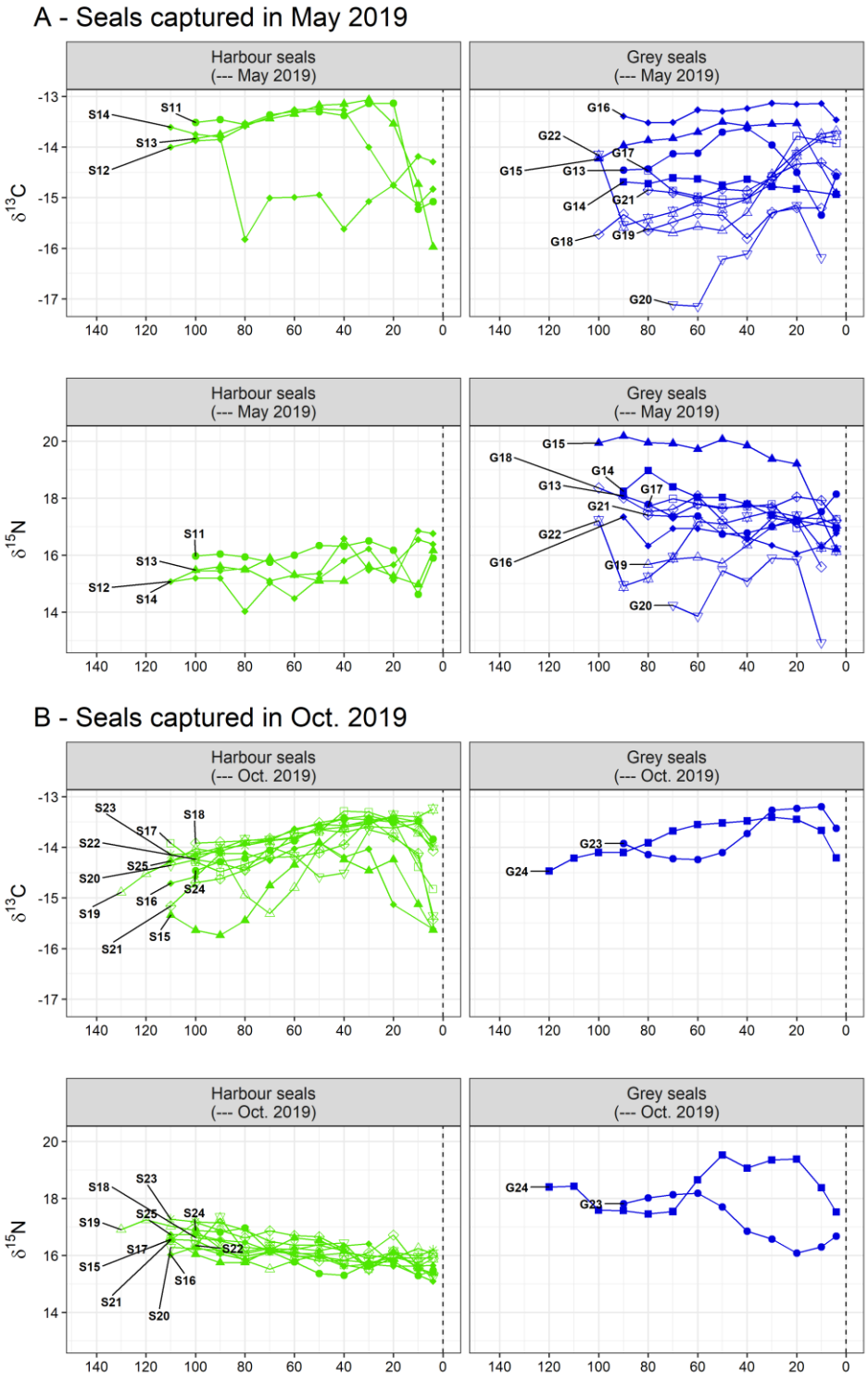


Figure 41 : Valeurs isotopiques brutes de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ mesurées le long des vibrisses de 15 phoques veaux-marins et 12 phoques gris, capturés en baie de Somme en 2019 (**A** : individus capturés en mai 2019, **B** : individus capturés en octobre 2019). Les données sont ordonnées de l'extrémité à la base de la vibrisse. [Raw $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope values measured along the whiskers of the 15 harbour seals and 12 grey seals captured in the Baie de Somme in 2019 (**A**: individuals captured in May 2019, **B**: individuals captured in October 2019). Data are ordered from tip to base of the whisker.]

4.3.1 Variabilité interannuelle et chevauchement interspécifique

La comparaison entre les deux périodes, 2008-2012 et 2019, des niches isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des phoques veaux-marins et gris, évaluées par modélisation Bayésienne sur la base de vibrisses individuelles, révèle des tendances similaires de localisation dans l'espace isotopique, de taille et de différences interspécifiques (Figure 42 ; probabilités d'appartenir aux niches en B).

Les niches isotopiques de phoques veaux-marins sont d'aires plus restreintes que celles des phoques gris dans les deux cas temporels d'étude (Figure 42.A et Figure 43.A) : 3.9‰ ² [Intervalle de crédibilité à 95%: 1.1-8.2‰ ²] *vs* 5.9‰ ² [2.3-10.8‰ ²] respectivement en 2008 et 2012, et 3.0‰ ² [1.4-5.1‰ ²] *vs* 14.7‰ ² [6.0-27.7‰ ²] en 2019. La probabilité que la niche isotopique des phoques gris soit plus grande que celle des phoques veaux-marins est respectivement de 0.775 en 2008-2012 et de 1 en 2019. La niche isotopique des phoques gris est vraisemblablement plus grande en 2019 qu'en 2012 (probabilité de supériorité : $p = 0.95$). Cependant, la niche isotopique des phoques veaux-marins est probablement assez similaire entre les deux périodes d'étude, puisque la probabilité que la niche de 2008 soit plus grande à celle de 2019 est faible ($p = 0.64$).

Le chevauchement entre les niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (Figure 43.B) représente 27% [9-45%] et 14% [4-26%] de l'aire totale de niche couverte par les deux espèces, sur la base des données acquises en 2008-2012 et en 2019 respectivement. Le pourcentage d'aire totale de niche chevauchante est vraisemblablement plus important en 2008-2012 par rapport à 2019 ($p = 0.882$). Aux deux périodes, la part de l'aire de la niche isotopique des phoques veaux-marins incluse dans celle des phoques gris (58% [23-100%] pour 2008-2012 et 72% [32-100%] pour 2019) est plus grande que la part de la niche isotopique des phoques gris incluse dans celle des phoques veaux-marins (36% [11-64%] pour 2008-2012 et 15% [5-29%] pour 2019). Ainsi, la niche des phoques veaux-marins est vraisemblablement plus incluse dans celle des phoques gris que le cas inverse, que ça soit en 2008-2012 ($p = 0.775$) ou en 2019 ($p = 1$). La part de la niche des phoques veaux-marins incluse dans celle des phoques gris est potentiellement supérieure en 2019 par rapport à 2008-2012 ($p = 0.677$). *A contrario*, la part de la niche des phoques gris incluse dans celle des phoques veaux-marins est vraisemblablement supérieure en 2008-2012 par rapport à 2019 ($p = 0.932$).

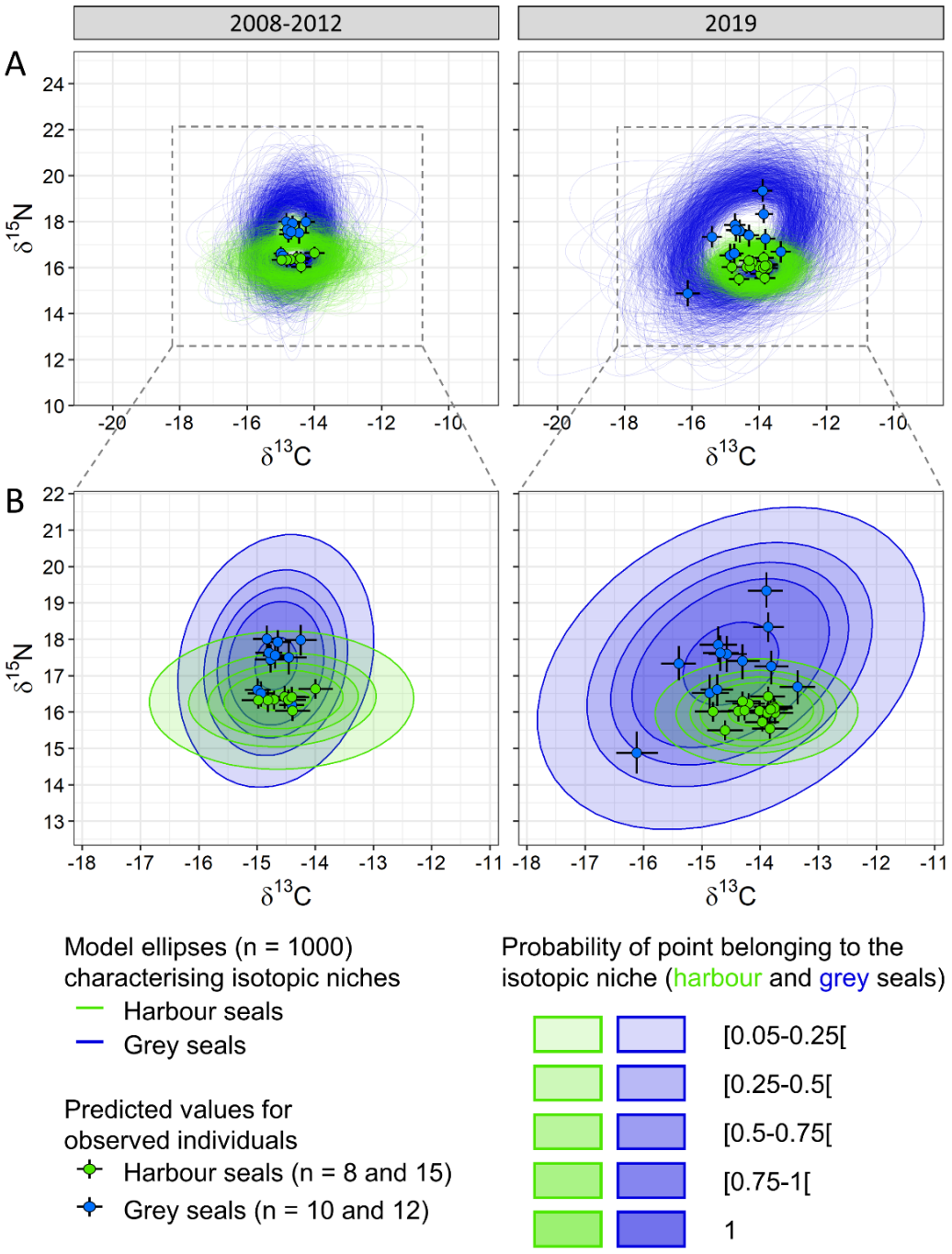


Figure 42 : Niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris évaluées par modélisation Bayésienne avec les ratios isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ mesurés le long d'une vibrisse de 8 et 15 phoques veaux-marins et de 10 et 12 phoques gris capturés en en 2008-2012 (**gauche**) et en 2019 (**droite**). **A** : Niches isotopiques caractérisées par les ellipses standard (95% d'intervalle de confiance) pour les phoques veaux-marins (vert) et gris (bleu). **B** : Gammes de probabilité d'un point isotopique $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ d'appartenir aux niches. [Isotopic niches of harbour and grey seals estimated using Bayesian modelling run on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope ratios measured along a whisker of 8 and 15 harbour seals and 10 and 12 grey seals captured in 2008-2012 (**left**) and in 2019 (**right**). **A**: Isotopic niches characterised by standard ellipses at a 95% confidence interval for harbour seals (green) and grey seals (blue). **B**: Ranges of probability of an isotopic point $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ to belong in the niches.]

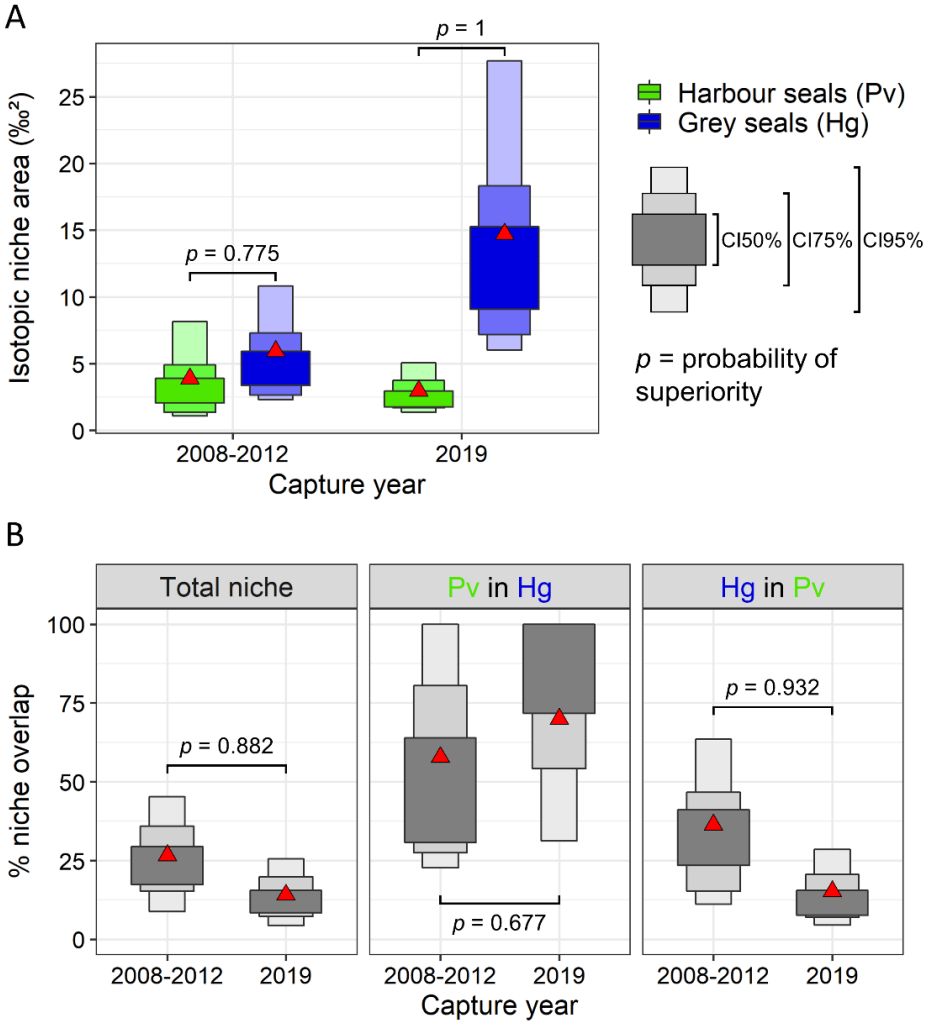


Figure 43 : **A** : Aires des niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (en ‰ ²) évaluées par modélisation Bayésienne avec les valeurs isotopiques de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ mesurées le long d'une vibrisse d'individus capturés en 2008-2012 et en 2019. **B** : Pourcentage de chevauchement d'aire entre les niches isotopiques des deux espèces de phoques, en 2008-2012 et 2019, mesuré pour l'aire totale de niche isotopique couverte par ces espèces (**gauche**), pour l'aire de la niche des phoques veaux-marins incluse dans celle des phoques gris (**milieu**), ou l'inverse (**droite**). Les boîtes sont les intervalles de crédibilité (CI) à 95%, 75% et 50%. Les triangles rouges sont les moyennes des valeurs prédites. [**A**: Areas of harbour and grey seal isotopic niches (in ‰ ²) identified from Bayesian modelling run on $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ isotopic values measured along a whisker of seal individuals captured in 2008-2012 and in 2019. **B**: Percentage of area overlap between both species' isotopic niches, in 2008-2012 and in 2019, measured for the total area covered by the two species (**left**), for the harbour seal isotopic niche nested within grey seal ones (**middle**), or the reverse (**right**). The boxes are credibility intervals (CI) at 95%, 75% and 50%. Red triangles are mean of predicted values].

4.3.2 Variabilité isotopique interindividuelle

➔ Positionnement des individus sur le chevauchement interspécifique

Les probabilités d'un point isotopique (en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) d'appartenir aux niches isotopiques (Figure 42.B) ont permis de calculer les probabilités d'être sur l'espace isotopique caractérisant un chevauchement entre les niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (Figure 44.A).

La quasi-totalité des phoques veaux-marins étudiés dans cette thèse ont des valeurs isotopiques prédites (par le modèle) au cœur des plus hautes probabilités de chevauchement interspécifique entre les niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (Figure 44.A), que ça soit en 2008-2012 ou en 2019. Les probabilités de chevauchement interspécifique associées aux valeurs isotopiques prédites pour chaque individu varient de 0.46 [0.15-0.71] pour le phoque veau-marin S13 en 2019 jusqu'à 0.99 [0.95-1] pour l'individu S21 en 2019 (Figure 44.B).

Seuls quelques individus de phoques gris tels que G03, G05 et G09 capturés en 2012, et G19 et G22 capturés en 2019 (et dans une moindre mesure G16), ont des valeurs isotopiques prédites proches de celles des phoques veaux-marins. Les valeurs isotopiques de ces individus sont donc caractérisées par des probabilités modérées de chevauchement interspécifique, (*e.g.* 0.27 [0.03-0.70] pour G16) voire fortes (0.98 [0.75-0.99] pour G05). Pour les trois phoques gris de 2019, cette probabilité est plus faible que pour les trois individus de 2012, et marquée par de fortes incertitudes. Les autres phoques gris ont des valeurs isotopiques prédites dans des gammes de probabilité de chevauchement interspécifique plus faibles, voire quasi-nulles.

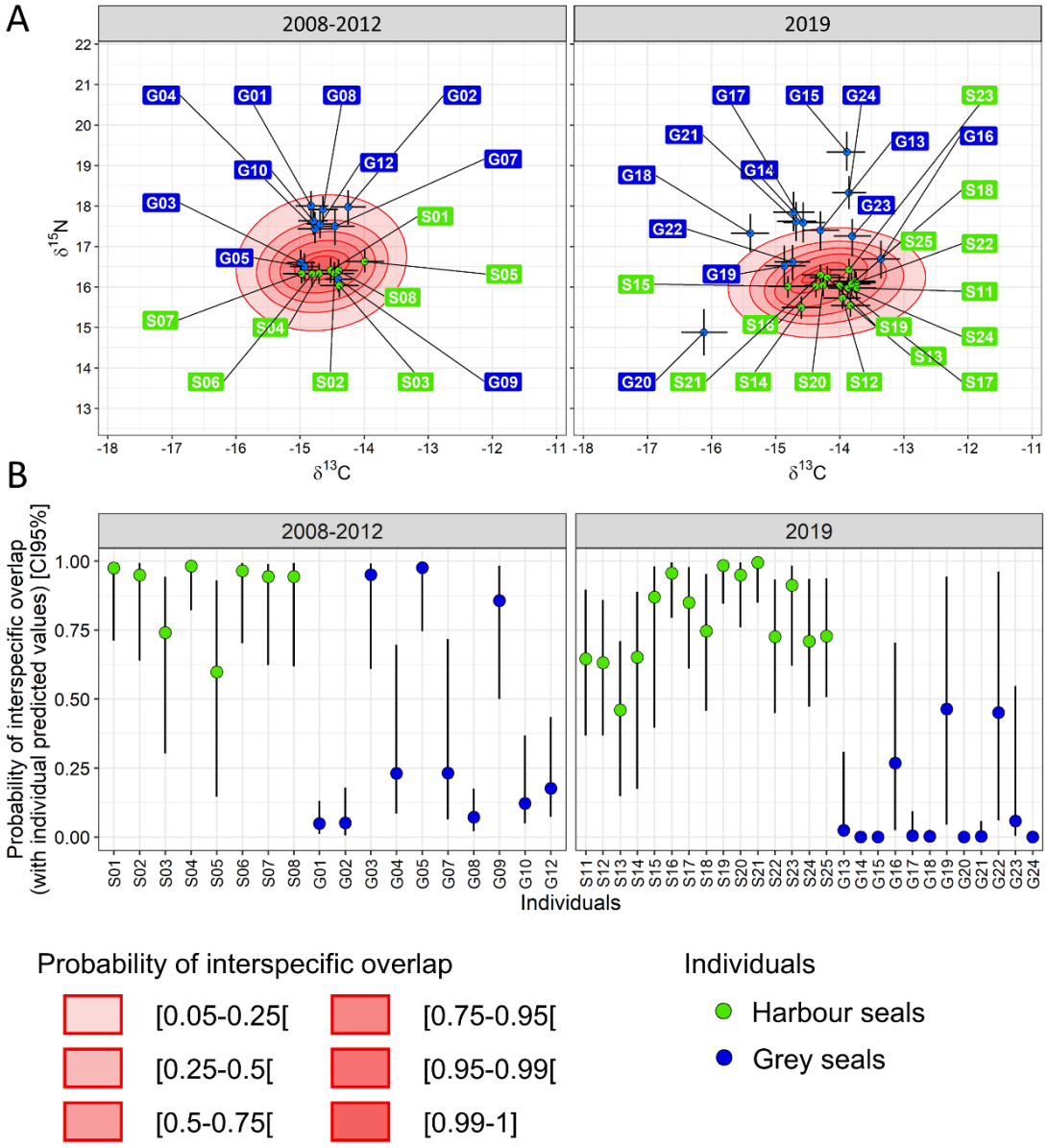


Figure 44 : **A** : Gammes de probabilité de chevauchement interspécifique des niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris. Les points sont les moyennes des valeurs isotopiques prédites pour chaque individu de phoque veau-marin et gris étudié, et les barres d'erreurs sont les intervalles de crédibilité à 95%. **B** : Probabilités de chevauchement interspécifique associées aux valeurs isotopiques prédites par le modèle pour chaque individu. [**A**: Ranges of probability of interspecific overlap between harbour and grey seal isotopic niches. Points are averages of predicted isotopic values for observed harbour and grey seal individuals, and error bars are credibility intervals at 95%. **B**: Probabilities of interspecific overlap related to predicted isotopic values for observed individuals].

➔ Variabilité interindividuelle intraspécifique

La variabilité interindividuelle intraspécifique des niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (cf. Figure 42.A) en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ a été caractérisée par le paramètre d'échelle donné en sortie de modèle (dans la matrice Ω) (Figure 45). La variabilité intraspécifique en $\delta^{13}C$ est de même ordre de grandeur entre les phoques veaux-marins et gris pour le cas d'étude le plus ancien (2008-2012) (0.5‰ [0.2-0.9‰] et 0.4‰ [0.2-0.7‰] respectivement), avec une probabilité 0.725 d'être plus restreinte pour les phoques gris. En revanche, pour le cas d'étude le plus récent (2019), la variabilité intraspécifique en $\delta^{13}C$ est supérieure pour les phoques gris (0.8‰ [0.4-1.2‰]) par rapport aux phoques veaux-marins (0.4‰ [0.3-0.7‰]) (probabilité de supériorité, $p = 0.956$). La variabilité intraspécifique en $\delta^{15}N$ est semblable pour les phoques veaux-marins en 2008 (0.4‰ [0.2-0.7‰]) et en 2019 (0.4‰ [0.2-0.6‰]). Pour les phoques gris, cette variabilité est de deux fois (0.8‰ [0.4-1.3‰] en 2012) à trois fois (1.1‰ [0.6-1.7‰]) supérieure à celle évaluée pour les phoques veaux-marins ($p = 0.943$ et 0.999 respectivement).

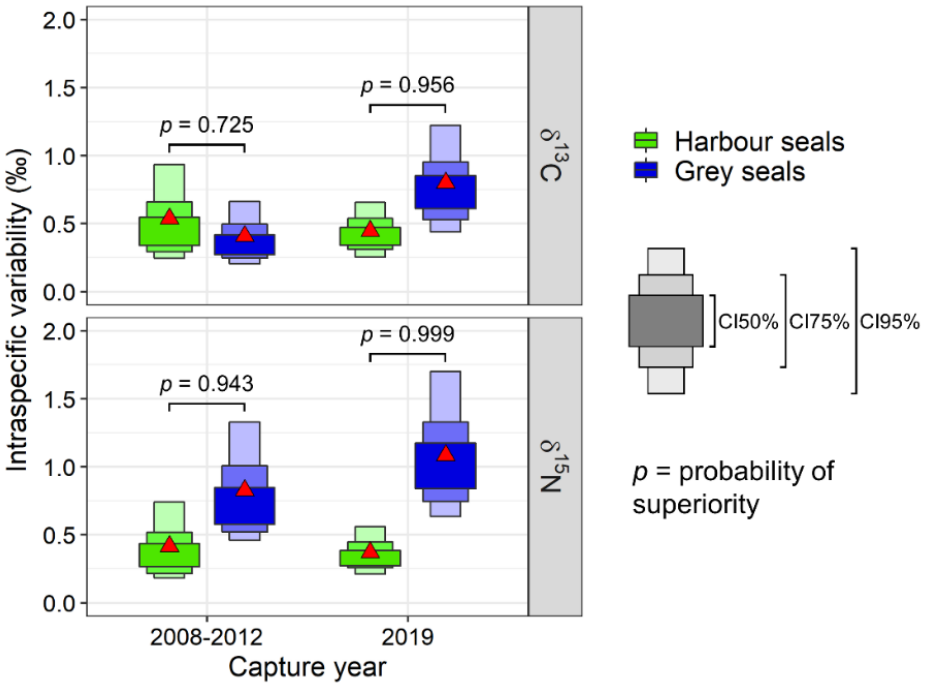


Figure 45 : Variabilité interindividuelle intraspécifique en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ des niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (évaluées par modélisation Bayésienne), caractérisée par le paramètre d'échelle de la matrice Ω en sortie de modèle. Les boîtes sont les intervalles de crédibilité (CI) à 95%, 75% et 50%. Les triangles rouges sont les moyennes des valeurs prédites. [Interindividual intraspecific variability in $\delta^{13}C$ and in $\delta^{15}N$ of harbour and grey seal isotopic niches (determined from Bayesian modelling), characterised by the scale parameter in the matrix Ω in model outputs. The boxes are credibility intervals (CI) at 95%, 75% and 50%. Red triangles are mean of predicted values].

4.3.3 Positionnement des valeurs isotopiques de proies potentielles par rapport aux niches isotopiques de phoques

Aux deux périodes d'étude, les compositions isotopiques de proies potentielles de phoques, après application de facteurs d'enrichissement trophiques (TEFs), sont localisées dans les gammes de probabilité des niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris (Figure 46).

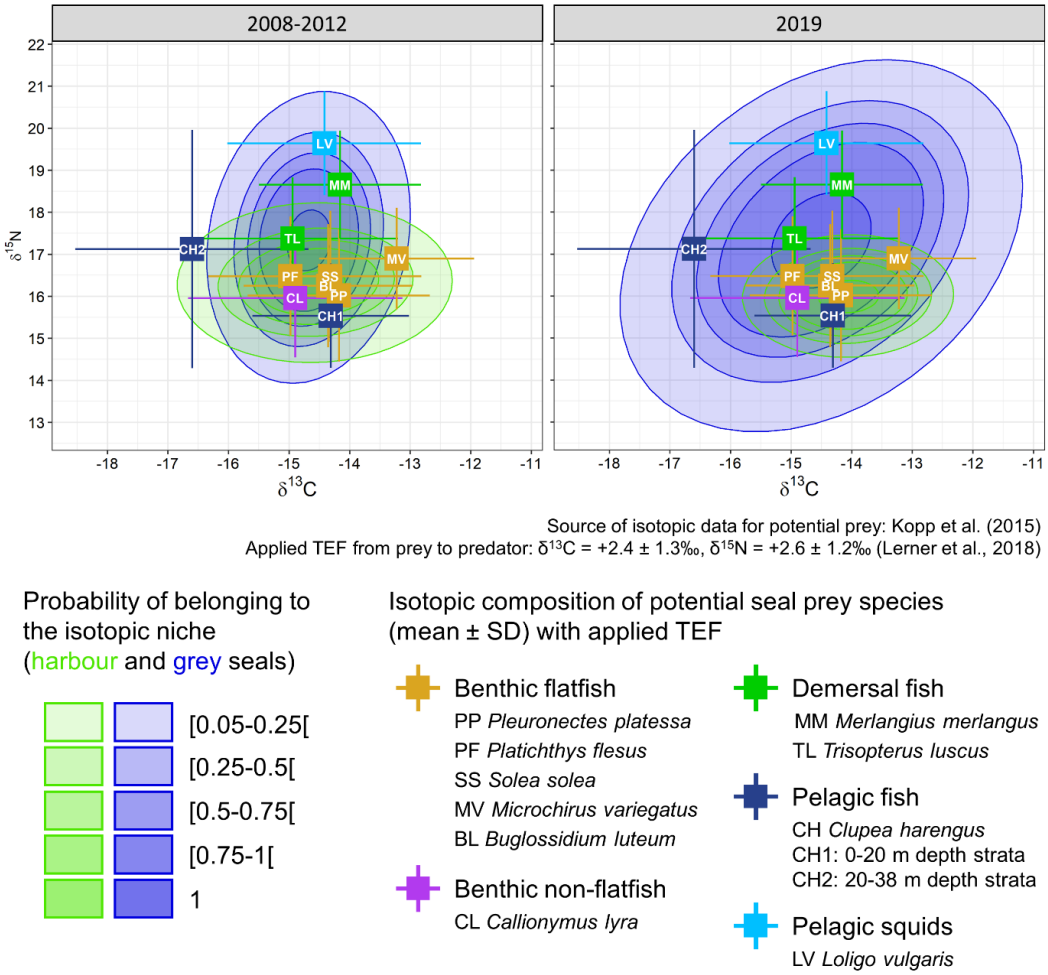


Figure 46 : Positionnement des valeurs isotopiques de proies potentielles en Manche Est par rapport aux niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris. Données isotopiques de proies potentielles issues de Kopp et al. (2015). TEF : Facteur d'Enrichissement Trophique. [Position of isotopic values of seal potential prey in the Eastern English Channel on harbour and grey seal isotopic niches. Isotopic data of potential prey from Kopp et al. (2015). TEF: Trophic Enrichment Factor].

Les poissons plats benthiques, qui constituent une part importante du régime alimentaire des phoques veaux-marins et une part notable de celui des phoques gris (cf. section 4.2 et Tableaux 7 et 8), sont isotopiquement localisés au cœur des niches de phoques veaux-marins (plus hautes probabilités de niches), à la fois en 2008 et en 2019. Seule la sole-perdrix commune

(*Microchirus variegatus*) est au niveau de plus faibles probabilités de niche. Ces mêmes espèces proies sont également localisées au cœur des niches isotopiques de phoques gris, excepté aussi pour les soles-perdrix en 2008-2012. Deux espèces de poissons démersaux, essentiellement observés dans le régime alimentaire des phoques gris, ont des valeurs isotopiques (+TEF) localisées au cœur des niches de phoques gris. Cependant, pour les phoques veaux-marins, ces proies sont soit au niveau des plus faibles probabilités de leurs niches (tacauds communs, *Trisopterus luscus*) soit en dehors de ces niches (merlans, *Merlangius merlangus*). Les encornets (*Loligo vulgaris*) pélagiques, identifiés comme proies potentielles pour les phoques gris, sont caractérisés par des valeurs isotopiques (+TEF) localisées exclusivement au niveau de hautes probabilités des niches de phoques gris, à la fois en 2012 et en 2019. Les dragonnets lyres (*Callionymus lyra*) sont situés au cœur des niches isotopiques des deux espèces de phoques, bien que ce type de poisson non-plat est exclusivement observé dans le régime alimentaire des phoques veaux-marins. De la même façon, les harengs de l'Atlantique (*Clupea harengus*) – poissons pélagiques exclusivement observés dans le régime alimentaire des phoques gris – ont des valeurs isotopiques (+TEF) localisées au cœur des niches isotopiques des deux espèces de phoques, pour les harengs échantillonnés en zones peu profondes (0-20m, détectés dans une voie benthique du réseau trophique ; cf. Kopp et al. 2015). Cependant, les valeurs isotopiques des harengs échantillonnés en zones plus profondes (20-38m, détectés sur une voie pélagique du réseau trophique), sont à la limite des niches isotopiques des deux espèces de phoques en 2008-2012, et au niveau de probabilités plus importantes de la niche des phoques gris en 2019 (bien que toujours essentiellement en dehors de la niche des phoques veaux-marins).

4.3.4 Isotope stable du soufre $\delta^{34}S$ dans les vibrisses de quatre individus

La mesure complémentaire de l'isotope stable du soufre $\delta^{34}S$ sur les vibrisses de deux phoques veaux-marins (S06 et S08) et de deux phoques gris (G03 et G05), aux segments suivant ceux utilisés pour les mesures de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$, a permis d'acquérir 6, 9, 12 et 10 valeurs de $\delta^{34}S$ pour les individus S06, S08, G03 et G08 respectivement (Figure 47). Les valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$ mesurées le long de la vibrisse (prélevée sur chacun des quatre individus) sont présentées des valeurs les plus anciennes aux plus récentes (*i.e.* de l'extrémité à la base de la vibrisse) (Figure 47.A). Cette figure montre la variabilité isotopique intra-individuelle au cours de la croissance de la vibrisse. Ces quatre individus avaient été sélectionnés pour analyses,

au vu de leur localisation au sein des niches isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des phoques veaux-marins et gris, et du chevauchement interspécifique (cf. Figures 42 et 44) : individus S06 et S08 au cœur de la niche de phoques veaux-marins avec des valeurs isotopiques similaires, phoque gris G03 avec des valeurs isotopiques proches des phoques veaux-marins et donc au cœur du chevauchement interspécifique, et phoque gris G08 se distinguant par des valeurs prédites en $\delta^{15}N$ supérieures à celles des précédents individus (dans des gammes de probabilité de chevauchement interspécifique plus faibles).

Les $\delta^{34}S$ moyens diffèrent significativement entre les quatre individus (ANOVA, $F = 34.9$, $P < 0.001$), avec des comparaisons par paires significatives (Post Hoc de Tuckey, $P < 0.001$), excepté entre S06 et S08 ($P = 0.14$) et entre G03 et G05 ($P = 0.052$) (Figure 47.B). L'ensemble de ces valeurs isotopiques individuelles brutes en $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$ ont été utilisées pour évaluer les niches isotopiques individuelles dans ces trois dimensions (Figure 48).

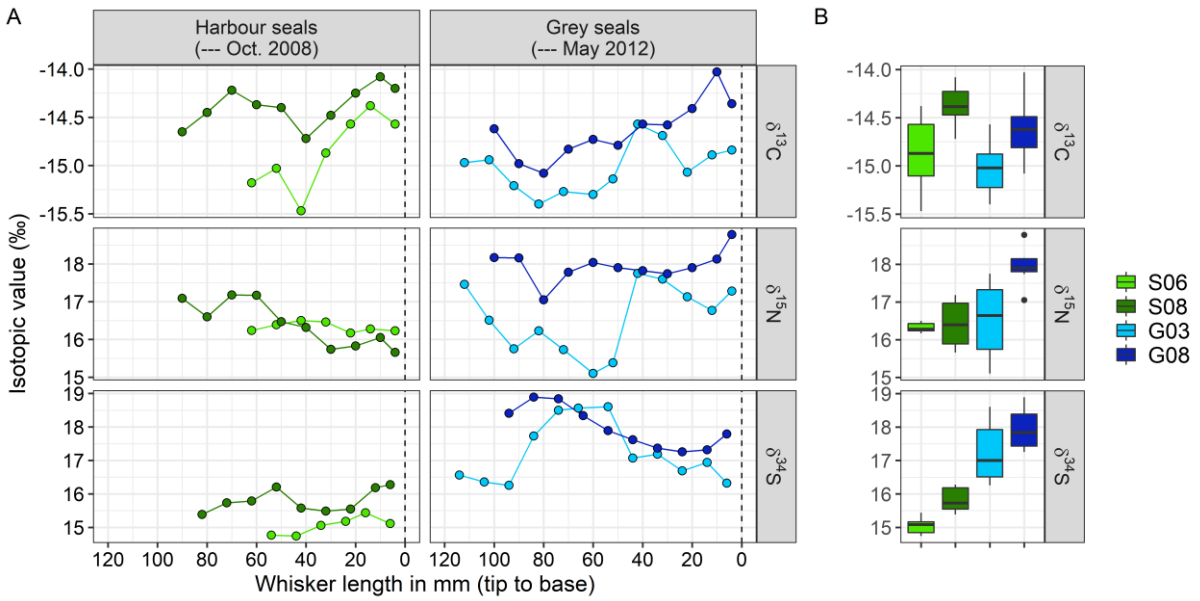


Figure 47 : Valeurs isotopiques brutes de $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et de $\delta^{34}S$ mesurées le long des vibrisses de deux phoques veaux-marins (S06 et S08) et de deux phoques gris (G03 et G05). **A** : données ordonnées de l'extrémité à la base de la vibrisse. **B** : distribution des valeurs isotopiques par individu. [Raw $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ and $\delta^{34}S$ stable isotope values measured along the whiskers of two harbour seals (S06 et S08) and two grey seals (G03 et G05). **A**: Data are ordered from tip to base of the whisker. **B**: distribution of individual isotopic values].

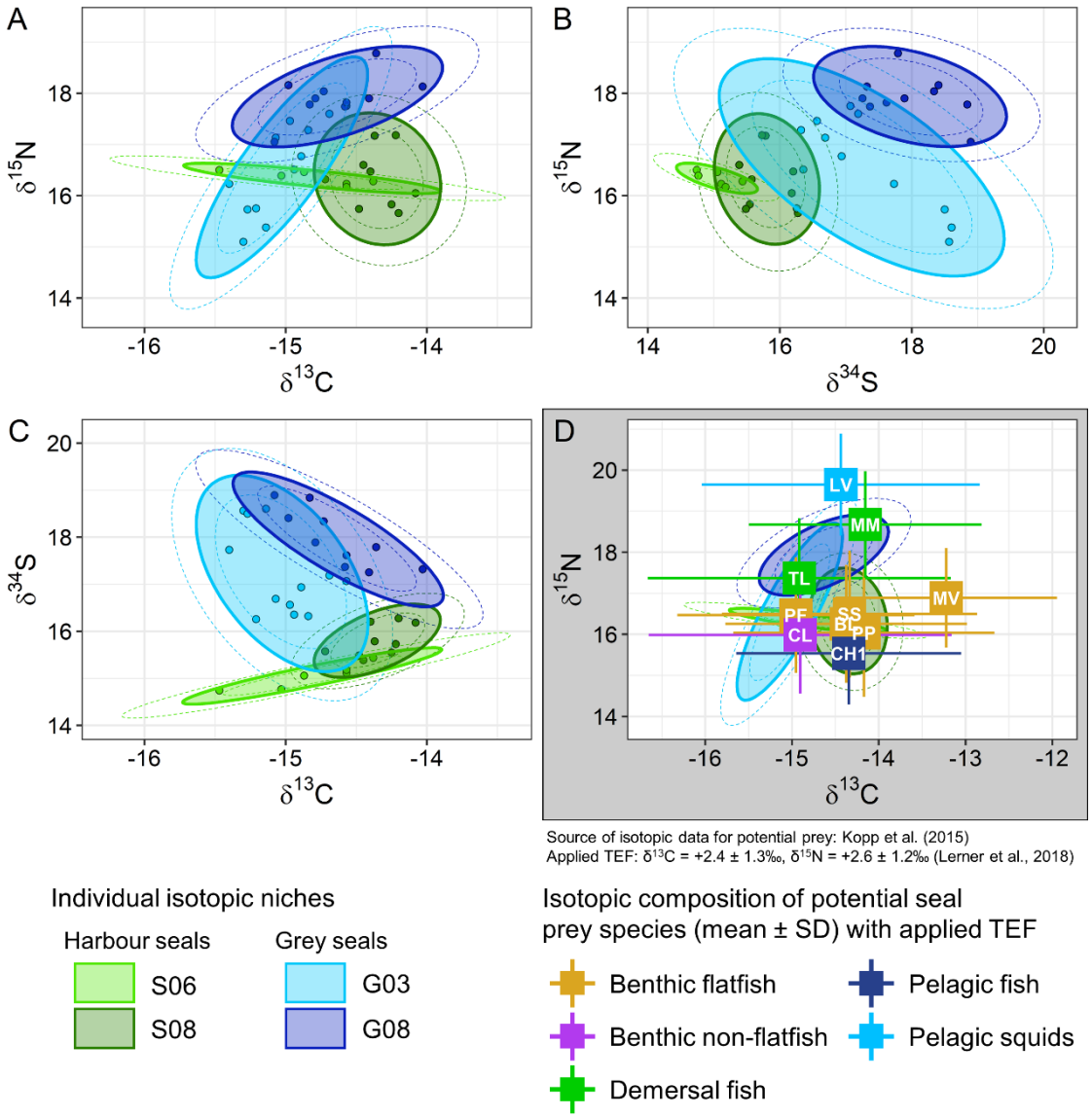


Figure 48 : Niches isotopiques individuelles de deux phoques veaux-marins (S06 et S08) et de deux phoques gris (G03 et G05) évaluées par modélisation Bayésienne dans avec les ratios isotopiques $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$ mesurés le long de leurs vibrisses. Les mesures de $\delta^{34}S$ ont été obtenues pour le segment de vibrisse suivant celui pour les mesures en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. **A**, **B**, **C** : Niches isotopiques individuelles en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$ respectivement. L'ellipse en ligne solide correspond à la moyenne des ellipses issues du modèle, et les ellipses en pointillés à la moyenne des 10% des ellipses les plus petites et grandes. Points : valeurs isotopiques brutes. **D** : Positionnement des valeurs isotopiques de proies potentielles par rapport aux niches isotopiques individuelles (voir détails en légende de la Figure 46). [Individual isotopic niches of two harbour seals (S06 and S08) and two grey seals (G03 and G08) estimated using Bayesian modelling run on $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$ stable isotope ratios measured along their whisker. $\delta^{34}S$ measures were obtained for the whisker segment following those with $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ measures. **A**, **B**, **C**: Individual niches in $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$ respectively. Solid ellipse is the average of all ellipses from the model, and dashed ellipses are the average of 10% smallest and largest ellipses. Points: raw isotopic values. **D**: Position of isotopic values of seal potential prey on isotopic niches (details in the caption and in the legend of Figure 46)].

Les niches isotopiques en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$ des quatre individus sont caractérisées par une aire plus restreinte pour le phoque veau-marin S06 (0.5‰ [0.2-0.9‰]), expliquée par la faible variabilité intra-individuelle en $\delta^{15}N$, par rapport aux trois autres individus (jusqu'à une aire de 2.3‰ [1.2-3.7‰] pour le phoque gris G03) (Figure 48.A). La niche isotopique du phoque veau-marin S06 est également bien plus restreinte dans l'espace isotopique $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ (0.4‰ [0.2-0.7‰]), découlant de la faible variabilité des valeurs de ces deux isotopes stables pour cet individu, par rapport aux niches des trois autres individus (de 3.2‰ [1.7-5.6‰] pour S08 jusqu'à 11.1‰ [5.9-18.0‰] pour G03) (Figure 48.B). Enfin, les niches isotopiques en $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$ sont caractérisées par des aires s'échelonnant de 0.7‰ [0.3-1.2‰] pour le phoque veau-marin S06 à 3.5‰ [1.6-5.5‰] pour le phoque gris G03. Dans les deux espaces isotopiques avec la nouvelle dimension en $\delta^{34}S$, les niches isotopiques des deux phoques gris sont donc étendues sur une gamme de $\delta^{34}S$ plus large et de valeurs globalement plus élevées que les niches des deux phoques veaux-marins.

Les niches isotopiques individuelles se chevauchent de façon inégale entre les trois espaces isotopiques testés ($\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$). Ainsi, par exemple, la part des niches isotopiques du phoque veau-marin S06 incluses dans celles du phoque gris G03 est élevée en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$ (41% [16-63%] de l'aire de sa niche), mais vraisemblablement plus restreinte en $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ (7% [0-54%]) et en $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$ (17% [0-57%]) – les probabilités d'avoir un chevauchement inférieur à celui en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$ sont respectivement de 0.925 et 0.836. Dans ce cas de comparaison, l'ajout d'une troisième dimension ($\delta^{34}S$) induit un chevauchement moins élevé. Inversement, la part des niches isotopiques du phoque veau-marin S08 incluses dans celles du phoque gris G03 est quant à elle plus restreinte en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$ (10% [0-27%]) qu'en $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ (46% [15-100%]) (probabilité d'être inférieure en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$ de 0.946), et intermédiaire en $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$ (27% [0-69%]). Enfin, la ségrégation observée entre la niche isotopique du phoque gris G08 et celles des phoques veaux-marins S06 et S08 en $\delta^{13}C$-$\delta^{15}N$ est renforcée par les niches évaluées dans les deux autres espaces isotopiques avec ajout du $\delta^{34}S$.

Les compositions isotopiques des proies potentielles de phoques $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$, après application de facteurs d'enrichissement trophiques (TEFs), sont localisées au niveau des niches individuelles des quatre individus testés, excepté pour les soles-perdrix communes (*Microchirus variegatus*, MV) (Figure 48.D). Les poissons plats benthiques, identifiés comme proies principales dans les fèces de phoques veaux-marins et majeures dans les fèces de phoques gris, sont positionnés au niveau des niches isotopiques individuelles des phoques veaux-marins S06

et S08, ainsi qu'au niveau d'une partie de la niche du phoque gris G03. Les harengs de l'Atlantique (*Clupea harengus*) en zones peu profondes (0-20 m, CH1), exclusivement observés dans les fèces de phoques gris, sont uniquement en bordure de la niche de G03. Les dragonnets lyres (*Callionymus lyra*, CL), considérés comme proie potentielle exclusivement pour les phoques veaux-marins, sont au niveau des niches individuelles de phoques veaux-marins. Au niveau de gammes isotopiques correspondant aux valeurs des poissons plats benthiques et des poissons pélagiques (+TEFs) (~-16--13 ‰ en $\delta^{13}C$ et ~15-17 ‰ en $\delta^{15}N$), les niches isotopiques de G03 en $\delta^{34}S$-$\delta^{15}N$ et en $\delta^{13}C$-$\delta^{34}S$ s'étendent vers des valeurs de $\delta^{34}S$ plus élevées que pour les deux phoques veaux-marins (cf. Figure 48.B et C). Enfin, les poissons démersaux, principalement identifiés dans les fèces de phoques gris, sont positionnés au niveau de la niche du phoque gris G08, ainsi qu'une partie de la niche de G03. À valeurs isotopiques de $\delta^{15}N$ équivalentes aux poissons démersaux, la niche de G03 tend vers des valeurs plus faibles en $\delta^{34}S$.

4.4 Zones de chasse

4.4.1 Comparaison interspécifique

Les zones de chasse de phoques veaux-marins et gris, évaluées en regroupant l'ensemble des individus par espèce, sont globalement caractérisées par des étendues spatiales de même tendance entre les individus suivis depuis la baie de Somme en 2008 et 2012 (9 phoques veaux-marins et 11 phoques gris respectivement ; Figure 49, à gauche) et ceux suivis en 2019 (15 phoques veaux-marins et 12 phoques gris ; Figure 49, à droite).

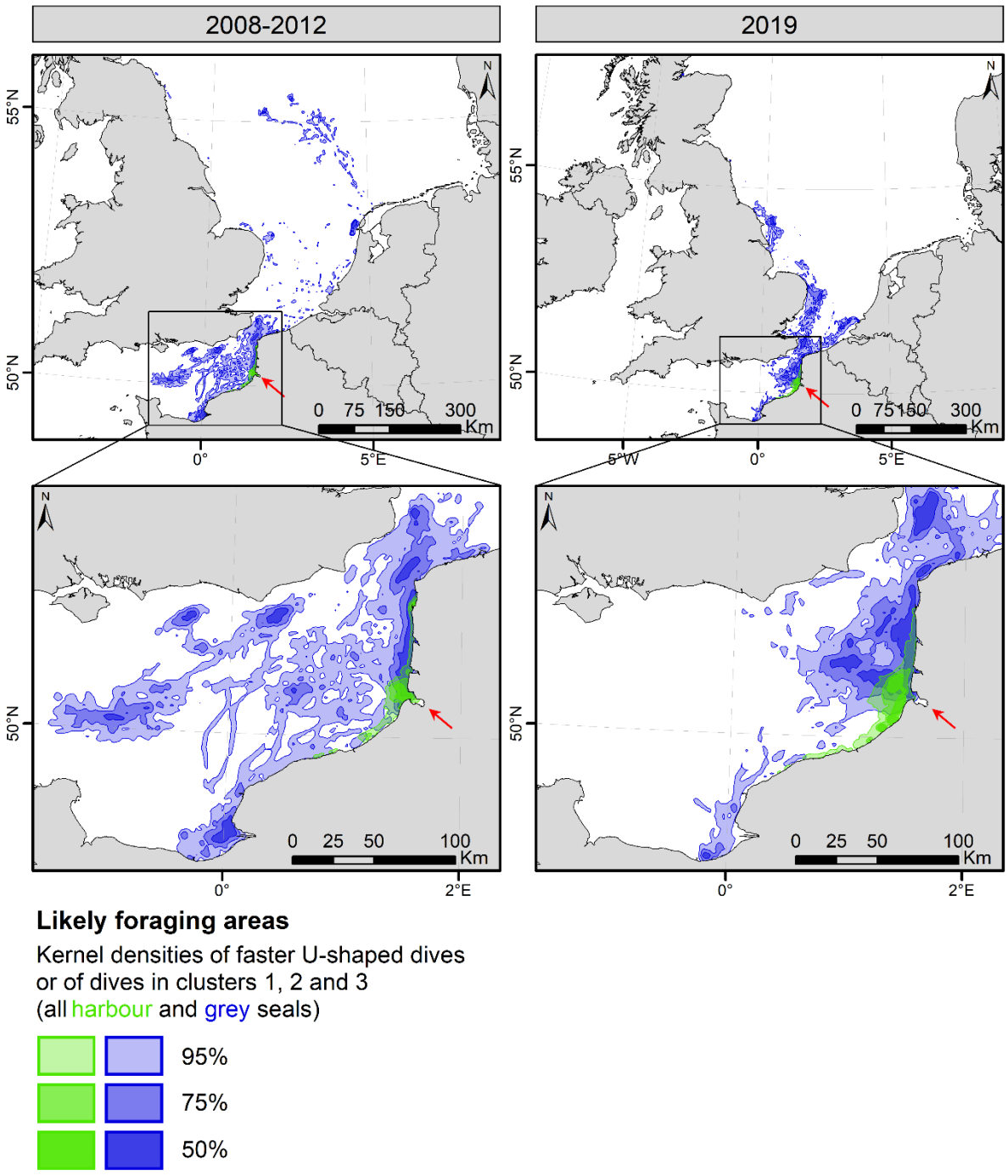


Figure 49 : Zones de chasse de l'ensemble des phoques veaux-marins et phoques gris capturés en baie de Somme (flèche rouge) en 2008 et 2012 respectivement (9 et 11 individus respectivement ; **gauche**) et en 2019 (15 et 12 individus respectivement ; **droite**), et suivis avec des balises GPS/GSM. Les zones de chasse probable de chaque individu sont caractérisées par les densités spatiales de Kernels (50%, 75% et 95%) des plongées de chasse probable. [Foraging areas of all of the harbour and grey seals captured in the Baie de Somme (red arrow) in 2008 and 2012 respectively (9 and 11 individuals respectively; **left**) and in 2019 (15 and 12 individuals respectively; **right**), and tracked with GPS/GSM tags. Likely foraging areas of each individual are characterised by spatial kernel densities (50%, 75%, 95%) of likely foraging dives].

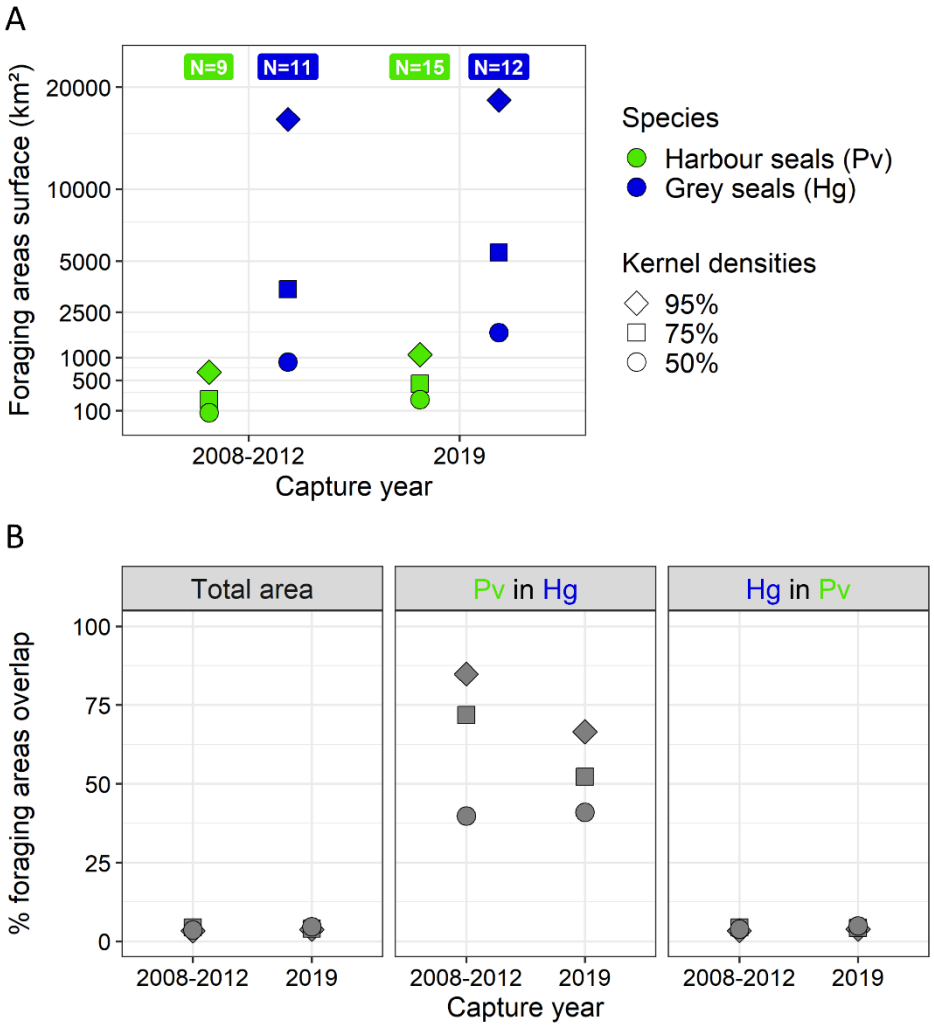


Figure 50 : **A** : Superficie des zones de chasse (km^2) évaluées pour l'ensemble des phoques veaux-marins et phoques gris capturés en baie de Somme en 2008-2012 et en 2019, caractérisées par les densités de Kernels à 95%, 75% et 50% de plongées de chasse probable (cf. Figure 49). **B** : Pourcentage de chevauchement de superficie entre les zones de chasse des deux espèces de phoques, en 2008-2012 et en 2019, pour les trois types de kernels, mesuré pour l'aire totale de chasse couverte par ces espèces (**gauche**), pour l'aire des zones de chasse de phoques veaux-marins incluses dans celles de phoques gris (**milieu**), ou l'inverse (**droite**). [**A**: Surface of foraging areas (km^2) identified for all harbour and grey seals captured in the Baie de Somme in 2008-2012 and in 2019, characterised by kernel densities at 95%, 75% and 50% of likely foraging dives (cf. Figure 49). **B**: Percentage of surface overlap between the foraging areas of both species, in 2008-2012 and in 2019, for the three kernel types, for the total area covered by the two species (**left**), for the harbour seal foraging areas nested within grey seal ones (**middle**), or the reverse (**right**)].

Dans les deux cas temporels d'étude, les zones de chasse de l'ensemble des phoques veaux-marins sont très côtières et sensiblement proches du site de capture (baie de Somme). Que ça soit pour les zones de chasse étendues (*i.e.* Kernels à 95%) ou les zones de chasse restreintes (*i.e.* Kernels à 50%) de phoques veaux-marins, celles-ci sont de superficies légèrement plus

restreintes en 2008 (656 km² et 85 km² respectivement) par rapport à 2019 (1076 km² et 211 km² respectivement). Leurs zones de chasse étendues et restreintes sont donc respectivement 1.6 et 2.5 fois plus étendues en 2019 qu'en 2012.

Les zones de chasse de l'ensemble des phoques gris sont quant à elles plus largement étendues spatialement, jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres de la baie de Somme, en Manche Est et en mer du Nord, ainsi qu'en zones côtières à proximité immédiate de ce site de capture et des estuaires adjacents (baie d'Authie et baie de Canche) similairement aux phoques veaux-marins. La superficie des zones de chasse de l'ensemble des phoques gris est considérablement supérieure à celles des phoques veaux-marins : 16465 km² et 888 km² en 2012, et 18520 km² et 1745 km² en 2019, pour les zones de chasse étendues et restreintes respectivement (Figure 50.A). Les zones de chasse étendues des phoques gris sont donc 25 et 17 fois plus grandes que celles des phoques veaux-marins, en 2008 et 2019 respectivement. Les zones de chasse étendues de phoques gris sont relativement similaires entre 2012 et 2019, mais les zones de chasse restreintes sont quant à elles deux fois plus étendues en 2019 qu'en 2012.

Sur la superficie totale couverte par les zones de chasse des deux espèces, seule une petite part était caractérisée par un chevauchement interspécifique (Figure 50.B) : 3% et 4% des zones de chasse (étendues et restreintes respectivement) se recoupent en 2008-2012, et 4% et 5% respectivement en 2019. Une grande part des zones de chasse de phoques veaux-marins, plus restreintes, sont englobées aux zones de chasse de phoques gris, plus étendues : 85% et 40% de recoupement des zones de chasse (étendues et restreintes respectivement) en 2008-2012, et 67% et 41% respectivement en 2019. Ceci correspond donc à plus d'un tiers des zones de chasse restreintes de phoques veaux-marins englobées dans celles des phoques gris, et plus de deux tiers des zones étendues. À l'inverse, la part des zones de chasse de phoques gris incluses dans celles de phoques veaux-marins est considérablement plus restreinte : 3% et 4% de recoupement des zones de chasse (étendues et restreintes respectivement) en 2008-2012, et 4% et 5% respectivement en 2019.

Les zones de chasse de phoques veaux-marins sont marquées par de fortes similarités de localisation entre les deux périodes d'étude : 77% de superficie des zones de chasse étendues de 2008 sont incluses à celles de 2019. En revanche, les zones de chasse de phoques gris sont plus variables entre ces deux périodes d'étude : celle-ci sont principalement localisées en Manche Est en 2012, et à la fois en Manche Est et en mer du Nord en 2019. Cependant, des similarités

persistent puisque 36% de superficie des zones de chasse étendues de phoques gris de 2012 sont incluses dans celles de 2019, et 32% dans le cas inverse).

4.4.2 Variabilité intraspécifique des zones de chasse

➔ Zones de chasse individuelles (superficie et localisation)

L'ensemble des zones de chasse individuelles des phoques veaux-marins et gris étudiés dans cette thèse sont présentées en Figures 51 et 52 et les superficies associées indiquées en Tableau 10. Les zones de chasse individuelles de phoques veaux-marins sont, en moyenne, de superficies bien plus restreintes que les zones de chasse des phoques gris, à la fois pour les zones de chasse étendues (334 ± 199 km² *vs* 2972 ± 2697 km² respectivement ; test de Wilcoxon, $P < 0.001$) et les zones de chasse restreintes (63 ± 55 km² *vs* 310 ± 328 km² respectivement ; test de Wilcoxon, $P < 0.001$). Les zones de chasse individuelles étendues de phoques gris sont donc en moyenne neuf fois plus grandes que celles des phoques veaux-marins, et les zones de chasse restreintes sont cinq fois plus grandes.

Aucune variabilité interannuelle de la superficie moyenne des zones de chasse individuelles, entre 2008-2012 et 2019, n'a été détectée pour les phoques veaux-marins à la fois pour les zones de chasse étendues (249 ± 128 km² *vs* 385 ± 220 128 km² respectivement ; test de Wilcoxon, $P = 0.14$) et les zones de chasse restreintes (42 ± 20 km² *vs* 76 ± 66 km² respectivement ; test de Wilcoxon, $P = 0.17$). Il en est de même pour les phoques gris, entre les deux périodes d'étude, à la fois pour les zones de chasse étendues (2670 ± 2471 km² *vs* 3249 ± 2970 km² respectivement ; test de Wilcoxon, $P = 0.69$) et les zones de chasse restreintes (268 ± 331 km² *vs* 348 ± 336 km² respectivement ; test de Wilcoxon, $P = 0.69$).

Tableau 10 : Surface des zones de chasse individuelles (en km²) de phoques veaux-marins (**A**) et gris (**B**), caractérisées par les densités de Kernels à 95%, 75% et 50% de plongées de chasse probable. [Surface of harbour (**A**) and grey seal (**B**) individual foraging areas (in km²), characterised by kernel densities at 95%, 75% and 50% of likely foraging dives].

A

Capture year	Individual	Surface of individual Kernel densities (km²)		
		95%	75%	50%
2008	S01	121	62	34
	S02	342	119	34
	S03	223	90	33
	S04	228	99	32
	S05	122	49	24
	S06	131	65	32
	S07	239	118	61
	S08	510	206	89
	S10	329	89	38
2019	S11	236	90	36
	S12	100	22	8
	S13	317	149	73
	S14	220	44	10
	S15	324	93	26
	S16	444	224	108
	S17	308	134	67
	S18	1047	535	270
	S19	486	212	93
	S20	387	175	88
	S21	415	188	92
	S22	562	270	133
	S23	457	187	78
	S24	219	103	40
	S25	257	41	13

B

Capture year	Individual	Surface of individual Kernel densities (km²)		
		95%	75%	50%
2012	G01	3896	1181	277
	G02	1374	352	133
	G03	861	139	51
	G04	972	132	44
	G05	425	195	91
	G06	4029	1335	347
	G07	2871	1023	197
	G08	3778	1335	484
	G10	352	141	61
	G11	8813	3447	1171
	G12	1995	341	92
2019	G13	3924	1660	589
	G14	5326	2369	903
	G15	3509	1265	467
	G16	378	113	31
	G17	2891	1057	363
	G18	184	69	32
	G19	2453	834	368
	G20	10337	3601	995
	G21	1479	280	113
	G22	648	148	34
	G23	6449	1279	126
	G24	1409	436	155

Les zones de chasse individuelles de phoques veaux-marins sont essentiellement localisées le long des côtes à proximité de la baie de Somme et des estuaires adjacents (Figure 51), et marquées par quelques légères différences interindividuelles de localisation et de superficie (Tableau 10.A). Ainsi, 23 des 24 phoques veaux-marins suivis ont des zones de chasse étendues caractérisées par une superficie variant de 100 km² pour l'individu S12 jusqu'à 562 km² pour l'individu S22. Le dernier individu S18 est quant à lui marqué par des zones de chasse étendues sensiblement plus étendues aux autres individus (1047 km²). Les zones de chasse probable de nombreux individus sont restreintes autour de la baie de Somme, à seulement quelques

kilomètres de cet estuaire (*e.g.* S01, S03, S05, S06, S07, S10, S15, S16, S17, S19). Celles d'autres individus s'étendent un peu plus sur des zones côtières vers le Nord (*e.g.* S02, S11, S18, S20, S21) ou vers le Sud (*e.g.* S04, S08, S13, S14, S15, S20, S24, S25) du site de capture. Dans tous les cas, ces zones de chasse sont toutes de superficies très restreintes par rapport à celles de phoques gris.

Les zones de chasse individuelles de phoques gris sont marquées par une forte variabilité interindividuelle de localisation (Figure 52) et de superficie (Tableau 10.B). Parmi les 23 phoques gris suivis, huit individus ont la majorité de leurs zones de chasse les plus denses en zone côtière, à proximité de la baie de Somme et/ou en périphérie des estuaires adjacents plus au nord (baies d'Authie et de Canche), *i.e.* sur des zones similaires et/ou proches aux phoques veaux-marins (G03, G05, G10, G16, G18, G19, G22 et G24). Les zones de chasse étendues de ces huit phoques gris sont, en moyenne, d'une superficie environ cinq fois inférieure à celles des 15 autres individus (838.6 ± 757.4 km² *vs* 4109.6 ± 2674.5 km² respectivement ; test de Wilcoxon, P = 0.69). Il est intéressant de noter que, parmi ces individus, les phoques gris G03, G05, G16, G19 et G22 font partie des individus avec les valeurs isotopiques prédites de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ les plus similaires aux phoques veaux-marins, et donc associées aux plus hautes valeurs de probabilité de chevauchement isotopique interspécifique (cf. Figure 44). Les zones de chasse des individus G10, G16 et G18 doivent cependant être traitées avec beaucoup de précautions puisque leur durée de suivi est très courte (< 1 mois, cf. Tableau 2). Une partie des zones de chasse des individus G11, G12 et G17 est également localisée à proximité de cette même zone côtière (baie de Somme et estuaires adjacents), bien qu'étant également plus étendues spatialement en mer du Nord. Ainsi, l'ensemble des phoques gris restants ont des zones de chasse de superficie plus étendues, plus éloignées du site de capture, et essentiellement localisées en Manche (G01, G02, G06, G07 et G08), en mer du Nord (G04, G14 et G15), ou inégalement dans ces deux mers (G13, G20, G21 et G23).

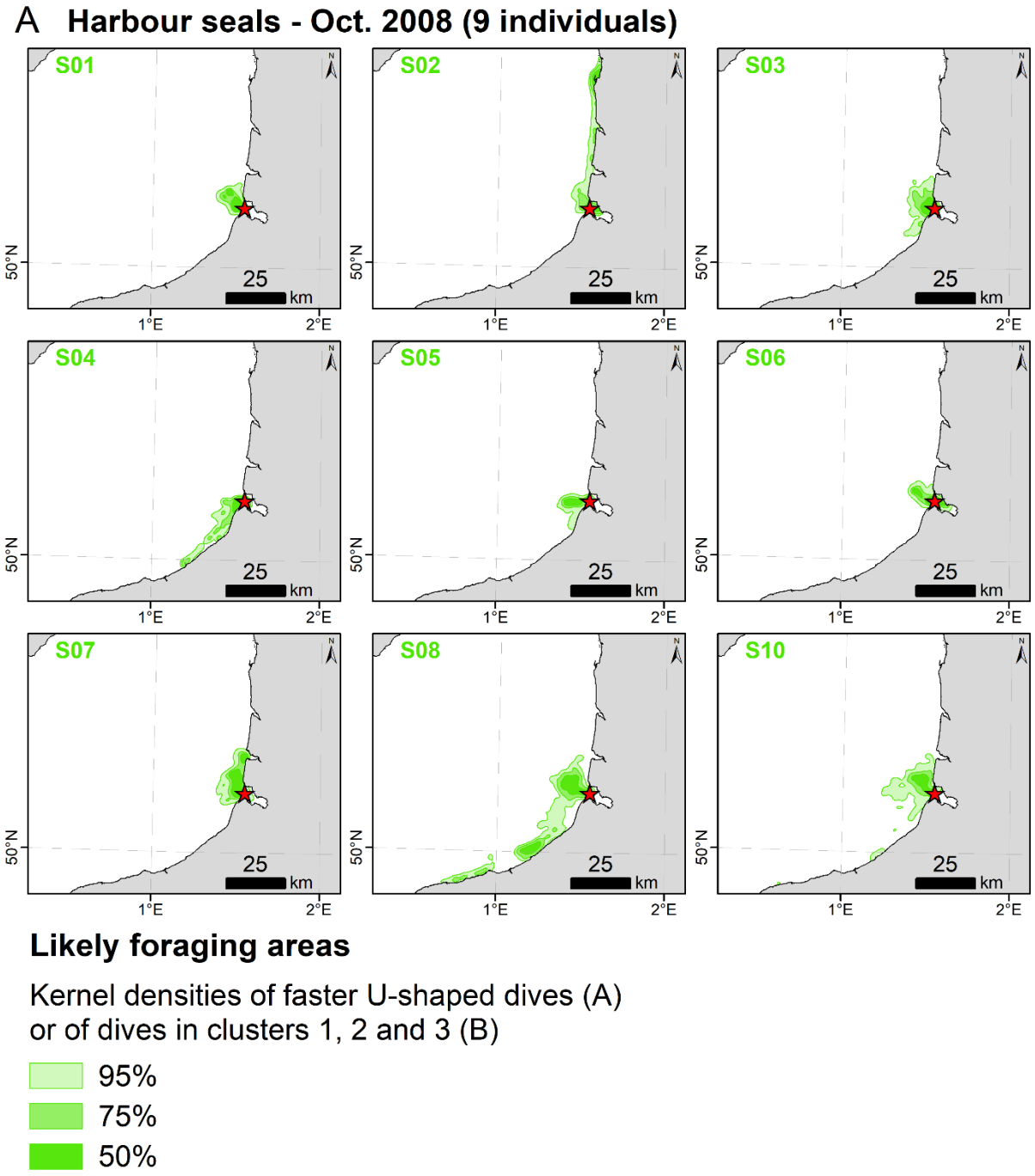


Figure 51 : Zones de chasse de 24 phoques veaux-marins capturés en baie de Somme en 2008 (**A**) et en 2019 (**B**), et suivis avec des balises GPS/GSM (Sea Mammal Research Unit, University of StAndrews, UK). Les zones de chasse probable de chaque individu sont caractérisées par les densités spatiales de Kernels (50%, 75% et 95%) des plongées de chasse probable. Étoile rouge : la baie de Somme. [Foraging areas of 24 harbour seals captured in the Baie de Somme in 2008 (**A**) and in 2019 (**B**), and tracked with GPS/GSM tags (Sea Mammal Research Unit, University of StAndrews, UK). Likely foraging areas of each individual are characterised by spatial kernel densities (50%, 75%, 95%) of likely foraging dives].
(Suite de la figure à la page suivante [Continuing figure to the next page])

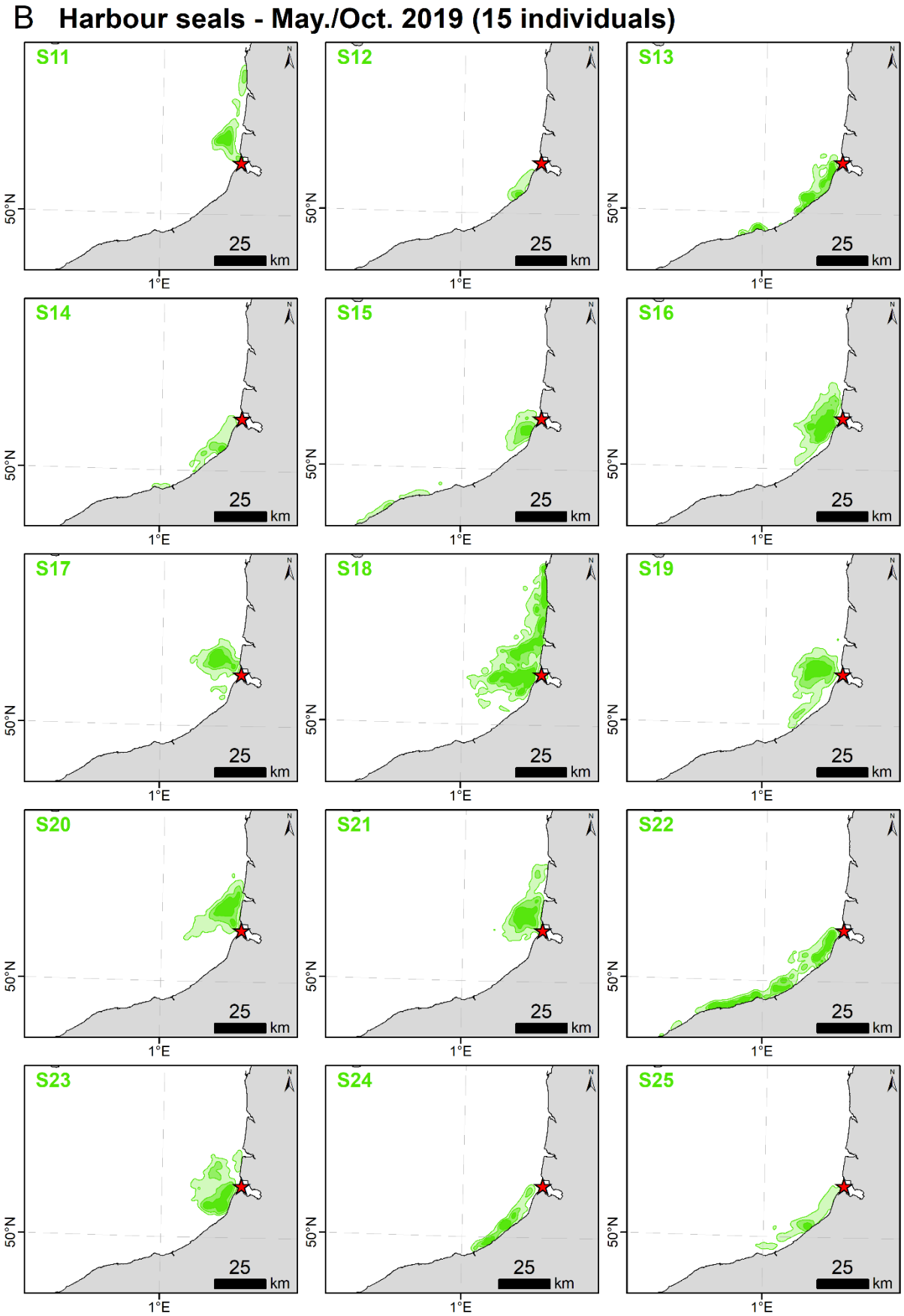


Figure 51 : (suite [continuing])

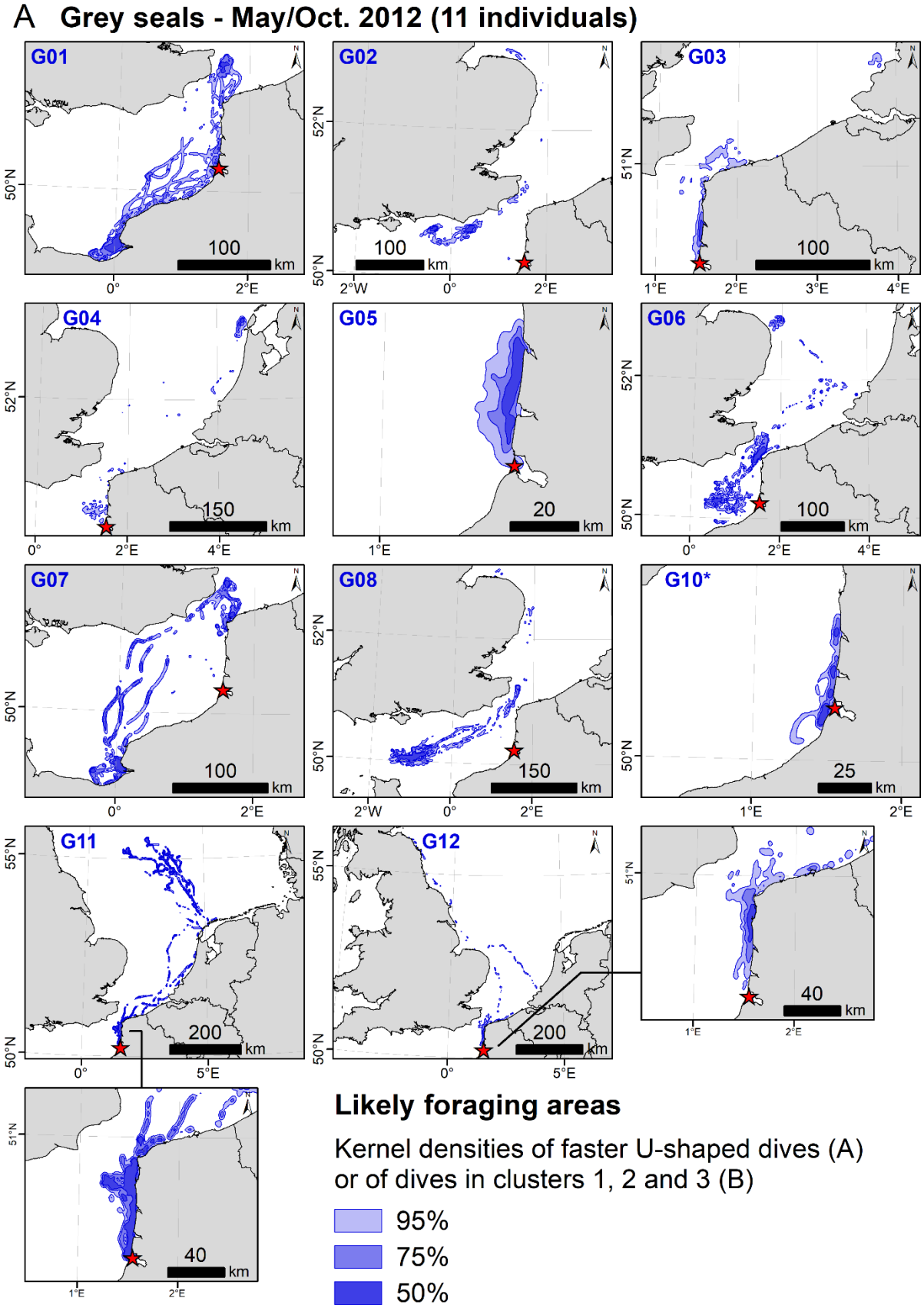


Figure 52 : Zones de chasse de 23 phoques gris capturés en baie de Somme en 2012 (**A**) et en 2019 (**B**), et suivis avec des balises GPS/GSM. [Foraging areas of 23 grey seals captured in the Baie de Somme in 2012 (**A**) and in 2019 (**B**), and tracked with GPS/GSM tags].

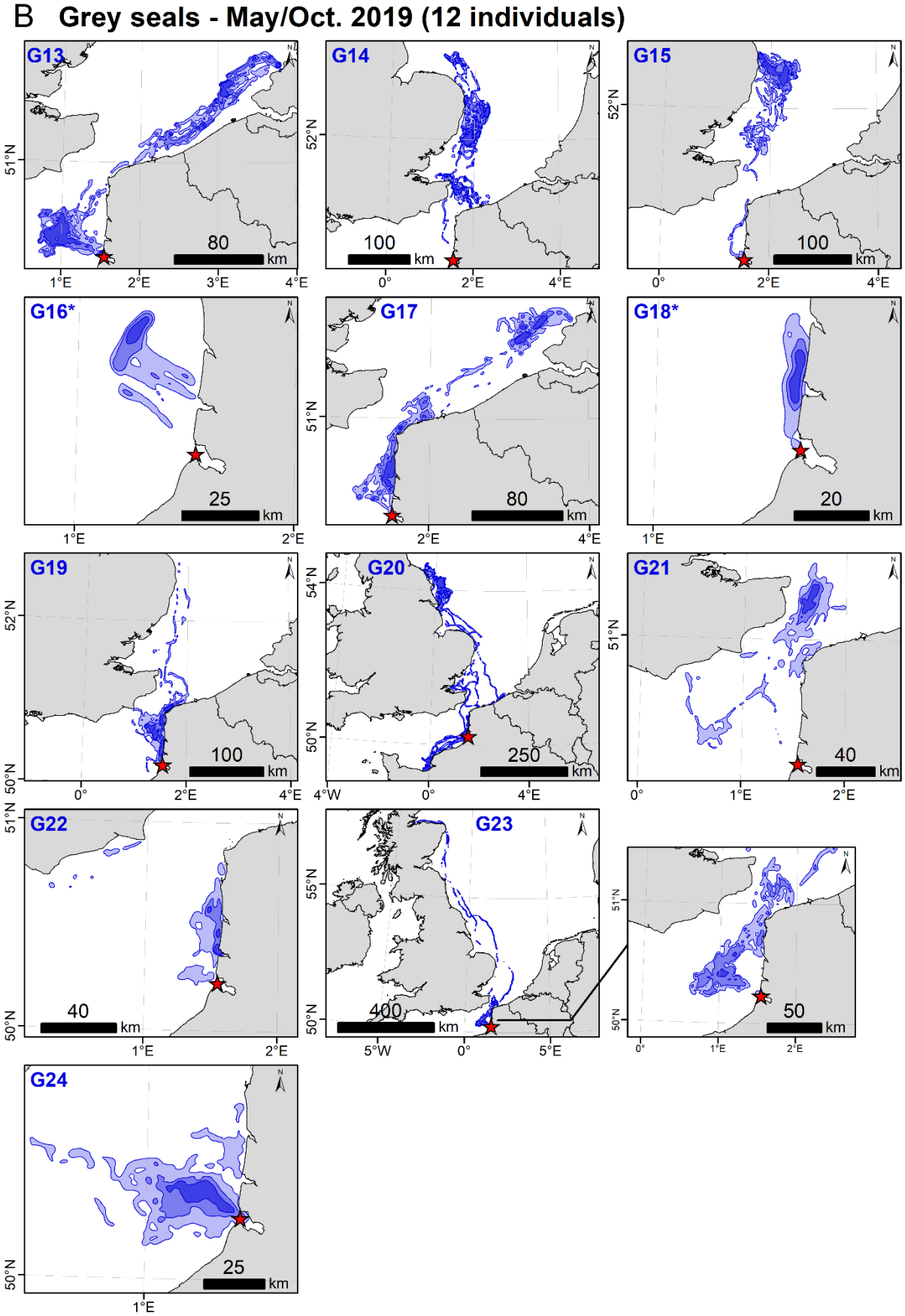


Figure 52 : (suite [continuing])

➔ Chevauchement interindividuel des zones de chasse

Le chevauchement des zones de chasse individuelles de chaque phoque veau-marin avec celles des autres individus de la même espèce est élevé dans la plupart des cas individuels (Figure 53.A, boxplots verts). Ainsi, en moyenne, 36 ± 25% de la surface des zones de chasse étendues de chaque phoque veau-marin est couverte par celles des autres congénères (de 19 ± 15% pour S22 jusqu'à 57 ± 33% pour S01). Cependant, ce chevauchement interindividuel est plus restreint pour les zones de chasse restreintes, puisqu'il est en moyenne de 10% ± 5% de surface couverte, et est quasi nul dans de nombreux cas (de 2 ± 6% pour S14 à 21 ± 24% pour S01). Les zones de chasse de chaque phoque veau-marin se chevauchent inégalement avec celles des individus de phoques gris (Figure 53.A, boxplots bleus). En moyenne, 20 ± 11% des superficies de zones de chasse étendues des phoques veaux-marins sont incluses dans celles des phoques gris. Pour certains phoques veaux-marins, le chevauchement des leurs zones de chasse étendues est conséquent avec la plupart des phoques gris (*e.g.* 35 ± 34% de chevauchement pour S01, 31 ± 27% pour S20). À l'inverse, certains individus ont des zones de chasse étendues qui se chevauchent peu avec la plupart des phoques gris (*e.g.* 5 ± 13% pour S12). De même que pour le chevauchement entre congénères, le chevauchement entre individus des deux espèces est plus réduit pour les zones de chasse restreintes.

Le chevauchement des zones de chasse individuelles de phoques gris avec celles des congénères de la même espèce (Figure 53.B, boxplots bleus) (15 ± 16% de superficie en moyenne, pour les zones de chasse étendues) ou celles des phoques veaux-marins (Figure 53.B, boxplots verts) (6 ± 8%) est nettement plus réduit que pour les cas individuels de phoques veaux-marins. Seuls six phoques gris (G03, G05, G10, G18, G22 et G24) ont une part substantielle de leurs zones de chasse étendues incluses dans celles de plusieurs phoques veaux-marins (de 7 ± 9% de superficie chevauchante pour G03 jusqu'à 31 ± 16% pour G10). Ces mêmes six individus sont aussi marqués par les plus hauts pourcentages de recouvrement avec les autres phoques gris (*e.g.* chevauchements de 37 ± 32% pour G05, 44 ± 41% pour G18). Il en est de même pour que quelques autres individus, dans une moindre mesure (*e.g.* 17 ± 16% pour G16, 14 ± 11% pour G17). De même que pour les cas de comparaisons interindividuelles de phoques veaux-marins, le chevauchement entre zones de chasse étendues est plus élevé qu'entre zones de chasse restreintes.

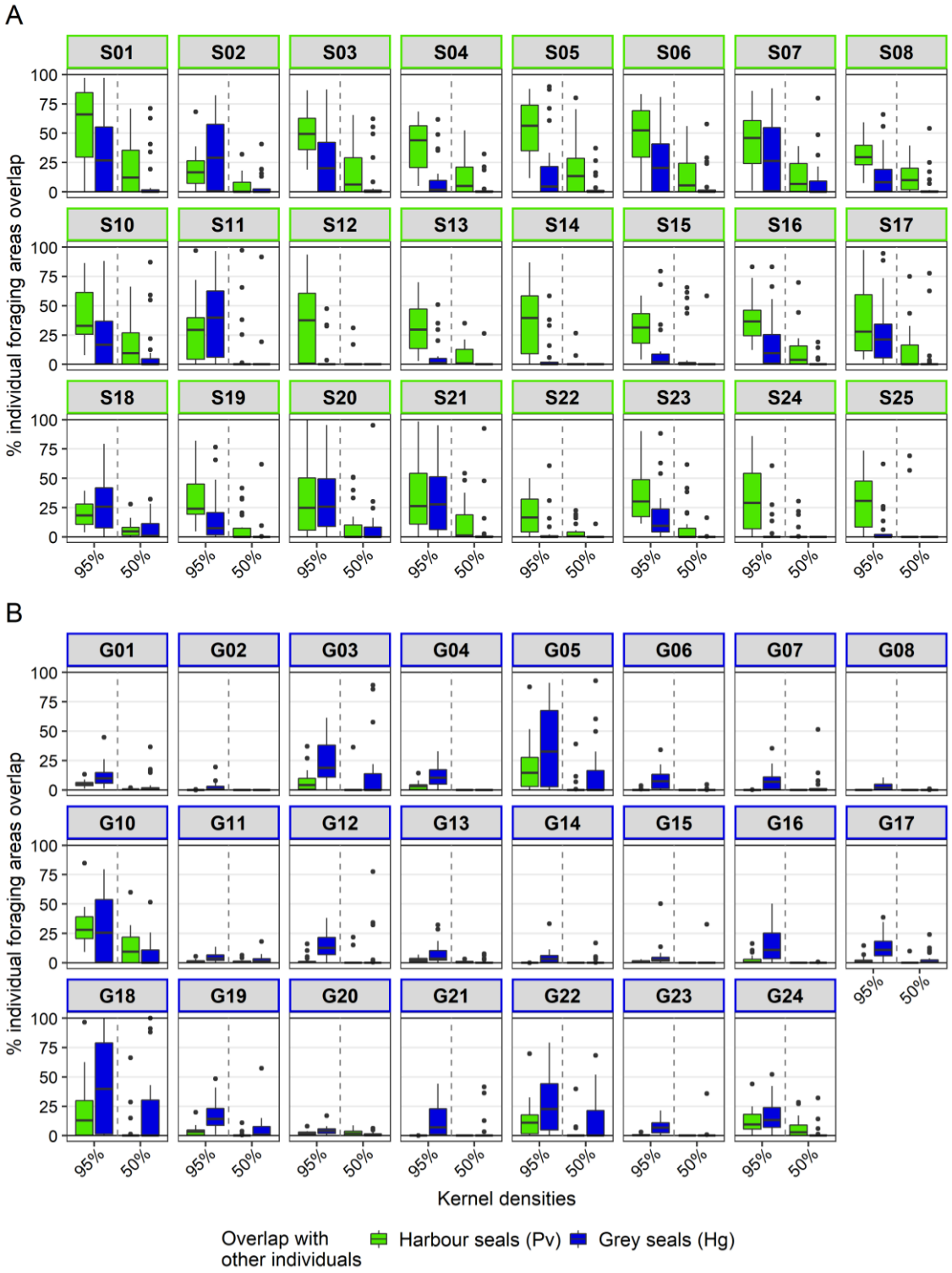


Figure 53 : Chevauchement des zones de chasse individuelles caractérisées par le pourcentage de superficie des zones de chasse de chaque individu de phoque veau-marin (**A**) et gris (**B**) incluses dans les zones de chasse des autres individus de phoques veaux-marins (vert) et gris (bleu). Les mesures ont été effectuées pour les densités de kernels à 95% et 50%. [Overlap of individual foraging areas characterised by the percentage of foraging areas surface of each harbour (**A**) and grey seal individual (**B**) included in the foraging areas of all other harbour (green) and grey seals (blue). These measures were done for kernel densities at 95% and 50%].

➔ Variabilité intraspécifique des zones de chasse

Les superficies couvertes par les zones de chasse individuelles – étendues (Kernels à 95%) ou restreintes (Kernels à 50%) – successivement cumulées en fonction du nombre d'individus suivis (par rééchantillonnage de bootstrap sans remise), puis moyennées, suivent correctement un modèle sigmoïdal de Hill pour les deux espèces ($R^2 > 0.999$ pour les 4 modèles non-linéaires ajustés, Figure 54.A ; les paramètres estimés pour ces modèles sont indiqués en Tableau 11).

Tableau 11 : Paramètres des modèles non-linéaires asymptotiques de Hill ajustés pour décrire la relation entre la superficie cumulée moyenne Y couverte par les zones de chasse individuelles (densités de Kernels à 95% et 50% des plongées de chasse probable) et le nombre d'individus observés X (cf. Figure 54). Les valeurs moyennes de superficie ont été déterminées par procédure de bootstrap avec rééchantillonnage aléatoire sans remise. Formule des modèles testés, selon les paramètres a, b, c et d : $Y=d+(a-d)/(1+(b/X)^c)$. [Parameters of non-linear asymptotic Hill's models adjusted to describe the relationship between mean cumulative surface covered by individual foraging areas Y (Kernel densities of likely foraging dives at 95% and 50%) and the number of observed individuals X (cf. Figure 54). Mean surface values estimated from a bootstrap procedure by resampling without replacement. Formula of model tested, with parameters a, b, c and d: $Y=d+(a-d)/(1+(b/X)^c)$].

Species	Kernels type	Model parameters estimated				R^2
		a	b	c	d	
Harbour seals	Kernels 95%	1204.014	3.49	1.276	108.549	> 0.999
	Kernels 50%	240.151	5.22	1.481	16.053	> 0.999
Grey seals	Kernels 95%	50710.309	24.119	0.973	30.57	> 0.999
	Kernels 50%	4308.557	31.568	1.015	8.276	> 0.999

Les régressions non-linéaires, ajustées aux valeurs moyennes de superficie cumulée, sont marquées par des tendances assez similaires entre les deux types de Kernels d'une même espèce, mais par une forte différence de tendance entre les deux espèces de phoques (Figure 54.A). En effet, les courbes ajustées aux superficies cumulées de zones de chasse de phoques veaux-marins (à 95% et 50%) sont marquées par une pente plus forte que les courbes ajustées aux zones de chasse de phoques gris (cf. paramètre « c » de l'équation de la courbe en Tableau 11, autrement nommé « coefficient de Hill »). Bien que le nombre d'individus observés pour chacune des espèces soit relativement similaire (24 phoques veaux-marins et 23 phoques gris), les courbes de superficie cumulées montrent une tendance à la stabilisation pour un faible nombre de phoques veaux-marins. Cependant, aucune tendance à la stabilisation n'est observée pour les phoques gris.

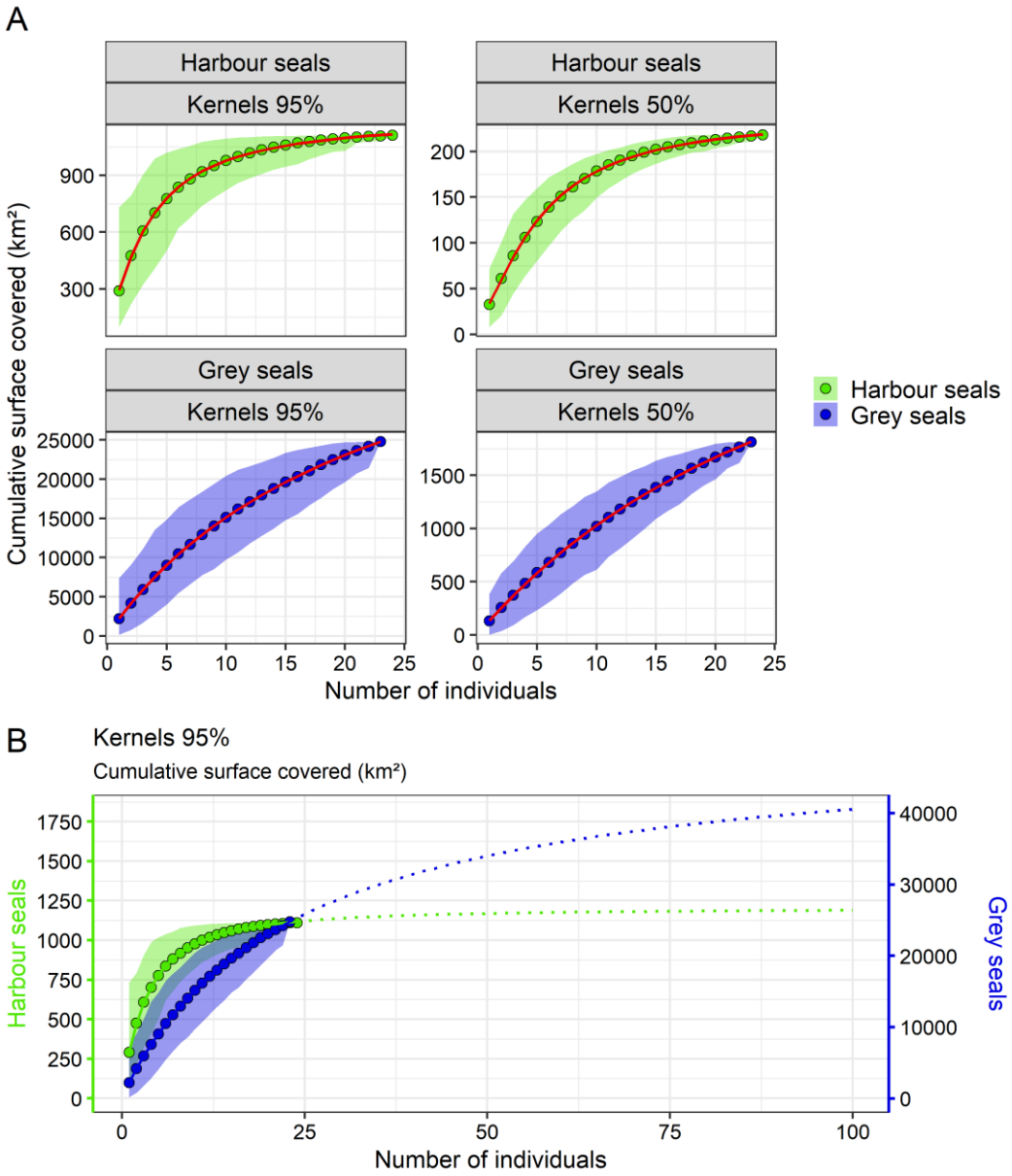


Figure 54 : Superficie cumulée (km^2) couverte par les zones de chasse individuelles, étendues (Kernels à 95%) et restreintes (Kernels à 50%), en fonction du nombre d'individus de phoques veaux-marins et gris échantillonnés. L'application d'une procédure de bootstrap avec rééchantillonnage aléatoire et sans remise de l'ensemble des individus (par espèce et par type de kernel) a permis d'évaluer les valeurs moyennes de superficie cumulée (points) et l'intervalle de confiance à 95% associée (polygones). Courbes rouges (**A**) : les modèles non-linéaires asymptotiques de Hill ajustés aux valeurs moyennes. Courbes pointillées (**B**) : les mêmes modèles ajustés sur les valeurs moyennes, pour les kernels à 95%, tracés à titre indicatif au-delà des données observées. [Cumulative surface (km^2) covered by individual foraging areas, extended (Kernels at 95%) or restricted (Kernels at 50%), according to the number of harbour and grey seal individual sampled. Bootstrap procedure by resampling individuals without replacement (by species and kernel type) was run to assess mean cumulative surface (points) and the associated confidence interval at 95% (polygons). Red curves (**A**): non-linear asymptotic Hill's models fitted to mean values. Dotted curves (**B**): the same models fitted to mean values, for Kerneks at 95%, additionally layout beyond observed individuals].

En supposant que les tendances issues des équations, évaluées ici avec les données observées, puissent potentiellement être les mêmes avec un plus grand nombre d'individus suivis, les courbes de ces équations ont été tracées à titre indicatif pour les Kernels à 95% jusqu'à un nombre théorique de 100 individus (Figure 54.B). Cette représentation illustre ainsi la stabilisation de la superficie cumulée des zones de chasse dès un faible nombre de phoques veaux-marins, mais vraisemblablement pour un nombre bien plus élevé de phoques gris (supérieur au nombre d'individus observés). Le paramètre « a » des équations décrit l'asymptote vers laquelle tendent les courbes (Tableau 11), et indique donc vers quelle superficie cumulée de zones de chasse la courbe pourrait tendre. Selon les tendances, les superficies des zones de chasse évaluées pour tous les individus par espèce représentent plus de neuf dixième de la superficie asymptotique pour les phoques veaux-marins (92% et 93%, pour les Kernels à 95% et 50% respectivement), et environ la moitié de la superficie asymptotique pour les phoques gris (50% et 48% respectivement).

4.5 Discussion

4.5.1 Chevauchement des niches trophiques évaluées par différentes approches

➔ Une forte complémentarité entre les résultats issus de chaque approche

Les niches trophiques d'espèces étant structurées par de multiples dimensions sur lesquelles les ressources peuvent varier (Hutchinson 1957; Pianka 1974), il apparaît crucial de décrire de façon exhaustive plusieurs dimensions de ces niches afin de les définir le plus justement possible (*e.g.* Friedemann et al. 2016; Gulka et al. 2019; Costa-Pereira et al. 2019), et ainsi de mieux identifier les potentielles interactions écologiques. L'enjeu de ce chapitre est donc d'identifier les niches des phoques veaux-marins et gris, en leur limite d'aire de répartition européenne, en utilisant trois approches différentes et complémentaires. L'ensemble des résultats issus de ces approches convergent vers une conclusion commune sur l'intensité et le schéma du chevauchement entre les niches trophiques des deux espèces de phoques, et sur le type de proies menant à ce chevauchement : poissons plats benthiques. La localisation spatiale de ce chevauchement a également été mise en lumière.

- **Complémentarité entre le régime alimentaire et les niches isotopiques**

Dans un premier temps, l'analyse du régime alimentaire des deux espèces de phoques (contenu de fèces collectées en baie de Somme) a permis d'identifier le type de proies impliquant un chevauchement alimentaire, et de quantifier l'intensité de ce chevauchement (*via* les clusters alimentaires fonctionnels, cf. section 4.2). Les tailles des proies consommées peuvent également apporter une précision écologique essentielle sur le chevauchement trophique entre espèces (*e.g.* De Roos et al. 2008; Costa-Pereira et al. 2019), ce qui a également pu être exploré ici par la mesure des pièces diagnostiques. Ici, le régime alimentaire des phoques veaux-marins inclut des poissons plats de plus petite taille que celui des phoques gris, bien qu'un chevauchement persiste sur de nombreuses gammes de taille de poissons plats. Ce résultat pourrait alors révéler des différences écologiques majeures sur les proies consommées. En effet, les poissons plats juvéniles dépendent de nurseries en zones côtières et estuariennes durant leurs premières années de vie (*e.g.* 2 ans pour la sole commune en Manche Est), puis sont recrutés au stade adulte à partir duquel ils peuvent se disperser sur des zones plus profondes pour s'alimenter (*e.g.* Riou et al.,

2001; Rochette et al., 2010 ; Figure 55). Cette différence écologique pourrait donc s'expliquer par des stratégies de chasse partiellement différentes entre les deux espèces de phoques.

L'identification des niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ a été le deuxième outil utilisé pour mesurer l'intensité du chevauchement trophique entre ces espèces. Sur les deux périodes testées (2008-2012 *vs* 2019), la niche isotopique plus restreinte des phoques veaux-marins est imbriquée dans la niche isotopique plus étendue des phoques gris. Ce résultat suggère que les phoques veaux-marins s'alimentent vraisemblablement sur une plus faible diversité de proies que les phoques gris et/ou sur plusieurs proies avec de fortes similarités isotopiques. Ce chevauchement isotopique pourrait donc découler de la consommation de proies similaires, voire de proies différentes avec des valeurs isotopiques semblables. Le positionnement isotopique de proies potentielles – sélectionnées sur la base des contenus de fèces – sur les niches isotopiques des phoques a renforcé l'importance des poissons plats benthiques dans le chevauchement des niches trophiques. Cependant, un chevauchement isotopique ne caractérise pas systématiquement un chevauchement alimentaire complet puisque deux prédateurs peuvent avoir consommé des proies différentes mais marquées par des valeurs isotopiques similaires (voir la revue de Phillips et al. 2014 qui indique des précautions d'usage sur les isotopes stables). Dans le cas d'étude présent, le chevauchement isotopique entre phoques veaux-marins et gris pourrait aussi s'expliquer par d'autres proies aux valeurs isotopiques similaires aux poissons plats benthiques en Manche Est, mais exclusivement observées dans les régimes alimentaires des phoques veaux-marins (dragonnets lyres, *Callionymus lyra*, poissons non-plats benthiques) ou des phoques gris (harengs de l'Atlantique, *Clupea harengus*, poissons pélagiques, à 0-20 m de profondeur). À l'inverse, les marqueurs écologiques que sont le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ peuvent parfois s'avérer utiles pour préciser l'écologie des proies consommées, et donc par association du consommateur. Kopp et al. (2015) ont identifié de fortes différences isotopiques entre les harengs en eaux peu profondes (0-20 m) où ils étaient intégrés dans une voie benthique de la chaîne trophique, et ceux des eaux plus profondes (20-38 m) où ils chassaient de façon plus pélagique. Ceci indiquerait que les phoques gris se sont surtout alimentés sur des harengs au comportement de chasse benthique, dans des eaux côtières peu profondes. La complémentarité entre résultats de régime alimentaire et des niches isotopiques illustre bien l'importance d'avoir une démarche multi-approches pour identifier le chevauchement trophique entre espèces, chacune des méthodologies précisant des

éléments écologiques non fournis par l'autre (*e.g.* précision sur la taille des proies consommées avec les fèces) (Costa-Pereira et al. 2019).

La superposition des valeurs isotopiques de proies potentielles aux niches isotopiques de phoques vise ici à vérifier la cohérence avec les résultats de régime alimentaire sur l'origine du chevauchement trophique. Cependant, cet exercice ne vise pas à détecter de nouvelles proies potentielles par isotopie, non détectées dans les fèces. En présence des données isotopiques des proies et des prédateurs, il aurait été techniquement possible d'appliquer un modèle à mélange développé dans un cadre Bayésien pour évaluer la contribution potentielle de chacune des proies au régime alimentaire des phoques (*e.g.* Parnell et al. 2010; Smith et al. 2013; Phillips et al. 2014; Stock et al. 2018). Ce type d'approche peut s'avérer intéressant lorsque le régime alimentaire d'un prédateur est peu ou non connu, puisqu'il permet d'identifier la probabilité de consommation de proies potentielles, souvent regroupées en groupes isotopiquement distincts (*e.g.* Smith et al. 2013). Comme soulevé par Phillips et al. (2014), la pertinence de ce type de méthodologie sur des données isotopiques est dépendante de la question posée, et son application n'est donc pas nécessaire à chaque contexte d'étude. Ici, la connaissance *a priori* du régime alimentaire par analyses de fèces nous informe déjà sur les préférences alimentaires potentielles des deux espèces de phoques, malgré l'existence des nombres limites (cf. nombre d'échantillons). La trop forte similarité isotopique entre différentes proies peut également être une limite à la bonne application d'un modèle à mélange (Phillips et al. 2014), ce qui est le cas pour les proies potentielles de phoques en Manche Est. Ainsi, en donnant le même poids statistique à chaque proie potentielle en entrée du modèle, sans *priors* informatifs, cette méthode peut faussement indiquer une préférence alimentaire sur des proies vraisemblablement non sélectionnées. Ce type de modèle pourrait également être appliqué en donnant des *priors* informatifs en entrée de modèle, sur la base du régime alimentaire déjà connu (Parnell et al. 2010; Stock et al. 2018). Cependant, dans un cas d'étude où les valeurs isotopiques de proies sont peu ségrégées et sont au même niveau que les niches des consommateurs, comme dans le cas présent, le modèle avec *priors* informatifs produira mécaniquement une image du régime alimentaire très similaire aux *priors*. Des tests ont été réalisés sur les données présentes, avec un modèle implémenté dans le package *MixSIAR* sur R : voir Annexes 4 et 5. Considérant toutes ces limites, il a été choisi ici de ne pas présenter les résultats issus de modèles à mélange, bien que testés, puisqu'ils apportent peu/pas d'informations spécifiques aux niches trophiques de phoques.

- **Cohérence avec les zones de chasse**

Connaître avec précision les zones spatiales où un chevauchement trophique interspécifique peut avoir lieu s'avère crucial pour interpréter correctement les potentielles interactions entre espèces. Ceci amène alors couramment à confronter la dimension spatiale des niches trophiques aux autres dimensions (ici marqueurs écologiques, régime alimentaire) (*e.g.* Brodeur et al. 2008; Gulka et al. 2019; Dehnhard et al. 2020; Petalas et al. 2021). Dans le cas présent, les zones de chasse des phoques veaux-marins et gris, évaluées à partir des mêmes individus que les niches isotopiques (2008-2012 *vs* 2019) suivent un schéma de chevauchement similaire à ceux décelés pour le régime alimentaire et les niches isotopiques. En effet, les zones de chasse côtières de phoques veaux-marins de superficie très restreintes sont substantiellement imbriquées aux zones de chasse de phoques gris, plus étendues, et distribuées de façon plus homogènes en Manche/mer du Nord, en zones côtières et plus au large (Figures 49 et 50 pour rappel). En revanche, la part des zones de chasse des phoques gris qui se chevauchent avec celles des phoques veaux-marins est bien plus réduite, ce qui peut s'expliquer par certains cas individuels.

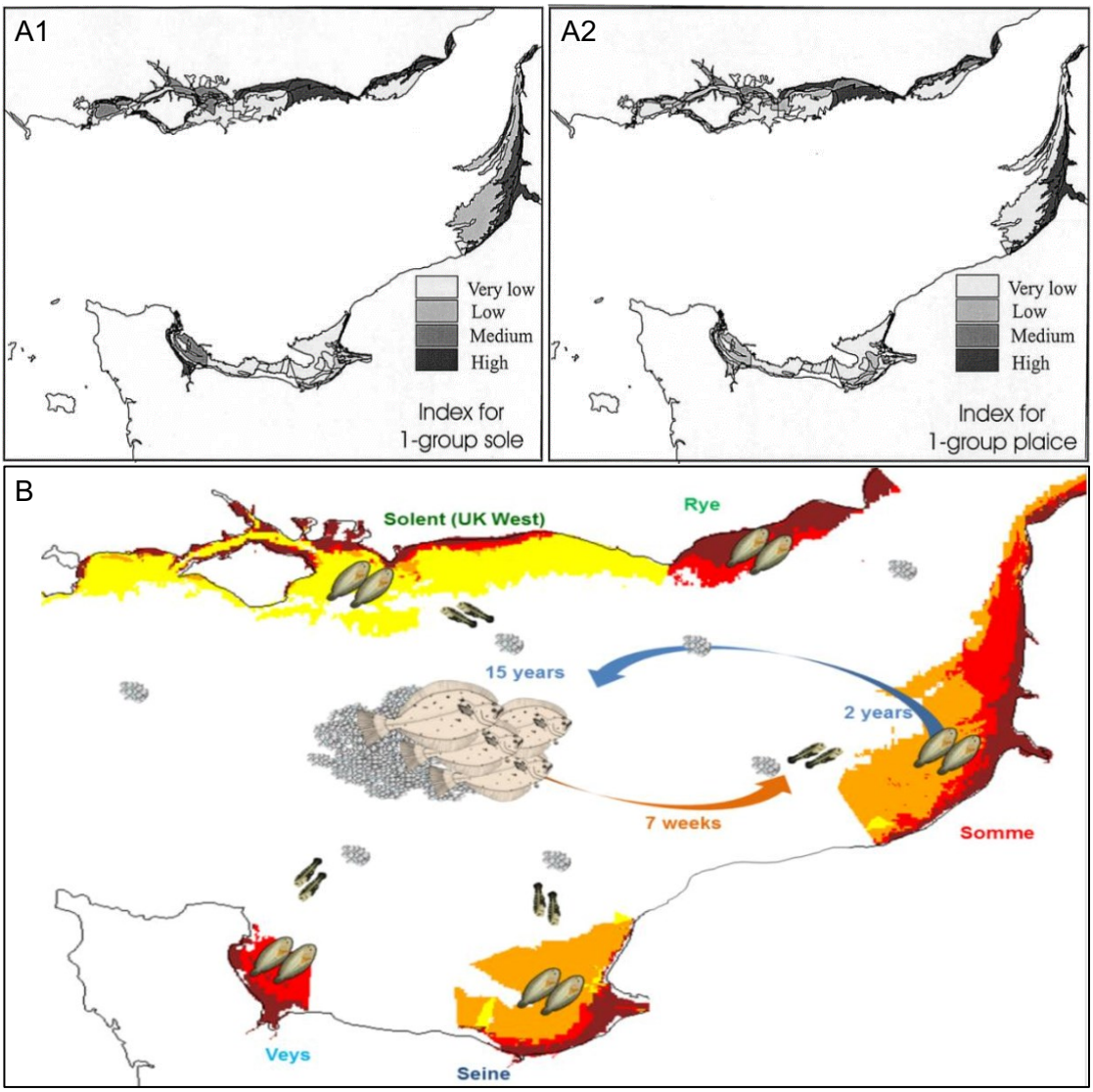


Figure 55 : **A** : Localisation des nurseries de soles communes *Solea solea* (**A1**) et de plies communes *Pleuronectes platessa* (**A2**) en Manche Est, caractérisées par la densité potentielle de juvéniles d'âge 1 (cf. *1-group*) (figures issues de Riou et al. 2001). **B** : Localisation des nurseries de soles communes en Manche Est (des plus faibles aux plus hautes densités, du jaune au rouge), et schématisation du cycle de vie des soles montrant la dérive des larves vers les zones côtières/estuariennes de nurseries (7 semaines, flèche orange), la dépendance des juvéniles aux nurseries (2 ans), et le recrutement vers le stade adulte reproducteur plus au large où les individus fraient (jusqu'à 15 ans, flèche bleue) (**B** : figure réalisée par Véron 2016, adaptée de Rochette et al. 2010 et Archambault 2014). [**A** : Location of nurseries of common soles *Solea solea* (**A1**) and European plaices *Pleuronectes platessa* (**A2**) in the Eastern English Channel, characterised by potential density of juveniles of first age (cf. 1-group) (figures from Riou et al. 2001). **B** : Location of common soles nurseries in the Eastern English Channel (from lower to upper densities, from yellow to red), and schematic representation of sole life cycle showing larval drift to coastal/estuarine nurseries (7 weeks, orange arrow), nursery-dependence of juveniles (2 years), and recruitment to the adult reproductive stage in more offshore waters where individuals spawn (until 15 years, blue arrow) (**B**: figure from Véron 2016, adapted from Rochette et al. 2010 and Archambault 2014)].

Les zones de chasse de phoques veaux-marins sont remarquablement localisées au niveau des aires de nurserie des espèces de poissons plats telles que les soles communes *Solea solea* (Figure 55.A1 et B) et les plies communes *Pleuronectes platessa* (Figure 55.A2), à proximité de la baie de Somme et des côtes/estuaires adjacents (figures issues de Riou et al. 2001 et Véron 2016). Cette localisation spatiale de l'effort de chasse des phoques veaux-marins en mer apparaît fortement concordante avec la présence importante de poissons plats de petite taille dans leur régime alimentaire, et qui proviennent donc vraisemblablement de nurseries. La plus grande diversité de zones de chasse de phoques gris (à la fois côtières sur les zones de nurseries de poissons plats, et plus au large) est aussi cohérente avec la plus grande diversité de leur régime alimentaire, qui inclut des poissons plats globalement plus grands que ceux du régime alimentaire des phoques veaux-marins. Ce résultat est donc cohérent avec la biologie des poissons plats qui, une fois recrutés au stade adulte (~2 ans) peuvent aller plus au large (Figure 55.B) (Riou 2001; Rochette et al. 2010).

➔ Limites des approches utilisées et liées à l'échantillonnage : comment les interpréter pour décrire les niches trophiques le plus justement possible ?

Chacune des trois approches appliquées dans ce chapitre est basée sur des données de différentes nature et structure et informe ainsi sur les niches trophiques selon différentes dimensions, à des échelles spatiales et temporelles potentiellement différentes. Chaque approche implique également des tailles et périodes d'échantillonnages variables. Parmi les éléments de discussion ci-après, nous verrons que chacune des méthodes réalisées pour caractériser la niche trophique implique une intégration temporelle différente ; ces intégrations temporelles sont schématisées en Figure 56. C'est donc l'utilisation combinée de ces différentes approches qui permet de décrire correctement les niches trophiques des phoques veaux-marins et gris et de contrebalancer les limites associées : les limites d'une approche peuvent être partiellement compensées par une autre approche, et réciproquement. Ainsi, chacune des méthodes ne peut se suffire à elle-même pour décrire toute la complexité des niches trophiques.

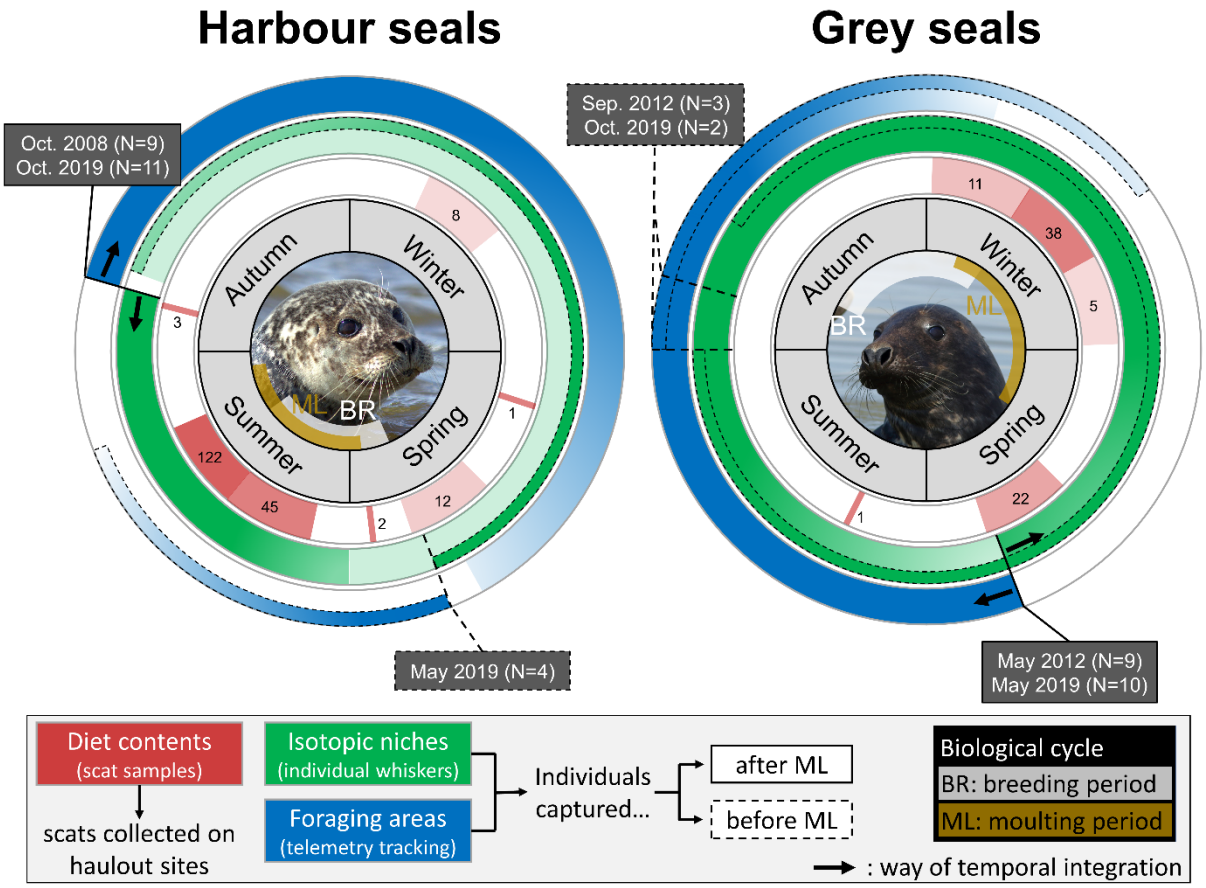


Figure 56 : Schéma synthétique de l'intégration temporelle des trois méthodes d'analyses utilisées pour décrire les niches trophiques de phoques veaux-marins et gris (régime alimentaire en rouge, niches isotopiques en vert, zones de chasse en bleu). L'intégration temporelle du régime alimentaire repose sur la collecte de fèces (aperçus instantanés). L'intégration temporelle des niches isotopiques et des zones de chasse dépend de la date à laquelle les individus suivis ont été capturés, soit après la mue (ML) pour la plupart des individus (lignes solides) ou avant la reproduction (BR) pour quelques individus (lignes pointillées). Boîtes grises (et lignes associées) : date de la capture. Pour rappel, les niches isotopiques (analyses sur des vibrisses) sont antérieures à la capture. [Schematic illustration of temporal integration of the three methodological analyses used to characterise harbour and grey seal trophic niches (diet in red, isotopic niches in green, foraging areas in blue). Diet temporal integration is based on the collection of scats (snapshots). Isotopic niches and foraging areas temporal integrations depend on the capture of sampled individuals, *i.e.* after the moult (ML) for most of the individuals (solid lines) or before breeding (BR) for some individuals (dotted lines). Grey boxes (and associated lines): capture date. Reminder: isotopic niches are prior to the capture].

• Régime alimentaire (analyse du contenu de fèces)

La littérature scientifique s'est largement penchée sur les nombreux biais et limites associés à l'analyse « classique » des contenus alimentaires de fèces ou d'estomacs de mammifères marins en restes de proies (pièces diagnostiques, parties dures non digérées) (*e.g.* Pierce et Boyle 1991; Bowen 2000; Phillips et Harvey 2009; Bowen et Iverson 2013).

Il est important de noter que chaque fèces de phoque a ici informé sur un ou quelques événement(s) d'alimentation qui a eu lieu de quelques heures à quelques jours avant sa collecte, produisant ainsi une image instantanée du régime alimentaire d'un individu. La dimension temporelle (inter-saisonnière) associée à l'échantillonnage de fèces est schématiquement représentée en Figure 56. Le temps écoulé entre les événements d'alimentation et la production de fèces (avec les restes associés) n'a pas pu être estimé ici, puisque le temps de résidence des restes de proies dans le système digestif peut varier selon les types de proies et/ou les types de pièces diagnostiques (Harvey 1989). Il est donc quasi-impossible de déterminer avec précision quand et où les événements d'alimentation associés à une fèces ont pu avoir lieu. Une seule fèces peut caractériser un, ou quelques, événements d'alimentation d'un seul individu, à une échelle restreinte spatialement et temporellement. Ainsi, c'est l'addition d'un nombre suffisant d'échantillons à différents moments qui permet d'évaluer le régime alimentaire probable à l'échelle de la colonie / de l'espèce (Trites et Joy 2005). La collecte d'un nombre suffisant de fèces peut idéalement renseigner sur le comportement alimentaire des phoques à une large échelle temporelle, si un nombre suffisant d'échantillons sont collectés à différentes saisons/années. Cette large intégration temporelle peut être au moins aussi importante que celle des niches isotopiques évaluées dans cette thèse, mais pour un nombre supérieur d'individus (plusieurs dizaines de fèces) par rapport aux analyses isotopiques sur les vibrisses (quelques individus capturés). Cependant, nous ne pouvons pas exclure que deux (ou plusieurs) fèces collectées à différents moments puissent provenir d'un même individu. Il convient donc d'éviter de considérer un contenu alimentaire d'une fèces comme caractéristique d'une stratégie alimentaire d'un individu, mais plutôt de considérer que chaque contenu illustre ce qu'un individu a mangé à un moment précis. Néanmoins, la probabilité de rééchantillonner un même individu était probablement réduite, ici, au regard des faibles effectifs de phoques sur la zone d'étude et du faible nombre d'échantillons collectés simultanément lors de chaque session de terrain.

L'érosion des parties dures trouvées dans des fèces, liée à la digestion, peut être source de biais dans l'identification du régime alimentaire puisqu'elle est inégale selon les espèces proies et/ou les pièces diagnostiques concernées (Tollit et al. 1997; Grellier et Hammond 2006). Ce phénomène amène alors généralement à sous-estimer la taille et la masse des proies, reconstruites *via* les mesures de ces pièces érodées. De nombreux facteurs de correction ont été proposés dans la littérature pour s'affranchir de cette limite et prendre en compte la digestion et l'érosion des pièces diagnostiques calcifiées (essentiellement otolithes de poissons) (*e.g.* Tollit et al. 1997; Grellier et Hammond 2006). Cependant, la diversité des facteurs de correction proposés et/ou l'absence de facteurs pour certaines espèces proies (Hernández-Milián 2014), amènent parfois à faire des choix spécifiques de facteurs pour certaines proies : *e.g.* au taxon le plus proche. Ces choix peuvent amener à une surestimation de la taille et de la masse des proies, et donc ajouter un degré de biais lié au choix des facteurs eux-mêmes. L'utilisation de facteurs différents pourrait aussi amener à un manque d'uniformité et une impossibilité de comparaison avec des études déjà publiées (*e.g.* Spitz et al. 2015 sur ces mêmes données). Enfin l'utilisation de certains de ces facteurs correctifs nécessite d'avoir évalué le degré d'érosion de chaque pièce dure, ce qui n'a pas été réalisé pour les données présentes. Pour toutes ces raisons, il a donc été décidé dans cette thèse de ne pas appliquer de facteurs de correction, tout en sachant que les tailles et masses relatives évaluées pour chaque proie sont vraisemblablement sous-estimées.

Il est important de noter que le nombre de fèces collectées à chaque saison/année est parfois très réduit, et parfois déséquilibré entre différentes périodes d'étude et/ou entre les deux espèces de phoques (Figures 38 et 56). Cette variabilité peut avoir une importance cruciale sur le degré de confiance à accorder au régime alimentaire estimé (*e.g.* Trites et Joy 2005). Les difficultés de terrain rencontrées sur les sites de repos à terre en baie de Somme (dont le nombre limité d'individu et leur accessibilité), ainsi que les réglementations visant à limiter le dérangement trop fréquent de ces deux espèces protégées au niveau national et communautaire (Vincent et al. 2017), et ce particulièrement au sein d'aires protégées, ont limité et contraint les opportunités de collecte. Ces contraintes ont ainsi réduit la possibilité d'avoir un échantillonnage convenablement équilibré entre les années, les saisons et les deux espèces. Il a donc été nécessaire de prioriser les sessions d'échantillonnage sur ce qui est peu ou pas connu.

Malgré les biais sur l'échantillonnage, une forte stabilité du régime alimentaire des phoques veaux-marins au printemps/été a été détectée de 2006 et 2014, soit pendant la période où le

nombre de phoques veaux-marins a plus que doublé et durant laquelle un plus grand nombre de phoques gris a commencé à arriver sur ce site d'étude (Vincent et al. 2017). Cette série temporelle de données renforce le fait que les poissons plats benthiques (plus particulièrement les petits issus de nurseries) sont vraisemblablement d'importance majeure pour les phoques veaux-marins durant cette saison. Les efforts plus récents d'échantillonnage de fèces de phoques gris au cours de l'automne/hiver et du printemps/été (2017-2019) ont permis de révéler que les poissons plats constituent bien une forte proportion de leur régime alimentaire, étayant ainsi le chevauchement alimentaire avec les phoques veaux-marins. Cependant, par rapport aux phoques veaux-marins, il persiste un manque de données sur une plus longue série temporelle pour évaluer les potentielles variations interannuelles. Les résultats tendent à montrer de plus grandes différences entre les saisons/années échantillonnées pour les phoques gris que pour les phoques veaux-marins, mais ceux-ci doivent être considérés avec prudence : des incertitudes persistent puisque le nombre d'échantillons collectés reste faible pour cette espèce. Ces différences entre périodes sont cependant cohérentes avec les variations (saisonnières) observées ailleurs dans le régime alimentaire de phoques gris (*e.g.* Beck et al. 2007; Wilson et Hammond 2019).

Les contenus de fèces de phoques veaux-marins collectées en automne/hiver – échantillons acquis récemment dans l'optique de commencer à compenser les lacunes de connaissances à cette saison – peuvent nous amener à suggérer que le régime alimentaire de phoques veaux-marins en automne/hiver pourrait être similaire à celui observé au printemps/été (*i.e.* incluant essentiellement des poissons plats). L'hypothèse d'une stabilité inter-saisons du régime alimentaire de phoque veau-marin pourrait aussi être appuyée par la taille restreinte de leurs niches isotopiques (intégrant plusieurs mois d'informations), mais le nombre de fèces acquis au cours de l'automne/hiver s'avère bien trop faible pour conclure de façon raisonnable (N = 8). Cette hypothèse préliminaire doit d'autant plus être prise avec prudence que des variations saisonnières du régime alimentaire de cette espèce ont déjà pu souvent être constatées ailleurs (*e.g.* Hall et al. 1998; de la Vega et al. 2016; Damseaux et al. 2021). Dans notre cas d'étude, une des hypothèses possibles serait la présence additionnelle de proies en automne/hiver (peu ou non observées au printemps/été) dans le régime alimentaire des phoques veaux-marins – potentiellement avec des valeurs isotopiques en δ13C et δ15N similaires aux poissons plats – non détectées à cause de ce faible échantillonnage. Le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*, poisson pélagique) pourrait être un candidat potentiel, sachant que la sous-population de

harengs des Downs (une des sous-population du stock de la mer du Nord) est connue pour migrer vers la Manche Est en hiver (décembre-janvier), afin de se reproduire et frayer (Maucorps 1969; Corten 2013). Cette espèce proie se retrouve donc saisonnièrement à proximité de la baie de Somme et des zones côtières adjacentes prospectées par les phoques veaux-marins. Ce poisson pélagique représente d'ailleurs une part conséquente du régime alimentaire des phoques gris en automne/hiver (Figure 37), suggérant la présence locale de cette proie. De nouvelles données sont donc nécessaires pour préciser le régime alimentaire des phoques veaux-marins en automne/hiver, et voir s'il varie entre saisons ou non. Dans tous les cas, les biais liés à l'échantillonnage amènent ici à être très prudents sur l'interprétation de potentielles variations saisonnières du régime alimentaire des deux espèces.

- **Niches isotopiques (avec variabilité intra- et interindividuelle)**

La détermination de niches isotopiques (carbone $\delta^{13}C$ et azote $\delta^{15}N$) à l'échelle des colonies/espèces sur la base d'un échantillonnage de taille réduite (cf. peu d'individus échantillonnés par rapport à l'échelle de cette colonie/espèce) amène usuellement à travailler dans un cadre Bayésien, afin de considérer la variabilité interindividuelle et l'incertitude liée au faible nombre d'individus échantillonnés (Jackson et al. 2011). C'est le choix qui a été fait dans cette thèse, puisque l'objectif est de déterminer les niches isotopiques des phoques veaux-marins et gris sur la base de données acquises sur un faible nombre de vibrisses. Ce travail dans un cadre Bayésien, et donc probabilistique, permet d'avoir une représentation des niches plus proche de la réalité à l'échelle de la colonie qu'en ne représentant que les données brutes sans modélisation. L'aspect novateur du modèle hiérarchique développé ici – étendu sur la base de modèle plus classique considérant la variabilité interindividuelle (Jackson et al. 2011) – a été d'incorporer une dimension temporelle de moyen terme aux niches isotopiques, en y incluant la variabilité intra-individuelle du comportement alimentaire (plusieurs mesures par individus au cours du temps). Les niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris évaluées par ce modèle intègrent donc aussi une large dimension spatiale du comportement alimentaire, correspondant aux aires de chasse prospectées par chaque individu au cours de la croissance de la vibrisse (Figure 56).

L'intégration temporelle des patrons alimentaires d'espèces animales au cours de plusieurs semaines/mois, par mesure des isotopes stables le long de tissus à croissance modérée à longue (*e.g.* vibrisses, poils, dents, nageoires de poissons), est une thématique qui a largement

été explorée sur de nombreux modèles d'étude puisque ces types de tissus permettent d'étudier les potentielles variations temporelles intra-individuelles (*e.g.* Martin et al. 2011; Newsome et al. 2012; Drucker et al. 2012; Kim et al. 2012; Beltran et al. 2015; Hayden et al. 2015; Lehmann et al. 2015). Avec le modèle développé dans cette thèse, nous proposons donc ici d'inclure cette variabilité temporelle intra-individuelle en complément de la variabilité interindividuelle (Jackson et al. 2011) dans la définition des niches isotopiques sous formes d'ellipses standards, et également d'évaluer l'incertitude associée (méthodologie en sections 2.3.2 et 2.3.3).

Les contraintes de terrain liées à la capture des individus pour les suivis télémétriques ont amené à collecter des vibrisses essentiellement après la période de mue des individus, soit à des périodes différentes de l'année entre les deux espèces de phoques. De plus, il est généralement impossible de recapturer deux fois un même individu, donc les données isotopiques mesurées sur les vibrisses sont antérieures aux données télémétriques, c'est-à-dire avant la capture. Ainsi, les niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris ne représentent pas exactement la même période de l'année et ont une intégration temporelle différente (cf. Figure 56) : pendant les quelques mois (~4) précédant la capture pour les phoques veaux-marins capturé à l'automne (*i.e.* durant le printemps/été), pendant une plus longue période (~9 mois) pour les quatre phoques veaux-marins capturés en mai 2019 (de la fin de l'été 2018 au printemps 2019), et pendant vraisemblablement au moins un an pour les phoques gris avant leur capture. Ces estimations restent très approximatives et sont à prendre avec beaucoup de précautions puisqu'elles sont basées sur des études qui incluent un nombre limité d'individus (principalement étudiés en captivité), et dont durée et le design peuvent apparaître fragiles (Greaves et al. 2004; Zhao et Schell 2004). Des études récentes montrent aussi que les vibrisses d'autres espèces de phocidés peuvent être maintenues jusqu'à la chute de la précédente (*e.g.* Beltran et al. 2015; Lübcker et al. 2016; Rogers et al. 2016b; McHuron et al. 2019). Toutes les vibrisses d'un phoque ne chuteraient pas systématiquement à chaque période de mue annuelle. Après la chute d'une vibrisse à la mue de l'année N, une nouvelle vibrisse devrait alors rapidement pousser (croissance asymptotique) avant d'être marquée par une croissance plus réduite, et d'être maintenue jusqu'à la mue de l'année N+2. Considérant que ce schéma de croissance et de chute est réaliste chez les phoques veaux-marins et gris, il apparaît possible que les vibrisses collectées ici aient pu intégrer des informations trophiques allant de un à deux ans, puisque ce sont toujours les plus longues qui ont été choisies lors de leur prélèvement. Les connaissances sur les schémas de croissance des vibrisses de phoques veaux-marins et gris

apparaissent encore limitées à l'heure actuelle, soulevant le besoin de connaissances complémentaires.

Face aux limites rencontrées pour évaluer précisément la période associée à la croissance des vibrisses de phoques analysées, les seules certitudes que nous pouvons avoir sont que : 1) chaque vibrisse intègre une vision à moyen terme (plusieurs mois) du comportement de chasse, c'est-à-dire une potentielle variabilité isotopique temporelle/intra-individuelle (sans la définir précisément dans le temps), 2) quelles que soient les hypothèses faites sur la croissance des vibrisses, les niches isotopiques des deux espèces de phoques (en 2008-2012 ou en 2019) devraient intégrer le comportement alimentaire de la plupart des individus au cours de la période estivale. La représentation de la période estivale est ici essentielle pour étudier le chevauchement trophique entre les deux espèces puisqu'elle est suspectée être la saison de plus forte compétition : les phoques gris sont plus présents en Manche Est en été, alors que les phoques veaux-marins sont présents tout au long de l'année (Vincent et al. 2017).

Une autre limite associée aux niches isotopiques pourrait être la variabilité isotopique des proies consommées, qu'elle soit saisonnière (*e.g.* Marsh et al. 2012) ou interannuelle (*e.g.* Kurle et al. 2011), ce qui pourrait impliquer une variabilité isotopique des niches reflétant celle des proies et non une variabilité associée à la consommation de différents types de proies. Cependant, la littérature ne semble pas faire mention de telles variations saisonnières ou interannuelles des valeurs isotopiques des communautés de poissons et/ou céphalopodes en Manche Est. Cette hypothèse apparaît donc peu probable dans le cas présent au regard de la forte complémentarité obtenue entre l'ensemble des résultats. En Manche Est, la localisation spatiale semble avoir un effet plus marqué sur l'écologie trophique de certaines proies puisqu'un fort gradient côte-large y est observé, à cause d'un fort couplage pelagique-benthique en zone côtière (Kopp et al. 2015). Ceci est particulièrement bien illustré avec le cas du hareng de l'Atlantique *C. harengus* qui a été observé dans une voie benthique en zones peu profondes (0-20 m), et pélagique en zones plus profondes (20-38 m) (Kopp et al. 2015). Les niches isotopiques de phoques pourraient ainsi être substantiellement influencées par la localisation de leurs proies en Manche Est. Enfin, la comparaison isotopique entre proies potentielles et phoques n'a été effectuée ici qu'en Manche Est, dans l'optique d'informer sur le potentiel chevauchement interspécifique dans cette zone. Cependant les phoques gris suivis dans cette thèse se sont également déplacés en mer du Nord, là où le régime alimentaire de cette espèce peut s'avérer partiellement différent de celui détecté en Manche Est (Wilson et Hammond 2019; Damseaux

et al. 2021). Il pourrait ainsi s'avérer intéressant à l'avenir de réitérer cet exercice avec les données isotopiques de proies potentielles de phoques gris en mer du Nord (*e.g.* de la Vega et al. 2016; Damseaux et al. 2021), afin de préciser les connaissances sur leur niche trophique et d'en expliquer la source potentielle (*e.g.* lançons qui constituent une part importante de leur régime alimentaire en mer du Nord).

- **Zones de chasse (spatialisation de données issues de suivis télémétriques)**

L'identification des zones de chasse est ici dépendante des choix qui ont été réalisés *a priori* pour sélectionner les plongées à spatialiser (plongées les plus rapides et en « U » ou issues de clusters), et l'ensemble des limites associées sont discutées dans le Chapitre 3 de la thèse.

Les zones de chasse ont été évaluées à des périodes variables de l'année, en fonction de la date à laquelle chaque individu a été capturé. Ainsi, les zones de chasse de la plupart des phoques veaux-marins ont été étudiées en automne/hiver/printemps alors que celles des phoques gris l'ont été au printemps/été/automne voire jusqu'au début de l'hiver, *i.e.* après leur mue, lorsqu'ils augmentent leur effort de chasse afin de reconstituer leurs réserves (Thompson et al. 1994; McConnell et al. 1999; Beck et al. 2003; Breed et al. 2009) (cf. Figure 56). Ce manque de chevauchement temporel entre les zones de chasse des deux espèces peut donc être une limite dans la comparaison spatiale de leurs niches trophiques. Cependant, cette différence d'échantillonnage liée à la biologie de ces espèces (cycles annuels reproduction/mue asynchroniques) a eu l'avantage de pouvoir suivre la plupart des phoques gris à partir de mai/juin et donc d'obtenir des informations en été, au moment où la compétition interspécifique pourrait être plus élevée (Vincent et al. 2017). Les zones de chasse des phoques veaux-marins, essentiellement obtenues au cours des autres saisons, sont probablement similaires (ou plus restreintes) en été, en zone côtière au niveau de leurs sites de repos à terre, puisqu'il s'agit de leur période de reproduction et de mue au cours desquelles l'activité en mer est réduite (Thompson et al. 1994; Van Parijs et al. 1997).

Les niches isotopiques et les zones de chasse informent sur différentes dimensions complémentaires des niches trophiques, avec des mêmes individus, mais pas au même moment : niches isotopiques au cours des mois avant la capture (cf. croissance de la vibrisse) et zones de chasse au cours des semaines/mois après la capture. Les stratégies de chasse de certains prédateurs marins peuvent parfois s'avérer routinières au cours d'une année, un individu adulte répétant ses propres stratégies (*e.g.* Cook et al. 2006), mais ce phénomène est peu connu chez

les phoques veaux-marins et gris. Des données préliminaires obtenues sur des phoques gris capturés en mer d'Iroise, puis recapturés l'année suivante, mettent en avant une forte fidélité individuelle des zones de chasse d'une année sur l'autre (Vincent et al. 2015). Ceci suggère qu'un phénomène de routine pourrait exister chez cette espèce. Les zones de chasse de phoques gris évaluées ici auraient donc potentiellement pu être similaires au cours de l'été précédent, soit pendant la période intégrée aux niches isotopiques. Malgré ces limites, nous admettons ici que les zones de chasse et les niches isotopiques caractérisent les habitudes trophiques des deux espèces à une échelle temporelle moyenne (plusieurs mois), et reflètent les stratégies de chasse moyennes.

En comparaison des niches isotopiques évaluées à l'échelle de la colonie par modélisation Bayésienne, les zones de chasse sont fortement dépendantes du nombre d'individus suivis. Le déploiement d'outils de suivis télémétriques implique usuellement d'effectuer un sous-échantillonnage très restrictif d'une population animale en ne capturant que quelques individus, ce qui peut avoir une influence notable sur l'identification de la distribution spatiale et de l'habitat utilisé à l'échelle de la colonie/population (*e.g.* Girard et al. 2006; Lindberg et Walker 2007). Tout est donc question de représentativité des résultats obtenus sur quelques individus pris en exemple à l'échelle des communautés animales. Dans le cas présent, la très faible variabilité intraspécifique des zones de chasse de phoques veaux-marins nous permet d'avoir une certaine confiance dans l'image finale de la dimension spatiale de leur niche trophique pour les périodes échantillonnées, à l'échelle de la colonie – les courbes de découverte de superficie des zones de chasse se stabilisent dès une vingtaine d'individus. Ceci est aussi renforcé par la faible différence entre les zones de chasse évaluées en 2008 et en 2019. En revanche, la plus forte variabilité intraspécifique (et donc interindividuelle) des zones de chasse de phoques gris nous amène à plus de prudence sur leur représentativité à l'échelle de la sous-population, puisqu'un plus grand nombre d'individus capturés et suivis auraient potentiellement permis de détecter de nouvelles zones de chasse – les courbes de découverte de superficie des zones de chasse se stabilisent au-delà de 100 individus. Il convient alors de plutôt considérer les zones de chasse de phoques gris comme un échantillon des nombreuses stratégies individuelles de chasse, c'est-à-dire une représentation de plusieurs exemples individuels. Cette limite doit alors être considérée lors de la comparaison spatiale des niches trophiques de phoques, et l'interprétation de leur superficie – un nombre plus important de phoques gris mènerait à des zones de chasse plus étendues.

➔ Une influence des types d'individus capturés sur les niches isotopiques et les zones de chasse ?

L'âge et le sexe des individus capturés pourraient également avoir une influence majeure sur l'image des zones de chasse (et par association des niches isotopiques), et ce particulièrement puisque des différences de stratégies de chasse entre mâles et femelles et/ou entre individus juvéniles, subadultes et adultes peuvent exister chez les pinnipèdes tels que les phoques veaux-marins et gris (*e.g.* Thompson et al. 1998; Breed et al. 2006, 2009; Beck et al. 2007; Tucker et al. 2007). À titre d'exemple, en Atlantique Ouest, Tucker et al. (2007) ont détecté des différences de niches isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de phoques gris selon le sexe et l'âge des individus, à la fois quantitativement (niches plus larges pour les mâles que pour les femelles, et plus larges pour les adultes que pour les juvéniles) et qualitativement (femelles qui se nourrissent majoritairement de proies pélagiques et les mâles de proies benthiques). Le sexe-ratio des phoques veaux-marins et gris suivis ici est très déséquilibré, puisque 22 des 24 phoques veaux-marins et 22 des 23 phoques gris étaient des mâles. Ceci pourrait avoir une influence significative sur la représentativité des zones de chasse et des niches isotopiques à l'échelle de la colonie/population.

Aucune donnée de sexe-ratio n'est disponible pour les phoques veaux-marins en baie de Somme, mais l'établissement de cette espèce en colonie reproductrice et sédentaire implique une présence à l'année de femelles adultes, qui restent à proximité des sites de repos à terre durant la période de reproduction (~juin-juillet). Les zones de chasse et niches isotopiques de phoques veaux-marins évaluées ici doivent donc malheureusement sous-représenter le comportement de chasse des femelles adultes. Cependant, il est probable que les stratégies de chasse des mâles et femelles de cette espèce puissent être assez similaires, au moins en été. En effet, Spitz et al. (2015) ont montré que les fèces produites par les mâles et femelles phoques veaux-marins en baie de Somme (sexe assigné par méthode de biologie moléculaire) ont un contenu similaire en restes de proies (majorité de petits poissons plats de nurseries), bien que les fèces de mâles incluent une plus grande diversité de proies secondaires. Les poissons plats de nurseries étant vraisemblablement aussi importants pour les phoques veaux-marins mâles et femelles (au moins en été), et sachant la localisation de ces nurseries, nous pouvons supposer que les zones de chasse des femelles doivent être relativement similaires à celles des mâles, *i.e.* côtières et à proximité des estuaires. En revanche, il est plus cohérent de n'avoir presque

capturé que des mâles adultes ici, puisque le sexe-ratio est très déséquilibré dans la sous-population de phoques gris observée en Manche Est (majorité de mâles adultes ; Vincent et al. 2018). Les niches isotopiques et zones de chasse individuelles de cette espèce devraient donc plus correctement refléter la niche trophique des individus présents au sein de la zone d'étude. Réussir à intégrer quelques femelles au suivi de la niche trophique de phoques veaux-marins et gris reste un enjeu pour les suivis futurs afin d'arriver à une représentation plus juste à l'échelle de la colonie/population.

4.5.2 Variabilité intraspécifique et stratégies individuelles

➔ La variabilité intraspécifique comme indice des stratégies de chasse

L'ensemble des résultats obtenus dans ce chapitre convergent vers le même schéma : la niche trophique des phoques gris est plus largement étendue que celles des phoques veaux-marins, que ça soit pour leur régime alimentaire, leurs niches isotopiques et leurs zones de chasse. La niche des phoques gris se caractérise donc par une plus forte variabilité intraspécifique liée à de plus fortes différences interindividuelles des stratégies de chasse, alors que les phoques veaux-marins sont caractérisés par un haut degré de similarités entre individus. Cette caractéristique intraspécifique des niches est un élément pivot ici pour comprendre l'écologie des deux espèces de phoques et discuter du potentiel d'interactions compétitives pour la ressource, qu'elles soient intra- et/ou interspécifiques. Un plus fort partitionnement intraspécifique de la niche trophique va en théorie permettre une réduction de la compétition entre individus conspécifiques, et ainsi favoriser une plus haute capacité de charge à l'échelle d'une population, par exemple (Ratcliffe et al. 2013; Zhao et al. 2014; Jones et al. 2020). La ségrégation liée à la variabilité intraspécifique peut alors être issue d'une ségrégation sexuelle (*e.g.* Breed et al. 2006), de l'ontogénie de l'espèce (*e.g.* Field et al. 2005; Carter et al. 2020) et/ou de la spécialisation à l'échelle individuelle (*e.g.* Bolnick et al. 2003). Dans ce contexte, il s'agit ici de discuter des niches des deux espèces de phoques et de l'implication potentielle de la spécialisation dans leur structure.

• Variabilité interindividuelle plus forte pour les phoques gris : spécialisation individuelle ?

La spécialisation individuelle au sein d'une population animale est d'importance majeure pour la compréhension de son écologie (Bolnick et al. 2003), et ce particulièrement puisqu'elle structure la niche à l'échelle de l'espèce (Sargeant 2007). La niche trophique des phoques gris tend à illustrer cette spécialisation individuelle, et ce particulièrement sur la dimension spatiale où les différences interindividuelles de zones de chasse sont très marquées. Les niches isotopiques illustrent aussi une variabilité interindividuelle plus forte pour les phoques gris que pour les phoques veaux-marins, ce qui est aussi suggéré par la plus grande diversité de régime alimentaire pour cette espèce. L'enjeu est ainsi de savoir si la niche trophique étendue des phoques gris est le reflet de nombreux individus généralistes qui s'alimentent sur une grande diversité de proies, ou si elle est le reflet de nombreux individus spécialisés qui s'alimentent sur des proies spécifiquement choisies. Bien que cette spécialisation individuelle apparaisse ici clairement pour les zones de chasse, elle reste plus incertaine sur le contenu alimentaire de chaque individu. En effet, une fèces ne permet pas de détecter distinctement une stratégie individuelle sur plusieurs mois, et les valeurs isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ne permettent pas de préciser si chaque individu sélectionne un (ou quelques) type(s) de proie(s) (cf. valeurs isotopiques similaires pour plusieurs proies potentielles). Avec les résultats de ce chapitre, nous pourrions juste indiquer avec certitude que la variabilité interindividuelle est plus forte pour les phoques gris que pour les phoques veaux-marins. L'hypothèse d'une spécialisation alimentaire à l'échelle individuelle reste néanmoins la plus probable bien que cette espèce soit considérée comme généraliste à l'échelle populationnelle (*e.g.* Tucker et al. 2007; Gosch et al. 2014).

L'une des hypothèses possibles pouvant expliquer cette spécialisation spatiale (et potentiellement alimentaire) à l'échelle individuelle est le mécanisme d'ontogénie qui se met en place au cours des premiers mois de vie (Carter et al. 2020). En effet, en l'absence d'investissement parental ou allo-parental pour cette espèce, chaque nouveau-né a un effort de chasse très exploratoire au cours des premiers mois de sa vie, qui va se spécifier vers un comportement plus optimal permettant un succès alimentaire, et théoriquement mener à une stratégie de chasse mémorisée à l'âge adulte (Votier et al. 2017).

La variabilité interindividuelle au sein des niches isotopiques semble plus importante pour les suivis les plus récents (individus capturés en 2019) suggérant que la variabilité interindividuelle du contenu alimentaire a augmenté depuis 2012. Sachant que le nombre de phoques gris a doublé en Manche Est entre ces deux périodes (Vincent et al. 2017 et voir tendances en Figure 4.B pour rappel), nous pourrions émettre deux hypothèses pour expliquer cette tendance à l'augmentation de la variabilité :

1) le plus grand nombre d'individus qui se sont déplacés de la mer du Nord vers la Manche Est pour s'alimenter a conduit à une augmentation de la diversité des stratégies individuelles au sein de cette sous-population, et donc augmenté la probabilité d'échantillonner des individus aux stratégies variées.

2) le nombre d'individus plus important en Manche Est impliquerait une plus forte compétition intraspécifique entre phoques gris qu'auparavant, ce qui aurait mené à une plus forte ségrégation alimentaire interindividuelle. Suivant cette hypothèse, cet évitement d'une compétition intraspécifique pour accéder à la ressource induirait une augmentation de la diversité alimentaire à l'échelle de la sous-population (Svanbäck et Bolnick 2007), ce qui serait cohérent avec la tendance à l'augmentation de la niche isotopique des phoques gris. Cependant, cette hypothèse ne peut être vérifiée par le régime alimentaire puisque seules des fèces ont été collectées en 2017-2019, bien qu'il montre une certaine diversité de proies.

La seconde hypothèse reste néanmoins à nuancer ici puisque les effectifs de phoques gris sont bien plus faibles en Manche Est qu'en mer du Nord. La présence d'un nombre croissant d'individus en Manche Est pourrait d'ailleurs être le résultat d'une compétition intraspécifique plus importante au cœur de leur distribution européenne (mer du Nord) : l'évitement d'une telle compétition mènerait alors certains individus à étendre leurs zones de chasse en périphérie de leur aire de répartition, jusqu'en Manche Est (Vincent et al. 2017). La première hypothèse apparaît donc être la plus probable dans le cas présent, bien que la seconde reste possible.

- **Variabilité interindividuelle restreinte pour les phoques veaux-marins : habitudes alimentaires à l'échelle de la colonie ? Compétition intraspécifique ?**

Les résultats de cette thèse indiquent un haut degré de similarités trophiques entre individus de phoques veaux-marins, en baie de Somme. En effet, la variabilité interindividuelle des stratégies alimentaires est nettement plus faible pour les phoques veaux-marins que pour les phoques gris, ce qui est confirmé par un régime alimentaire moins diversifié et une niche isotopique plus restreinte. Ceci est conforté par une très faible variabilité entre les zones de chasse individuelles de phoques veaux-marins, qui sont bien plus concentrées autour des sites de repos à terre que pour les phoques gris. Ainsi, la plupart des phoques veaux-marins de la baie de Somme s'alimenteraient principalement sur une même ressource (poissons plats benthiques essentiellement juvéniles), au même endroit (au niveau des nurseries côtières de poissons, à proximité de la baie de Somme et des estuaires adjacents), et auraient des stratégies de chasse assez similaires.

Le haut degré de similarités interindividuelles entre phoques veaux-marins pourrait difficilement s'expliquer par une spécialisation à l'échelle de l'espèce puisque cette dernière est considérée comme généraliste, ce qui se caractérise par une forte variabilité de régime alimentaire entre sites d'étude (Olsen et Bjørge 1995; Kavanagh et al. 2010; Spitz et al. 2015). Spitz et al. (2015) ont émis l'hypothèse que des habitudes alimentaires locales assimilables à des « traditions de chasse » peuvent exister au sein des colonies de phoques veaux-marins, impliquant ainsi la sélection de certains types de proies plutôt qu'une alimentation sur tous les types de proies disponibles dans leur environnement local. Suivant cette hypothèse, les individus de phoques veaux-marins pourraient ainsi filtrer certains types de proies spécifiques, bien que d'autres soient également disponibles. L'une des interprétations possibles pourrait être que les phoques privilégient les proies qui leur sont probablement le plus profitable, *e.g.* de qualité supérieure et/ou les plus accessibles, et ce particulièrement si les ressources disponibles sont suffisamment abondantes pour permettre cette sélection. Cependant, nous n'avons pas testé cette hypothèse ici qui nécessiterait d'avoir des données précises sur les qualités énergétiques de toutes les proies potentielles présentes au sein de leurs zones de chasse, ainsi que l'abondance et/ou la biomasse estimées des proies potentielles sur ces zones.

Les « traditions de chasse » de phoques veaux-marins à l'échelle de la colonie pourraient s'expliquer par la présence d'un court investissement parental et alloparental chez cette espèce

au cours de la période de lactation (Spitz et al. 2015), *a contrario* des phoques gris. Bien que cette période soit très courte (2-4 semaines), la capacité d'un nouveau-né en plongée avec sa mère presque dès sa naissance (Bekkby et Bjørge 2003) pourrait permettre la transmission de quelques stratégies de chasse avant le sevrage, ce qui influencerait peut-être ensuite le développement des stratégies individuelles jusqu'à l'âge adulte. Cette théorie serait l'une des explications potentielles des schémas de variabilité intraspécifique observés ici pour les niches trophiques de phoques veaux-marins et gris. Ainsi, l'existence de stratégies individuelles de chasse apparaît ici moins probable pour les phoques veaux-marins que pour les phoques gris, ou est moins marquée.

La niche trophique restreinte des phoques veaux-marins révèle ici un haut degré de chevauchement trophique interindividuel, et donc un potentiel de compétition intraspécifique sur les nurseries de poissons plats en zone côtière. Cependant, une compétition intraspécifique trop intense mène théoriquement au partitionnement intraspécifique (entre sexe, classes d'âges et/ou individus) et à la diversification de la niche (*e.g.* Svanbäck et Bolnick 2007; Jones et al. 2020). La niche trophique des phoques veaux-marins est apparue stable au cours de ces dernières années, comme décelée par la stabilité des niches isotopiques sur une décennie (évaluées sur la base des individus capturés en 2008 et en 2019) et du régime alimentaire au printemps/été de 2006 à 2014. Le chevauchement trophique interindividuel est donc resté tout aussi important au cours de cette période. Ainsi, bien que le nombre d'individus a doublé voire triplé sur ces périodes (Vincent et al. 2017 et voir tendances en Figure 4.B pour rappel), il est probable que le phénomène de compétition trophique intraspécifique soit d'intensité suffisamment faible pour permettre un tel degré de similarités interindividuelles. Suivant ce raisonnement, on peut supposer que la quantité de poissons plats juvéniles au niveau des côtes françaises de la Manche Nord-Est est toujours en abondance suffisante pour le maintien des phoques veaux-marins, leur permettant ainsi de ne pas diversifier/d'élargir leur niche trophique. Bien qu'en forte augmentation, les effectifs de phoques veaux-marins en leur limite d'aire de répartition européenne (Manche) restent limités par rapport au cœur de leur aire de distribution (mer du Nord) (*e.g.* Brasseur et al. 2018; Thompson et al. 2019; Galatius et al. 2020). Ces effectifs de phoques seraient alors ici suffisamment faibles par rapport à la quantité de ressources disponibles pour permettre de telles similarités. Cependant, chaque zone d'étude constitue un cas écologique à part entière, dépendant des ressources disponibles qui peuvent être de qualité et de quantité variables entre sites. Ainsi, la mise en place de mécanisme de

compétition intraspécifique en limite d'aire de répartition reste une hypothèse possible et qui mérite d'être considérée.

Il convient aussi de noter que le chevauchement interindividuel entre phoques veaux-marins n'est pas total, et ce plus particulièrement dans la dimension spatiale puisque les zones de chasse de certains individus se ségrégent partiellement à fine échelle. Cette ségrégation spatiale, bien que moins marquée qu'entre phoques gris, apparaissait d'ailleurs plus forte au cœur de leur zones de chasse (Kernels à 50%) suggérant que chaque individu possède des territoires privilégiés à l'échelle de quelques kilomètres malgré les similarités alimentaires. Une certaine ségrégation interindividuelle peut donc exister, et pourrait être un mécanisme permettant d'éviter une trop grande compétition directe entre congénère pour l'accès à la ressource au sein d'un même patch écologique (ici, celui des nurseries de poissons plats).

Le schéma de variation intraspécifique de la niche trophique des phoques en Manche Est, en limite d'aire de répartition, est fortement différent de celui observé sur ces mêmes espèces en mer du Nord, au cœur de leur aire de distribution (Wilson et Hammond 2019; Damseaux et al. 2021). En effet, la niche alimentaire des phoques gris en Est-Écosse est sélective et majoritairement composée de lançons (Ammodytidae) et de poissons plats (plies et soles), alors que celle des phoques veaux-marins est plus largement diversifiée sur de nombreux types de proies (poissons démersaux, poissons plats benthiques et poissons pélagiques) (Damseaux et al. 2021). De plus, la probabilité d'avoir une variabilité saisonnière du régime alimentaire des phoques veaux-marins semble plus élevée en mer du Nord (de la Vega et al. 2016; Wilson et Hammond 2019; Damseaux et al. 2021) qu'en Manche Est. Damseaux et al. (2021) ont ainsi suggéré que ceci est cohérent avec le caractère spécialiste des stratégies de chasse des phoques gris, et le caractère généraliste de celles des phoques veaux-marins (à l'échelle de l'espèce). Ce contraste de résultats nous enseigne que la structure de la niche trophique des phoques veaux-marins et gris est considérablement dépendante des zones géographiques. La variabilité des écosystèmes marins rencontrés à différents endroits, avec des communautés de proies variables, en est vraisemblablement la cause. La mer du Nord présente un cas d'étude particulier où les lançons sont (ont été) une proie clé pour de nombreux prédateurs supérieurs marins, initialement abondants et dont leur surexploitation par la pêche industrielle ces dernières décennies a vraisemblablement eu un impact sur ces populations de prédateurs (*e.g.* Frederiksen et al. 2004). Ceci inclut de potentiels effets sur quelques populations locales de phoques veaux-marins (Wilson et Hammond 2019). La Manche Est fournit un autre contexte écologique

spécifique, incluant la présence d'importantes nurseries de poissons plats en zone estuarienne (Riou 2001; Rochette et al. 2010), et une quasi-absence des lançons dans le régime alimentaire des phoques. Différentes stratégies de chasse ont alors pu être déployées par les phoques veaux-marins et gris en leur limite d'aire de répartition. Le site d'étude a donc une importance majeure sur les stratégies déployées par ces espèces et l'habitat qu'elles utilisent, ce qui concorde avec le caractère généraliste à l'échelle de l'espèce (Huon et al. 2021).

Les différences inter-sites de la variabilité intraspécifique de la niche trophique pourraient potentiellement refléter les pressions existantes pour l'accès à la ressource. La plus grande diversité alimentaire des phoques veaux-marins en mer du Nord pourrait potentiellement s'expliquer par une ressource plus limitée en synergie avec des interactions compétitives plus fortes. Celles-ci seraient liées au plus grand nombre d'individus conspécifiques, ou de phoques gris, ce qui forcerait les individus à diversifier leurs stratégies (cf. Svanbäck et Bolnick 2007). À l'inverse, la niche restreinte des phoques veaux-marins en Manche Est illustrerait peut-être que les individus ont une quantité de ressources suffisante à l'heure actuelle, leur permettant de se focaliser principalement sur certaines proies privilégiées (plus avantageuses).

➔ Contribution des cas individuels au chevauchement interspécifique

• Chevauchement interspécifique (isotopique et spatial) en lien avec les stratégies individuelles de phoques gris ?

L'une des hypothèses majeures de cette thèse est que le chevauchement entre les niches trophiques des deux espèces de phoques est causé par les stratégies individuelles de certains phoques gris, marquées par de fortes similarités avec les phoques veaux-marins (zones de chasse et valeurs isotopiques similaires), alors que les autres phoques gris sont plutôt caractérisés par une forte ségrégation trophique et spatiale avec ces phoques veaux-marins. Cette hypothèse s'appuie sur le caractère spécialiste des phoques gris à l'échelle individuelle (Tucker et al. 2007; Gosch et al. 2014; Hernandez et al. 2019). Elle découle ici de la forte complémentarité observée à l'échelle individuelle entre les valeurs isotopiques et les zones de chasse de phoques gris. En effet, les phoques gris qui ont des valeurs isotopiques chevauchantes à celles de phoques veaux-marins (individus G03, G05, G09, G16, G19 et G22) ont des zones de chasse de superficie relativement restreinte (par rapport aux autres individus) et essentiellement concentrées en zones côtières à proximité de la baie de Somme et des estuaires adjacents, c'est-à-dire où les phoques veaux-marins ont évolué.

Les stratégies de chasse de phoques gris impliquées dans le chevauchement trophique avec les phoques veaux-marins pourraient être dépendantes de l'âge et du sexe des individus concernés. En effet, les deux espèces de phoques sont parfois marquées par des différences de comportement de chasse liées au sexe (clairement identifiées dans plusieurs études) ou à l'âge (moins couramment observées) (*e.g.* Breed et al. 2011; Bromaghin et al. 2013; Russell et al. 2015). Cela pourrait s'expliquer par leur dimorphisme morphologique, leur histoire de vie ou par des stratégies spécifiques. Aucun effet sexe n'a malheureusement pu être testé ici pour les niches isotopiques et les zones de chasse (cf. échantillonnage d'individus mâles, principalement). De plus, les phoques gris qui induisent le chevauchement interspécifique (isotopique et spatial) sont aléatoirement des individus plus jeunes ou plus âgés : taille corporelle variant de 140 cm pour G09 jusqu'à 204 cm pour G16 et G22. Contrairement à ce que nous avions émis comme hypothèse sur la base des données de 2008-2012 (cf. Article 2 en annexe), ce ne sont pas simplement les jeunes phoques gris qui impliquent un chevauchement avec les phoques veaux-marins, mais ce sont également des individus plus adultes (résultats les plus récents, avec les données de 2019). Le chevauchement interspécifique serait donc plus induit par les stratégies de certains individus.

Les résultats de niches isotopiques et de zones de chasse appuient l'hypothèse que le chevauchement trophique entre les deux espèces de phoques est lié à la consommation de proies similaires (poissons plats) sur une zone commune (proche baie de Somme et autres estuaires) par certains individus. Cette localisation spatiale correspond aux zones de nurserie de poissons plats, ce qui peut nous amener à suggérer que les phoques gris qui impliquent un chevauchement se sont hypothétiquement alimentés de poissons plats juvéniles. Par similarité isotopique, ces individus auraient également pu s'alimenter sur des harengs *C. harengus* en zone côtière. Cependant, cette hypothèse est moins probable en été puisque les harengs sont essentiellement présents en Manche Est au moment de leur période de reproduction/fraie (en décembre-janvier) (Maucorps 1969; Corten 2013). Ils sont donc moins abondants sur ce secteur en été, *i.e.* durant la période de plus fort chevauchement interspécifique (période essentiellement représentée par les zones de chasse de phoques gris). En revanche, il n'est pas à exclure que ce type de proie soit représenté dans les valeurs isotopiques des vibrisses de ces individus phoques gris puisque la période hivernale est incluse aux niches isotopiques.

- **Une relation entre les dimensions isotopiques et spatiales ?**

La concordance détectée entre les valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ et les zones de chasse à l'échelle individuelle amène naturellement à effectuer un lien écologique entre la localisation géographique et les habitats de chasse exploités, comme cela peut être fait couramment à une échelle spatiale bien plus large (*e.g.* gradient latitudinal de $\delta^{13}C$ observé chez divers prédateurs supérieurs marins au niveau de l'océan austral, Cherel et Hobson 2007). Cependant, il est nécessaire de rester prudent dans notre cas d'étude, puisque les niches isotopiques donnent ici une image bi-dimensionnelle et résumée de la niche alimentaire, et se distinguent entre les deux espèces principalement sur une seule de ces dimensions : variation interindividuelle plus marquée en $\delta^{15}N$ pour les phoques gris. Les proies potentielles de phoques en Manche sont regroupées sur un espace isotopique restreint, et ce plus particulièrement en $\delta^{13}C$, qui pourrait découler d'un fort couplage pélagique-benthique en zone côtière (Kopp et al. 2015). Ces fortes similarités isotopiques entre proies nous amènent alors à être prudents, et restreignent la possibilité d'inférer un régime alimentaire individuel sur la base unique de ces deux dimensions isotopiques. À ce stade, il apparaissait donc intéressant de tester plus amplement l'hypothèse de chevauchement interspécifique individu-dépendant (cf. stratégies de phoques gris) en testant de nouvelles dimensions trophiques. Il pouvait alors s'agir par exemple de mesurer d'autres isotopes stables sur les vibrisses (*e.g.* isotope stable du soufre $\delta^{34}S$, Niño-Torres et al. 2006; Pinzone et al. 2019) ou d'analyser les acides gras dans des biopsies de lard (*e.g.* Dalsgaard et al. 2003; Budge et al. 2006).

- **Ajout d'une dimension isotopique ($\delta^{34}S$) : des précisions sur la niche trophique ?**

L'analyse de l'isotope stable du soufre $\delta^{34}S$ a été testée dans le cadre de cette thèse sur les vibrisses de deux phoques veaux-marins (S06 et S08) et de deux phoques gris (G03 et G08), sélectionnés selon leurs valeurs en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ et leurs zones de chasse. L'objectif était alors d'ajouter une nouvelle dimension isotopique afin d'en déterminer le potentiel informatif, en complément des deux autres.

La valeur de l'isotope stable du soufre $\delta^{34}S$ permet de caractériser la source des sulfures incorporés à la base des réseaux trophiques par les producteurs primaires (*e.g.* phytoplancton ou macro-algues), et cette valeur est stable le long de toute la chaîne trophique puisque les composés sulfurés sont incorporés par les consommateurs sans fractionnement (McCutchan et

al. 2003). Ainsi, dans l'océan ouvert, les bactéries sulfato-réductrices (SO_4^{2-}) impliquent un fort enrichissement en ^{34}S qui résulte en une valeur isotopique en $\delta^{34}S$ d'environ 21‰ (Weber et al. 2002). Les producteurs primaires tels que le phytoplancton et les macro-algues tendent à avoir une valeur enrichie en $\delta^{34}S$ (~18‰) puisqu'ils utilisent de l'eau de mer sulfatée. En revanche, les producteurs primaires qui dépendent plus d'une eau douce d'origine terrestre (par apports estuariens dans le milieu marin) en zone côtière et/ou au niveau des estuaires, tels que les plantes de marais salants ou les bactéries anaérobiques présentes sur les fonds marins, ont des apports en sulfures sédimentaires qui induisent un enrichissement plus faible en $\delta^{34}S$ (de -10 à +5‰, Connolly et al. 2004). Enfin, le microphytobenthos (micro-algue qui se développe sur les sédiments marins), typiquement présent en zone estuarienne sur les sédiments sablo-vaseux, va avoir une valeur en $\delta^{34}S$ intermédiaire (4–14‰) en fonction des proportions en sulfures réduits et en sulfates d'eau de mer à l'interface eau-sédiment (Sullivan et Moncreiff 1990; Currin et al. 1995; Newell et al. 1995). Cet isotope stable peut ainsi permettre de ségréger les consommateurs qui ont une alimentation à base trophique plutôt pélagique ou océanique (sulfates de l'eau de mer) de ceux qui ont une alimentation ayant une base trophique plutôt benthique ou estuarienne/côtière (oxydation des sulfures) (Connolly et al. 2004). Cet isotope stable peut ainsi révéler des gradients estuaires-côtes-large chez certaines espèces de mammifères marins (*e.g.* Niño-Torres et al. 2006; Barros et al. 2010), avec une déplétion de la valeur en $\delta^{34}S$ pour les individus au comportement alimentaire plus estuarien.

Les résultats de $\delta^{34}S$ que nous avons obtenus en Manche Est sur quatre phoques veaux-marins et gris pourraient également amener à une interprétation en lien avec leur localisation spatiale par rapport aux côtes/estuaires. Les valeurs plus réduites de $\delta^{34}S$ pour les deux phoques veaux-marins sont cohérentes avec leurs zones de chasse restreintes sur l'aire d'influence estuarienne autour de la baie de Somme et des estuaires adjacents. Les deux phoques gris ont globalement des valeurs en $\delta^{34}S$ plus élevées, et ce plus particulièrement pour l'individu G08 qui présente des zones de chasse plus au large. Ceci renforce l'hypothèse d'une origine plus marine des ressources alimentaires de cet individu G08. En revanche, bien que le phoque gris G03 présente des similarités spatiales (zones de chasse côtières/estuariennes) et isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) avec les phoques veaux-marins, celui-ci est marqué par une ségrégation partielle en $\delta^{34}S$ par rapport aux phoques veaux-marins (valeurs globalement plus élevées). Cette ségrégation pourrait avoir différentes origines. L'une d'entre elle pourrait être liée à l'écologie des poissons plats selon leur stade de vie (Riou 2001; Rochette et al. 2010) (voir la

schématisation du cycle biologique des soles communes et plies en Manche Est, en Figure 55.B). En effet, les poissons plats juvéniles (jusqu'à environ 2 ans) sont dépendants des nurseries estuariennes pour s'abriter et s'alimenter, alors que les individus adultes vont s'alimenter plus au large. Il est alors probable que leurs valeurs en $\delta^{34}S$ soient plus réduites pour des poissons plats juvéniles, au niveau des estuaires, par rapport à des poissons plus âgés. Au vu de nos connaissances sur les stratégies alimentaires des deux espèces de phoques en Manche Est (cf. régime alimentaire et niches isotopiques), nous pouvons suggérer ici que les deux phoques veaux-marins S06 et S08 se sont probablement alimentés en grande partie de petits poissons plats issus de nurseries, ce qui a mené à une valeur réduite de $\delta^{34}S$. En revanche, il est plus probable que le phoque gris G03 ait privilégié des poissons plats globalement plus grands/adultes, ce qui a induit une valeur de $\delta^{34}S$ plus élevée. Une autre hypothèse possible est que ce phoque gris se soit principalement alimenté sur des proies autres que des poissons plats dans ces zones côtières (*e.g.* harengs), induisant des valeurs isotopiques en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ similaires aux poissons plats mais différentes en $\delta^{34}S$, car sur une voie trophique plus marine.

Les analyses effectuées ici sur seulement quatre individus montrent les précautions que nécessite l'hypothèse de chevauchement trophique dépendant d'individus de phoques gris : l'ajout d'une nouvelle dimension isotopique ($\delta^{34}S$) révèle que le chevauchement isotopique bi-dimensionnel (en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$) ne permettrait peut-être pas de caractériser pleinement un chevauchement trophique, ou tout du moins de le préciser (*e.g.* petits *vs* grands poissons plats). Ces premiers résultats soulèvent le fort potentiel de cette troisième dimension isotopique pour étudier l'écologie alimentaire des phoques veaux-marins et gris en Manche Est, où les écosystèmes (et donc l'écologie des proies potentielles) peuvent être fortement structurés par les apports estuariens et marqués par un fort gradient côte-large (Kopp et al. 2015). Il serait utile à l'avenir d'ajouter une troisième dimension ($\delta^{34}S$) aux niches isotopiques de phoques veaux-marins et gris afin de préciser l'intensité du chevauchement, comme fait récemment dans une autre étude (Damseaux et al. 2021). Enfin, la mesure conjointe des valeurs isotopiques des proies potentielles de phoques en $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et en $\delta^{34}S$ en Manche Est – ces données sont à notre connaissance non disponibles dans la littérature – permettrait de mieux comprendre les niches trophiques des phoques, et ce d'autant plus si ces valeurs étaient mesurées sur des poissons plats à différent stades de vie (juvéniles *vs* adultes).

En bref, les résultats obtenus ici renforcent l'idée que les stratégies individuelles peuvent avoir une importance majeure dans l'écologie de prédateurs marins (ici sur le chevauchement trophique), et donc sur les interprétations associées, ce qui a déjà été soulevé dans d'autres cas d'études (*e.g.* Sommerfeld et al. 2013; Schwarz et al. 2021). De plus amples études, incluant de nouveaux indices des stratégies individuelles et une modélisation commune de toutes les composantes individuelles, permettraient de tester plus précisément ces hypothèses.

4.5.3 Potentiel de compétition interspécifique et implications

➔ Hypothèse de compétition interspécifique

Une compétition trophique interspécifique pourrait exister entre le phoque veau-marin et le phoque gris : cette hypothèse est de plus en plus suggérée dans la littérature scientifique, et est proposée comme l'une des explications possibles des déclins locaux de phoques veaux-marins observés au cœur de leur aire de distribution alors que le nombre de phoques gris était stable ou augmentait (Bowen et al. 2003; Svensson 2012; Sharples et al. 2012; Hanson et al. 2013; Jones et al. 2015; Wilson et Hammond 2019; Thompson et al. 2019). Les résultats de ce chapitre de thèse mettent en lumière l'existence d'un chevauchement entre les niches trophiques des phoques veaux-marins et gris en limite Sud de leur aire de répartition européenne, en Manche Est. Ils montrent plus particulièrement que la niche trophique des phoques gris, plus grande, couvre la niche des phoques veaux-marins, plus petite. L'origine de ce chevauchement est la consommation conséquente de poissons plats benthiques par ces deux espèces sympatriques et un chevauchement spatial en zone côtière. Nous suggérons ici que ces résultats mettent en évidence l'existence d'un potentiel de compétition, et caractérisent quelle pourrait en être l'origine. En revanche, les données présentées ici n'apportent pas la preuve explicite d'une compétition, mais permettent juste d'en identifier le potentiel.

Le potentiel de compétition est ici détecté pendant une période où un nombre croissant d'individus des deux espèces sont observés en Manche Est (Vincent et al. 2017 et Figure 4.B pour rappel), c'est-à-dire supposément avant un potentiel effet d'une telle compétition sur les populations de phoques (*e.g.* capacité de charge atteinte ou déclins liés à un/des stress environnementaux). Au vu de ces résultats et du contexte de compétition, nous amènerons ici des éléments de discussion et émettrons des hypothèses écologiques sur :

- les conséquences possibles qu'impliquerait une compétition sur les niches trophiques et les populations de phoques en Manche Est

- les mécanismes qui pourraient se mettre en place afin d'éviter ces interactions compétitives (cf. évolution possible des niches à moyen et long termes)
- les conditions particulières en limite d'aire de répartition qui pourraient jouer un rôle sur la compétition
- les facteurs qui pourraient être synergiques au phénomène de compétition interspécifique (*e.g.* épizooties, disponibilités des ressources, compétition intraspécifique)
- l'influence des pressions anthropogéniques sur l'écologie trophique des phoques
- les éléments qui pourraient également suggérer une coexistence entre ces espèces.

L'objectif est donc de contextualiser ce potentiel de compétition entre ces espèces en Manche Est et de déterminer quelles pourraient en être les implications, si cette hypothèse s'avérait vérifiée. Ces connaissances spécifiques sur l'écologie trophique pourraient également avoir une utilité directe pour les politiques de gestion et de conservation de ces espèces (*e.g.* Sharples et al. 2012; Jones et al. 2015; Thompson et al. 2019).

• Phoque veau-marin : l'espèce la plus impactée par une compétition ?

La compétition interspécifique sur une ressource limitante est censée conduire théoriquement à l'exclusion de l'espèce qui n'arrive pas à s'adapter (Gause 1932), suspectée être le phoque veau-marin en présence de phoques gris (*e.g.* Bowen et al. 2003; Svensson 2012; Wilson et Hammond 2019). Cette affirmation repose sur les déclins de population de phoques veaux-marins conjointement observés à la croissance ou stabilité du nombre de phoques gris sur le même territoire, le cas inverse n'ayant pour l'instant pas été constaté. Cette différence de « rapport de force » pourrait aussi peut-être s'expliquer par le dimorphisme entre ces espèces – les phoques gris sont plus grands et lourds. Les phoques veaux-marins seraient également l'espèce la plus vulnérable des deux en présence de stress environnementaux tels que des ressources alimentaires en quantité limitée (*e.g.* Wilson et Hammond 2019) ou en présence de certaines maladies (cf. PDV; Härkönen et al. 2006; Hall et al. 2006). Enfin, les questions posées dans la thèse portent essentiellement sur la compétition indirecte issue de la consommation de mêmes ressources, cependant, des interactions directes sont également observées entre ces espèces : prédation de phoques gris sur les phoques veaux-marins (van Neer et al. 2015, 2021), et comportements d'agression sexuelle mortelle de mâles phoques gris sur des femelles phoques veaux-marins (Rohner et al. 2020). Ces interactions pourraient avoir un

effet significatif sur l'écologie trophique de ces espèces, et potentiellement mener à un comportement de territorialisation en mer (Wolff et al. 1983; Carpenter 1987). Si ce phénomène s'avérait de forte intensité à l'échelle de la colonie / population, il se pourrait alors qu'il puisse structurer en partie la niche trophique des phoques veaux-marins, par mécanisme d'évitement de prédation (*e.g.* évitement de zones de chasse communes). Les connaissances sur la prédation des phoques gris sur les phoques veaux-marins restent préliminaires, et ce plus particulièrement en Manche Est : il est donc difficile d'en estimer l'intensité à l'échelle populationnelle.

- **Une stabilité du potentiel de compétition au cours de la dernière décennie**

Le chevauchement entre les niches trophiques des phoques veaux-marins et gris est apparu très stable entre les deux périodes d'étude des niches isotopiques et zones de chasse, *i.e.* entre 2008-2012 et 2019. Or, la cooccurrence entre deux espèces compétitrices est censée mener à terme à une ségrégation des niches pour limiter les effets de la compétition, lorsque les ressources sont limitées (*e.g.* Van Valen 1965; Diamond 1970). Ici, la stabilité du chevauchement trophique interspécifique suggère que les ressources disponibles sont toujours suffisantes en Manche Est pour permettre une certaine coexistence entre les deux espèces de phoques, bien que le nombre d'individus ait doublé voire triplé au cours de la dernière décennie. Une compétition interspécifique pourrait aussi mener à la modification brutale de la niche d'au moins une des deux espèces, sur au moins une dimension trophique (spatiale, temporelle, régime alimentaire) (Schoener 1974, 1983). Comme discuté précédemment, l'effet d'une compétition devrait probablement être plus important pour les phoques veaux-marins (cf. rapport de force entre les deux espèces). Ainsi, si une compétition trophique existe entre les deux espèces de phoques en Manche Est, celle-ci doit avoir un effet très négligeable sur la colonie de phoques veaux-marins pour l'instant, puisque leur niche trophique a été particulièrement stable au cours de la dernière décennie. Une compétition interspécifique pourrait cependant avoir un effet sur les populations à l'avenir si les effectifs de phoques continuent d'augmenter et/ou si les stocks de proies (essentiellement poissons plats) diminuent.

Les effectifs de phoques veaux-marins en baie de Somme tendent probablement à se stabiliser depuis 2016 (Figure 4.B), mais il reste prématuré d'affirmer que cette colonie a atteint sa capacité de charge. Suivre les effectifs et les niches trophiques dans les prochaines années apparaît crucial afin de détecter tout potentiel changement majeur qui pourrait s'expliquer par des stress écologiques, *e.g.* compétition interspécifique, causes anthropiques.

• Comparaison avec le cas de la mer du Nord

Le chevauchement trophique détecté ici entre les phoques veaux-marins et les phoques gris en Manche Est est opposé aux résultats obtenus par deux autres études en mer du Nord, le long des côtes écossaises et allemandes, où une forte ségrégation alimentaire et d'habitat a été détectée entre les deux espèces (Wilson et Hammond 2019; Damseaux et al. 2021). Dans ces études, la ségrégation trophique entre ces espèces se caractérise par une alimentation des phoques veaux-marins en zones côtières sur une importante diversité de proies (poissons benthiques, démersaux, pélagiques, incluant en partie des lançons), alors que les phoques gris s'alimentent essentiellement de lançons plus au large (Damseaux et al. 2021). Le régime alimentaire des phoques gris apparaît donc moins diversifié que celui des phoques veaux-marins, ce qui s'oppose nettement aux résultats de ce chapitre de thèse (cf. importance des poissons plats pour les phoques veaux-marins). Ceci pourrait s'expliquer par des phases différentes de statut des populations entre le cœur de leur distribution européenne (mer du Nord) et leur limite d'aire de répartition (Manche), où les effets hypothétiques d'une compétition n'ont peut-être pas été les mêmes. En effet, Wilson et Hammond (2019) ont mis en évidence que les effectifs de phoques veaux-marins ont localement décliné en mer du Nord (~ années 2000) là où les lançons étaient initialement importants dans le régime alimentaire des deux espèces de phoques. Le déclin des stocks de lançons observés en mer du Nord au cours des années 1990 (*e.g.* Furness 2002; Frederiksen et al. 2004; Heath 2005) a vraisemblablement mené les phoques veaux-marins à diversifier leur régime alimentaire, alors que ce type de proie est resté important pour les phoques gris (Wilson et Hammond 2019). Ces déclins de phoques veaux-marins auraient alors peut-être pu être favorisés par un effet synergique entre les déclins de stocks de lançons et la compétition avec les phoques gris sur cette ressource. Au cœur de leur distribution européenne, les niches trophiques de phoques reflèteraient ainsi une situation écologique où une compétition interspécifique a déjà eu lieu : les niches trophiques des phoques veaux-marins et gris se seraient alors ségrégées, afin de minimiser la compétition (cf. Van Valen 1965; Diamond 1970; Schoener 1974). En limite d'aire de répartition, la compétition trophique entre les deux espèces de phoques pourrait potentiellement exister, mais les effets de cette compétition sur les dynamiques de population et les niches trophiques ne se seraient pas encore manifestés. D'autres hypothèses sont également proposées pour expliquer les déclins locaux de phoques veaux-marins au cœur de leur distribution, mais elles seront discutées plus loin.

L'arrivée de phoques gris visiteurs en Manche ces dernières années s'explique par une forte connectivité de ces individus avec le cœur de leur distribution, en mer du Nord (Vincent et al. 2017) : ces individus seraient principalement des mâles adultes (cf. Vincent et al. 2018) qui se reproduisent le long des côtes de la mer du Nord en automne-hiver, puis viennent en Manche Est pour s'alimenter, essentiellement au printemps-été. Ceci pourrait probablement s'expliquer par l'élargissement de la niche spatiale des phoques gris du Sud de la mer du Nord : étant de plus en plus nombreux au cœur de leur distribution (Russell et al. 2019), certains phoques gris se déplaceraient peut-être jusqu'en Manche Est pour minimiser la compétition inter- et intraspécifique à proximité de leur site de reproduction, et s'alimenter ainsi sur des ressources moins utilisées. Ceci illustrerait bien les conditions écologiques différentes rencontrées par les phoques en Manche Est et en mer du Nord, pour l'instant, avec différentes implications sur les populations. La disponibilité des ressources communes aux deux espèces de phoques en Manche Est (poissons plats) sera vraisemblablement un élément déterminant à l'avenir dans les effets d'une potentielle compétition.

➔ Implications d'une potentielle compétition et autres facteurs en synergie

• Mécanismes et conséquences à l'issue d'interactions compétitives

Dans le contexte d'étude présent, l'évolution future de la niche trophique des phoques veaux-marins et gris va très probablement dépendre de la disponibilité en poissons plats benthiques en Manche Est. Dans le cas où les stocks de poissons plats deviendraient limitants pour le nombre de phoques présents, la compétition entre les deux espèces de phoques devrait vraisemblablement s'accroître, amenant potentiellement à des modifications et/ou ségrégation des niches (cf. Van Valen 1965; Diamond 1970; Schoener 1974).

Si la ressource en poissons plats devenait limitante en baie de Somme, la niche des phoques veaux-marins devrait théoriquement s'élargir, au moins sur une de ses dimensions (spatiale, temporelle, alimentaire) pour subvenir aux besoins énergétiques des individus (*e.g.* Svanbäck et Bolnick 2007). Ceci pourrait se traduire par exemple par : une diversification du régime alimentaire des phoques veaux-marins (poissons démersaux ou pélagiques, céphalopodes), par un élargissement de leurs zones de chasse, et/ou par une augmentation de l'effort de chasse en mer. L'élargissement de la niche des phoques veaux-marins reviendrait à occuper des dimensions déjà couvertes par la niche des phoques gris. Il s'agit de savoir si cette première espèce pourrait s'adapter dans un contexte écologique limitant. La difficulté à occuper

de telles nouvelles dimensions, pour accéder à une ressource suffisamment abondante, pourrait potentiellement causer un stress sur le succès de chasse et avoir un impact sur la *fitness* des individus (*e.g.* Gustafsson 1987). Ce stress alimentaire pourrait ainsi impacter le succès reproducteur au sein de la colonie de phoques veaux-marins (*e.g.* diminution de la fécondité des femelles) et avoir des conséquences sur le taux de survie des juvéniles (diminution du recrutement vers l'âge adulte), comme déjà mis en évidence par Bowen et al. (2003) en Atlantique Ouest dans un contexte de potentielle compétition locale avec des phoques gris (Île de Sable, Canada). De tels effets pourraient également avoir lieu en baie de Somme, si la colonie de phoques veaux-marins était soumise à un stress alimentaire. Certains individus pourraient alors peut-être émigrer vers des sites adjacents pour accéder à plus de ressources. Dans ce type de situation, la population de phoques veaux-marins atteindrait sa capacité de charge à un seuil plus réduit qu'en l'absence de conditions limitantes (cf. présence de phoques gris compétiteurs) et/ou serait marquée par des déclins locaux. Ces scénarios potentiels pourraient être qualifiés de « pessimistes », et reposent sur le postulat que les phoques veaux-marins n'arriveraient pas à s'adapter à un tel stress. Cependant, nous verrons ci-après qu'il est aussi possible d'émettre une hypothèse de coexistence entre les deux espèces.

Une compétition interspécifique sur des ressources limitées pourrait aussi potentiellement mener à une modification de la niche trophique des phoques gris, si la compétition s'avérait peu bénéfique pour cette espèce. Une telle modification concernerait les individus aux stratégies de chasse similaires aux phoques veaux-marins (côtiers en Manche Nord-Est) : si leur stratégie s'avère moins avantageuse sur le moyen terme, ces individus pourraient à terme se ségréger spatialement afin d'éviter cette compétition. Dans ce cas, une ségrégation trophique et d'habitat pourrait se mettre en place, comme cela peut déjà s'observer sur ces espèces (*e.g.* Damseaux et al. 2021) ou sur d'autres prédateurs marins (*e.g.* Reisinger et al. 2020). Cette hypothèse reste néanmoins à nuancer ici puisque : 1) les phoques gris qui viennent en Manche Est sur des dimensions de la niche des phoques veaux-marins doivent vraisemblablement en tirer un plus grand profit qu'en restant en mer du Nord (où la compétition intra- et interspécifique est probablement plus forte), et 2) les phoques gris impliqués dans les interactions compétitives, directe ou indirecte, devraient être moins impactés que les phoques veaux-marins si la ressource utilisée devient limitante, puisqu'ils sont supposés être les meilleurs compétiteurs dans ce duel. Enfin, le schéma de chevauchement des niches trophiques – niche restreinte des phoques veaux-marins intégrée à la niche plus large des

phoques gris – nous amène à supposer que l'apparition de conditions écologiques limitantes devraient plus contraindre les phoques veaux-marins à s'adapter que n'auraient à le faire les phoques gris.

Le contexte de limite d'aire de répartition pour ces deux espèces pourrait également avoir un rôle sur les mécanismes écologiques dont la potentielle compétition interspécifique (Brown et al. 1996; Sexton et al. 2009). D'un point de vue théorique, la limite d'aire de répartition d'une espèce suppose l'existence de conditions limitantes (*e.g.* ressources), et pourrait ainsi servir comme « terrain d'essai » pour comprendre comment une population peut s'adapter (ou non) à de nouvelles conditions (Sexton et al. 2009). Dans le cas présent, si les ressources des deux espèces étaient plus limitantes en Manche Est qu'au cœur de leur distribution européenne, le phénomène de compétition interspécifique pourrait être exacerbé, et nous pourrions ainsi nous attendre à observer des effets dans le futur tels que des modifications du régime alimentaire, des zones de chasse, et/ou des dynamiques de population de phoques veaux-marins. Une dernière hypothèse pourrait être une réduction de la compétition par les phoques gris venant de la mer du Nord en élargissant leurs zones de chasse vers la Manche Ouest, bien que les mouvements entre Manche Est et Ouest sont pour l'instant limités (connectivité des phoques gris en Bretagne essentiellement avec les sites Irlandais et d'Ouest britannique, Vincent et al. 2016, 2017), ou vers des zones au-delà de la limite de distribution actuelle (*e.g.* façade Atlantique française).

- **La compétition comme un effet possible parmi plusieurs causes multifactorielles ?**

La compétition interspécifique est probablement l'un des facteurs qui peut avoir un rôle structurant sur les niches trophiques des phoques veaux-marins et gris, et potentiellement un effet sur les populations. Cependant, comme usuellement suggéré en écologie, ce sont généralement un ensemble de causes multifactorielles agissant en synergie qui mènent à des effets écologiques. D'autres hypothèses que la compétition sont proposées pour expliquer les déclins locaux de phoques veaux-marins au cœur de leur distribution (cf. revue de Blanchet et al. 2021 sur le statut des populations de phoques veaux-marins) : les effets de maladies infectieuses naturelles (*Phocine Distemper Virus*, PDV, Harding et al. 2002; Härkönen et al. 2006; Hall et al. 2006), les interactions avec les activités anthropiques (Bexton et al. 2012), l'exposition à des toxines néfastes produites par des blooms phytoplanctoniques (Hall et Frame

2010; Jensen et al. 2015), la prédation par d'autres prédateurs (Lucas et Stobo 2000; Bowen et al. 2003), et le déclin de ressources d'intérêt pour cette espèce (Wilson et Hammond 2019). Des efforts de recherche récents portent aussi sur l'impact potentiel d'une exposition aux bruits d'origine anthropique sur ces espèces (*e.g.* Mikkelsen et al. 2019), et ce plus particulièrement dans un contexte d'installation d'éoliennes offshore (Hastie et al. 2015; Russell et al. 2016).

La fréquence et l'importance de maladies de PDV sont des pressions qui peuvent significativement impacter les populations de phoques veaux-marins – voir les effets des PDV de 1988 et 2002 sur les populations en fonction des zones géographiques (Härkönen et al. 2006; Brasseur et al. 2018; Thompson et al. 2019). La diffusion du PDV vers les colonies sédentaires de phoques veaux-marins serait favorisée par les mouvements à large échelle d'un nombre croissant de phoques gris, ces derniers étant vraisemblablement plus immunisés face à ce type de virus mais étant des porteurs du virus (ils sont alors considérés comme des « réservoirs de PDV ») (Härkönen et al. 2006; Hall et al. 2006). Le rétablissement des populations de phoques veaux-marins post-PDV est élevé sur certains sites (*e.g.* mer de Wadden, Brasseur et al. 2018). Cependant, Svensson (2012) a émis l'hypothèse qu'une fréquence importante de PDV avec des effets significatifs sur les phoques veaux-marins, en mer Baltique, pourrait faciliter l'expansion de populations de phoques gris compétiteurs sur les habitats auparavant utilisés par un plus grand nombre de phoques veaux-marins. Les précédents épisodes de PDV n'ont pas eu d'effet les colonies de phoques veaux-marins en Manche Est, probablement parce que la connectivité avec la mer du Nord était très réduite (cf. très peu de phoques gris sur ce secteur en 2002). Des épizooties pourraient cependant avoir lieu à l'avenir en Manche Est. Si l'hypothèse de Svensson (2012) s'avérait vérifiée, il se pourrait alors les effets d'une compétition interspécifique puissent être plus importants s'ils sont combinés avec un autre stress (ici, issus d'une maladie).

Les compétitions inter- et intraspécifiques pourraient également avoir des effets synergiques, dans le cas de conditions limitantes (cf. ressources) ou d'autres stress. En effet, par effet de densité dépendance lié au nombre d'individus au sein d'une même population, les individus les moins adaptés tels que les nouveau-nés pourraient être les plus impactés par une compétition intraspécifique, en l'absence de ressource suffisante (exemple sur les phoques gris, cf. Breed et al. 2013). En cas de conditions environnementales stressantes, ce phénomène pourrait alors s'ajouter aux effets d'une compétition interspécifique, si les deux espèces compétitrices n'arrivent pas à coexister, et impacter par exemple le recrutement de juvéniles vers l'âge adulte.

De par la complexité des phénomènes écologiques, nous pouvons supposer que les effets écologiques résultent de causes multifactorielles dont les contributions au phénomène observé peuvent varier selon les cas d'étude. Ici, les résultats nous aident à contextualiser les causes des potentiels d'interactions compétitives chez les phoques veaux-marins et gris en Manche Est. Cependant, ces phénomènes écologiques ne pourraient avoir un impact qu'en présence d'autres conditions synergiques (*e.g.* raréfaction des proies, Wilson et Hammond 2019), et non dans des conditions optimales. Il apparaît donc crucial d'avoir une compréhension intégrée de tous les possibles phénomènes, voire de les intégrer au sein d'un même modèle pour évaluer leur contribution relative (Svensson 2012).

➔ Utilisation de ressources sous pressions anthropogéniques : quel impact ?

La Manche Est est sujette à des changements écologiques substantiels liés à des causes anthropiques. En effet, une réorganisation majeure des communautés de poissons et un déclin de l'abondance totale en poissons de 80% ont été observés en baie de Somme au cours des trente dernières années (Auber et al. 2017; McLean et al. 2019). Au-delà de l'impact que la surpêche peut avoir sur les populations de poissons (Le Pape et al. 2017), ces modifications écologiques majeures seraient essentiellement en lien avec un réchauffement global des eaux marines (Auber et al. 2017; McLean et al. 2019) – augmentation de la température de surface de +0.28°C (± 0.09°C) par décennie de 1983 à 2015 en Manche Est (McLean et al. 2018). Ceci s'est caractérisé par une diminution de l'abondance d'espèces d'eaux froides (Auber et al. 2017) et d'espèces à stratégie « r », *i.e.* à croissance/reproduction rapide et de plus faible niveau trophique (McLean et al. 2019). De fortes pressions existent donc sur les nurseries de poissons en baie de Somme, dont celles de poissons plats, et affectent leur stabilité. Ces modifications pourraient avoir des conséquences sur les phoques veaux-marins et gris dans ce secteur, puisque les poissons plats sont un type de proies important dans leur régime alimentaire. Cependant, les effectifs de phoques ont augmenté exponentiellement en parallèle de ces changements des communautés de poissons depuis les années 1990. La ressource n'a donc probablement pas été limitante pour les deux espèces, sur cette période. Néanmoins, les effets issus des changements climatiques sont amenés à continuer, et probablement à s'amplifier dans les prochaines années. Il est alors possible que les poissons plats deviennent une ressource limitante à court et moyen terme, pour un nombre croissant de phoques. Une trop forte pression sur les stocks de poissons plats pourrait potentiellement impacter les populations de phoques veaux-marins, sur le même schéma que celui suggéré en mer du Nord suite aux déclins de lançons (Wilson et Hammond

2019). La poursuite/l'augmentation de cette pression pourrait probablement impacter la niche des deux espèces de phoques, exacerber les interactions compétitives intra- et interspécifique, et ainsi avoir des conséquences sur les populations.

Ce chapitre de thèse met en lumière l'attention particulière à avoir sur les poissons plats benthiques en Manche Est pour comprendre l'écologie des deux espèces de phoques et le potentiel de compétition interspécifique. Il serait intéressant à l'avenir de quantifier les effets potentiels d'une raréfaction des proies sur les populations de phoques et la compétition. Sur la base des connaissances acquises ici, la consommation des espèces de phoques en proie pourrait être estimée (modèles bioénergétiques ; dans la continuité des résultats présentés dans Vincent et al. 2018), puis spatialisée (zones de chasse, *e.g.* Vincent et al. 2016), afin de la comparer avec des données de biomasse de proies disponibles en Manche Est. Il serait aussi intéressant d'inclure l'effet individuel dans ces modèles, puisque la compétition dépendrait de certains individus de phoques gris. Les hypothèses de la thèse pourraient alors être mieux testées.

➔ Compétition ou coexistence ?

Les phoques veaux-marins et gris pourraient hypothétiquement coexister en limite Sud de leur aire répartition européenne, si la ressource est suffisamment abondante pour la survie des deux espèces (Pianka 1974) et/ou si leurs niches trophiques se ségrégent sans conséquence significative sur les populations (Van Valen 1965; Diamond 1970). Ce chapitre met en évidence les éléments écologiques qui pourraient potentiellement mener à une compétition interspécifique (cf. le chevauchement). Cependant, certaines dimensions des niches trophiques divergent en partie, ce qui suggèrerait l'existence de certains mécanismes de coexistence malgré un chevauchement partiel (*e.g.* Cardona 2001). Cette hypothèse pourrait être renforcée par la stabilité des niches des deux espèces au cours de la dernière décennie, par exemple. L'hypothèse de compétition doit ainsi être raisonnablement relativisée en l'état actuel des choses, bien qu'elle reste une éventualité future en cas de conditions limitantes.

La ségrégation spatio-temporelle de l'habitat est un mécanisme qui peut favoriser la coexistence entre deux espèces qui utilisent les mêmes ressources (*e.g.* sur deux espèces sympatriques de pétrels, Granroth-Wilding et Phillips 2019). Les périodes de reproduction et de mue sont asynchroniques entre les phoques veaux-marins et gris (printemps-été et automne-hiver respectivement), et toutes deux marquées par un plus faible effort de chasse. Ceci pourrait donc induire un certain partage naturel des ressources selon les saisons. En Manche Est, le

chevauchement trophique interspécifique sur les poissons plats, au même moment, pourrait donc s'avérer plus limité que d'apparence. De plus, les phoques gris sont moins présents en Manche Est en automne-hiver, puisque la plupart des individus se déplacent vers la mer du Nord pour se reproduire/muer (Vincent et al. 2017), ce qui devrait diminuer l'intensité d'une potentielle compétition au moment où les phoques veaux-marins s'alimentent le plus. Les cycles biologiques des espèces permettraient alors ici de réduire spatialement et temporellement les effets d'une compétition. Ce potentiel mécanisme de coexistence pourrait être testé à l'avenir par modélisation bioénergétique, en considérant les besoins énergétiques et les zones de chasse par saison.

Les phoques veaux-marins s'alimentent essentiellement sur des poissons plats benthiques globalement plus petits (plus juvéniles) que les phoques gris en baie de Somme, ce qui pourrait suggérer une certaine coexistence par sélection de proies similaires mais à différents stades de vie (De Roos et al. 2008; Brink et al. 2015). Cette conclusion reste générale, et nuancée par l'utilisation de tailles de poissons plats similaires, intermédiaires, par les deux espèces. Cette hypothèse de coexistence serait aussi cohérente avec les zones de chasse des phoques veaux-marins (au niveau des nurseries côtières) et des phoques gris (plus étendues et parfois au large où peuvent être les poissons plats adultes). Ce mécanisme permettrait de diminuer en partie les interactions interspécifiques directes, au mêmes endroits et moments. Cependant, il ne préviendrait pas d'une compétition indirecte sur les poissons plats en Manche Est puisque l'abondance de juvéniles en zone côtière est dépendante du succès de reproduction d'individus adultes plus au large, et puisque l'abondance d'adultes est dépendante du recrutement des juvéniles (Riou 2001; Rochette et al. 2010). Considérant cette relation juvéniles-adultes, nous pourrions nous demander si c'est la pression de prédation des phoques gris sur les poissons plats adultes qui pourrait avoir un impact sur l'abondance de juvéniles, utilisés par les phoques veaux-marins, ou l'inverse ? De plus amples recherche devraient être réalisées pour explorer ceci (*e.g.* modélisation des réseaux trophiques). Néanmoins, la niche plus étroite des phoques veaux-marins, centrée sur les poissons plats juvéniles, nous suggère que c'est plus probablement cette espèce de phoque qui serait la plus vulnérable en cas de changement majeur sur ce type de proies.

Entre coexistence et compétition, quel mécanisme prédomine donc actuellement entre les phoques veaux-marins et gris en limite d'aire de répartition ? Il apparaît ici impossible de pouvoir confirmer l'une des hypothèses émises dans notre cas d'étude, et la poursuite des

recherches sur les dynamiques de population, les niches trophiques et les zones de chasse apparaît essentielle pour identifier un potentiel effet. La coexistence et la compétition entre espèces forment vraisemblablement un *continuum* dépendant de nombreux autres facteurs (*e.g.* disponibilités en ressources, stress environnementaux et/ou anthropiques), où les effets d'une compétition peuvent varier au cours du temps et des conditions. L'étude de tels phénomènes chez les deux espèces de phoques en Manche Est nécessite alors un suivi sur le long terme.

Points importants de la discussion

• **Approches indépendantes et complémentaires → identification des niches trophiques des phoques veaux-marins et gris & chevauchement** (section 4.5.1)

- L'ensemble des résultats sont complémentaires (régime alimentaire, niches isotopiques et zones de chasse) → confiance sur l'identification du chevauchement interspécifique
- Limites des approches → en partie contrebalancées par l'utilisation de plusieurs approches & prudences à avoir sur les conclusions.

• **Variabilité intraspécifique des niches → informe sur les stratégies de chasse des deux espèces** (section 4.5.2)

- ++ similarités trophiques entre individus de P. veaux-marins qu'entre P. gris :
  - P. veaux-marins → habitudes alimentaires à l'échelle de la colonie ?
  - P. gris → plus grande diversité interindividuelle de stratégies
- Hypothèses sur une potentielle compétition intraspécifique.

• **Contribution des stratégies individuelles de phoques gris au chevauchement trophique interspécifique** (section 4.5.2)

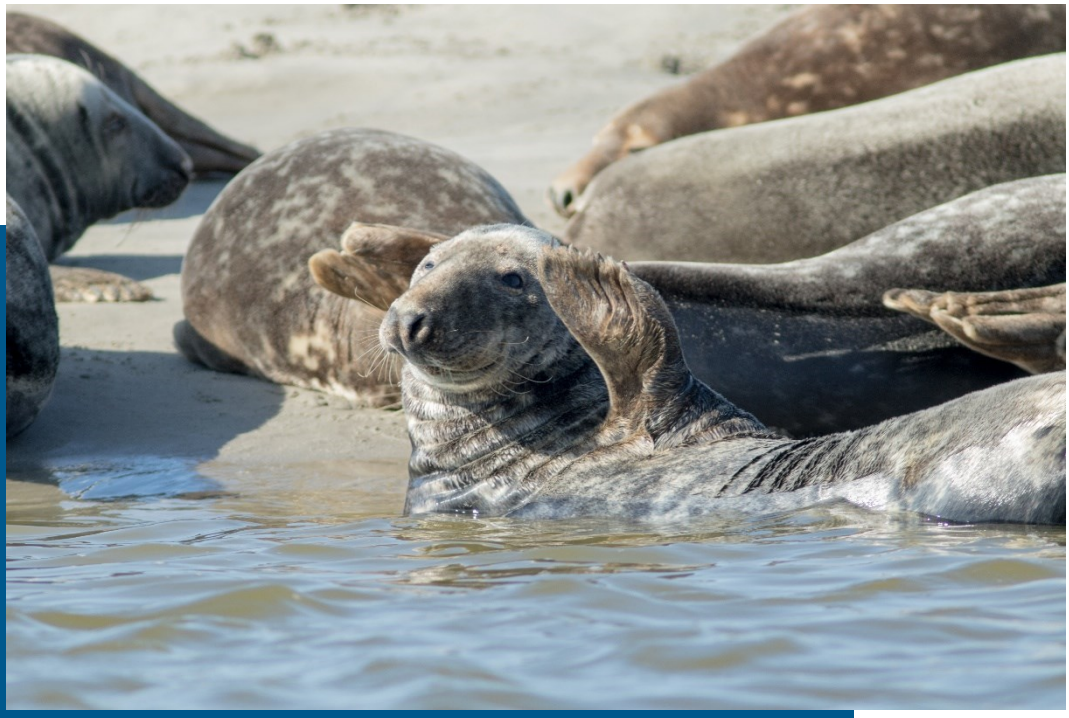
- Chevauchement interspécifique entre les deux espèces → quelques phoques gris aux fortes similarités trophiques avec les P. veaux-marins (quelles implications)
- Pas de lien avec l'âge des individus ↔ dépendant des stratégies individuelles
- Des perspectives d'études complémentaires → isotope stable du soufre $\delta^{34}S$.

• **Chevauchement interspécifique → potentiel de compétition entre phoques veaux-marins et gris : potentielles implications et perspectives** (section 4.5.3)

- Potentiel de compétition sur poissons plats benthiques en zones côtières :
  si ↗ du nombre de phoques et/ou ↘ stocks poissons → compétition (quels signes ?)
- P. veau-marin probablement + vulnérable si compétition/stress environnementaux
- Hypothèses sur la synergie possible entre plusieurs facteurs dont la compétition
- Communautés de poissons en Manche Est ↔ pressions anthropiques (implications ?)
- Coexistence entre les deux espèces, pour l'instant ? (*continuum* avec compétition).

CHAPITRE 5

5 Conclusions et perspectives



Phoque gris sur son reposoir, à marée montante, baie de Somme.
Photo Yann Planque

5.1 Une compréhension intégrée des stratégies de chasse et de l'écologie trophique des phoques

➔ Principales conclusions de la thèse

Ce travail de thèse apporte des connaissances détaillées sur les stratégies de chasse (identification des zones de chasse et du comportement de chasse en plongée) et sur l'écologie trophique des phoques veaux-marins et des phoques gris, dans un contexte spécifique : en limite Sud de leur aire de répartition européenne. Les deux parties de ce travail apportent des éléments de réponses complémentaires qui étayent notre compréhension sur l'acquisition des ressources de ces deux espèces de phocidés, lorsqu'elles se retrouvent en sympatrie, ici en Manche Est. Les chapitres centraux de la thèse (3 et 4) illustrent tous deux que notre compréhension du comportement de chasse et l'écologie trophique de ces espèces doit impérativement se faire de l'échelle individuelle à l'échelle de la population (colonie ou sous-population dans le cas précis). Dans les deux chapitres, les stratégies individuelles de chasse ont vraisemblablement un rôle structurant sur l'essentiel des conclusions de cette étude. Plus que jamais, nous pouvons donc affirmer à l'issue de cette thèse que « les individus comptent » chez les phoques veaux-marins et gris, pour reprendre l'expression utilisée par Sommerfeld et al. (2013b) et Schwarz et al. (2021) sur d'autres prédateurs marins. Cette thèse a ainsi permis de proposer des éléments d'interprétation et des hypothèses sur les potentielles interactions compétitives inter- et intraspécifiques chez ces deux espèces sympatriques de prédateurs supérieurs marins.

Grâce aux données de plongée et de localisation spatiale acquises par le déploiement d'outils de suivis télémétriques sur les deux espèces de phoques, nous avons pu tester au Chapitre 3 plusieurs méthodes d'identification du comportement de chasse, basées sur l'analyse des mouvements horizontaux ou verticaux, et ainsi déterminer lesquelles sont les plus pertinentes pour spatialiser les zones de chasse, dans notre cas d'étude. Les résultats de cette étude ont directement permis de mettre en évidence la pluralité des stratégies individuelles de chasse qui peuvent être déployées par ces espèces, dans les dimensions horizontale et verticale qu'elles explorent. En effet, chaque individu d'une population ne déploie vraisemblablement pas systématiquement les mêmes stratégies comportementales dans son environnement 3D pour trouver sa ressource : ceci a mené entre autres à une insuffisance des mouvements horizontaux pour caractériser correctement les zones de chasse de nombreux individus, et donc influencé les

conclusions à l'échelle populationnelle. Tous ces travaux de thèse illustrent le caractère complexe des stratégies de chasse des phoques veaux-marins et gris à l'échelle de l'espèce, ou même au sein d'une population précise, ce qui soulève la difficulté de les résumer par un comportement simplifié, suivant la théorie de l'approvisionnement optimal, comme déjà suggéré sur d'autres espèces (Bestley et al. 2015; Carter et al. 2016; Riaz et al. 2021). Dans le cas d'étude présent, les mouvements horizontaux observés en surface se sont avérés trop réducteurs des comportements complexes des phoques veaux-marins et gris, et probablement insuffisants pour détecter leurs zones de chasse à fine échelle, alors que les mouvements verticaux en plongée se sont avérés ici plus appropriés.

Les travaux sur l'identification du comportement et des zones de chasse de phoques, au Chapitre 3, sont directement complémentaires aux connaissances acquises sur les niches trophiques de ces espèces, au Chapitre 4. L'hypothèse initiale d'un comportement de chasse essentiellement benthique de ces espèces en Manche Est, sur laquelle repose l'approche verticale d'identification des zones de chasse, a été étayée par les comportements en plongée et par les caractéristiques des niches trophiques identifiées. En effet, les poissons plats benthiques jouent ici un rôle clé sur l'écologie trophique des phoques veaux-marins et gris dans le cas présent, et le comportement de chasse en plongée et les zones de chasse sont particulièrement cohérents avec cette conclusion. Les apports méthodologiques issus du Chapitre 3 servent aussi directement à mieux caractériser la dimension spatiale des niches trophiques de phoques au Chapitre 4. Le principal enseignement que nous pouvons tirer de cette complémentarité est de requestionner les méthodes de détection des zones de chasse sur chaque nouveau cas d'étude (sites / espèces), et de se réintéresser systématiquement aux stratégies de chasse des prédateurs de l'échelle individuelle à l'échelle populationnelle. Ce qui est probablement juste pour les phoques veaux-marins et gris en limite de leur aire de répartition ne le sera peut-être pas ailleurs (au cœur de leur distribution).

L'ensemble des connaissances de cette thèse a également permis de mieux cerner quelles pourraient être les sources de potentielles compétitions inter- et intraspécifiques, même si elles ne nous permettent pas de confirmer la présence ou absence de telles compétitions, notamment en l'absence de données détaillées sur l'état des stocks de proies visés. Elle apporte ainsi le cadre de connaissances essentielles pour envisager les effets potentiels de tels mécanismes écologiques à venir, permet de poser de nombreuses questions écologiques, et ouvre de nouvelles pistes d'étude. En effet, nous savons maintenant quels sont les paramètres de l'écologie

trophique à suivre et qui pourraient être modifiés en cas de stress environnemental sur ces populations de phoques. Les stratégies individuelles constituent ici aussi un élément clé des conclusions écologiques (chevauchement trophique induit par certains phoques gris), et les suivis à cette échelle individuelle apparaissent donc cruciaux pour comprendre l'écologie à l'échelle populationnelle.

Ce travail fournit un exemple d'étude précis sur l'écologie trophique des phoques veaux-marins et gris, dans des conditions écologiques qui lui sont propres. Cette étude a eu lieu en limite de l'aire de répartition de ces espèces, ce qui est parfois considéré comme un objet d'étude (ou une zone atelier) particulièrement intéressant(e) en écologie fondamentale pour étudier des mécanismes écologiques tels qu'une compétition interspécifique (Brown et al. 1996; Sexton et al. 2009). Bien que rien ne nous permette d'affirmer que la limite de répartition spatiale observée aujourd'hui en Europe (*i.e.* niche réalisée) puisse être proche de la limite de la niche fondamentale des espèces, nous pouvons supposer que les conditions écologiques rencontrées en Manche Est puissent être limitantes sur certaines dimensions. L'étude des stratégies de chasse et des niches trophiques, aux échelles individuelle et populationnelle, mériteraient alors d'être poursuivies et précisées, pour répondre aux questions écologiques sur le devenir des deux espèces en sympatrie, si les conditions sont ou deviennent limitantes (*e.g.* ressources en poissons plats dans le cas présent).

➔ Des implications dans d'autres domaines de recherche

Les travaux de cette thèse ne s'arrêtent pas exclusivement à l'écologie trophique de ces espèces. Parmi les applications possibles, les connaissances acquises ici servent directement aux analyses d'identification des habitats de chasse des phoques veaux-marins et gris. Les avancées des connaissances sur les méthodes d'identification du comportement de chasse ont directement servi aux travaux de thèse de Mathilde Huon (2017) portant sur l'habitat de chasse de ces espèces. Ils ont aussi permis de mettre en évidence l'importance d'étudier l'habitat de ces espèces de phoques à fine échelle, *i.e.* à l'échelle des colonies/sous-populations (Huon et al. 2021, Article 3 en annexe). Les connaissances sur l'habitat utilisé sont particulièrement complémentaires aux questions sur l'écologie trophique : elles permettent d'identifier par exemple les conditions environnementales abiotiques sélectionnées par ces espèces, et potentiellement de faire le lien avec l'écologie des proies. Ces types d'analyses permettent aussi d'évaluer si l'habitat préférentiel des populations de phoques est étendu ou non sur la zone

d'étude, et s'il peut potentiellement aller au-delà de l'habitat actuellement utilisé. La poursuite de ce type de travail s'inscrit en complément du suivi des niches trophiques sur le moyen terme et sur le long terme, l'objectif étant de pouvoir étudier tout potentiel changement futur d'habitat, de zones de chasse, et/ou de régime alimentaire. En complément des analyses d'habitat déjà effectuées, les travaux présents apportent une première information sur l'habitat vertical utilisé par ces espèces, et il serait intéressant de compléter son étude pour en évaluer le lien avec les stratégies alimentaires (benthique *vs* pélagique). Ainsi, les informations sur l'habitat préférentiel de ces espèces s'avèrent essentielles pour évaluer les habitats vers lesquels les colonies/sous-populations de phoques en Manche Est pourraient hypothétiquement s'étendre à l'avenir. Ces connaissances pourraient finalement être utiles pour évaluer les habitats à protéger pour maintenir le bon état écologique des populations de phoques, par exemple, et donc pour répondre aux enjeux de gestion et conservation.

5.2 Des connaissances utiles aux enjeux de gestion et de conservation

Les nouvelles connaissances proposées dans cette thèse permettent de mieux répondre aux enjeux de gestion et de conservation des phoques veaux-marins et gris (Huon et al. 2015; Vincent et al. 2016, 2018). Les informations précises sur la niche trophique de ces deux espèces en Manche Est, dont leur régime alimentaire et les zones de chasse en mer, sont directement utiles pour suivre et maintenir le bon état écologique des populations. À titre d'exemple, toutes ces informations pourront être utiles aux structures gestionnaires du milieu marin (ministères et agences publiques de l'environnement), dont le Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale au niveau local et les opérateurs des zones Natura 2000 (*N2K*, suivant la directive Habitats-Faune-Flore 92/43/EEC). Elles seront aussi utiles en partie pour répondre aux enjeux des programmes de mesure de la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM / MSFD, 2008/56/EC) de l'Union Européenne. Le bon état des populations de phoques dépend sans doute en grande partie de leur capacité à accéder à des ressources en quantité suffisante, et le suivi de potentiels changements trophiques futurs en lien avec des stress potentiels (dont une potentielle compétition interspécifique) apparaît nécessaire.

Les résultats de cette thèse pourront aussi servir à étudier les interactions potentielles entre les populations de phoques et les activités anthropiques. Les interactions entre phoques

et activités de pêche constituent un axe de recherche largement abordé sur ces espèces, dont l'objectif est d'en mesurer l'intensité et/ou la source (Trzcinski et al. 2006; Lundström et al. 2010; Cronin et al. 2012, 2016; Oksanen et al. 2014; Vincent et al. 2016; Murray et al. 2021). Ces interactions peuvent être de différentes natures (*e.g.* opérationnelle si déprédation, ou capture accidentelle), mais les informations issues de cette thèse permettraient surtout d'évaluer les interactions trophiques indirectes entre prédateurs et pêcheries. Il pourrait s'agir d'évaluer l'intensité du prélèvement par les phoques de ressources halieutiques d'intérêt commercial (*e.g.* Trzcinski et al. 2006), ou inversement l'impact de la pêche sur la quantité et le type de proies disponibles pour les phoques (*e.g.* Lundström et al. 2010). Grâce aux connaissances sur les niches trophiques, il serait alors possible d'évaluer le chevauchement trophique entre phoques et pêcheries, et de mesurer l'intensité de ces potentielles interactions en quantifiant la consommation des phoques à l'échelle populationnelle (Vincent et al. 2016, 2018).

Il est aussi possible que l'écologie trophique des phoques puisse être influencée par des interactions plus directes telles que les dérangements liés au bruit en mer (trafic maritime). Des recherches ont récemment été initiées en ce sens pour mesurer les effets potentiels des bruits d'origine anthropique sur le comportement / les mouvements en mer des phoques veaux-marins et gris (Chen et al. 2017; Mikkelsen et al. 2019). Elles s'inscrivent plus spécifiquement dans le cadre de l'installation accrue d'éoliennes en mer ces dernières décennies, où il s'avère important d'évaluer l'impact potentiel sur ces espèces au cours de leur installation (cf. par battage de pieux) ou lorsqu'elles sont opérationnelles (Russell et al. 2014, 2016; Hastie et al. 2015). Si ces installations peuvent avoir un impact direct au cours de leur déploiement (lié au bruit) (Russell et al. 2016), elles peuvent aussi potentiellement induire des effets récifs une fois construites (Russell et al. 2014). En France, l'installation de nombreux parcs d'éoliennes en mer est prévue au cours de la prochaine décennie, en Manche-mer du Nord et en Atlantique, et plus spécifiquement à proximité de la baie de Somme pour l'un d'entre eux (Eoliennes en Mer Dieppe-Le-Tréport, EMDT). Un projet pluriannuel de recherche est prévu pour étudier l'impact potentiel de cette installation sur les populations de phoques en Manche Nord-Est (avant, pendant et après installation), et celui-ci inclut le suivi de l'écologie trophique des deux espèces (*e.g.* régime alimentaire, zones de chasse). Tous les résultats de cette thèse apportent ainsi des connaissances initiales sur les stratégies de chasse et les niches trophiques de phoques, avant tout futur changement potentiel influencé par ces installations.

5.3 Perspectives d'études

Partant de l'hypothèse que les compétitions inter- et/ou intraspécifiques pourraient avoir lieu au sein des colonies/sous-populations de phoques veaux-marins et gris en Manche Est, il apparaît essentiel de suivre les potentiels changements d'ordre trophique (*e.g.* changements de régime alimentaire, élargissement/contraction des zones de chasse) et d'ordre populationnel (cf. diminution/stabilisation/augmentation du nombre d'individus). Le suivi des niches trophiques devrait alors être poursuivi pour répondre à ces questions, et complété par des analyses plus détaillées sur certaines dimensions de niche – *e.g.* niches isotopiques en trois dimensions avec les isotopes stables du carbone de l'azote et du soufre (Niño-Torres et al. 2006; Pinzone et al. 2019; Damseaux et al. 2021) ; régime alimentaire complété par des analyses de biologie moléculaire dans les fèces (Deagle et al. 2005; Tollit et al. 2009; Flanders et al. 2020). Au-delà de l'aspect méthodologique, un tel renforcement des connaissances résiderait aussi dans le suivi télémétrique d'un plus grand nombre d'individus, avec idéalement une meilleure balance entre mâles-femelles et jeunes-adultes, ou dans la collecte d'échantillons de fèces de façon plus régulière et homogène dans le temps. Il en est de même pour la poursuite du suivi du comportement de chasse en plongée et en surface, à l'échelle individuelle. Une diversification de ces stratégies de chasse entre individus, ou pour un individu, pourrait refléter un changement de types de proies ciblés. Cela pourrait se caractériser par exemple par une augmentation des plongées de chasse plus pélagiques, si les ressources de poissons plats venaient à devenir limitantes.

Les hypothèses de compétition inter- et intraspécifique pourraient être plus amplement testées à l'avenir, en présence de données détaillées sur l'état des stocks de poissons et céphalopodes en Manche Est. Tout comme pour les enjeux d'interactions avec les pêches, il serait maintenant utile d'évaluer précisément la consommation des phoques veaux-marins et gris en Manche Est par modélisation bioénergétique pour mieux tester ces hypothèses de compétition inter-/intraspécifique. La consommation des deux espèces pourrait être évaluée à l'échelle des colonies/sous-populations en considérant différents paramètres : la composition du régime alimentaire, les besoins énergétiques des espèces au fil des saisons (cf. taux métaboliques, coûts de vie/d'activité), les qualités des proies ciblées (en calories), les tailles de population par saison (nombre de phoques), la structure de population et les zones de chasse en mer (Trites et Spitz 2018; Spitz et al. 2018). De tels travaux avaient été initiés dans le cadre d'un précédent

projet (Vincent et al. 2018, résultats non publiés), mais ces analyses mériteraient d'être approfondies et complétées par une spatialisation de la consommation afin d'effectuer une comparaison interspécifique. Ces analyses, complétées par les données de stocks de proies, pourraient ainsi permettre d'aller plus loin sur le potentiel de compétition inter-/intraspécifique, par application de modèles écosystémiques avec tous ces paramètres.

En parallèle du suivi des niches trophiques, et hypothétiquement de la consommation en lien avec les stocks de proie, il serait également intéressant de suivre l'état écologique des populations de phoques veaux-marins et gris en Manche Est avec d'autres indices. L'acquisition de données sur les tentatives de capture de proies, au cours des suivis télémétriques présentés dans cette thèse (2019), et la détection de plongées associées à la chasse (par analyse en clustering), apporte ici l'opportunité d'effectuer des budgets d'activités précis à l'échelle populationnelle par analyse des mouvements des individus (McClintock et al. 2013). De tels budgets permettraient ainsi d'évaluer si les individus sont marqués à l'avenir par une augmentation de l'effort de recherche alimentaire (*e.g.* temps passé en mer, effort de nage, distance pour accéder aux proies) qui pourrait suggérer un changement écologique, et qui se ferait au détriment du repos. De tels changements pourraient alors avoir différentes origines dont un accès plus restreint aux proies de hautes qualités énergétiques (*i.e.* plus profitables), peut-être lié en partie à des stress environnementaux (*e.g.* forçages climatiques ou océanographiques ; Furness 2002; Heath 2005) et/ou à une augmentation des mécanismes de compétition. Les phoques auraient alors besoin : 1) de s'alimenter sur des proies de moins bonne qualité énergétique (*i.e.* moins profitables) pour compenser l'accès plus restreint aux proies de haute qualité (cf. théorie de la *Junk-Food*, Österblom et al. 2008), et/ou 2) de continuer à s'alimenter sur ces proies de haute qualité énergétique, mais devenues plus rares. Dans ces deux cas, l'effort de chasse devrait être plus important, ce qui pourrait avoir des conséquences sur la condition corporelle des individus, et donc sur les populations. Une autre méthode pour évaluer le bon état écologique des individus est l'accélération corporelle dynamique globale (*overall dynamic body acceleration*, ODBA), mesurée grâce aux données des accéléromètres, et qui informe sur le taux métabolique de ces individus. Enfin, il serait intéressant de pouvoir suivre plus précisément l'état des individus de ces populations par photo-identification, pour évaluer leurs conditions corporelles / embonpoint par photogrammétrie (Krause et al. 2017). De même, toute modification de leur embonpoint pourrait révéler un changement écologique. Ce même type d'informations est aussi communément acquis sur

d'autres espèces de pinnipèdes par calcul du taux de dérive passive en plongée (*drift rate*), lié à la flottabilité de l'animal (et donc des graisses accumulées en mer) (Robinson et al. 2010), cependant, sa mesure apparaît plus complexe en Manche Est pour les phoques veaux-marins et gris puisqu'ils plongent peu profondément.

Une autre perspective serait d'avoir une compréhension plus fine des stratégies de chasse à l'échelle individuelle. Il pourrait s'agir par exemple de tenter une mise en lien de nombreuses dimensions trophiques individuelles – alimentaire, spatiale, comportement en plongée – au sein de mêmes analyses, d'un même modèle. Nous pourrions ainsi mieux tester les hypothèses faites ici sur l'implication des individus de phoques gris dans le chevauchement interspécifique. La réalisation de recherches plus poussées à l'échelle individuelle pourrait plus particulièrement s'orienter vers l'étude précise de la variabilité intra-individuelle des stratégies de chasse. Il serait particulièrement intéressant de tester l'hypothèse de fidélité aux zones d'alimentation, de routine du comportement de chasse des individus de ces espèces, et d'évaluer par exemple quelle est la capacité des individus à s'adapter aux changements environnementaux.

Références bibliographiques

Abrams P (1980) Some Comments on Measuring Niche Overlap. Ecology 61:44-49. https://doi.org/10.2307/1937153

Alatalo R V, Gustafsson L, Linden M, Lundberg A (1985) Interspecific Competition and Niche Shifts in Tits and the Goldcrest: An Experiment. J Anim Ecol 54:977-984. https://doi.org/10.2307/4391

Alley TR (1982) Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. Acta Biotheor 31:165-179. https://doi.org/10.1007/BF01857239

Archambault B (2014) Modélisation du cycle de vie des ressources marines exploitées : une approche intégrée pour quantifier les effets relatifs des différentes pressions anthropiques et environnementales. Rennes, Agrocampus Ouest. *Thèse de doctorat.* https://www.theses.fr/2014NSARH094

Arso Civil M, Hague E, Langley I, Scott-Hayward L (2021) Allo-suckling occurrence and its effect on lactation and nursing duration in harbour seals (*Phoca vitulina*) in Orkney, Scotland. Behav Ecol Sociobiol 75:121. https://doi.org/10.1007/s00265-021-03051-y

Auber A, Gohin F, Goascoz N, Schlaich I (2017) Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. Estuar Coast Shelf Sci 189:189-202. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.03.010

Austin D, Bowen WD, McMillan JI (2004) Intraspecific variation in movement patterns: modeling individual behaviour in a large marine predator. Oikos 105:15-30. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.1999.12730.x

Austin D, Bowen WD, McMillan JI, Iverson SJ (2006) Linking Movement, Diving, and Habitat to Foraging Success in a Large Marine Predator. Ecology 87:3095-3108. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3095:LMDAHT]2.0.CO;2

Baechler J, Beck CA, Bowen WD (2002) Dive shapes reveal temporal changes in the foraging behaviour of different age and sex classes of harbour seals (*Phoca vitulina*). Can J Zool 80:1569-1577. https://doi.org/10.1139/z02-150

Bailleul F, Pinaud D, Hindell M, Charrassin J-B, Guinet C (2008) Assessment of scale-dependent foraging behaviour in southern elephant seals incorporating the vertical dimension: a development of the First Passage Time method. J Anim Ecol 77:948-957. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01407.x

Bailleul F, Lesage V, Hammill MO (2010) Spherical First Passage Time: A tool to investigate area-restricted search in three-dimensional movements. Ecol Modell 221:1665-1673. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.04.001

Baker JR, Fedak MA, Anderson SS, Arnbom T, Baker R (1990) Use of a tiletamine-zolazepam mixture to immobilise wild grey seals and southern elephant seals. Vet Rec 126:75-77. https://doi.org/https://doi.org/10.1136/vr.126.4.75

Ballejo F, Lambertucci SA, Trejo A, Santis LJM De (2018) Trophic niche overlap among scavengers in Patagonia supports the condor-vulture competition hypothesis. Bird Conserv Int 28:390-402. https://doi.org/10.1017/S0959270917000211

Barraquand F, Benhamou S (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying

profitable places and homogeneous movement bouts. Ecology 89:3336-3348. https://doi.org/10.1890/08-0162.1

Barros NB, Ostrom PH, Stricker CA, Wells RS (2010) Stable isotopes differentiate bottlenose dolphins off west-central Florida. Mar Mammal Sci 26:324-336. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00315.x

Bearhop S, Waldron S, Votier SC, Furness RW (2002) Factors That Influence Assimilation Rates and Fractionation of Nitrogen and Carbon Stable Isotopes in Avian Blood and Feathers. Physiol Biochem Zool 75:451-458. https://doi.org/10.1086/342800

Beaugrand G (2002) Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. Science 296:1692-1694. https://doi.org/10.1126/science.1071329

Beck CA, Bowen WD, McMillan JI, Iverson SJ (2003) Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal. Anim Behav 66:777-789. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2284

Beck CA, Iverson SJ, Bowen WD, Blanchard W (2007) Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behaviour and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis. J Anim Ecol 76:490-502. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01215.x

Begon M, Harper JL, Townsend CR (1986) Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell scientific publications.

Bekkby T, Bjørge A (2000) Diving behaviour of harbour seal *Phoca vitulina* pups from nursing to independent feeding. J Sea Res 44:267-275. https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00048-4

Bekkby T, Bjørge A (2003) Joint diving behaviour of harbour seal (*Phoca vitulina*) females and pups in the lactation period. Sarsia 88:369-372. https://doi.org/10.1080/00364820310003082

Beltran RS, Sadou MC, Condit R, Peterson SH, Reichmuth C, Costa DP (2015) Fine-scale whisker growth measurements can reveal temporal foraging patterns from stable isotope signatures. Mar Ecol Prog Ser 523:243-253. https://doi.org/10.3354/meps11176

Bestley S, Jonsen ID, Hindell MA, Harcourt RG, Gales NJ (2015) Taking animal tracking to new depths: synthesizing horizontal–vertical movement relationships for four marine predators. Ecology 96:417-427. https://doi.org/10.1890/14-0469.1

Bexton S, Thompson D, Brownlow A, Barley J, Milne R, Bidewell C (2012) Unusual Mortality of Pinnipeds in the United Kingdom Associated with Helical (Corkscrew) Injuries of Anthropogenic Origin. Aquat Mamm 38:229-240. https://doi.org/10.1578/AM.38.3.2012.229

Birt V, Birt T, Goulet D, Cairns D, Montevecchi W (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. Mar Ecol Prog Ser 40:205-208. https://doi.org/10.3354/meps040205

Bishop AM, Onoufriou J, Moss S, Pomeroy PP, Twiss SD (2016) Cannibalism by a Male Grey Seal (*Halichoerus grypus*) in the North Sea. Aquat Mamm 42:137-143. https://doi.org/10.1578/AM.42.2.2016.137

Bjørge A, Thompson D, Hammond P, Fedak M, Bryant E, Aarefjord H, Roen R, Olsen M (1995) Habitat use and diving behaviour of harbour seals in a coastal archipelago in Norway. In: Blix AS, Walløe L, Ulltang Ø (éd) Developments in Marine Biology. Elsevier Science, p 211-223

Blanchet M-A, Vincent C, Womble JN, Steingass SM, Desportes G (2021) Harbour Seals: Population Structure, Status, and Threats in a Rapidly Changing Environment. Oceans 2:41-63. https://doi.org/10.3390/oceans2010003

Blanchet M, Lydersen C, Ims R, Lowther A, Kovacs K (2014) Harbour seal *Phoca vitulina* movement patterns in the high-Arctic archipelago of Svalbard, Norway. Aquat Biol 21:167-181.

https://doi.org/10.3354/ab00580

Boeuf BJ Le, Costa DP, Huntley AC, Feldkamp SD (1988) Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. Can J Zool 66:446-458. https://doi.org/10.1139/z88-064

Boily P (1995) Theoretical heat flux in water and habitat selection of phocid seals and beluga whales during the annual molt. J Theor Biol 172:235-244. https://doi.org/10.1006/jtbi.1995.0020

Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. Am Nat 161:1-28. https://doi.org/10.1086/343878

Bolnick DI, Svanbäck R, Araújo MS, Persson L (2007) Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. Proc Natl Acad Sci 104:10075-10079. https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.0703743104

Bonner W (1972) The grey seal and common seal in European waters. Oceanogr Mar Biol - An Annual Review 10:461-507. https://phthiraptera.myspecies.info/sites/phthiraptera.info/files/61575.pdf

Bost CA, Handrich Y, Butler PJ, Fahlman A, Halsey LG, Woakes AJ, Ropert-Coudert Y (2007) Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 54:248-255. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.007

Bouveroux T, Kiszka JJ, Heithaus MR, Jauniaux T, Pezeril S (2014) Direct evidence for gray seal (*Halichoerus grypus*) predation and scavenging on harbor porpoises (*Phocoena phocoena*). Mar Mammal Sci 30:1542-1548. https://doi.org/10.1111/mms.12111

Bowen W, Tully D, Boness D, Bulheier B, Marshall G (2002) Prey-dependent foraging tactics and prey profitability in a marine mammal. Mar Ecol Prog Ser 244:235-245. https://doi.org/10.3354/meps244235

Bowen WD (2000) Reconstruction of pinniped diets: Accounting for complete digestion of otoliths and cephalopod beaks. Can J Fish Aquat Sci 57:898-905. https://doi.org/10.1139/f00-032

Bowen WD, Iverson SJ (2013) Methods of estimating marine mammal diets: A review of validation experiments and sources of bias and uncertainty. Mar Mammal Sci 29:719-754. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2012.00604.x

Bowen WD, Ellis SL, Iverson SJ, Boness DJ (2003) Maternal and newborn life-history traits during periods of contrasting population trends: implications for explaining the decline of harbour seals (*Phoca vitulina*), on Sable Island. J Zool 261:155-163. https://doi.org/10.1017/S0952836903004047

Bowen WD, Beck CA, Iverson SJ, Austin D, MCMillan JI, Camphuysen CJ (2006) Linking predator foraging behaviour and diet with variability in continental shelf ecosystems: grey seals of eastern Canada. In: Boyd IL, Wanless S (éd) Top Predators in Marine Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, p 63-81. https://doi.org/10.1017/CBO9780511541964.006

Brasseur SMJM, van Polanen Petel TD, Gerrodette T, Meesters EHWG, Reijnders PJH, Aarts G (2015) Rapid recovery of Dutch gray seal colonies fueled by immigration. Mar Mammal Sci 31:405-426. https://doi.org/10.1111/mms.12160

Brasseur SMJM, Reijnders PJH, Cremer J, Meesters E, Kirkwood R, Jensen LF, Jeβ A, Galatius A, Teilmann J, Aarts G (2018) Echoes from the past: Regional variations in recovery within a harbour seal population. PLoS One 13:e0189674. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189674

Breed GA, Bowen WD, McMillan JI, Leonard ML (2006) Sexual segregation of seasonal foraging habitats in a non-migratory marine mammal. Proc R Soc B Biol Sci 273:2319-2326. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3581

Breed GA, Jonsen ID, Myers RA, Bowen WD, Leonard ML (2009) Sex-specific, seasonal foraging tactics

of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state–space analysis. Ecology 90:3209-3221. https://doi.org/10.1890/07-1483.1

Breed GA, Bowen WD, Leonard ML (2011) Development of foraging strategies with age in a long-lived marine predator. Mar Ecol Prog Ser 431:267-279. https://doi.org/10.3354/meps09134

Breed GA, Don Bowen W, Leonard ML (2013) Behavioral signature of intraspecific competition and density dependence in colony-breeding marine predators. Ecol Evol 3:3838-3854. https://doi.org/10.1002/ece3.754

Brink H ten, Mazumdar AKA, Huddart J, Persson L, Cameron TC (2015) Do intraspecific or interspecific interactions determine responses to predators feeding on a shared size-structured prey community? J Anim Ecol 84:414-426. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12305

Brodeur RD, Suchman CL, Reese DC, Miller TW, Daly EA (2008) Spatial overlap and trophic interactions between pelagic fish and large jellyfish in the northern California Current. Mar Biol 154:649-659. https://doi.org/10.1007/s00227-008-0958-3

Bromaghin J, Lance M, Elliott E, Jeffries S, Acevedo-Gutiérrez A, Kennish J (2013) New Insights into the Diets of Harbor Seals (*Phoca Vitulina*) in the Salish Sea Revealed by Analysis of Fatty Acid Signatures. Fish Bull 111:13-26. https://cedar.wwu.edu/biology_facpubs/27/

Brown E, Pierce G (1998) Monthly variation in the diet of harbour seals in inshore waters along the southeast Shetland (UK) coastline. Mar Ecol Prog Ser 167:275-289. https://doi.org/10.3354/meps167275

Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. Annu Rev Ecol Syst 27:597-623. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.597

Brown JS (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. Behav Ecol Sociobiol 22:37-47. https://doi.org/10.1007/BF00395696

Brown SL, Bearhop S, Harrod C, McDonald RA (2012) A review of spatial and temporal variation in grey and common seal diet in the United Kingdom and Ireland. J Mar Biol Assoc United Kingdom 92:1711-1722. https://doi.org/10.1017/S0025315411002050

Brownlow A, Onoufriou J, Bishop A, Davison N, Thompson D (2016) Corkscrew Seals: Grey Seal (*Halichoerus grypus*) Infanticide and Cannibalism May Indicate the Cause of Spiral Lacerations in Seals. PLoS One 11:e0156464. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156464

Budge SM, Iverson SJ, Koopman HN (2006) Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: A primer on analysis and interpretation. Mar Mammal Sci 22:759-801. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00079.x

Carbone C, Houston AI (1996) The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. Anim Behav 51:1247-1255. https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0129

Cardona L (2001) Non-competitive coexistence between Mediterranean grey mullet: evidence from seasonal changes in food availability, niche breadth and trophic overlap. J Fish Biol 59:729-744. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02376.x

Carneiro APB, Manica A, Staniland IJ, Phillips RA, International B, David T, Building A, Street P, Cb C (2017) Methods for detecting and quantifying individual specialisation in movement and foraging strategies of marine predators. Mar Ecol Prog Ser 578:151-166. https://doi.org/10.3354/meps12215

Carpenter B, Gelman A, Hoffman MD, Lee D, Goodrich B, Betancourt M, Brubaker M, Guo J, Li P, Riddell A (2017) Stan : A Probabilistic Programming Language. J Stat Softw 76:1-32.

https://doi.org/10.18637/jss.v076.i01

Carpenter FL (1987) Food abundance and territoriality: To defend or not to defend? Am Zool 27:387-399. https://doi.org/10.1093/icb/27.2.387

Carpentier A, Coppin F, Curet L, Dauvin J-C, Delavenne J, Dewarumez J-M, Dupuis L, Foveau A, Garcia C, Gardel L, Harrop S, Just R, Koubbi P, Lauria V, Martin C, Meaden G, Morin J, Ota Y, Rostiaux E, Smith B, Spilmont N, Vaz S, Villanueva C-M, Verin Y, Walton J, Warembourg C (2009) Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale - CHARM II, Channel Habitat Atlas for marine Resource Management - CHARM II. PROGRAMME INTERREG 3A. *Rapport en français et en anglais* : https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/7377/

Carter MID, Bennett KA, Embling CB, Hosegood PJ, Russell DJF (2016) Navigating uncertain waters: a critical review of inferring foraging behaviour from location and dive data in pinnipeds. Mov Ecol 4:25. https://doi.org/10.1186/s40462-016-0090-9

Carter MID, Russell DJF, Embling CB, Blight CJ, Thompson D, Hosegood PJ, Bennett KA (2017) Intrinsic and extrinsic factors drive ontogeny of early-life at-sea behaviour in a marine top predator. Sci Rep 7:15505. https://doi.org/10.1038/s41598-017-15859-8

Carter MID, McClintock BT, Embling CB, Bennett KA, Thompson D, Russell DJF (2020) From pup to predator: generalized hidden Markov models reveal rapid development of movement strategies in a naïve long-lived vertebrate. Oikos 129:630-642. https://doi.org/10.1111/oik.06853

Catry T, Ramos JA, Le Corre M, Kojadinovic J, Bustamante P (2008) The role of stable isotopes and mercury concentrations to describe seabird foraging ecology in tropical environments. Mar Biol 155:637-647. https://doi.org/10.1007/s00227-008-1060-6

Chambault P, de Thoisy B, Heerah K, Conchon A, Barrioz S, Dos Reis V, Berzins R, Kelle L, Picard B, Roquet F, Le Maho Y, Chevallier D (2016) The influence of oceanographic features on the foraging behavior of the olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* along the Guiana coast. Prog Oceanogr 142:58-71. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.01.006

Charnov EL (1976) Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem. Theor Popul Biol 9:129-136. https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X

Charrad M, Ghazzali N, Boiteau V, Niknafs A (2014) NbClust: An R Package for Determining the Relevant Number of Clusters in a Data Set. J Stat Softw 61:1-36. https://doi.org/10.18637/jss.v061.i06

Chen F, Shapiro GI, Bennett KA, Ingram SN, Thompson D, Vincent C, Russell DJF, Embling CB (2017) Shipping noise in a dynamic sea: a case study of grey seals in the Celtic Sea. Mar Pollut Bull 114:372-383. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.09.054

Cherel Y, Hobson KA (2007) Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators:: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. Mar Ecol Prog Ser 329:281-287. http://dx.doi.org/10.3354/meps329281

Clarke MR (1986) A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press.

Cleasby IR, Nakagawa S, Schielzeth H (2015) Quantifying the predictability of behaviour: Statistical approaches for the study of between-individual variation in the within-individual variance. Methods Ecol Evol 6:27-37. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12281

Cohen J (1988) Statistical power analysis for the behavioral sciences, 2nd ed. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, USA.

Connolly RM, Guest MA, Melville AJ, Oakes JM (2004) Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis. Oecologia 138:161-167. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1415-0

Cook TR, Cherel Y, Tremblay Y (2006) Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. Polar Biol 29:562-569. https://doi.org/10.1007/s00300-005-0089-y

Cooke SJ, Hinch SG, Wikelski M, Andrews RD, Kuchel LJ, Wolcott TG, Butler PJ (2004) Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. Trends Ecol Evol 19:334-343. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.003

Corbeau A, Collet J, Fontenille M, Weimerskirch H (2019) How do seabirds modify their search behaviour when encountering fishing boats? PLoS One 14:1-13. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222615

Corten A (2013) Recruitment depressions in North Sea herring. ICES J Mar Sci 70:1-15. https://doi.org/10.1093/icesjms/fss187

Costa-Pereira R, Araújo MS, Souza FL, Ingram T (2019) Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. Proc R Soc B Biol Sci 286:20190369. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0369

Costa DP (1993) The Secret Life of Marine Mammals Novel Tools for Studying Their Behavior and Biology at Sea. Oceanography 6:120-128. http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.1993.07

Coull KA, Jermyn AS, Newton AW, Henderson GI, Hall WB (1989) Length/weight relationships for 88 species of fish encountered in the North East Atlantic. Scottish Fish Res Rep. 43: 1– 82.

Cox SL, Orgeret F, Gesta M, Rodde C, Heizer I, Weimerskirch H, Guinet C (2018) Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators. 9:64-77. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12845

Crawford K, Mcdonald RA, Bearhop S (2008) Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. Mamm Rev 38:87-107. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00120.x

Crocker DE, Boeuf BJ Le, Costa DP (1997) Drift diving in female northern elephant seals: implications for food processing. Can J Zool 75:27-39. https://doi.org/10.1139/z97-004

Croll DA, Tershy BR, Hewitt RP, Demer DA, Fiedler PC, Smith SE, Armstrong W, Popp JM, Kiekhefer T, Lopez VR, Urban J, Gendron D (1998) An integrated approch to the foraging ecology of marine birds and mammals. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 45:1353-1371. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00031-9

Cronin M, Gerritsen H, Reid D, Jessopp M (2016) Spatial Overlap of Grey Seals and Fisheries in Irish Waters, Some New Insights Using Telemetry Technology and VMS. PLoS One 11:e0160564. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160564

Cronin MA, Gerritsen HD, Reid DG (2012) Evidence of low spatial overlap between grey seals and a specific whitefish fishery off the west coast of Ireland. Biol Conserv 150:136-142. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.013

Cunningham L, Baxter JM, Boyd IL, Duck CD, Lonergan M, Moss SE, McConnell B (2009) Harbour seal movements and haul-out patterns: implications for monitoring and management. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 19:398-407. https://doi.org/10.1002/aqc.983

Cupples JB, Crowther MS, Story G, Letnic M (2011) Dietary overlap and prey selectivity among sympatric carnivores: Could dingoes suppress foxes through competition for prey? J Mammal 92:590-600. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-164.1

Currin CA, Newell SY, Paerl HW (1995) The role of standing dead Spartina alterniflora and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. Mar Ecol Prog Ser 121:99-116. https://doi.org/10.3354/meps121099

Dalsgaard J, St. John M, Kattner G, Müller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Adv Mar Biol 46:225-340. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7

Damseaux F, Siebert U, Pomeroy P, Lepoint G, Das K (2021) Habitat and resource segregation of two sympatric seals in the North Sea. Sci Total Environ 764:142842. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142842

de la Vega C, Lebreton B, Siebert U, Guillou G, Das K, Asmus R, Asmus H (2016) Seasonal Variation of Harbor Seal's Diet from the Wadden Sea in Relation to Prey Availability. PLoS One 11:e0155727. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155727

De Roos AM, Schellekens T, Van Kooten T, Persson L (2008) Stage-specific predator species help each other to persist while competing for a single prey. Proc Natl Acad Sci U S A 105:13930-13935. https://doi.org/10.1073/pnas.0803834105

Deagle BE, Tollit DJ, Jarman SN, Hindell MA, Trites AW, Gales NJ (2005) Molecular scatology as a tool to study diet: analysis of prey DNA in scats from captive Steller sea lions. Mol Ecol 14:1831-1842. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02531.x

Dehnhard N, Achurch H, Clarke J, Michel LN, Southwell C, Sumner MD, Eens M, Emmerson L (2020) High inter- and intraspecific niche overlap among three sympatrically breeding, closely related seabird species: Generalist foraging as an adaptation to a highly variable environment? J Anim Ecol 89:104-119. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13078

DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim Cosmochim Acta 42:495-506. https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0

Diamond JM (1970) Ecological consequences of island colonization by southwest Pacific birds. II. The effect of species diversity on total population density. Proc Natl Acad Sci U S A 67:1715-1721. https://doi.org/10.1073/pnas.67.4.1715

Dietz R, Teilmann J, Andersen SM, Rigét F, Olsen MT (2013) Movements and site fidelity of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Kattegat, Denmark, with implications for the epidemiology of the phocine distemper virus. ICES J Mar Sci J du Cons 70:186-195. https://doi.org/10.1093/icesjms/fss144

Dragon A-C, Bar-Hen A, Monestiez PP, Guinet C (2012) Horizontal and vertical movements as predictors of foraging success in a marine predator. Mar Ecol Prog Ser 447:243-257. https://doi.org/10.3354/meps09498

Drucker DG, Hobson KA, Münzel SC, Pike-Tay A (2012) Intra-individual variation in stable carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) isotopes in mandibles of modern caribou of Qamanirjuaq (*Rangifer tarandus groenlandicus*) and Banks Island (*Rangifer tarandus pearyi*): Implications for tracing seasonal and temporal cha. Int J Osteoarchaeol 22:494-504. https://doi.org/10.1002/oa.1220

Emlen J. M. (1966) The Role of Time and Energy in Food Preference. Am Nat 100:611-617. https://doi.org/10.1086/282455

Estes JA, Palmisano JF (1974) Sea Otters: Their Role in Structuring Nearshore Communities. Science 185:1058-1060. https://doi.org/10.1126/science.185.4156.1058

Fauchald P (1999) Foraging in a Hierarchical Patch System. Am Nat 153:603-613. https://doi.org/10.1086/303203

Fauchald P, Tveraa T (2003) Using First-Passage Time in the Analysis of Area-Restricted Search and Habitat Selection. Ecology 84:282-288. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0282:UFPTIT]2.0.CO;2

Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-Dependent Predator–Prey Interactions: The Hierarchical Spatial Distribution of Seabirds and Prey. Ecology 81:773-783.

https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0773:SDPPIT]2.0.CO;2

Fedak MA, Lovell P, Grant SM (2001) Two approaches to compressing and interpreting time-depth information as collected by timed-depth recorders and satellite linked data loggers. Mar Mammal Sci 17:94-110. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb00982.x

Fieberg J, Kochanny CO (2005) Quantifying Home-Range Overlap: the Importance of the Utilization Distribution. J Wildl Manage 69:1346-1359. https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)69[1346:qhotio]2.0.co;2

Fieberg JR (2014) Home range overlap indices implemented using kernel density estimators with plug-in smoothing parameters and Program R. In: Retrieved from Data Repository for the University of Minnesota. http://dx.doi.org/10.13020/D6G59W

Field IC, Bradshaw CJA, Burton HR, Sumner MD, Hindell MA (2005) Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Oecologia 142:127-135. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1704-2

Flanders K, Olson Z, Ono K (2020) Utilizing next-generation sequencing to identify prey DNA in western North Atlantic grey seal *Halichoerus grypus* diet. Mar Ecol Prog Ser 655:227-240. https://doi.org/10.3354/meps13520

Frederiksen M, Wanless S, Harris MP, Rothery P, Wilson LJ (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. J Appl Ecol 41:1129-1139. https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00966.x

Frederiksen M, Edwards M, Richardson AJ, Halliday NC, Wanless S (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. J Anim Ecol 75:1259-1268. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01148.x

Freitas C, Caldeira R, Reis J, Dellinger T (2018) Foraging behavior of juvenile loggerhead sea turtles in the open ocean: from Lévy exploration to area-restricted search. Mar Ecol Prog Ser 595:203-215. https://doi.org/10.3354/meps12581

Fremau M-H, Leviez F (2021) Suivi des effectifs de phoques veaux-marins, *Phoca vitulina* et de phoques gris, Halichoerus grypus en baie d'Authie - Rapport 2020 : Abondance, distribution, reproduction. 24 pp. *Rapport en français.*

Friedemann G, Leshem Y, Kerem L, Shacham B, Bar-Massada A, McClain KM, Bohrer G, Izhaki I (2016) Multidimensional differentiation in foraging resource use during breeding of two sympatric top predators. Sci Rep 6:35031. https://doi.org/10.1038/srep35031

Fry B (2006) Stable Isotope Ecology, Springer. Springer New York, New York, NY. https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8

Furness R, Camphuysen K (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. ICES J Mar Sci 54:726-737. https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0243

Furness RW (2002) Management implications of interactions between fisheries and sandeel-dependent seabirds and seals in the North Sea. ICES J Mar Sci 59:261-269. https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1155

Futuyma DJ, Moreno G (1988) The evolution of ecological specialization. Annu Rev Ecol Syst 19:207-233. https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231

Gagglotti OE, Jones F, Lee WM, Amos W, Harwood J, Nichols RA (2002) Patterns of colonization in a metapopulation of grey seals. Nature 416:424-427. https://doi.org/10.1038/416424a

Galatius A, Brackmann J, Brasseur S, Diederichs B, Jeß A, Klöpper S, Körber P, Schop J, Teilmann J, Thøstesen CB, Schmidt B (2020) Trilateral surveys of Harbour Seals in the Wadden Sea and

Helgoland in 2020. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany. 5 pp. *Rapport en anglais* : https://www.waddensea-worldheritage.org/sites/default/files/2020_Harbour_seal_report_0.pdf

Gallon S, Bailleul F, Charrassin J-B, Guinet C, Bost C-A, Handrich Y, Hindell M (2013) Identifying foraging events in deep diving southern elephant seals, *Mirounga leonina*, using acceleration data loggers. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 88-89:14-22. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.09.002

Gallon SL, Sparling CE, Georges J-Y, Fedak MA, Biuw M, Thompson D (2007) How fast does a seal swim? Variations in swimming behaviour under differing foraging conditions. J Exp Biol 210:3285-3294. https://doi.org/10.1242/jeb.007542

Gause GF (1932) Experimental Studies on the Struggle for Existence: I. Mixed Population of Two Species of Yeast. J Exp Biol 9:389-402. https://doi.org/10.1242/jeb.9.4.389

Gentry RL, Kooyman GL (1986) Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. https://doi.org/10.2307/1381152

Girard I, Dussault C, Ouellet J-P, Courtois R, Caron A (2006) Balancing Number of Locations with Number of Individuals in Telemetry Studies. J Wildl Manage 70:1249-1256. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1249:BNOLWN]2.0.CO;2

Girardin R, Fulton EA, Lehuta S, Rolland M, Thébaud O, Travers-Trolet M, Vermard Y, Marchal P (2018) Identification of the main processes underlying ecosystem functioning in the Eastern English Channel, with a focus on flatfish species, as revealed through the application of the Atlantis end-to-end model. Estuar Coast Shelf Sci 201:208-222. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.016

González-Solís J, Oro D, Jover L, Ruiz X, Pedrocchi V (1997) Trophic niche width and overlap of two sympatric gulls in the southwestern mediterranean. Oecologia 1:75-80. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s004420050285

Gosch M, Hernandez-Milian G, Rogan E, Jessopp M, Cronin M (2014) Grey seal diet analysis in Ireland highlights the importance of using multiple diagnostic features. Aquat Biol 20:155-167. https://doi.org/10.3354/ab00553

Granquist SM, Hauksson E (2019) Population Estimate, Trends and Current Status of the Icelandic Harbour Seal (*Phoca vitulina*) Population in 2018. Reykjavík, Iceland. 32 pp. *Rapport en anglais* : https://www.hafogvatn.is/static/files/hv2019-36.pdf

Granroth-Wilding HMV, Phillips RA (2019) Segregation in space and time explains the coexistence of two sympatric sub-Antarctic petrels. Ibis 161:101-116. https://doi.org/10.1111/ibi.12584

Greaves DK, Hammill MO, Eddington JD, Pettipas D, Schreer JF (2004) Growth rate and shedding of vibrissae in the gray seal, *Halichoerus grypus*: a cautionary note for stable isotope diet analysis. Mar Mammal Sci 20:296-304. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01158.x

Grellier K, Hammond PS (2006) Robust digestion and passage rate estimates for hard parts of grey seal (*Halichoerus grypus*) prey. Can J Fish Aquat Sci 63:1982-1998. https://doi.org/10.1139/F06-092

Guinet C, Vacquié-Garcia J, Picard B, Bessigneul G, Lebras Y, Dragon A, Viviant M, Arnould J, Bailleul F (2014) Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. Mar Ecol Prog Ser 499:285-301. https://doi.org/10.3354/meps10660

Gulka J, Ronconi RA, Davoren GK (2019) Spatial segregation contrasting dietary overlap: niche partitioning of two sympatric alcids during shifting resource availability. Mar Biol 166:115. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3553-x

Gustafsson L (1987) Interspecific competition lowers fitness in collared flycatchers Ficedula albicollis: an experimental demonstration. Ecology 68:291-296. https://doi.org/10.2307/1939260

Hall AJ, Frame E (2010) Evidence of domoic acid exposure in harbour seals from Scotland: A potential factor in the decline in abundance? Harmful Algae 9:489-493. https://doi.org/10.1016/j.hal.2010.03.004

Hall AJ, Russell DJF (2018) Gray Seal: *Halichoerus grypus*. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition), Academic P. Academic Press, p 420-422. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00139-4

Hall AJ, Watkins J, Hammond PS (1998) Seasonal variation in the diet of harbour seals in the south-western North Sea. Mar Ecol Prog Ser 170:269-281. https://doi.org/10.3354/meps170269

Hall AJ, Jepson PD, Goodman SJ, Härkönen T (2006) Phocine distemper virus in the North and European Seas – Data and models, nature and nurture. Biol Conserv 131:221-229. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.008

Hanson N, Thompson D, Duck C, Moss S, Lonergan M (2013) Pup Mortality in a Rapidly Declining Harbour Seal (*Phoca vitulina*) Population. PLoS One 8:e80727. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080727

Hardin G (1960) The Competitive Exclusion Principle. Science 131:1292-1297. https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292

Harding KC, Härkönen T, Caswell H (2002) The 2002 European seal plague: Epidemiology and population consequences. Ecol Lett 5:727-732. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00390.x

Härkönen T (1986) Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. 256 pp. Danbiu ApS. Biological Consultants, Hellerup, Denmark.

Härkönen T, Harding KC (2001) Spatial structure of harbour seal populations and the implications thereof. Can J Zool 79:2115-2127. https://doi.org/10.1139/z01-172

Härkönen T, Dietz R, Reijnders P, Teilmann J, Harding K, Hall A, Brasseur S, Siebert U, Goodman SJ, Jepson PD, Rasmussen TD, Thompson P (2006) The 1988 and 2002 phocine distemper virus epidemics in European harbour seals. Dis Aquat Organ 68:115-130. https://doi.org/10.3354/dao068115

Harvey JT (1989) Assessment of errors associated with harbour seal (*Phoca vitulina*) faecal sampling. J Zool 219:101-111. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02569.x

Hastie GD, Russell DJF, McConnell B, Moss S, Thompson D, Janik VM (2015) Sound exposure in harbour seals during the installation of an offshore wind farm: predictions of auditory damage. J Appl Ecol 52:631-640. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12403

Hayden B, Soto DX, Jardine TD, Graham BS, Cunjak RA, Romakkaniemi A, Linnansaari T (2015) Small Tails Tell Tall Tales – Intra-Individual Variation in the Stable Isotope Values of Fish Fin. PLoS One 10:e0145154. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145154

Hazen EL, Jorgensen S, Rykaczewski RR, Bograd SJ, Foley DG, Jonsen ID, Shaffer SA, Dunne JP, Costa DP, Crowder LB, Block BA (2013) Predicted habitat shifts of Pacific top predators in a changing climate. Nat Clim Chang 3:234-238. https://doi.org/10.1038/nclimate1686

Healy K, Guillerme T, Kelly SBA, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2018) SIDER: an R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. Ecography (Cop) 41:1393-1400. https://doi.org/10.1111/ecog.03371

Heath MR (2005) Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973-2000, and the impacts of fishing and climate. ICES J Mar Sci 62:847-868. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.023

Heerah K, Hindell M, Guinet C, Charrassin J-B (2014) A New Method to Quantify within Dive Foraging

Behaviour in Marine Predators. PLoS One 9:e99329. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099329

Heerah K, Cox SL, Blevin P, Guinet C, Charrassin J-B (2019) Validation of Dive Foraging Indices Using Archived and Transmitted Acceleration Data: The Case of the Weddell Seal. Front Ecol Evol 7:30. https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00030

Hernández-Milián G (2014) Trophic role of small cetaceans and seals in Irish waters. University College Cork, Ireland. *Thèse de doctorat*. http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.11845.24803

Hernandez KM, Bogomolni AL, Moxley JH, Waring GT, DiGiovanni RA, Hammill MO, Johnston DW, Sette L, Polito MJ (2019) Seasonal variability and individual consistency in gray seal (*Halichoerus grypus*) isotopic niches. Can J Zool 97:1071-1077. https://doi.org/10.1139/cjz-2019-0032

Hindell M, Slip D, Burton H (1991) The Diving Behavior of Adult Male and Female Southern Elephant Seals, *Mirounga-Leonina* (Pinnipedia, Phocidae). Aust J Zool 39:595-619. https://doi.org/10.1071/ZO9910595

Hirons AC, Schell DM, St. Aubin DJ (2001) Growth rates of vibrissae of harbor seals (*Phoca vitulina*) and Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). Can J Zool 79:1053-1061. https://doi.org/10.1139/z01-055

Hobson KA, Schell DM, Renouf D, Noseworthy E (1996) Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. Can J Fish Aquat Sci 53:528-533. https://doi.org/10.1139/f95-209

Hooker SK, Boyd IL, Jessopp M, Cox O, Blackwell J, Boveng PL, Bengtson JL (2002) Monitoring the prey-field of marine predators: combining digital imaging with datalogging tags. Mar Mammal Sci 18:680-697. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2002.tb01066.x

Houston AI, Carbone C (1992) The optimal allocation of time during the diving cycle. Behav Ecol 3:255-265. https://doi.org/10.1093/beheco/3.3.255

Huang A, Wand MP (2013) Simple Marginally Noninformative Prior Distributions for Covariance Matrices. Bayesian Anal 8:439-452. https://doi.org/10.1214/13-BA815

Huon M (2017) Inter and intra specific interactions in marine habitat selection of two sympatric seal species in Northeast Atlantic. Université de La Rochelle, France. *Thèse de doctorat*. https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01804977

Huon M, Jones EL, Matthiopoulos J, McConnell B, Caurant F, Vincent C (2015) Habitat selection of gray seals (*Halichoerus grypus*) in a marine protected area in France. J Wildl Manage 79:1091-1100. https://doi.org/10.1002/jwmg.929

Huon M, Planque Y, Jessopp MJ, Cronin M, Caurant F, Vincent C (2021) Fine ‐ scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic. Ecol Evol 11:12349-12363. https://doi.org/10.1002/ece3.7934

Hutchinson G (1978) An Introduction to Population Ecology. Yale University Press, New Haven, USA.

Hutchinson GE (1957) Concluding Remarks. Cold Spring Harb Symp Quant Biol 22:415-427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. J Fish Biol 17:411-429. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

ICES (2021) Working Group on Marine Mammal Ecology (WGMME). ICES Scientific Reports. 155 pp. *Rapport en anglais* : https://doi.org/10.17895/ices.pub.8141

Ingram T, Costa ‐ Pereira R, Araújo MS (2018) The dimensionality of individual niche variation. Ecology 99:536-549. https://doi.org/10.1002/ecy.2129

Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. J Anim Ecol 80:595-602. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Jeanniard-du-Dot T, Thomas A, Cherel Y, Trites A, Guinet C (2017) Combining hard-part and DNA analyses of scats with biologging and stable isotopes can reveal different diet compositions and feeding strategies within a fur seal population. Mar Ecol Prog Ser 584:1-16. https://doi.org/10.3354/meps12381

Jensen SK, Lacaze JP, Hermann G, Kershaw J, Brownlow A, Turner A, Hall A (2015) Detection and effects of harmful algal toxins in Scottish harbour seals and potential links to population decline. Toxicon 97:1-14. https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2015.02.002

Jessopp M, Cronin M, Hart T (2013) Habitat-Mediated Dive Behavior in Free-Ranging Grey Seals. PLoS One 8:e63720. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063720

Johnson AR, Wiens JA, Milne BT, Crist TO (1992) Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. Landsc Ecol 7:63-75. https://doi.org/10.1007/BF02573958

Jones EL, McConnell BJ, Smout S, Hammond PS, Duck CD, Morris CD, Thompson D, Russell DJF, Vincent C, Cronin M, Sharples RJ, Matthiopoulos J (2015) Patterns of space use in sympatric marine colonial predators reveal scales of spatial partitioning. Mar Ecol Prog Ser 534:235-249. https://doi.org/10.3354/meps11370

Jones KA, Ratcliffe N, Votier SC, Newton J, Forcada J, Dickens J, Stowasser G, Staniland IJ (2020) Intra-specific Niche Partitioning in Antarctic Fur Seals, Arctocephalus gazella. Sci Rep 10:3238. https://doi.org/10.1038/s41598-020-59992-3

Jones ME, Barmuta LA (1998) Diet overlap and relative abundance of sympatric dasyurid carnivores: a hypothesis of competition. J Anim Ecol 67:410-421. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00203.x

Jonsen ID, Flemming JM, Myers RA (2005) Robust State–Space Modeling Of Animal Movement Data. Ecology 86:2874-2880. https://doi.org/10.1890/04-1852

Jouma'a J, Le Bras Y, Richard G, Vacquié - Garcia J, Picard B, El Ksabi N, Guinet C (2016) Adjustment of diving behaviour with prey encounters and body condition in a deep diving predator: the Southern Elephant Seal. Funct Ecol 30:636-648. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12514

Kareiva P, Odell G (1987) Swarms of Predators Exhibit « Preytaxis » if Individual Predators Use Area-Restricted Search. Am Nat 130:233-270. https://doi.org/10.1086/284707

Kavanagh AS, Cronin MA, Walton M, Rogan E (2010) Diet of the harbour seal (*Phoca vitulina vitulina*) in the west and south-west of Ireland. J Mar Biol Assoc United Kingdom 90:1517-1527. https://doi.org/10.1017/S0025315410000974

Kearney M (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos 115:186-191. https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14908.x

Kernaléguen L, Arnould JPY, Guinet C, Cazelles B, Richard P, Cherel Y (2016) Early-life sexual segregation : ontogeny of isotopic niche differentiation in the Antarctic fur seal. Nat Publ Gr 1-10. https://doi.org/10.1038/srep33211

Kim SL, Tinker MT, Estes JA, Koch PL (2012) Ontogenetic and Among-Individual Variation in Foraging Strategies of Northeast Pacific White Sharks Based on Stable Isotope Analysis. PLoS One 7:e45068. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045068

Kooyman GL (1965) Techniques used in measuring diving capacities of Weddell Seals. Polar Rec (Gr Brit) 12:391-394. https://doi.org/10.1017/S003224740005484X

Kopp D, Lefebvre S, Cachera M, Villanueva MC, Ernande B (2015) Reorganization of a marine trophic network along an inshore–offshore gradient due to stronger pelagic–benthic coupling in coastal areas. Prog Oceanogr 130:157-171. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.11.001

Kramer DL (1988) The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. Can J Zool 66:89-94. https://doi.org/10.1139/z88-012

Krause DJ, Hinke JT, Perryman WL, Goebel ME, LeRoi DJ (2017) An accurate and adaptable photogrammetric approach for estimating the mass and body condition of pinnipeds using an unmanned aerial system. PLoS One 12:e0187465. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187465

Kuhn CE, Ream RR, Sterling JT, Thomason JR, Towell RG (2014) Spatial segregation and the influence of habitat on the foraging behavior of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). Can J Zool 92:861-873. https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0087

Kurle CM, Sinclair EH, Edwards AE, Gudmundson CJ (2011) Temporal and spatial variation in the $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ values of fish and squid from Alaskan waters. Mar Biol 11:2389-2404. https://doi.org/10.1007/s00227-011-1741-4

Laran S, Authier M, Blanck A, Doremus G, Falchetto H, Monestiez P, Pettex E, Stephan E, Van Canneyt O, Ridoux V (2017) Seasonal distribution and abundance of cetaceans within French waters- Part II: The Bay of Biscay and the English Channel. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 141:31-40. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.12.012

Lavielle M (1999) Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. Stoch Process their Appl 83:79-102. https://doi.org/10.1016/S0304-4149(99)00023-X

Lavielle M (2005) Using penalized contrasts for the change-point problem. Signal Processing 85:1501-1510. https://doi.org/10.1016/j.sigpro.2005.01.012

Le Pape O, Bonhommeau S, Nieblas AE, Fromentin JM (2017) Overfishing causes frequent fish population collapses but rare extinctions. Proc Natl Acad Sci U S A 114:E6274. https://doi.org/10.1073/pnas.1706893114

Lea M-A, Hindell M, Guinet C, Goldsworthy S (2002) Variability in the diving activity of Antarctic fur seals, Arctocephalus gazella, at Iles Kerguelen. Polar Biol 25:269-279. https://doi.org/10.1007/s00300-001-0339-6

Lee J, South AB, Jennings S (2010) Developing reliable, repeatable, and accessible methods to provide high-resolution estimates of fishing-effort distributions from vessel monitoring system (VMS) data. ICES J Mar Sci 67:1260-1271. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq010

Lehmann D, Mfune JKE, Gewers E, Brain C, Voigt CC (2015) Individual variation of isotopic niches in grazing and browsing desert ungulates. Oecologia 179:75-88. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3335-1

Leibold MA (1995) The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. Ecology 76:1371-1382. https://doi.org/10.2307/1938141

Leopold MF, Van Damme CJG, Philippart CJM, Winter CJN (2001) Otoliths of North sea fish - Fish Identification key by means of otoliths and other hard parts. World biodiversity database CD-ROM series. ETI (Expert Centre for Taxonomic Identification), Univ. of Amsterdam, the Netherlands. https://otoliths-northsea.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus_ng/app/views/introduction/topic.php?id=3327&epi=87. *Accessed 4 oct 2021*

Leopold MF, Begeman L, van Bleijswijk JDL, IJsseldijk LL, Witte HJ, Gröne A (2015) Exposing the grey seal as a major predator of harbour porpoises. Proc R Soc B Biol Sci 282:20142429. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2429

Lerner JE, Ono K, Hernandez KM, Runstadler JA, Puryear WB, Polito MJ (2018) Evaluating the use of stable isotope analysis to infer the feeding ecology of a growing US gray seal (*Halichoerus grypus*) population. PLoS One 13:e0192241. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192241

Lesage V, Hammill MO, Kovacs KM (1999) Functional classification of harbor seal (*Phoca vitulina*) dives using depth profiles, swimming velocity, and an index of foraging success. Can J Zool 77:74-87. https://doi.org/10.1139/z98-199

Liebsch N, Wilson RP, Bornemann H, Adelung D, Plötz J (2007) Mouthing off about fish capture: Jaw movement in pinnipeds reveals the real secrets of ingestion. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 54:256-269. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.014

Lima RC De, Franco V, Damián T, Pablo GV, Eduardo I (2019) Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals. Mar Biol 1-12. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3480-x

Lindberg MS, Walker J (2007) Satellite Telemetry in Avian Research and Management: Sample Size Considerations. J Wildl Manage 71:1002-1009. https://doi.org/10.2193/2005-696

Lonergan M, Duck CD, Thompson D, Mackey BL, Cunningham L, Boyd IL (2007) Using sparse survey data to investigate the declining abundance of British harbour seals. J Zool 271:261-269. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00311.x

Lovakov A, Agadullina ER (2021) Empirically derived guidelines for effect size interpretation in social psychology. Eur J Soc Psychol ejsp.2752. https://doi.org/10.1002/ejsp.2752

Lübcker N, Condit R, Beltran RS, De Bruyn PJN, Marthán BN (2016) Vibrissal growth parameters of southern elephant seals *Mirounga leonina*: Obtaining fine-scale, time-based stable isotope data. Mar Ecol Prog Ser 559:243-255. https://doi.org/10.3354/meps11899

Lucas Z, Stobo WT (2000) Shark-inflicted mortality on a population of harbour seals (*Phoca vitulina*) at Sable Island, Nova Scotia. J Zool 252:405-414. https://doi.org/10.1017/S0952836900000157

Lundström K, Hjerne O, Alexandersson K, Karlsson O (2007) Estimation of grey seal (*Halichoerus grypus*) diet composition in the Baltic Sea. NAMMCO Sci Publ 6:177-196. https://doi.org/10.7557/3.2733

Lundström K, Lunneryd S-G, Königson S, Hemmingsson M (2010) Interactions between harbour seals (*Phoca vitulina*) and coastal fisheries along the Swedish west coast: an overview. NAMMCO Sci Publ 8:329-340. https://doi.org/10.7557/3.2697

MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. Am Nat 101:377-385. https://www.jstor.org/stable/2459090

MacArthur RH, Pianka ER (1966) On Optimal Use of a Patchy Environment. Am Nat 100:603-609. https://doi.org/10.1086/282454

Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an Ecological Resource. Am Zool 19:331-343. https://doi.org/https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331

Margalida A, Bertran J, Boudet J (2005) Assessing the diet of nestling Bearded Vultures: a comparison between direct observation methods. J F Ornithol 76:40-45. https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.1.40

Marsh JM, Hillgruber N, Foy RJ (2012) Temporal and Ontogenetic Variability in Trophic Role of Four Groundfish Species—Walleye Pollock, Pacific Cod, Arrowtooth Flounder, and Pacific Halibut—around Kodiak Island in the Gulf of Alaska. Trans Am Fish Soc 141:468-486. https://doi.org/10.1080/00028487.2012.667042

Martin C, Bentaleb I, Steelandt S, Guinet C (2011) Stable carbon and nitrogen isotope variations in

canine dentine growth layers of Kerguelen southern elephant seals. Mar Ecol Prog Ser 439:295-305. https://doi.org/10.3354/meps09331

Matthiopoulos J, Smout S, Winship AJ, Thompson D, Boyd IL, Harwood J (2008) Getting beneath the surface of marine mammal – fisheries competition. Mamm Rev 38:167-188. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00123.x

Maucorps A (1969) Biologie et pêche du hareng en mer du nord, son exploitation rationnelle. Sci Pêche 186:1-8. https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6992/

McClintock BT, Russell DJF, Matthiopoulos J, King R (2013) Combining individual animal movement and ancillary biotelemetry data to investigate population-level activity budgets. Ecology 94:838-849. https://doi.org/10.1890/12-0954.1

McConnell B, Beaton R, Bryant E, Hunter C, Lovell P, Hall A (2004) Phoning home - A new GSM mobile phone telemetry system to collect mark-recapture data. Mar Mammal Sci 20:274-283. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01156.x

McConnell B j., Fedak M a., Lovell P, Hammond P s. (1999) Movements and foraging areas of grey seals in the North Sea. J Appl Ecol 36:573-590. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00429.x

McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. Antarct Sci 4:393-398. https://doi.org/10.1017/S0954102092000580

McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos 102:378-390. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x

McHuron E, Walcott S, Zeligs J, Skrovan S, Costa D, Reichmuth C (2016) Whisker growth dynamics in two North Pacific pinnipeds: implications for determining foraging ecology from stable isotope analysis. Mar Ecol Prog Ser 554:213-224. https://doi.org/10.3354/meps11793

McHuron E, Williams T, Costa D, Reichmuth C (2020) Contrasting whisker growth dynamics within the phocid lineage. Mar Ecol Prog Ser 634:231-236. https://doi.org/10.3354/meps13204

McHuron EA, Holser RR, Costa DP (2019) What's in a whisker? Disentangling ecological and physiological isotopic signals. Rapid Commun Mass Spectrom 33:57-66. https://doi.org/10.1002/rcm.8312

McLaren IA (1993) Growth in Pinnipeds. Biol Rev Camb Philos Soc 68:1-79. https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1993.tb00731.x

McLean M, Mouillot D, Lindegren M, Engelhard G, Villéger S, Marchal P, Brind'Amour A, Auber A (2018) A Climate-Driven Functional Inversion of Connected Marine Ecosystems. Curr Biol 28:3654-3660.e3. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.050

McLean MJ, Mouillot D, Goascoz N, Schlaich I, Auber A (2019) Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. Glob Chang Biol 25:660-674. https://doi.org/10.1111/gcb.14501

Mellish JE, Iverson SJ, Bowen WD (2000) Metabolic compensation during high energy output in fasting, lactating grey seals (*Halichoerus grypus*): metabolic ceilings revisited. Proc R Soc London Ser B Biol Sci 267:1245-1251. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1134

Mikkelsen B (2007) Present knowledge of grey seals (*Halichoerus grypus*) in Faroese waters. NAMMCO Sci Publ 6:79-84. https://doi.org/10.7557/3.2724

Mikkelsen L, Johnson M, Wisniewska DM, van Neer A, Siebert U, Madsen PT, Teilmann J (2019) Long - term sound and movement recording tags to study natural behavior and reaction to ship

noise of seals. Ecol Evol 9:2588-2601. https://doi.org/10.1002/ece3.4923

Mohn R, Bowen WD (1996) Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: modelling the impact on Atlantic cod. Can J Fish Aquat Sci 53:2722-2738. https://doi.org/10.1139/f96-239

Monnet S, Hugentobler E, Maillier S (2021) Bilan annuel 2020 - Étude et protection des phoques. 52 pp. *Rapport en français*. http://archives.picardie-nature.org/?action=lecteur&document=1069

Murdoch WW, Briggs CJ, Nisbet RM (2013) Consumer-Resource Dynamics (MPB-36). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. https://doi.org/10.1515/9781400847259

Murray K, Hatch J, DiGiovanni R, Josephson E (2021) Tracking young-of-the-year gray seals *Halichoerus grypus* to estimate fishery encounter risk. Mar Ecol Prog Ser 671:235-245. https://doi.org/10.3354/meps13765

Murtagh F, Legendre P (2014) Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion? J Classif 31:274-295. https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z

Naito Y (2007) How can we observe the underwater feeding behavior of endotherms? Polar Sci 1:101-111. https://doi.org/10.1016/j.polar.2007.10.001

Naito Y, Bornemann H, Takahashi A, McIntyre T, Plötz J (2010) Fine-scale feeding behavior of Weddell seals revealed by a mandible accelerometer. Polar Sci 4:309-316. https://doi.org/10.1016/j.polar.2010.05.009

Newell RIE, Marshall N, Sasekumar A, Chong VC (1995) Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton, and mangroves as sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia. Mar Biol 123:595-606. https://doi.org/10.1007/BF00349238

Newsome SD, Carlos M del R, Stuart B, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. Front Ecol Environ 5:429-436. https://doi.org/https://doi.org/10.1890/060150.1

Newsome SD, Tinker MT, Monson DH, Oftedal OT, Ralls K, Staedler MM, Fogel ML, Estes JA (2009) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). Ecology 90:961-974. https://doi.org/10.1890/07-1812.1

Newsome SD, Yeakel JD, Wheatley P V., Tinker MT (2012) Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. J Mammal 93:329-341. https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-187.1

Niesterok B, Krüger Y, Wieskotten S, Dehnhardt G, Hanke W (2017a) Hydrodynamic detection and localization of artificial flatfish breathing currents by harbour seals (*Phoca vitulina*). J Exp Biol 220:174-185. https://doi.org/10.1242/jeb.148676

Niesterok B, Dehnhardt G, Hanke W (2017b) Hydrodynamic sensory threshold in harbour seals (*Phoca vitulina*) for artificial flatfish breathing currents. J Exp Biol 220:2364-2371. https://doi.org/10.1242/jeb.158055

Niño-Torres CA, Gallo-Reynoso JP, Galván-Magaña F, Escobar-Briones E, Macko SA (2006) Isotopic analysis of $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, and $\delta^{34}S$ « a feeding tale » in teeth of the longbeaked common dolphin, Delphinus capensis. Mar Mammal Sci 22:831-846. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00065.x

Nordstrom CA, Battaile BC, Cotté C, Trites AW (2013) Foraging habitats of lactating northern fur seals are structured by thermocline depths and submesoscale fronts in the eastern Bering Sea. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 88-89:78-96. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.010

Ogloff WR, Yurkowski DJ, Davoren GK, Ferguson SH (2019) Diet and isotopic niche overlap elucidate competition potential between seasonally sympatric phocids in the Canadian Arctic. Mar Biol

166:103. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3549-6

Oksanen S, Ahola M, Lehtonen E, Kunnasranta M (2014) Using movement data of Baltic grey seals to examine foraging-site fidelity: implications for seal-fishery conflict mitigation. Mar Ecol Prog Ser 507:297-308. https://doi.org/10.3354/meps10846

Oksanen SM, Niemi M, Ahola MP, Kunnasranta M (2015) Identifying foraging habitats of Baltic ringed seals using movement data. Mov Ecol 3:33. https://doi.org/10.1186/s40462-015-0058-1

Olsen M, Bjørge A (1995) Seasonal and regional variations in the diet of harbour seal in Norwegian waters. In: Blix AS, Walløe L, Ulltang Ø (éd) Developments in Marine Biology. Elsevier Science, p 271-285. https://doi.org/10.1016/S0163-6995(06)80030-2

Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: Analysis of ecological systems, Eds D.J. Horn, E.T. Stairs & R.D. Mitchell, Ohio State. Ohio State University Press, Columbus, Columbus, p 154-177.

Österblom H, Olsson O, Blenckner T, Furness RW (2008) Junk-food in marine ecosystems. Oikos 117:967-977. https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16501.x

Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. PLoS One 5:e9672. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672

Patterson T, Thomas L, Wilcox C, Ovaskainen O, Matthiopoulos J (2008) State–space models of individual animal movement. Trends Ecol Evol 23:87-94. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.009

Petalas C, Lazarus T, Lavoie RA, Elliott KH, Guigueno MF (2021) Foraging niche partitioning in sympatric seabird populations. Sci Rep 11:2493. https://doi.org/10.1038/s41598-021-81583-z

Phillips DL, Inger R, Bearhop S, Jackson AL, Moore JW, Parnell AC, Semmens BX, Ward EJ (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127

Phillips EM, Harvey JT (2009) A captive feeding study with the Pacific harbor seal (*Phoca vitulina richardii*): Implications for scat analysis. Mar Mammal Sci 25:373-391. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2008.00265.x

Photopoulou T, Lovell P, Fedak MA, Thomas L, Matthiopoulos J (2015) Efficient abstracting of dive profiles using a broken - stick model. Methods Ecol Evol 6:278-288. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12328

Pianka ER (1974) Niche overlap and diffuse competition. Proc Natl Acad Sci U S A 71:2141-2145. https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141

Pianka ER (1976) Natural Selection of Optimal Reproductive Tactics. Am Zool 16:775-784. https://doi.org/10.1093/icb/16.4.775

Pierce GJ, Boyle PR (1991) A Review of Methods for Diet Analysis in Piscivorous Marine Mammals. Oceanogr Mar Biol An Annu Rev 29:409-486.

Pinaud D (2007) Quantifying search effort of moving animals at several spatial scales using first-passage time analysis: effect of the structure of environment and tracking systems. J Appl Ecol 45:91-99. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01370.x

Pinzone M, Damseaux F, Michel LN, Das K (2019) Stable isotope ratios of carbon, nitrogen and sulphur and mercury concentrations as descriptors of trophic ecology and contamination sources of Mediterranean whales. Chemosphere 237:124448. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.124448

Planque Y, Huon M, Caurant F, Pinaud D, Vincent C (2020) Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators. Mar Biol 167:25. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8

Planque Y, Spitz J, Authier M, Guillou G, Vincent C, Caurant F (2021) Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). Ecol Evol 11:10004-10025. https://doi.org/10.1002/ece3.7739

Poisot T, Bever JD, Nemri A, Thrall PH, Hochberg ME (2011) A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. Ecol Lett 14:841-851. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01645.x

Polis GA (1984) Age Structure Component of Niche Width and Intraspecific Resource Partitioning: Can Age Groups Function as Ecological Species? Am Nat 123:541–564. https://doi.org/https://doi.org/10.1086/284221

Pomeroy PP, Twiss SD, Redman P (2000) Philopatry, Site Fidelity and Local Kin Associations within Grey Seal Breeding Colonies. Ethology 106:899-919. https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00610.x

Poncet S, Sicard M, Le Baron M, Francou M, Hemon A, Frémau M-H, Lecarpentier T, Elder J-F, Gicquel C, Monnet M, Rault R, Karpouzolpoulos J, Lefebvre J, Everard A, Colomb. F, Diard Combot M, Provost P, Deniau A, Urtizberea F, Koelsch D, Letournel B, Vincent C (*en préparation*) Monitoring seals in France - 2020: Extended summary of the annual report of the National Seal Network.

Poncet S, Sicard M, Le Baron M, Francou M, Hemon A, Frémau M-H, Lecarpentier T, Elder J-F, Gicquel C, Monnet M, Rault R, Karpouzolpoulos J, Lefebvre J, Everard A, Colomb. F, Diard Combot M, Provost P, Deniau A, Urtizberea F, Koelsch D, Letournel B, Vincent C (2021) Monitoring seals in France - 2019: Extended summary of the annual report of the National Seal Network. 12 PP. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.25082.82883

Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. Ecology 83:703-718. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2

Prieto R, Silva M, Waring G, Gonçalves J (2014) Sei whale movements and behaviour in the North Atlantic inferred from satellite telemetry. Endanger Species Res 26:103-113. https://doi.org/10.3354/esr00630

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. https://www.r-project.org/.

Ramasco V, Biuw M, Nilssen KT (2014) Improving time budget estimates through the behavioural interpretation of dive bouts in harbour seals. Anim Behav 94:117-134. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.05.015

Ramasco V, Barraquand F, Biuw M, McConnell B, Nilssen KT (2015) The intensity of horizontal and vertical search in a diving forager: the harbour seal. Mov Ecol 3:15. https://doi.org/10.1186/s40462-015-0042-9

Ratcliffe N, Takahashi A, O'Sullivan C, Adlard S, Trathan PN, Harris MP, Wanless S (2013) The Roles of Sex, Mass and Individual Specialisation in Partitioning Foraging-Depth Niches of a Pursuit-Diving Predator. PLoS One 8:e79107. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079107

Reisinger RR, Carpenter-Kling T, Connan M, Cherel Y, Pistorius PA (2020) Foraging behaviour and habitat-use drives niche segregation in sibling seabird species: Niche segregation in giant petrels. R Soc Open Sci 7:200649. https://doi.org/10.1098/rsos.200649

Reynolds JC, Aebischer NJ (1991) Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a

critique, with recommendations, based on a study of the Fox Vulpes vulpes. Mamm Rev 21:97-122. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1991.tb00113.x

Riaz J, Bestley S, Wotherspoon S, Emmerson L (2021) Horizontal - vertical movement relationships : Adélie penguins forage continuously throughout provisioning trips. Mov Ecol 9:43. https://doi.org/10.1186/s40462-021-00280-8

Ridoux V, Spitz J, Vincent C, Walton M j. (2007) Grey seal diet at the southern limit of its European distribution: combining dietary analyses and fatty acid profiles. J Mar Biol Assoc United Kingdom 87:255-264. https://doi.org/10.1017/S002531540705463X

Riou P (2001) Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. Aquat Living Resour 14:125-135. https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01110-X

Robinson PW, Tremblay Y, Crocker DE, Kappes MA, Kuhn CE, Shaffer SA, Simmons SE, Costa DP (2007) A comparison of indirect measures of feeding behaviour based on ARGOS tracking data. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 54:356-368. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.020

Robinson PW, Simmons SE, Crocker DE, Costa DP (2010) Measurements of foraging success in a highly pelagic marine predator, the northern elephant seal. J Anim Ecol 79:1146-1156. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01735.x

Rochette S, Rivot E, Morin J, Mackinson S, Riou P, Le Pape O (2010) Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). J Sea Res 64:34-44. https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003

Rogers TL, Fung J, Slip D, Steindler L, O'Connell TC (2016a) Calibrating the time span of longitudinal biomarkers in vertebrate tissues when fine-scale growth records are unavailable. Ecosphere 7:e01449. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecs2.1449

Rogers TL, Fung J, Slip D, Steindler L, O' Connell TC (2016b) Calibrating the time span of longitudinal biomarkers in vertebrate tissues when fine - scale growth records are unavailable. Ecosphere 7:e01449. https://doi.org/10.1002/ecs2.1449

Rohner S, Hülskötter K, Gross S, Wohlsein P, Abdulmawjood A, Plötz M, Verspohl J, Haas L, Siebert U (2020) Male grey seal commits fatal sexual interaction with adult female harbour seals in the German Wadden Sea. Sci Rep 10:1-11. https://doi.org/10.1038/s41598-020-69986-w

Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Kato A, Ryan PG, Naito Y, Le Maho Y (2004) A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. Anim Behav 67:985-992. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.09.010

Ropert-Coudert Y, Beaulieu M, Hanuise N, Kato A (2009) Diving into the world of biologging. Endanger Species Res 10:21-27. https://doi.org/10.3354/esr00188

Ross ST (1986) Resource Partitioning in Fish Assemblages: A Review of Field Studies. Copeia 1986:352. https://doi.org/10.2307/1444996

Russell DJF, McConnell B, Thompson D, Duck C, Morris C, Harwood J, Matthiopoulos J (2013) Uncovering the links between foraging and breeding regions in a highly mobile mammal. J Appl Ecol 50:499-509. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12048

Russell DJF, Brasseur SMJM, Thompson D, Hastie GD, Janik VM, Aarts G, McClintock BT, Matthiopoulos J, Moss SEW, McConnell B (2014) Marine mammals trace anthropogenic structures at sea. Curr Biol 24:R638-R639. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.06.033

Russell DJF, McClintock BT, Matthiopoulos J, Thompson PM, Thompson D, Hammond PS, Jones EL, MacKenzie ML, Moss S, McConnell BJ (2015) Intrinsic and extrinsic drivers of activity budgets in

sympatric grey and harbour seals. Oikos 124:1462-1472. https://doi.org/10.1111/oik.01810

Russell DJF, Hastie GD, Thompson D, Janik VM, Hammond PS, Scott-Hayward LAS, Matthiopoulos J, Jones EL, McConnell BJ (2016) Avoidance of wind farms by harbour seals is limited to pile driving activities. J Appl Ecol 53:1642-1652. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12678

Russell DJF, Morris CD, Duck CD, Thompson D, Hiby L (2019) Monitoring long - term changes in UK grey seal pup production. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 29:24-39. https://doi.org/10.1002/aqc.3100

Sabino MA, Govinden R, Pethybridge H, Blamey L, Le Grand F, Sardenne F, Rose M, Bustamante P, Bodin N (2021) Habitat degradation increases interspecific trophic competition between three spiny lobster species in Seychelles. Estuar Coast Shelf Sci 256:107368. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107368

Sala JE, Quintana F, Wilson RP, Dignani J, Lewis MN, Campagna C (2011) Pitching a new angle on elephant seal dive patterns. Polar Biol 34:1197-1209. https://doi.org/10.1007/s00300-011-0981-6

Sargeant BL (2007) Individual Foraging Specialization: Niche Width versus Niche Overlap. Oikos 116:1431-1437. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15833.x

Sato K, Mitani Y, Cameron MF, Siniff DB, Naito Y (2003) Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. J Exp Biol 206:1461-1470. https://doi.org/10.1242/jeb.00265

Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. Science 185:27-39. https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27

Schoener TW (1979) Generality of the Size-Distance Relation in Models of Optimal Feeding. Am Nat 114:902-914. https://doi.org/10.1086/283537

Schoener TW (1983) Field Experiments on Interspecific Competition. Am Nat 122:240-285. https://doi.org/10.1086/284133

Schreer JF, Testa JW (1996) Classification of Weddell Seal Diving Behavior. Mar Mammal Sci 12:227-250. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00573.x

Schwarz JFL, Mews S, DeRango EJ, Langrock R, Piedrahita P, Páez-Rosas D, Krüger O (2021) Individuality counts: A new comprehensive approach to foraging strategies of a tropical marine predator. Oecologia 195:313-325. https://doi.org/10.1007/s00442-021-04850-w

SCOS (2019) Special Committee on Seals: Scientific Advice on Matters Related to the Management of Seal Populations: 2019. St Andrews, Scotland, UK. 154 PP. *Rapport en anglais.* http://www.smru.st-andrews.ac.uk/files/2020/08/SCOS-2019.pdf

SCOS (2020) Special Committee on Seals: Scientific Advice on Matters Related to the Management of Seal Populations: 2020. St Andrews, Scotland, UK. 223 PP. *Rapport en anglais.* http://www.smru.st-andrews.ac.uk/files/2021/06/SCOS-2020.pdf

Selleslagh J, Amara R, Laffargue P, Lesourd S, Lepage M, Girardin M (2009) Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. Estuar Coast Shelf Sci 81:149-159. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.008

Sentchev A, Yaremchuk M (2007) VHF radar observations of surface currents off the northern Opal coast in the eastern English Channel. Cont Shelf Res 27:2449-2464. https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.06.010

Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. Annu Rev Ecol Evol Syst 40:415-436. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317

Sharples RJ, Moss SE, Patterson TA, Hammond PS (2012) Spatial Variation in Foraging Behaviour of a Marine Top Predator (*Phoca vitulina*) Determined by a Large-Scale Satellite Tagging Program. PLoS One 7:e37216. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037216

SHOM (2015) MNT Bathymétrique de façade Atlantique (Projet Homonim). diffusion.shom.fr. SHOM. http://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84

Sjöberg M, Ball JP (2000) Grey seal, *Halichoerus grypus*, habitat selection around haulout sites in the Baltic Sea: bathymetry or central-place foraging? Can J Zool 78:1661-1667. https://doi.org/10.1139/z00-108

Sjöberg M, Fedak MA, McConnell BJ (1995) Movements and diurnal behaviour patterns in a Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*). Polar Biol 15:593-595. https://doi.org/10.1007/BF00239652

Smith JA, Mazumder D, Suthers IM, Taylor MD (2013) To fit or not to fit: Evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. Methods Ecol Evol 4:612-618. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12048

Smith LA, Link JS, Cadrin SX, Palka DL (2015) Consumption by marine mammals on the Northeast U.S. continental shelf. Ecol Appl 25:373-389. https://doi.org/10.1890/13-1656.1

Sommerfeld J, Kato A, Ropert-Coudert Y, Garthe S, Hindell MA (2013a) Foraging Parameters Influencing the Detection and Interpretation of Area-Restricted Search Behaviour in Marine Predators: A Case Study with the Masked Booby. PLoS One 8:e63742. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063742

Sommerfeld J, Kato A, Ropert-Coudert Y, Garthe S, Hindell MA (2013b) The individual counts: Within sex differences in foraging strategies are as important as sex-specific differences in masked boobies Sula dactylatra. J Avian Biol 44:531-540. https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.00135.x

Southwood TRE, May RM, Hassell MP, Conway GR (1974) Ecological Strategies and Population Parameters. Am Nat 108:791-804. https://doi.org/10.1086/282955

Spitz J, Mariotti L, Ridoux V, Caillot E, Elder JF (2010) The diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at the southern limit of its European distribution (Normandy, France). NAMMCO Sci Publ 8:313-328. https://doi.org/10.7557/3.2696

Spitz J, Dupuis L, Becquet V, Dubief B, Trites AW (2015) Diet of the harbour seal *Phoca vitulina*: implication for the flatfish nursery in the Bay of Somme (English Channel, France). Aquat Living Resour 28:11-19. https://doi.org/10.1051/alr/2015001

Spitz J, Ridoux V, Trites AW, Laran S, Authier M (2018) Prey consumption by cetaceans reveals the importance of energy-rich food webs in the Bay of Biscay. Prog Oceanogr 166:148-158. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.09.013

Stan Development Team (2019) Rstan: The r interface to Stan [Computer software manual]. R package version 2.21.0. https://mc-stan.org/.

Stearns SC (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford, UK.

Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging Theory. Princeton University Press.

Stock BC, Jackson AL, Ward EJ, Parnell AC, Phillips DL, Semmens BX (2018) Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. PeerJ 6:e5096. https://doi.org/10.7717/peerj.5096

Sullivan M, Moncreiff C (1990) Edaphic algae are an important component of salt marsh food-webs: evidence from multiple stable isotope analyses. Mar Ecol Prog Ser 62:149-159. https://doi.org/10.3354/meps062149

Suzuki I, Naito Y, Folkow LP, Miyazaki N, Blix AS (2009) Validation of a device for accurate timing of

feeding events in marine animals. Polar Biol 4:667-671. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0596-3

Svanbäck R, Bolnick DI (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. Proc R Soc B Biol Sci 274:839-844. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198

Svensson CJ (2012) Seal dynamics on the Swedish west coast: Scenarios of competition as Baltic grey seal intrude on harbour seal territory. J Sea Res 71:9-13. https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.03.005

Swanson HK, Lysy M, Power M, Stasko AD, Johnson JD, Reist JD (2015) A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. Ecology 96:318-324. https://doi.org/10.1890/14-0235.1

Teilmann J, Galatius A (2018) Harbor Seal: *Phoca vitulina*. In: Encyclopedia of Marine Mammals, Academic P. Academic Press, p 451-455. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00145-X

Thomas L, Russell DJF, Duck CD, Morris CD, Lonergan M, Empacher F, Thompson D, Harwood J (2019) Modelling the population size and dynamics of the British grey seal. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 29:6-23. https://doi.org/10.1002/aqc.3134

Thompson D, Fedak MA (1993) Cardiac responses of grey seals during diving at sea. J Exp Biol 174:139-154. https://doi.org/10.1242/jeb.174.1.139

Thompson D, Hammond PS, Nicholas KS, Fedak MA (1991) Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). J Zool 224:223-232. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04801.x

Thompson D, Duck CD, Morris CD, Russell DJF (2019) The status of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the UK. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 29:40-60. https://doi.org/10.1002/aqc.3110

Thompson PM, Miller D, Cooper R, Hammond PS (1994) Changes in the Distribution and Activity of Female Harbour Seals During the Breeding Season: Implications for their Lactation Strategy and Mating Patterns. J Anim Ecol 63:24. https://doi.org/10.2307/5579

Thompson PM, Mcconnell BJ, Tollit DJ, Mackay A, Hunter C, Racey PA (1996) Comparative Distribution, Movements and Diet of Harbour and Grey Seals from Moray Firth, N. E. Scotland. J Appl Ecol 33:1572-1584. https://doi.org/10.2307/2404795

Thompson PM, Mackay A, Tollit DJ, Enderby S, Hammond PS (1998) The influence of body size and sex on the characteristics of harbour seal foraging trips. Can J Zool 76:1044-1053. https://doi.org/10.1139/z98-035

Thums M, Bradshaw CJA, Hindell MA (2011) In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. Ecology 92:1258-1270. https://doi.org/10.1890/09-1299.1

Tollit DJ, Black AD, Thompson PM, Mackay A, Corpe HM, Wilson B, Van Parijs SM, Grellier K, Parlane S (1998) Variations in harbour seal *Phoca vitulina* diet and dive-depths in relation to foraging habitat. J Zool 244:209-222. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00026.x

Tollit DJ, Schulze AD, Trites AW, Olesiuk PF, Crockford SJ, Gelatt TS, Ream RR, Miller KM (2009) Development and application of DNA techniques for validating and improving pinniped diet estimates. Ecol Appl 19:889-905. https://doi.org/10.1890/07-1701.1

Tollit DU, Steward MJ, Thompson PM, Pierce GJ, Santos MB, Hughes S (1997) Species and size differences in the digestion of otoliths and beaks: Implications for estimates of pinniped diet composition. Can J Fish Aquat Sci 54:105-119. https://doi.org/10.1139/f96-264

Trites AW, Joy R (2005) Dietary Analysis from Fecal Samples: How Many Scats are Enough? J Mammal

86:704-712. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)086[0704:DAFFSH]2.0.CO;2

Trites AW, Spitz J (2018) Prey Consumption. In: Encyclopedia of marine mammals, (Third Edition) Academic Press, London, England, UK p 783-785. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00208-9

Trzcinski MK, Mohn R, Bowen WK (2006) Continued decline of an atlantic cod population: How important is gray seal predation? Ecol Appl 16:2276-2292. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2276:CDOAAC]2.0.CO;2

Tucker S, Bowen W, Iverson S (2007) Dimensions of diet segregation in grey seals *Halichoerus grypus* revealed through stable isotopes of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$). Mar Ecol Prog Ser 339:271-282. https://doi.org/10.3354/meps339271

Tucker S, Bowen W, Iverson S (2008) Convergence of diet estimates derived from fatty acids and stable isotopes within individual grey seals. Mar Ecol Prog Ser 354:267-276. https://doi.org/10.3354/meps07263

Tuset VM, Lombarte A, Assis CA (2008) Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. Sci Mar 72:7-198. https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72s17

Vacquié-Garcia J, Guinet C, Dragon A, Viviant M, El Ksabi N, Bailleul F (2015) Predicting prey capture rates of southern elephant seals from track and dive parameters. Mar Ecol Prog Ser 541:265-277. https://doi.org/10.3354/meps11511

van Neer A, Jensen LF, Siebert U (2015) Grey seal (*Halichoerus grypus*) predation on harbour seals (*Phoca vitulina*) on the island of Helgoland, Germany. J Sea Res 97:1-4. https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.11.006

van Neer A, Gross S, Kesselring T, Wohlsein P, Leitzen E, Siebert U (2019) Behavioural and pathological insights into a case of active cannibalism by a grey seal (*Halichoerus grypus*) on Helgoland, Germany. J Sea Res 148-149:12-16. https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.03.004

van Neer A, Gross S, Kesselring T, Grilo ML, Ludes-Wehrmeister E, Roncon G, Siebert U (2021) Assessing seal carcasses potentially subjected to grey seal predation. Sci Rep 11:694. https://doi.org/10.1038/s41598-020-80737-9

Van Parijs SM, Thompson PM, Tollit DJ, Mackay ANN (1997) Distribution and activity of male harbour seals during the mating season. Anim Behav 54:35-43. https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0426

Van Valen L (1965) Morphological Variation and Width of Ecological Niche. Am Nat 99:377-390. https://www.jstor.org/stable/2459179

Van Winkle W (1975) Comparison of Several Probabilistic Home-Range Models. J Wildl Manage 39:118-123. https://doi.org/10.2307/3800474

Vance HM, Hooker SK, Mikkelsen L, van Neer A, Teilmann J, Siebert U, Johnson M (2021) Drivers and constraints on offshore foraging in harbour seals. Sci Rep 11:6514. https://doi.org/10.1038/s41598-021-85376-2

Vander Zanden HB, Bjorndal KA, Reich KJ, Bolten AB, Zanden HB Vander, Bjorndal KA, Reich KJ, Bolten AB (2010) Individual specialists in a generalist population : results from a long-term stable isotope series. Biol Lett 6:711-714. https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0124

Véron M (2016) Developing an integrated Bayesian life cycle model to infer connectivity of the Sole population in the Eastern Channel from mark-recapture data. Agrocampus Ouest (Rennes). *Mémoire de fin d'études d'ingénieur.* https://halieutique.agrocampus-ouest.fr/files/fichiers/memoires/201630.pdf

Villegas-Amtmann S, Costa DP, Tremblay Y, Salazar S, Aurioles-Gamboa D (2008) Multiple foraging

strategies in a marine apex predator, the Galapagos sea lion *Zalophus wollebaeki*. Mar Ecol Prog Ser 363:299-309. https://doi.org/10.3354/meps07457

Vincent C, Mcconnell BJ, Ridoux V, Fedak MA (2002) Assessment Of Argos Location Accuracy From Satellite Tags Deployed On Captive Gray Seals. Mar Mammal Sci 18:156-166. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2002.tb01025.x

Vincent C, Huon M, Caurant F (2015) Suivis télémétriques de phoques gris dans le Parc naturel marin d'Iroise (2010-2014). Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS / Université de La Rochelle. 123 pp.

Vincent C, Ridoux V, Fedak MA, McConnell BJ, Sparling CE, Leaute J-P, Jouma'a J, Spitz J (2016) Foraging behaviour and prey consumption by grey seals (*Halichoerus grypus*)—spatial and trophic overlaps with fisheries in a marine protected area. ICES J Mar Sci J du Cons 73:2653-2665. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw102

Vincent C, Huon M, Caurant F, Dabin W, Deniau A, Dixneuf S, Dupuis L, Elder J-F, Fremau M-H, Hassani S, Hemon A, Karpouzopoulos J, Lefeuvre C, McConnell BJ, Moss SEW, Provost P, Spitz J, Turpin Y, Ridoux V (2017) Grey and harbour seals in France: Distribution at sea, connectivity and trends in abundance at haulout sites. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 141:294-305. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.04.004

Vincent C, Planque Y, Brévart C, Leviez F, Karpouzopoulos J, Monnet S, Dupuis L, Fremau M-H, Ruellet T, Decomble M, Caurant F, Spitz J (2018) Eco-Phoques : Bases scientifiques pour une meilleure connaissance des phoques et de leurs interactions avec les activités humaines en Manche Nord-Est. 127 pp. *Rapport final de projet pour la région Hauts-de-France et l'AFB*. France. *Rapport en français* : https://www.researchgate.net/publication/353523831_ECO-PHOQUES_-_Bases_scientifiques_pour_une_meilleure_connaissance_des_phoques_et_de_leurs_interactions_avec_les_activites_humaines_en_Manche_Nord-Est

Viviant M, Trites AW, Rosen DAS, Monestiez P, Guinet C (2010) Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. Polar Biol 33:713-719. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0750-y

Votier SC, Fayet AL, Bearhop S, Bodey TW, Clark BL, Grecian J, Guilford T, Hamer KC, Jeglinski JWE, Morgan G, Wakefield E, Patrick SC (2017) Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. Proc R Soc B Biol Sci 284:20171068. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1068

Watanabe Y, Mitani Y, Sato K, Cameron MF, Naito Y (2003) Dive depths of Weddell seals in relation to vertical prey distribution as estimated by image data. Mar Ecol Prog Ser 252:283-288. https://doi.org/10.3354/meps252283

Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost C (2007) Does Prey Capture Induce Area - Restricted Search? A Fine - Scale Study Using GPS in a Marine Predator, the Wandering Albatross. Am Nat 170:734-743. https://doi.org/10.1086/522059

Weise MJ, Harvey JT, Costa DP (2010) The role of body size in individual-based foraging strategies of a top marine predator. Ecology 91:1004-1015. https://doi.org/10.1890/08-1554.1

Wildtrack Telemetry Systems Limited (2021) Fastloc® GPS. Wildlife Computers. https://wildlifecomputers.com/data/technologies/fastloc/.

Williams TM (1999) The evolution of cost efficient swimming in marine mammals: limits to energetic optimization. Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci 354:193-201. https://doi.org/10.1098/rstb.1999.0371

Williams TM (2000) Sink or Swim: Strategies for Cost-Efficient Diving by Marine Mammals. Science 288:133-136. https://doi.org/10.1126/science.288.5463.133

Wilson LJ, Hammond PS (2019) The diet of harbour and grey seals around Britain: Examining the role of prey as a potential cause of harbour seal declines. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 29:71-85. https://doi.org/10.1002/aqc.3131

Wilson RP (2010) Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. Funct Ecol 24:646-657. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01654.x

Wolff JO, Freeberg MH, Dueser RD (1983) Interspecific Territoriality in Two Sympatric Species of Peromyscus (Rodentia: Cricetidae). Behav Ecol Sociobiol 12:237-242. https://doi.org/10.1007/BF00290776

Woo KJ, Elliott KH, Davidson M, Gaston AJ, Davoren GK (2008) Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. J Anim Ecol 77:1082-1091. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01429.x

Worton BJ (1989) Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. Ecology 70:164-168. https://doi.org/10.2307/1938423

Ydesen KS, Wisniewska DM, Hansen JD, Beedholm K, Johnson M, Madsen PT (2014) What a jerk: prey engulfment revealed by high-rate, super-cranial accelerometry on a harbour seal (*Phoca vitulina*). J Exp Biol 217:2239-2243. https://doi.org/10.1242/jeb.100016

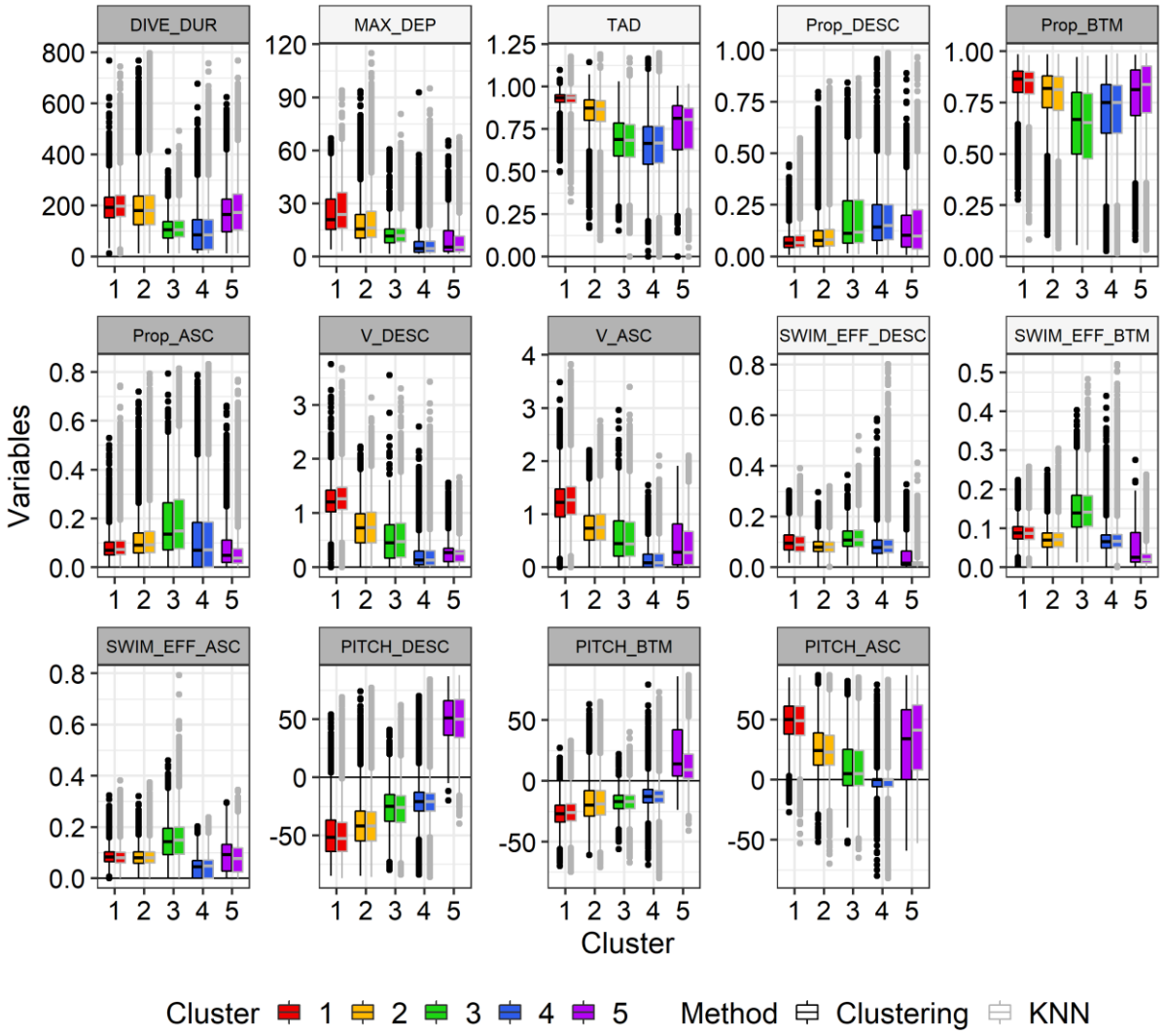
Zhao L, Schell DM (2004) Stable isotope ratios in harbor seal *Phoca vitulina* vibrissae: effects of growth patterns on ecological records. Mar Ecol Prog Ser 281:267-273. https://doi.org/10.3354/meps281267

Zhao T, Villéger S, Lek S, Cucherousset J (2014) High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. Ecol Evol 4:4649-4657. https://doi.org/10.1002/ece3.1260

Zimmer I, Wilson RP, Gilbert C, Beaulieu M, Ancel A, Plötz J (2007) Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Polar Biol 31:229-243. https://doi.org/10.1007/s00300-007-0352-5

Annexes

Phoque gris sur son reposoir, à marée montante, baie de Somme.
Photo Yann Planque



Annexe 1 : Comparaison des variables caractéristiques entre les plongées directement associées aux cinq clusters par analyse de clustering hiérarchique (N = 54 000, boxplots en noir) et les plongées associées à ces clusters par analyse du k plus proche voisin (KNN) sur la base des similarités de variables (N = 846 625, boxplots en gris). Les variables en gris foncé sont celles utilisées pour l'analyse de clustering, et les variables en gris clair sont celles qui sont présentées en complément. Les variables sont hautement similaires entre les deux types de plongées, selon la méthode utilisée. Unités des variables en Tableau 3. [Comparison of variables revealing dive characteristics between dives associated with five clusters with the hierarchical clustering analysis N = 54 000, boxplots in black) and dives associated with these clusters with the k-nearest neighbours (KNN) according to variable similarities (N = 846 625, boxplots in grey). Variables in dark grey are those used for clustering analysis, and variables in light grey are additional descriptive ones. Variables are highly similar between the two types of dives, according to the used methodology. Variable units in Tableau 3].

Annexe 2 : Caractéristiques des données issues du suivi de 9 et 15 phoques veaux-marins par balises GPS/GSM, à partir de 2008 et 2019 respectivement, analysées pour identifier les zones de chasse probable selon trois approches (approche horizontale, approche verticale et clustering). [Characteristics of the data acquired by tracking the 9 and 15 harbour seals with GPS/GSM tags, from 2008 and 2019 respectively, that were analysed to identify likely foraging areas with three approaches (horizontal approach, vertical approach, and clustering).

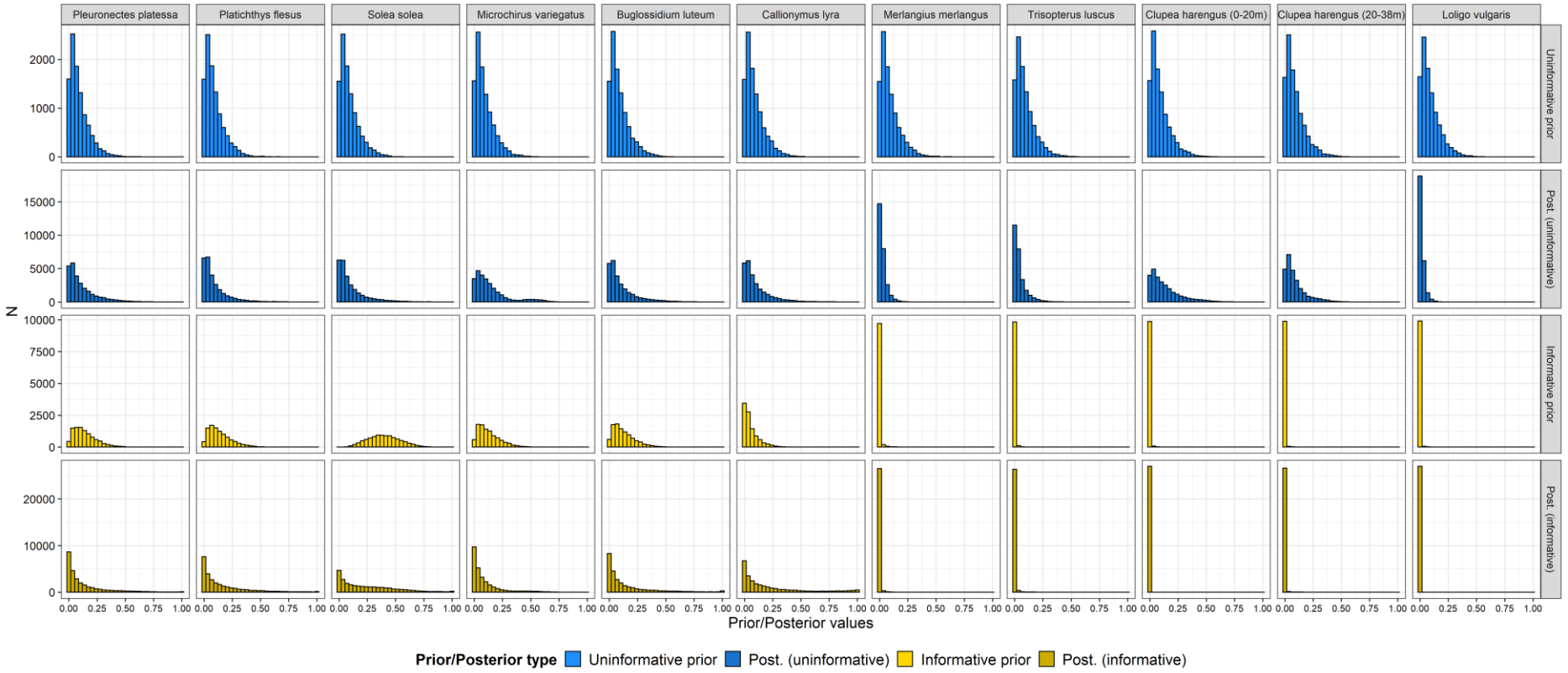
Seal species	Indivi-dual	Number of GPS loc. at sea		Number of dives		Number of trips		Horizontal approach First Passage Time analysis			Vertical approach Faster U-shaped dives selection			Dive clustering
								Number of trips with ARS	Radius r of ARS (km) mean ± SD	% Dives in ARS	MCTS ($m.s^{-1}$)	TAD threshold	Vdescent threshold ($m.s^{-1}$)	% Dives in clusters 1, 2, 3
Harbour seals	S01	627	100%	25014	100%	84	100%	48	0.8 ± 0.7	40%	1.6	0.92	0.42	-
	S02	2580	100%	87620	100%	177	100%	65	5.1 ± 4.3	50%	1.6	0.80	0.06	-
	S03	812	100%	43958	100%	169	100%	72	0.7 ± 0.8	30%	1.8	0.92	0.34	-
	S04	322	100%	42075	100%	84	100%	29	0.6 ± 0.2	19%	1.7	0.90	0.55	-
	S05	849	100%	27565	100%	109	100%	67	0.8 ± 0.6	26%	1.5	0.93	0.41	-
	S06	468	100%	18887	100%	87	100%	39	0.9 ± 0.8	34%	1.6	0.96	0.01	-
	S07	1842	100%	44774	100%	229	100%	90	1.3 ± 1.1	34%	1.4	0.89	0.29	-
	S08	1566	100%	55551	100%	165	100%	76	3.2 ± 3.2	32%	1.7	0.93	0.44	-
	S10	840	100%	32434	100%	107	100%	52	1.5 ± 1.9	37%	1.5	0.91	0.37	-
	S11	1807	-	11390	-	91	-	-	-	-	1.4	0.94	0.88	69%
	S12	3648	-	29762	-	126	-	-	-	-	1.5	0.88	0.31	60%
	S13	1475	-	4184	-	50	-	-	-	-	1.1	0.94	0.64	49%
	S14	4636	-	28825	-	175	-	-	-	-	1.9	0.90	0.39	71%
	S15	5002	100%	40388	100%	110	100%	55	6.3 ± 6.9	50%	1.6	0.82	0.03	36%
	S16	4393	100%	34352	100%	141	100%	75	1.5 ± 2.0	34%	2.1	0.89	0.33	52%
	S17	3871	100%	27704	100%	100	100%	60	2.4 ± 2.3	35%	1.8	0.92	0.71	63%
	S18	4643	100%	51336	100%	191	100%	85	2.7 ± 2.8	38%	1.6	0.93	0.88	63%
	S19	5157	100%	42442	100%	172	100%	80	2.3 ± 2.3	40%	2	0.87	0.44	54%
	S20	3943	100%	31114	100%	140	100%	63	2.5 ± 2.3	42%	1.4	0.89	0.40	55%
	S21	3361	100%	36394	100%	115	100%	64	2.3 ± 2.5	34%	2	0.83	0.13	41%
	S22	2864	100%	23593	100%	66	100%	24	6.9 ± 3.9	63%	1.7	0.92	0.69	52%
	S23	6473	100%	35616	100%	153	100%	98	1.5 ± 1.7	32%	1.7	0.95	0.95	69%
	S24	2231	100%	19859	100%	78	100%	22	5.4 ± 3.0	54%	1.9	0.95	0.96	76%
	S25	1986	100%	26619	100%	114	100%	26	3.3 ± 1.7	59%	1.6	0.93	0.81	54%

En bleu : % localisations GPS, plongées ou trajets sélectionnés pour l'analyse comparaison des zones de chasse selon plusieurs approches, *i.e.* hors période de reproduction/mue (sections 3.2 et 3.4). [**In blue**: % GPS locations, dives or trips selected for the analysis of foraging areas comparisons according to several approaches, *i.e.* out of breeding/moulting (sections 3.2 and 3.4)].

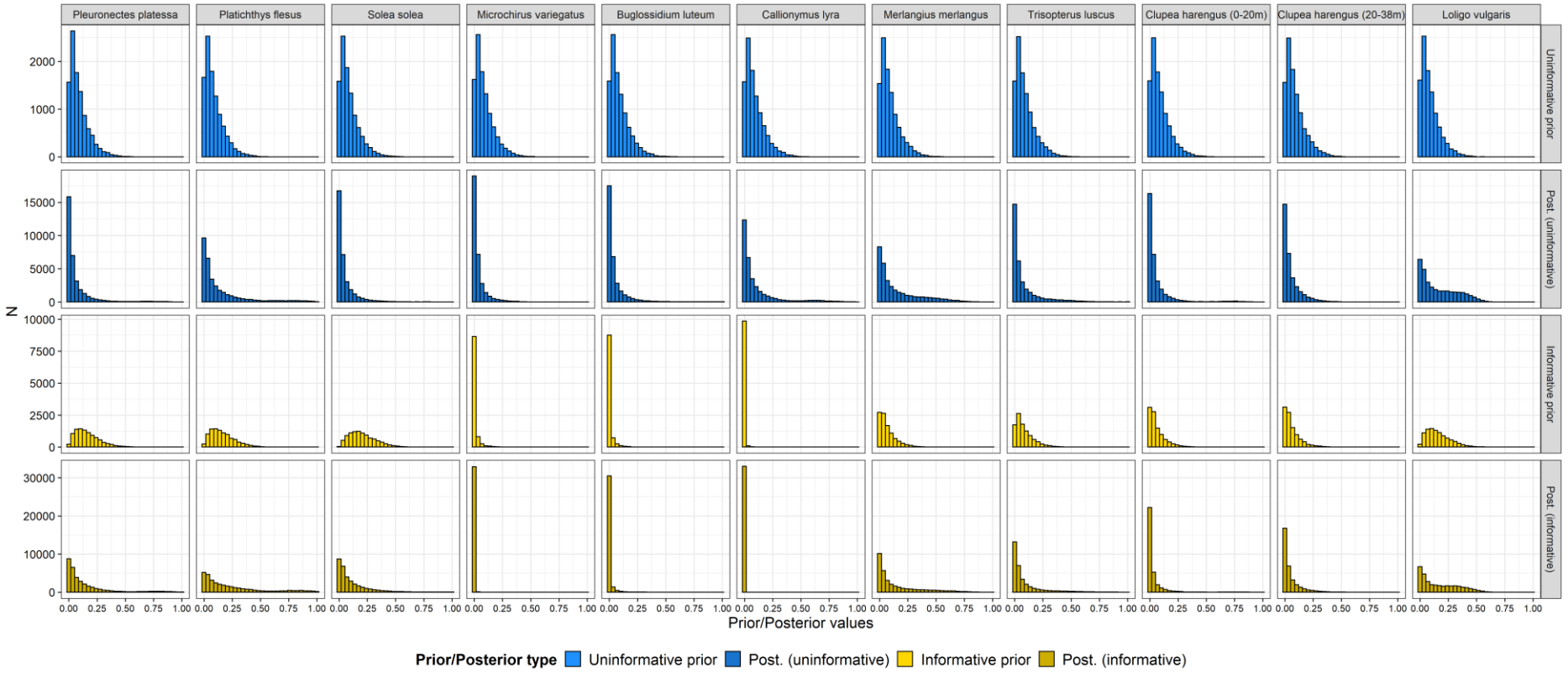
Annexe 3 : Caractéristiques des données issues du suivi de 11 et 12 phoques gris par balises GPS/GSM, à partir de 2012 et 2019 respectivement, analysées pour identifier les zones de chasse probable selon trois approches (approche horizontale, approche verticale et clu stering). [Characteristics of the data acquired by tracking the 11 and 12 grey seals with GPS/GSM tags, from 2012 and 2019 respectively, that were analysed to identify likely foraging areas with three approaches (horizontal approach, vertical approach, and clustering).

Seal species	Indivi-dual	Number of GPS loc. at sea		Number of dives		Number of trips		Horizontal approach First Passage Time analysis			Vertical approach Faster U-shaped dives selection			Dive clustering
								Number of trips with ARS	Radius r of ARS (km) mean ± SD	% Dives in ARS	MCTS ($m.s^{-1}$)	TAD threshold	Vdescent threshold ($m.s^{-1}$)	% Dives in clusters 1, 2, 3
Grey seals	G01	5282	78%	53433	83%	174	72%	64	12.8 ± 10.7	55%	1.9	0.86	0.21	-
	G02	5746	63%	33174	62%	153	37%	12	18.5 ± 11.6	48%	2	0.93	0.73	-
	G03	5357	50%	58977	63%	288	63%	67	1.8 ± 1.6	33%	1.6	0.84	0.14	-
	G04	6845	9%	40415	12%	158	11%	8	2.3 ± 2.3	28%	1.4	0.89	0.45	-
	G05	4665	76%	55914	82%	183	69%	69	4.3 ± 3.6	47%	1.7	0.81	0.18	-
	G06	7731	43%	47162	41%	242	41%	27	8.8 ± 5.7	34%	1.7	0.93	0.79	-
	G07	2983	97%	19592	97%	82	98%	23	19.7 ± 16.6	49%	2	0.90	0.18	-
	G08	7781	50%	46864	42%	192	49%	20	27.7 ± 13	41%	2.1	0.93	0.85	-
	G10	790	-	6925	-	44	-	-	-	-	1.7	0.91	0.20	-
	G11	3458	-	34372	-	99	-	-	-	-	1.5	0.87	0.28	-
	G12	2727	-	24699	-	67	-	-	-	-	1.6	0.89	0.31	-
	G13	6934	90%	34622	91%	165	91%	54	8.3 ± 6.1	36%	2	0.91	0.80	60%
	G14	5697	70%	45971	70%	198	73%	39	10.5 ± 6.3	39%	2.7	0.92	1.01	67%
	G15	5782	90%	29902	90%	142	99%	45	6.3 ± 5.0	37%	2.5	0.93	1.27	79%
	G16	1162	100%	3999	100%	28	100%	15	2.8 ± 3.8	30%	1.6	0.93	0.95	54%
	G17	13070	72%	42240	70%	252	54%	67	3.8 ± 3.0	32%	2	0.94	0.90	66%
	G18	881	100%	7223	100%	30	100%	14	2.4 ± 1.9	48%	1.8	0.91	0.48	52%
	G19	9549	75%	39315	74%	203	82%	63	2.1 ± 3.3	19%	2	0.94	1.00	58%
	G20	11250	68%	52386	68%	182	75%	56	7.1 ± 8.4	33%	2.2	0.92	0.80	68%
	G21	7989	100%	39833	100%	181	100%	159	2.2 ± 5.0	27%	2.2	0.91	1.25	59%
	G22	5168	100%	38125	80%	222	86%	55	3.5 ± 3.3	28%	2.3	0.94	0.78	67%
	G23	9361	-	38396	-	86	-	-	-	-	2.2	0.91	1.25	50%
	G24	5048	-	33035	-	195	-	-	-	-	2.3	0.94	0.78	64%

En bleu : % localisations GPS, plongées ou trajets sélectionnés pour l'analyse comparaison des zones de chasse selon plusieurs approches, *i.e.* hors période de reproduction/mue (sections 3.2 et 3.4). [**In blue**: % GPS locations, dives or trips selected for the analysis of foraging areas comparisons according to several approaches, *i.e.* out of breeding/moulting (sections 3.2 and 3.4)].



Annexe 4 : Résultats issus du test d'un modèle a mélange (package *MixSIAR* sur R) lancé sur les données isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de phoques veaux-marins (vibrisses de 8 individus capturés en 2008) et de proies potentielles de phoques (données Kopp et al. 2015). Le modèle a été testé sans *priors* informatifs (en bleu) et avec des *priors* informatifs (régime alimentaire) (en jaune). En couleurs claires, la distribution des *priors* en entrée de modèle (proportions par espèce proie). En couleurs foncées, la distribution des *posteriors* en sortie de modèle (proportions par espèce proie). [Results from the test of a mixing model (package *MixSIAR* in R) run on the isotopic data $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ of harbour seals (whiskers of 8 individuals captured in 2008) and of seal potential prey (data Kopp et al. 2015). The model was tested without informative *priors* (in blue) and with informative *priors* (diet) (in yellow). In light colours, the distribution of *priors* in model input (proportions by prey species). In dark colours, the distribution of *posteriors* in model outputs (proportions by prey species)].



Annexe 5 : Résultats issus du test d'un modèle a mélange (package *MixSIAR* sur R) lancé sur les données isotopiques en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de phoques gris (vibrisses de 10 individus capturés en 2012) et de proies potentielles de phoques (données Kopp et al. 2015). Le modèle a été testé sans *priors* informatifs (en bleu) et avec des *priors* informatifs (régime alimentaire) (en jaune). En couleurs claires, la distribution des *priors* en entrée de modèle (proportions par espèce proie). En couleurs foncées, la distribution des *posteriors* en sortie de modèle (proportions par espèce proie). [Results from the test of a mixing model (package *MixSIAR* in R) run on the isotopic data $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ of grey seals (whiskers of 10 individuals captured in 2012) and of seal potential prey (data Kopp et al. 2015). The model was tested without informative *priors* (in blue) and with informative *priors* (diet) (in yellow). In light colours, the distribution of *priors* in model input (proportions by prey species). In dark colours, the distribution of *posteriors* in model outputs (proportions by prey species)].

Articles scientifiques

Articles publiés

Planque Y, Huon M, Caurant F, Pinaud D, Vincent C (2020) Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators. Marine Biology 167:25. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8 (voir Article 1, p.277)

Planque Y, Spitz J, Authier M, Guillou G, Vincent C, Caurant F (2021) Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). Ecology and Evolution 11:10004-10025. https://doi.org/10.1002/ece3.7739 (voir Article 2, p.295)

Huon M, **Planque Y**, Jessopp M, Cronin M, Caurant F, Vincent C (2021) Fine scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic. Ecology and Evolution 11:12349-12363. https://doi.org/10.1002/ece3.7934 (voir Article 3, p.319)

Articles en préparation

Planque Y, Charrier J, Revel A, Lovell P, Caurant F, Vincent C. *En préparation*. Foraging behaviour of two marine predators confirmed by accelerometry and dive clustering (voir Article 4, p.337)

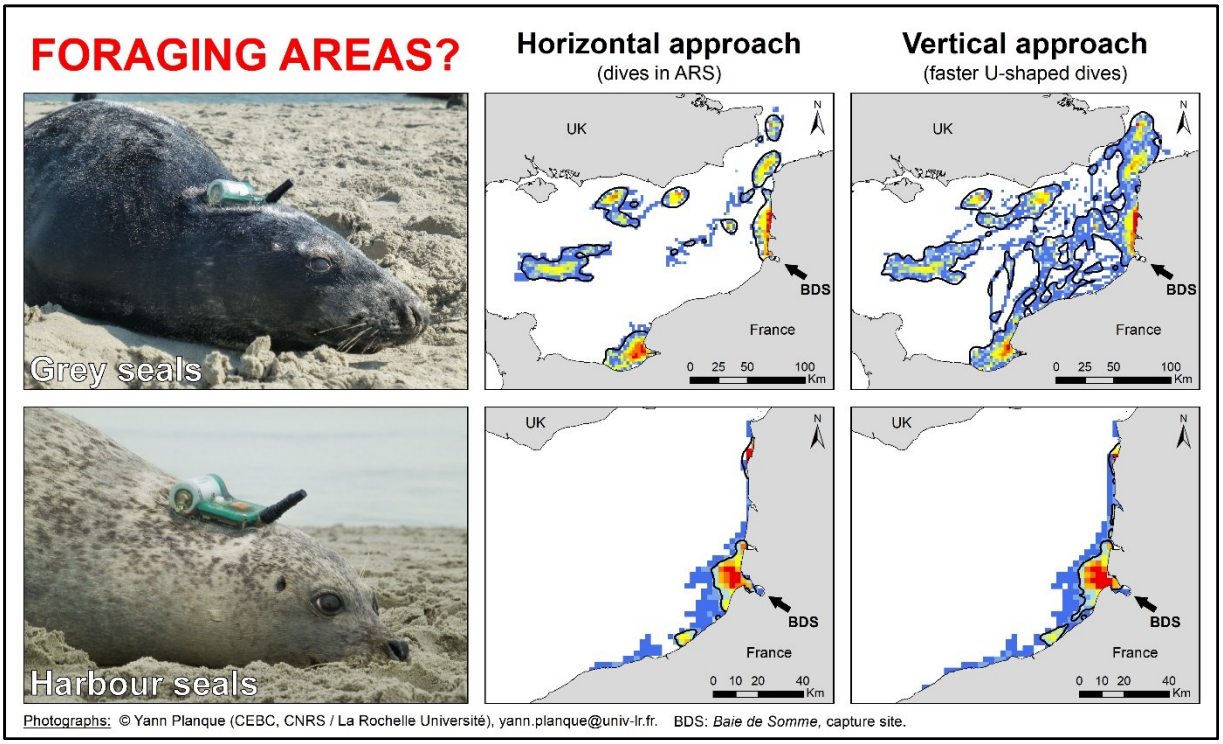
– Article 1 –

Publié dans *Marine Biology* (janvier 2020)

Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators

Yann Planque[1], Mathilde Huon[1], Florence Caurant[1], David Pinaud[1], Cécile Vincent1[1]

[1]Centre d'Etudes Biologique de Chizé, UMR 7372 CNRS/La Rochelle Université
5 allée de l'Océan, 17 000 La Rochelle, France
405 route de La Canauderie, 79 360 Villiers en Bois, France



Comment le citer : Planque Y, Huon M, Caurant F, Pinaud D, Vincent C (2020) Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators. Marine Biology 167:25. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8

[PDF disponible depuis ce lien. Une correction est également disponible depuis ce lien].

Marine Biology (2020) 167:25
https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8

ORIGINAL PAPER

Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators

Yann Planque[1] · Mathilde Huon[1] · Florence Caurant[1] · David Pinaud[2] · Cécile Vincent[1]

Received: 14 June 2019 / Accepted: 17 December 2019
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2020

Abstract

Accurately locating the foraging areas of diving marine predators is central to understanding their ecology and implementing conservation and management regulations. This study compares horizontal and vertical approaches of identifying seal foraging areas. We analysed GPS locations and dive data obtained from GPS/GSM tags fitted on eight grey seals (*Halichoerus grypus*) and nine harbour seals (*Phoca vitulina*). In the horizontal dimension, we used the First Passage Time to identify Area-Restricted Search (ARS) behaviour. In the vertical dimension, we used two dive criteria indicating benthic foraging behaviour: dive shape and vertical descent speed. The two approaches were spatially compared using the Index of Differences in Spatial Pattern. We found that the two approaches highlight similar hotspots when pooling all individuals of the same species. However, the degree of overlap varied considerably at the individual level. Some individuals performed most of their likely foraging dives (vertical dimension) in areas where they also displayed ARS behaviour (horizontal dimension), while others performed these dives both in and outside ARS zones. We suggest that comparing foraging areas detected from horizontal and vertical approaches (1) can strengthen the confidence in the efficiency of approaches to accurately spatialize the actual foraging effort of a diving predator at the scale of a colony (sampled with several individuals); and (2) provides more comprehensive insights into potential interindividual differences in foraging strategies as some divergent individual strategies may not be detected using only horizontal movements.

Introduction

Understanding how marine predators search and move through their environment to acquire food is central to understanding their ecology and implementing specific conservation and management regulations (e.g. Costa 1993; Croll et al. 1998). However, studying diving top predators is particularly challenging because these animals live and move in an expansive three-dimensional environment. It is often difficult to directly observe their foraging behaviour underwater. The development and advancement of bio-logging devices and technologies over the last three decades have vastly improved our ability to study the movements and behaviours of animals at sea. Telemetry tags including the recording and transmission of high-frequency locations and dives can provide essential information on the behaviour of diving top predators, including foraging (e.g. Cooke et al. 2004; Ropert-Coudert et al. 2009; Carter et al. 2016). Telemetry and bio-logging devices are increasingly deployed on several marine predators including sharks (e.g. Nasby-Lucas et al. 2009; Nakamura et al. 2011), sea turtles (e.g. Chambault et al. 2016; Freitas et al. 2018), sea birds (e.g. Ropert-Coudert et al. 2004; Zimmer et al. 2008; Kokubun et al. 2010; Sommerfeld et al. 2013) and marine mammals (e.g. Austin et al. 2006; Heerah et al. 2014; Prieto et al. 2014) to study their movements and foraging behaviour.

Because it is complicated to obtain ground-truth information on actual prey captures, most telemetry studies

Responsible Editor: D. Crocker.

Reviewed by undisclosed experts.

Electronic supplementary material The online version of this article (https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Yann Planque
yann.planque@univ-lr.fr

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS - La Rochelle Université, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle, France

[2] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS - La Rochelle Université, 405 route de La Canauderie, 79360 Villiers-en-Bois, France

Published online: 28 January 2020

have focused on indirect clues, based on location and/or dive data, to identify foraging behaviour in the horizontal and/or vertical dimensions (Schreer and Testa 1996; Fauchald and Tveraa 2003; Robinson et al. 2007; Bailleul et al. 2008). These studies were based on the Optimal Foraging Theory, which suggests that predators' movements are shaped by the optimisation of food acquisition while minimizing costs to access this resource (Stephens and Krebs 1986). Horizontal approaches are typically based on the identification of Area-Restricted Search (ARS) behaviour—an increase in residency within an area (Johnson et al. 1992; Fauchald et al. 2000)—and assumes that predators focus their search effort in areas where prey density is high (Kareiva and Odell 1987; Fauchald 1999; Thums et al. 2011). Vertical approaches are based on the assumption that diving predators' movements, especially air-breathing diving predators (Kooyman 1965), are shaped by a maximization of time at depths where they can find their prey, following the optimal diving theory (Kramer 1988; Houston and Carbone 1992; Carbone and Houston 1996). Previous studies based on vertical approaches focused on number of dive metrics such as dive duration, dive shape, ascent and descent speeds or bottom phase duration to characterize the foraging behaviour of diving predators, depending on species-specific strategies (Schreer and Testa 1996; Lesage et al. 1999; Fedak et al. 2001; Baechler et al. 2002; Austin et al. 2006).

Most studies that aimed at detecting diving marine predators' foraging behaviour typically used only one approach, either in the horizontal (e.g. Thompson and Miller 1990; McConnell et al. 1999; Jonsen et al. 2005; Breed et al. 2009) or the vertical (e.g. Schreer and Testa 1996; Baechler et al. 2002) dimensions separately. In some cases, additional information from feeding activity proxies, such as drift rates, head-acceleration or stomach temperatures, have been used to characterize a foraging behaviour (e.g. Lesage et al. 1999; Thums et al. 2011). Other studies compared the foraging areas obtained from location and dive data to provide a best understanding of their efficiency in detecting foraging (Robinson et al. 2007; Dragon et al. 2012; Ramasco et al. 2015). Some researchers found that outputs from horizontal approaches did not match the foraging areas predicted by dive data in northern elephant seals and Laysan albatrosses (Robinson et al. 2007), while others reported a positive relationship between foraging behaviours studied in horizontal and vertical dimensions in harbour seals (Ramasco et al. 2015) as well as a correlation of these behaviours with foraging success indicators in both dimensions in southern elephant seals (Dragon et al. 2012). Others have supported that incorporating both horizontal and vertical movements in a single approach increases the robustness of the assessment of southern elephant seals' foraging effort (Bailleul et al. 2008; Bestley et al. 2015; Vacquié-Garcia et al. 2015). Previous studies mostly compared approaches focusing on their ability to detect foraging effort, but the spatial overlap of foraging areas inferred from horizontal or vertical approaches still needs to be quantified, as well as the potential influence of individual strategies.

The harbour seal (*Phoca vitulina*) and the grey seal (*Halichoerus grypus*) are two phocid species that both range in sympatry in the North Atlantic and can share the same haulout sites as well as potentially similar foraging grounds (e.g. Thompson et al. 1996; Vincent et al. 2017). They typically move and feed within short distances of the coast, i.e. few tens of kilometres from the shore for harbour seals and to few hundreds of kilometres for some grey seal individuals (e.g. Thompson et al. 1996; Härkönen and Harding 2001; Harvey et al. 2008; Cunningham et al. 2009; Vincent et al. 2017). Both harbour and grey seals spend most (around 80–85%) of their time at-sea diving (e.g. Thompson et al. 1991; Thompson and Fedak 1993; Lesage et al. 1999), although they can spend prolonged periods at the surface, likely resting and/or digesting food, especially on long trips (Russell et al. 2015). Both seal species are usually considered as benthic foragers and therefore typically perform U-shaped dives while foraging and V-shaped dives while transiting (Thompson et al. 1991; Bjørge et al. 1995; Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002; Beck et al. 2003; Bowen et al. 2006). Most of the studies trying to detect harbour and grey seals' foraging behaviour from dive data (i.e. in the vertical dimension) used dive shape as a prior component of seals diving behaviour (e.g. Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002; Bowen et al. 2006; Vincent et al. 2016). Other studies on these species also used movement data in the horizontal dimension and analysed horizontal speed (e.g. McConnell et al. 1999), focused on trajectory tortuosity (Austin et al. 2006), or used state-space modelling (e.g. McClintock et al. 2013; Russell et al. 2015) for example to detect foraging behaviour. To our knowledge, only the study of Ramasco et al. (2015) compared the horizontal and vertical approaches used to detect harbour seals' foraging behaviour, and highlighted a strong positive relationship between foraging indices in both dimensions when focusing on seals' benthic strategy. However, no such study is available for grey seals, and none is spatializing foraging areas for both species. We therefore had almost no baseline on these seal species to confirm if such approaches could spatialize the same foraging areas.

This study compares the horizontal and vertical approaches to determine their effectiveness at spatially characterizing the foraging areas of two diving marine predators, the harbour seal and the grey seal. Our objective was to quantify the overlap of foraging areas detected from the horizontal and vertical approaches (i.e. ARS behaviour in the horizontal dimension vs. benthic diving behaviour in the vertical dimension). A strong overlap between potential

foraging areas inferred from both methods would strengthen our confidence in their ability to successfully identify actual foraging areas. A low overlap would suggest that at least one of two approaches either wrongly identifies foraging instead of other behaviours, or fails to detect (parts of) the predator's feeding behaviour. In both cases however, a low overlap would highlight alternative strategies of those diving predators that do not strictly follow the theoretical assumptions made in (one of) the two approaches.

Material and methods

Telemetry data

The study was conducted in the eastern English Channel, which is characterized by shallow waters on the continental shelf (mostly shallower than 50 m deep) and strong tidal currents. Both harbour and grey seals forage in this area and haul out along the coast of northern France (Fig. 1). We obtained telemetry data from harbour and grey seals captured in the *Baie de Somme* (France) in 2008 and 2012 and focused on the data obtained before breeding and moulting seasons, i.e. when seals need to replenish their body reserves and increase their foraging activity (Thompson et al. 1994; McConnell et al. 1999; Beck et al. 2003; Breed et al. 2009). We therefore excluded data obtained from the beginning of the breeding period in this area (after 1st June 2009 for harbour seals and after 1st October 2012 for grey seals; Härkönen et al. 2007; Vincent et al. 2017), i.e. when seals usually drastically decrease their foraging effort. We analysed data only from the eastern part of the English Channel to exclusively focus on the area where the tracked seals were densely located in space (80% of grey seals' GPS locations and all harbour seals' ones were located in this area). We chose to exclude peripheral data that was too widespread to accurately test spatial analysis on the foraging areas.

Nine harbour seals (one adult female and eight subadult/adult males) and eight grey seals (subadult and adult males) were fitted with Fastloc™ GPS/GSM tags developed by Sea Mammal Research Unit (University of StAndrews, UK). Harbour seals were captured in October 2008 and grey seals in May 2012. These tags include a Fastloc™ GPS, a GSM modem, and wet-dry, pressure and temperature sensors, as well a microprocessor (McConnell et al. 2004). Tags were set to obtain a GPS location every 20 min when the seal was at the surface at sea; however, this frequency could be irregular at times because of long periods spent underwater by seals, or to a low satellite availability. We used a speed-filter algorithm that rejected locations that would require an unrealistic horizontal seal speed (McConnell et al. 1992). Considering the strong currents in this area (up to 2.3 m s^{-1}

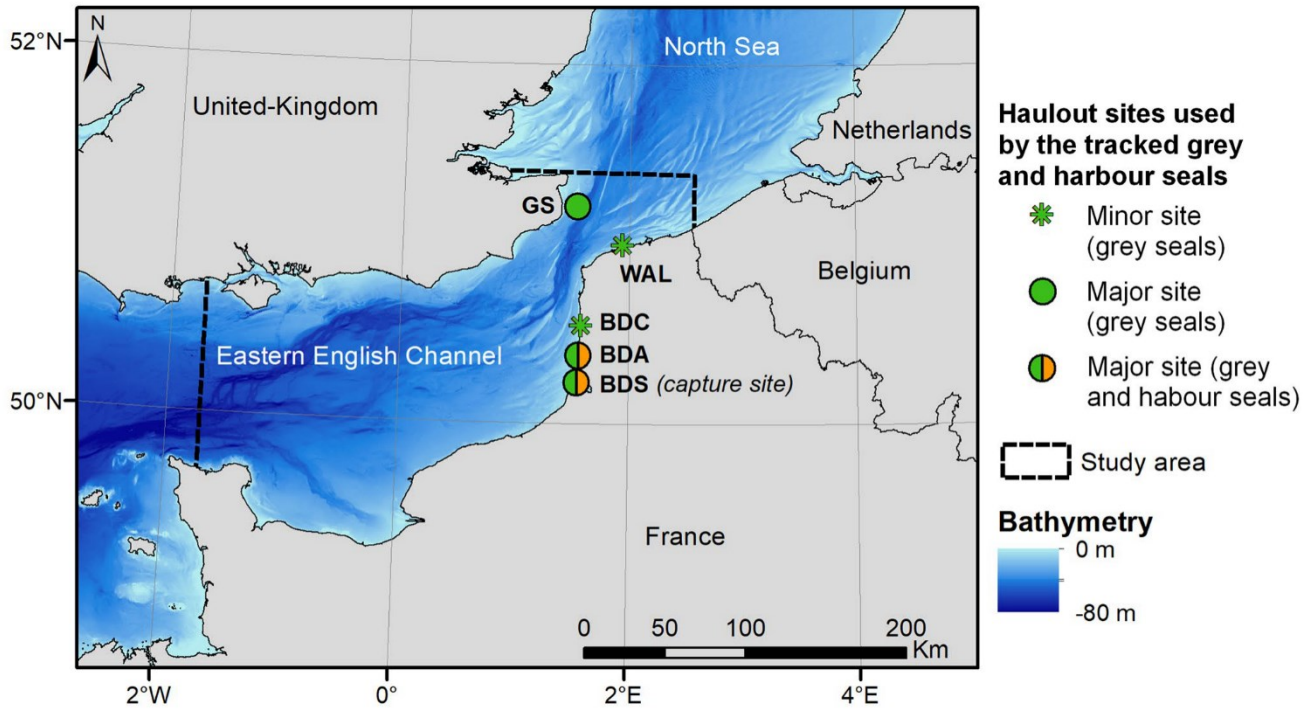


Fig. 1 Study area and haulout sites used within the study area by tagged harbour and grey seal individuals captured in the *Baie de Somme* BDS. Other haulout sites used by the tagged seals were *Baie d'Authie* BDA, *Baie de Canche* BDC, *Walde* WAL and *Goodwin Sands* GS. Bathymetry data was obtained from SHOM (2015)

measured in this area, Sentchev and Yaremchuk 2007) that may potentially be added to the seal's apparent horizontal displacement, the consistency of seals trajectories were visually inspected and a maximum horizontal speed filter of 2.5 m s^{-1} for harbour seals and 3.2 m s^{-1} for grey seals were set. Ninety nine percent of the GPS locations, both on land and at sea, were within 50 m of the true location (Wildtrack Telemetry Systems Limited 2019). When a seal reached depths exceeding 1.5 m it was considered as a dive and the following parameters were measured: start date and time, maximum depth, dive duration, the "percent area" [see sect. "Foraging dive analysis (vertical approach)"] and nine intermediate depth points (each 10% of the dive duration). Each dive locations were spatially interpolated from GPS locations.

We defined a trip as the whole horizontal movement at sea (i.e. succession of GPS locations at sea) that occurred between two consecutive haulout events. Only trips that occurred entirely in the study area and outside the breeding period were included in the analyses.

First Passage Time analysis (horizontal approach)

The First Passage Time (FPT) analysis is a heuristic method that is aimed at measuring changes in the general pattern of an animal's movements along a pathway to detect an Area-Restricted Search (ARS) behaviour (Fauchald and Tveraa 2003). This is characterized by a decrease of the horizontal speed and an increase of the turning angle, i.e. an increase of residency within an area (Kareiva and Odell 1987). The analysis consists of calculating the FPT along a trip by sliding circles of different radii, r, to detect which one is the most representative of an ARS behaviour (Fauchald and Tveraa 2003). The FPT was calculated every 0.25 km (i.e. regularized locations) along each trip for circles of radius r varying from 0.5 to 5 km by 0.5 km, from 5 to 10 km by 1 km and from 10 to 100 km by 10 km. The analysis failed for some very short trips: FPT value could not be calculated for trips with less than 20 segments of 0.25 km. High FPT values were expected in areas where the animal performed ARS behaviour. The most representative scale for ARS during a trip corresponds to the radius r where var[log(FPT)] is maximised; this is termed $S(r)$ (Fauchald and Tveraa 2003).

Lavielle's (1999, 2005) non-parametric segmentation process was applied to select parts of the trips associated with an ARS behaviour at the scale r corresponding to $\max(S(r))$. Each trip was therefore divided into K segments with homogeneous mean and variance (Barraquand and Benhamou 2008). The number of segments, K, and their limits were determined using the functions lavielle, chooseseg and findpath included in the package adehabitatLT in R v.3.4.1 (R Development Core Team 2018). Each trip with at least one ARS was divided into K segments. We defined that, at most, half of the trip's segments with the highest mean of FPT could be associated with an ARS behaviour; when K was even, we associated $K/2$ segments with an ARS behaviour, and when K was uneven, $K/2-0.5$ segments. We then selected locations of dives performed during the detected ARS behaviour to provide a common base when spatially comparing hotpots determined by the horizontal and vertical approaches.

Average trip durations as well as average scales of ARS behaviour detected from the FPT analysis were compared between the two seal species using a non-parametric unpaired Wilcoxon rank sum test, as data were non-normal. Statistical significance was considered to be $P < 0.05$.

Dives selected from this filtering process are hereafter mentioned as "dives in ARS".

Foraging dive analysis (vertical approach)

Two foraging criteria were used to select likely foraging dives in the vertical approach: dive shape and vertical descent speed. In most geographical areas, harbour and grey seals are considered to be benthic feeders, therefore mostly performing U-shaped dives when foraging (Thompson et al. 1991; Lesage et al. 1999; Beck et al. 2003). We were highly confident in this statement in our study area as diet analysis performed on scat samples collected during spring and summer from the same haulout site (*baie de Somme*) indicated that both species mostly focus on flatfish species (Spitz et al. 2015 and Planque et al. unpubl data). Both species have the physiological capacity of easily accessing those flatfish given the low bathymetry of the study site (Fig. 1). In line with their benthic feeding habits, we decided to focus on U-shaped dives. The dive shape was determined using the Time Allocation at Depth (TAD) index (Fedak et al. 2001). This is a dimensionless index, independent of dive duration and maximum depth that considers the estimated Minimum Cost of Transport Speed (MCTS) to avoid the influence of descent and ascent phases on its calculation. It therefore reveals a two-dimensional time-depth dive profile (TAD equation in Vincent et al. 2016).

The TAD values vary from 0 to 1, where 0 means the seal spent most of its diving time close to the surface with only a brief descent to the maximum depth and 1 indicates that it spent most of its diving time at the maximum depth (U-shaped dive). We calculated the MCTS value for each individual following the methods of Vincent et al. (2016). It is important that MCTS is determined individually as it depends on individual strategies, physiological conditions and swimming capacities.

To take into account individual variability in foraging strategies (e.g. Baechler et al. 2002; Austin et al. 2006), we standardized the selection of likely foraging dives (TAD and vertical descent speed thresholds) to select the same

proportion of dives from one individual to another. Because we lacked ground-truthing data to validate which TAD and vertical descent speed thresholds would be the most relevant to select real foraging behaviour, we decided to select a restrictive number of dives (~22.5%) that may most likely be characterized by a benthic foraging behaviour. However, we recognize that some true foraging dives may have been excluded as we chose restrictive thresholds. Likely foraging dives selection was based on a two-step procedure: (1) U-shaped dives selection (TAD threshold), and (2) exclusion of selected U-shaped dives that could more likely be associated with a sleeping or resting behaviour (vertical descent speed threshold). As a first step, we chose to keep the most U-shaped dives for each individual by selecting individual dives with the 25% highest TAD values. Although U-shaped dives performed by harbour and grey seals are usually associated with foraging behaviour, these two seal species are also known to sleep on the seafloor in shallow areas, which also produces U-shaped dives (Thompson et al. 1991). These sleeping or resting dives are characterized by a low vertical speed, especially during descent and ascent phases, while foraging behaviour is rather associated with a high vertical speed (Thompson et al. 1991; Lesage et al. 1999; Sjöberg and Ball 2000; Ramasco et al. 2014). As a second step, we therefore decided to exclude 10% of the previously selected U-shaped dives, associated to the lowest vertical descent speeds (calculated during the first tenth of the total dive duration). Dives selected from this filtering process are hereafter mentioned as "faster U-shaped dives".

Foraging areas identification and overlap

Seal foraging areas were determined using the spatial density of selected dive locations. We defined foraging areas as the hotspots where most of the selected likely foraging dives were located for each of the horizontal and vertical approaches.

The overlap between foraging areas was quantified in this study using the Index of Differences in Spatial Pattern (IDSP) (Lee et al. 2010; Cronin et al. 2012). This index is based on the comparison of two spatial points distribution summarised on a same grid of a given number of cells. It compares the proportion of points by grid cells and provides a unique value ranging from 0 to 1, where 0 indicates a complete overlap between two spatial distributions, and 1 indicates no overlap at all (equation below).

$$\mathrm{IDSP} = \frac{\sum |p2 - p1|}{2}.$$

Where:

$p1$ = proportion of points of a first spatial data set per grid cell.

$p2$ = proportion of points of a second spatial data set per grid cell.

In this study, we aimed at checking if the foraging areas from the horizontal and vertical approaches were overlaping. However the IDSP only gives a unique value that cannot provide a dichotomic outcome (*i.e.* 'overlap' vs. 'no overlap') as this value could be influenced by parameters such as the sample size (i.e. number of points compared in both distributions) and spatial scale of distributions compared (i.e.

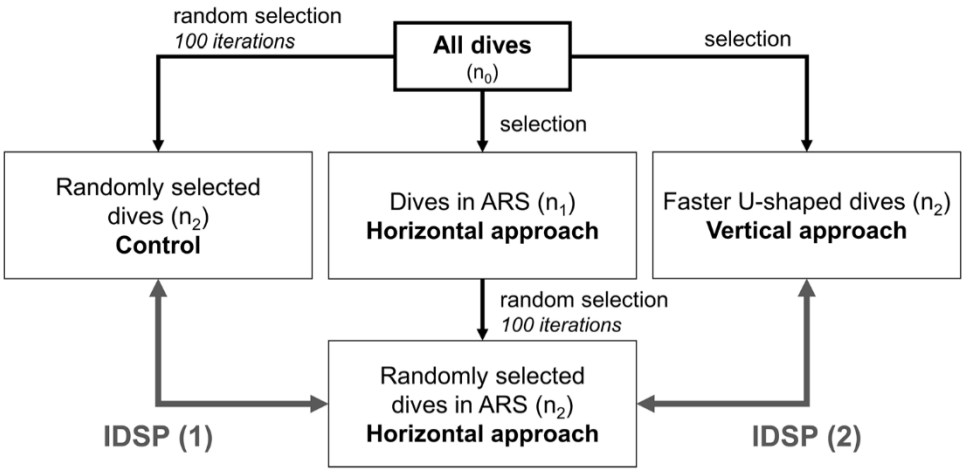


Fig. 2 Process used to spatially compare dives in ARS (horizontal approach) to control dives [IDSP (1)] or to faster U-shaped dives (vertical approach) [IDSP (2)]. n_0 is the total number of (unfiltered) dives, n_1 is the number of dives in ARS selected from the horizontal approach, and n_2 is the number of faster U-shaped dives selected from the vertical approach. Spatial comparisons were performed after standardizing the number of dives compared, by randomly selecting n_2 dives from all dives (control) and n_2 dives from the set of dives in ARS (horizontal approach). Random selection was performed with 100 bootstrap simulations of sampling errors

number of grid cells covered). We therefore developped a process to also calculate a baseline overlapping value, i.e. a control case (Fig. 2). We chose to spatially compare dives performed in ARS as selected from the horizontal approach with (1) randomly selected dives (control), IDSP (1), and with (2) faster U-shaped dives selected from the vertical approach, IDSP (2). We quantified the overlaps using a common number of points for each of the spatial distributions to avoid a statistical effect on IDSP values (i.e. giving same weight for each point in the calculation). The number of faster U-shaped dives selected from the vertical approach (n_2, Fig. 2) was lower than the number of dives in ARS selected from the horizontal approach (n_1, Fig. 2) in almost all cases. We randomly selected n_2 dives within the set of dives in ARS, to keep an equivalent number of dives as for the vertical approach. Similarly, we randomly select n_2 dives within the set of all dives (n_0) for the control case. A bootstrap simulations of sampling errors process was performed by running 100 iterations when randomly selecting dives (control and horizontal approach, Fig. 2) to quantify potential uncertainty in IDSP calculation. IDSP values are presented in the main text as an average value with its range. The ultimate objective was to detect if selecting dives based on behavioural criteria (vertical approach) resulted in a greater spatial overlap with ARS behaviour (horizontal approach) than when only selecting random dives (control) [i.e. IDSP (2) < IDSP (1)], or not [i.e. IDSP (2) > IDSP (1)].

These spatial comparisons of foraging areas were done on two levels for each species: (1) using a combination of all dives per species (i.e. pooling the dives of all individuals per species), and (2) on an individual level. We assume that spatial overlaps calculated with IDSP could only be interpreted with the associated control value, at the level of all individuals of the same species pooled or at the level of one individual.

A special case was identified as one individual was characterized by a n_1 lower that n_2, thus we applied the inverse process by chosing n_1 as a common denominator in this case and by randomly sampling the set of faster U-shaped dives (vertical approach) rather than dives in ARS (horizontal approach).

Results

Characteristics of data recorded

Harbour seals tagged in this study were tracked for an average of 140 ± 50 days, and grey seals for 96 ± 36 days. During the tracking period, grey seals performed most of their trips within the eastern English Channel, i.e. the study area (80% of all GPS locations, Fig. 3b), and harbour seals stayed exclusively within it (Fig. 3c). In the horizontal dimension, we focused our analyses on 780 grey seal trips and 1211 harbour seal trips. These trips lasted an average of 161.3 ± 176.5 h for grey seals and 66.4 ± 75 h for harbour seals. They included 24,714 GPS filtered locations for grey seals and 9906 for harbour seals (1.6% of grey seal and 3.4% of harbour seal GPS locations were rejected by the swimming speed filter). In the vertical dimension, a total of 210,788 and 377,878 dives were recorded for grey and harbour seals respectively (additional results in electronic supplementary material, App. 1).

Foraging behaviour determined using the horizontal approach

At least one ARS was detected by the FPT analysis for 290 of the 780 grey seal trips and 538 of the 1211 harbour seal trips. These trips with ARS represented 85.5 ± 5.6% of time spent at sea by each grey seal individual and 75.8 ± 10.4% of time spent at sea by each harbour seal individual. The detected areas of restricted search determined for grey seals were larger, on average (weighted by the trip duration), than those for harbour seals: the average ARS radius associated with grey seals was 11.9 ± 12 km compared to 2.1 ± 2.9 km for harbour seals (Wilcoxon rank sum test, $W = 87{,}124.5$, $P < 0.001$). Trips with ARS were longer for grey seals than for harbour seals: 187.8 ± 178.1 h vs. 74.2 ± 75.2 h respectively (Wilcoxon rank sum test, $W = 68{,}482$, $P < 0.01$) (additional results in electronic supplementary material, App. 2).

Foraging behaviour determined using the vertical approach

The Minimum Cost of Transport Speed (MCTS) per individual averaged at 1.8 ± 0.2 m s^{-1} for grey seals and 1.6 ± 0.1 m s^{-1} for harbour seals. Selecting the highest 25% of TAD values per individual gave an average TAD threshold of 0.88 ± 0.05 for grey seal dives and 0.91 ± 0.04 for harbour seal dives. The vertical descent speed thresholds used to exclude the 10% slowest U-shaped dives were on average 0.44 ± 0.31 m s^{-1} for grey seals and 0.32 ± 0.18 m s^{-1} for harbour seals (additional results in electronic supplementary material, App. 3).

Spatial overlap of foraging areas

The highest spatial densities of dives in ARS (horizontal approach) and faster U-shaped dives (vertical approach) were considered representative of the seals' foraging areas. For both species, the main foraging areas determined by the two approaches showed substantial overlap when pooling all individuals of the same species (Fig. 4). The two maps revealed the same main foraging hotspots between horizontal

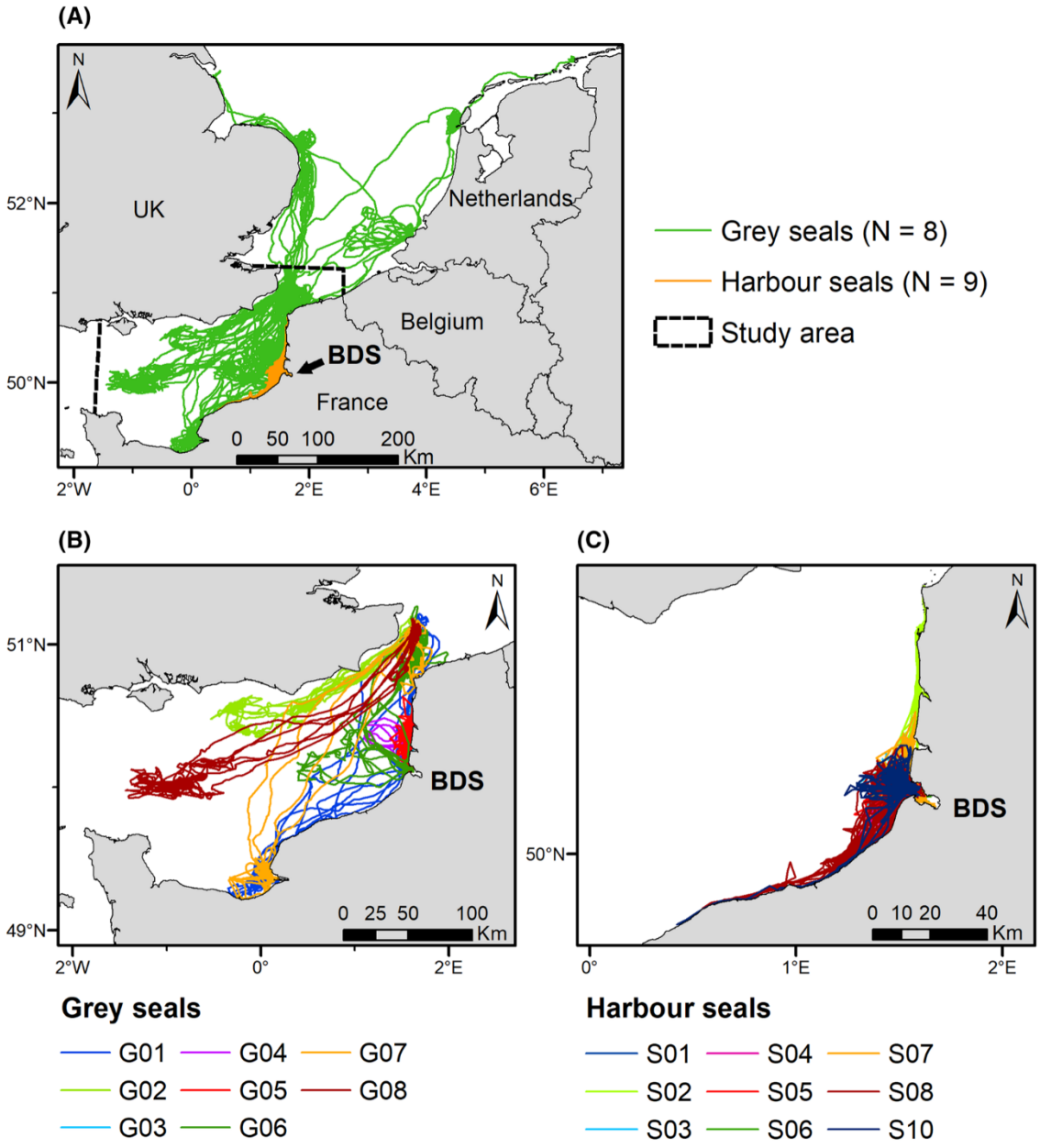


Fig. 3 **a** All harbour and grey seal tracks from individuals captured in the *Baie de Somme*, BDS, **b** and **c** grey and harbour seal tracks selected for each individual. The eastern English Channel is delineated by the black dotted line in map **a**. Coloured lines in maps **b** and **c** represent individual trips included in the analyses

and vertical approaches. However, there were some spatial differences between the two approaches for grey seals as the vertical approach revealed widespread potential secondary foraging areas that were undetected by the horizontal approach.

Quantifying the spatial overlaps between foraging areas obtained from the horizontal approach to random dives (control) (grey boxes in Fig. 5), as well as to foraging areas obtained from the vertical approach (black boxes in Fig. 5) revealed differences in overlap. When pooling all individuals of the same species ("All individuals" in Fig. 5), the overlap in foraging areas was higher when comparing dives in ARS (horizontal approach) with faster U-shaped dives (vertical approach), than when comparing them with random dives (control). Indeed, the Index of Differences in Spatial Pattern (IDSP) values were respectively IDSP (2) of 0.326 [range: 0.322–0.329] and IDSP (1) of 0.358 [0.351–0.364] for grey seals, and IDSP (2) of 0.235 [0.232–0.237] and IDSP (1) of 0.304 [0.300–0.308] for harbour seals.

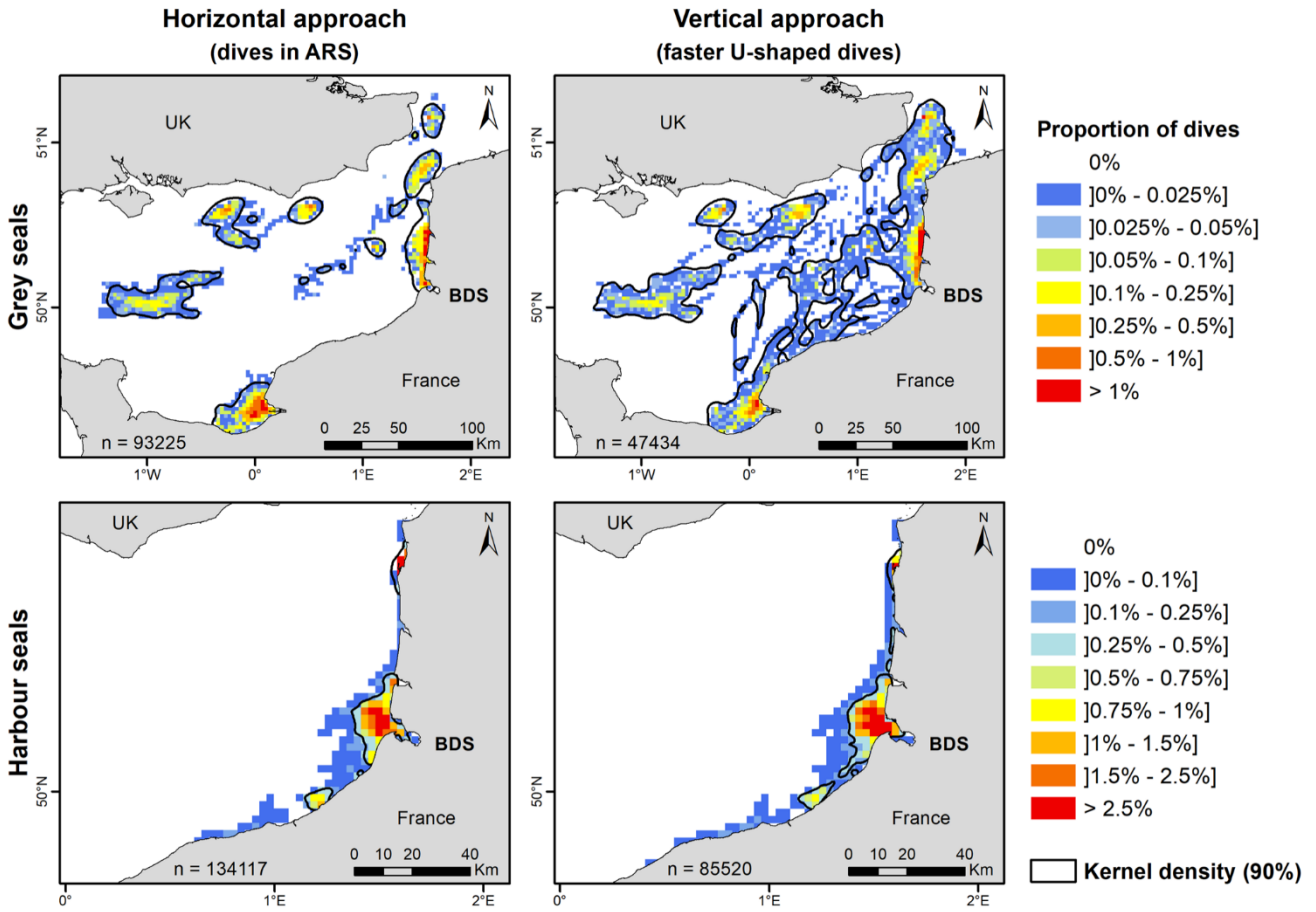


Fig. 4 Grey and harbour seal foraging areas determined using the horizontal (left) and vertical (right) approaches. The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterized by the spatial density of dives in ARS selected from the horizontal approach and faster U-shaped dives selected from the vertical approach. Cores to extended foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines). *BDS Baie de Somme*, the capture site

The calculation of IDSP at individual level revealed differences from one individual to another. In the case of 5 out of 8 grey seals and 5 out of 9 harbour seals there was a stronger overlap in likely foraging areas when comparing spatial distributions from horizontal and vertical approaches (lower IDSP values) than when comparing the horizontal approach with the control case (higher IDSP values) (individual headers in green in Fig. 5). The other individuals were rather characterized by the opposite case, i.e. stronger overlap between the horizontal approach and the control case (individual headers in red in Fig. 5).

Grey seal individuals G07 and G08 illustrate the two main types of results obtained from the process used to spatially compare likely foraging areas (Fig. 6). The likely foraging areas determined for grey seal G07 had less spatial overlap when comparing the horizontal approach to the vertical approach than when comparing them to random dives (control) (IDSP (2) of 0.506 [0.499–0.514] and IDSP (1) of 0.425 [0.409–0.441]). This result is due to the selection of faster U-shaped dives both within and outside ARS zones (horizontal approach; top maps in Fig. 6). The foraging areas of grey seal G08 exhibited a greater spatial overlap when comparing hotspots from horizontal and vertical approaches than when comparing the horizontal approach with the control case (IDSP (2) of 0.239 [0.229–0.25] and IDSP (1) of 0.55 [0.533–0.568]). In this case, most of the faster U-shaped dives were located where the individual also exhibited an ARS behaviour (bottom maps in Fig. 6).

Discussion

This study revealed that both horizontal and vertical approaches detected the same hotspots of likely foraging areas for harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) when combining the data from all individuals of the same species. This result is crucial as it strengthens our confidence in the efficiency of both approaches to

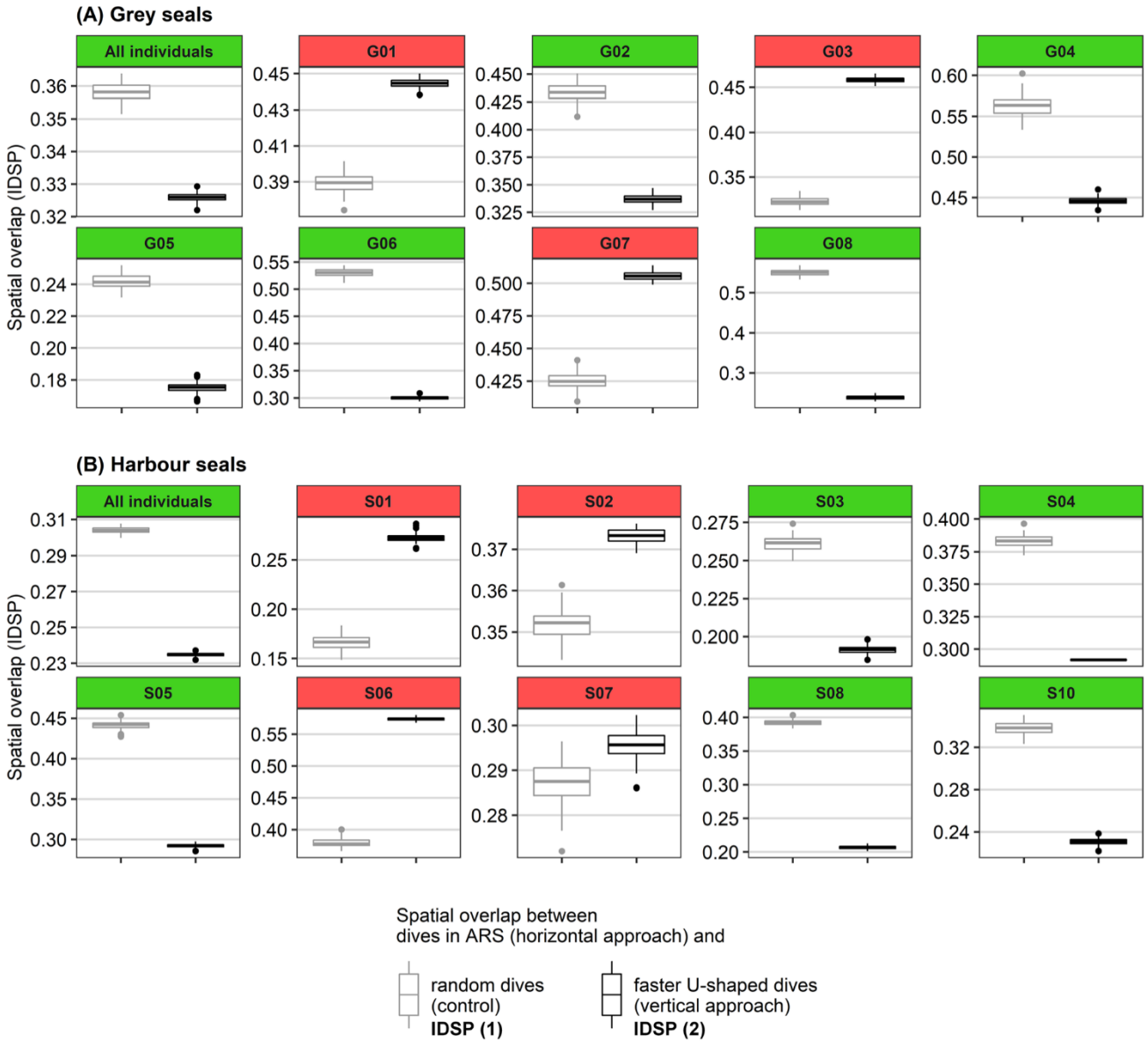


Fig. 5 Index of Differences in Spatial Pattern (IDSP) values calculated when comparing the spatial distribution of foraging areas determined by the horizontal approach to those using dives selected randomly [control, light grey boxes, IDSP (1)] and those determined using the vertical approach [black boxes, IDSP (2)]. IDSP was calculated for all individuals pooled of the same seal species and for each individual separately. Each box describes the distribution of IDSP values generated from 100 bootstrap iterations (see Fig. 2). Headers are shaded in green when spatial overlap between dives in ARS (horizontal approach) and faster U-shaped dives (vertical approach) was stronger than the overlap with random dives (control), i.e. IDSP (1) > IDSP (2). Headers are shaded in red in the opposite case, i.e. IDSP (1) < IDSP (2)

accurately spatialize the actual foraging effort of a diving predator at the scale of a colony (sampled with several individuals). However, our study also highlighted that differences in individual strategies may have a major influence on the efficiency of approaches to spatialize foraging areas at the individual scale. While both approaches tested here resulted in the same hotspots at sea for most seals in both species, the lack of overlap detected for some other individuals suggested that at least one of the two approaches would not accurately spatialize their foraging effort. We suggest that the assumptions on which these approaches are based remained relevant at the colony or species scale, while they may not be so for some individuals exhibiting divergent foraging strategies.

We found that the two approaches highlight similar hotspots when pooling all individual dives per species. Indeed, selecting the faster U-shaped dives (vertical approach) provided a stronger overlap with areas where

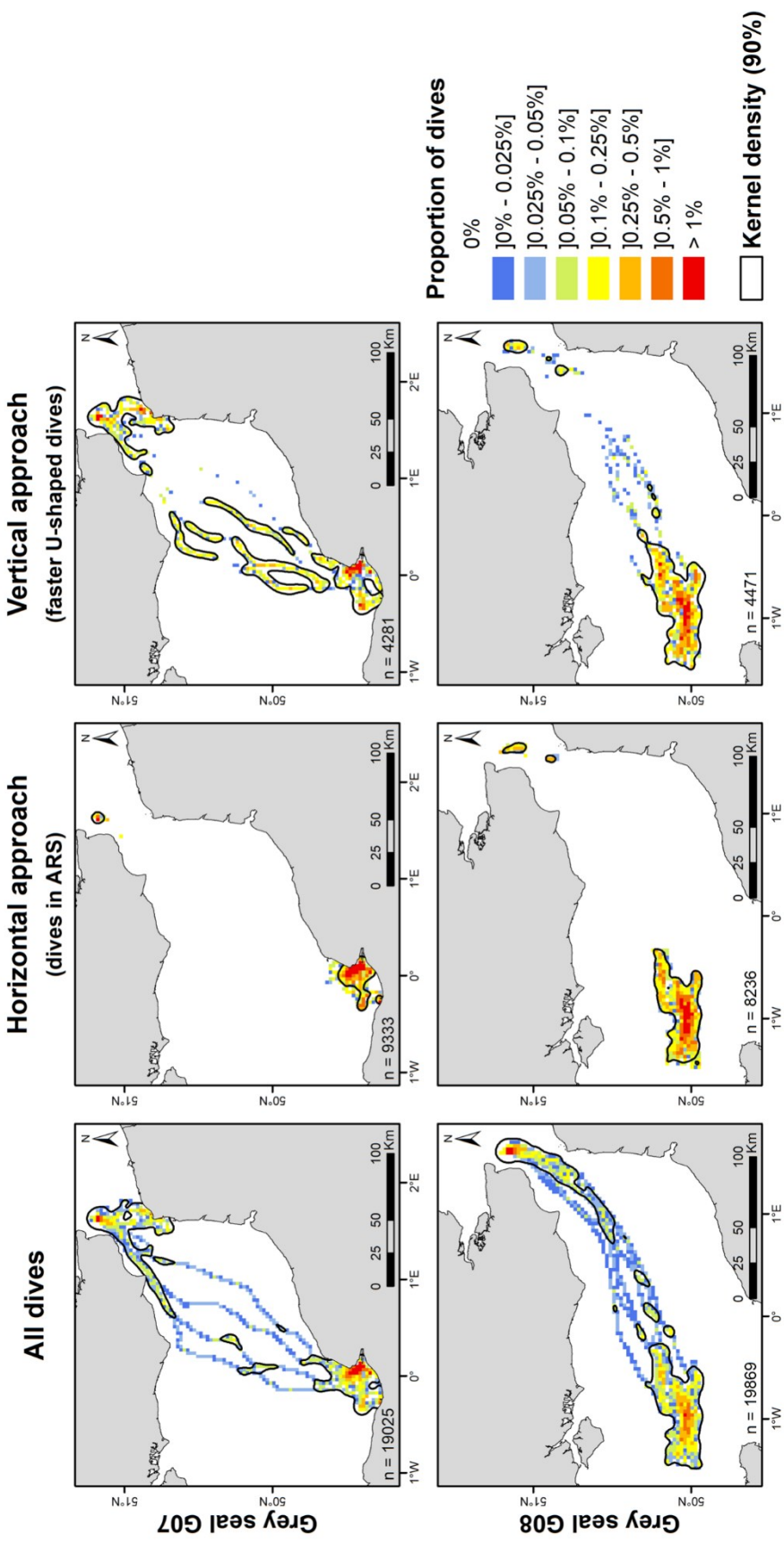


Fig. 6 Likely foraging areas of two grey seal individuals (G07 at the top and G08 at the bottom) determined using the horizontal approach (centre), and vertical approach (right), and spatial distribution of all dives without any selection (left). The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterized by the spatial density of dives. Cores to extended likely foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines)

seals also exhibited ARS behaviour (horizontal approach) than when selecting dives randomly (control). Many studies on marine predator foraging behaviour are based on only one of the two approaches, either vertical or horizontal (e.g. Nordstrom et al. 2013; Oksanen et al. 2015; Vincent et al. 2016). Our study suggests that both of them, although based on strictly different behaviours, can detect the same primary likely foraging areas at the scale of a colony (sampled with several individuals). We suggest that this type of result may be crucial for studies that aim at determining the main foraging areas of a diving predator with no ground truth data to validate foraging behaviour (e.g. use of video camera, Bowen et al. 2002).

Individual foraging strategies appear to have a strong influence on the degree of overlap between the foraging areas determined using the horizontal and vertical approaches at the individual level. Some individuals, like grey seal G08, performed faster U-shaped dives (vertical approach) mostly in areas where they also showed an ARS behaviour (horizontal approach). In such a case, the predator's movements followed the optimal foraging theory in both dimensions, in line with findings from other studies (Dragon et al. 2012; Ramasco et al. 2015). However, when the overlap between hotpots identified by the two approaches was weaker (cf. grey seal G07), we can hypothesize that at least one of two approaches was not appropriate to detect the foraging areas of such individuals. It may mean that faster U-shaped dives usually occurred both in and outside ARS zones. We suggest that, given the evidence for benthic foraging in harbour and grey seal (Thompson et al. 1991; Lesage et al. 1999; Baechler et al. 2002; Beck et al. 2003; Spitz et al. 2015; Planque et al. unpubl data), most of the dives selected with the vertical approach may truly represent foraging. Also, we chose to be restrictive in the vertical approach (keeping only ~ 22.5% of the most benthically dives). It is therefore more likely that this method excluded some true foraging dives than included non-foraging ones. These faster U-shaped dives, when located outside ARS areas, may characterize an individual strategy of opportunistic feeding during rectilinear, transit movements at sea (Thompson et al. 1991; Weimerskirch et al. 2007; Vincent et al. 2016). Foraging while transiting could be a substantial strategy performed by some individuals of a diving predator species, and should not be neglected when trying to detect foraging areas at the scale of one individual.

The lack of overlap between areas detected by the two approaches may also mean that one individual can potentially use two or more different strategies to forage. Neither horizontal and vertical approaches would wrongly detect foraging behaviour, but none of them could capture all strategies of one individual alone. An ARS behaviour could therefore be only one part of an individual foraging behaviour, and other types of complementary strategies such as "foraging while transiting" could only be detected by other approaches (e.g. vertical approach in this study). Harbour and grey seals can also rest while diving (Ramasco et al. 2014, 2015) or while surfacing for prolonged periods of several hours, especially during long trips (Russell et al. 2015), and that may result in an increase of residency in the horizontal dimension (i.e. ARS behaviour), as similarly expected for foraging.

Improving the detection of foraging areas and our understanding of such results can be a critical way to achieve marine top predator species management and conservation. A strong overlap between foraging areas detected by both approaches would drastically strengthen the ecological importance of predator foraging areas. In contrast, a lower overlap would indicate that both behaviours detected in horizontal and vertical dimensions occurred in different areas. Both results would have implications for marine spatial planning/efficiency for the conservation and management of such diving predators.

When identifying the foraging areas of diving predators, the use of the horizontal approach detailed here may be adequate in the detection of the main foraging areas as long as most or all individuals exhibit an ARS behaviour while foraging. However, our study strengthens the assumption that foraging behaviour studied only by the horizontal approach may lead to interpretations that are too simplistic (McClintock et al. 2013; Bestley et al. 2015; Carter et al. 2016). Divergent individual behaviour strategies at sea may not be detected using only horizontal movements. The results of this study could be expanded on and further validated by including the detection of prey capture events in the analysis through the use of onboard video cameras (e.g. Bowen et al. 2002), stomach-temperature sensors (e.g. Lesage et al. 1999) or jaw- or head- accelerometers (e.g. Viviant et al. 2010; Guinet et al. 2014). In particular, it could be useful to determine which approach best describes a foraging behaviour. To our knowledge, only few studies strictly focused on the distribution of likely foraging areas to compare the horizontal and vertical approaches. We highlighted here that they can provide the same spatial information, depending on the study scale (i.e. colony scale or individual scale) and potential existence of interindividual differences in foraging strategies.

Acknowledgements We thank participants who took part in the fieldwork and who are from *La Rochelle Université* (*LIENSs, Observatoire PELAGIS, CEBC*), the Sea Mammal Research Unit, *Picardie Nature*, the *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage* (ONCFS), *Zoo de la Flèche* and *Université de Liège* (Belgium). We thank Carin Reisinger for proofreading the initial manuscript. We are very grateful to the two reviewers of the paper, Debbie Russell and one anonymous

reviewer, for their helpful and constructive comments, edits and suggestions.

Funding This study was funded by *Région Hauts-de-France* and *Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale* (*Agence Française pour la Biodiversité*) through the "*Eco-Phoques*" project (2015–2018). The telemetry data were obtained from the *Baie de Somme* in 2008, funded by *La Compagnie du Vent*, and in 2012, funded by the *Région Poitou-Charentes* and the *Contrat de Plan Etat-Région (Poitou–Charentes)*. This study is part of Yann Planque's PhD project funded by *La Rochelle Université* and by the French Ministry of Higher Education, Research and Innovation.

Data availability GPS tracking data presented in this study are available on OBIS-SEAMAP for both species: grey seals (http://seamap.env.duke.edu/dataset/2026) and harbour seals (http://seamap.env.duke.edu/dataset/2030) from *baie de Somme*, France. GPS data are freely downloadable and are covered by a Creative Commons Licence (CC0).

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval All procedures performed in studies involving harbour and grey seals were in accordance with the ethical standards of the French Ministry of the Environment as seals were caught and instrumented under license numbers 08/346/DEROG and 11/874/DEROG, delivered by this Ministry.

References

Austin D, Bowen WD, McMillan JI, Iverson SJ (2006) Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. Ecology 87:3095–3108. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3095:LMDAHT]2.0.CO;2

Baechler J, Beck CA, Bowen WD (2002) Dive shapes reveal temporal changes in the foraging behaviour of different age and sex classes of harbour seals (*Phoca vitulina*). Can J Zool 80:1569–1577. https://doi.org/10.1139/z02-150

Bailleul F, Pinaud D, Hindell M, Charrassin J-B, Guinet C (2008) Assessment of scale-dependent foraging behaviour in southern elephant seals incorporating the vertical dimension: a development of the First Passage Time method. J Anim Ecol 77:948–957. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01407.x

Barraquand F, Benhamou S (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. Ecology 89:3336–3348. https://doi.org/10.1890/08-0162.1

Beck CA, Bowen WD, McMillan JI, Iverson SJ (2003) Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal. Anim Behav 66:777–789. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2284

Bestley S, Jonsen ID, Hindell MA, Harcourt RG, Gales NJ (2015) Taking animal tracking to new depths: synthesizing horizontal–vertical movement relationships for four marine predators. Ecology 96:417–427. https://doi.org/10.1890/14-0469.1

Bjørge A, Thompson D, Hammond P, Fedak M, Bryant E, Aarefjord H, Roen R, Olsen M (1995) Habitat use and diving behaviour of harbour seals in a coastal archipelago in Norway. In: Blix AS, Walløe L, Ulltang Ø (eds) Developments in marine biology. Elsevier, Amsterdam, pp 211–223

Bowen W, Beck CA, Iverson S, Austin D, McMillan JI (2006) Linking predator foraging behaviour and diet with variability in continental shelf ecosystems: grey seals of eastern Canada. Top Predat Mar Ecosyst 12:63–81. https://doi.org/10.1017/CBO9780511541964.006

Bowen WD, Tully D, Boness DJ, Bulheier BM, Marshall GJ (2002) Prey-dependent foraging tactics and prey profitability in a marine mammal. Mar Ecol Prog Ser 244:235–245

Breed GA, Jonsen ID, Myers RA, Bowen WD, Leonard ML (2009) Sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state–space analysis. Ecology 90:3209–3221. https://doi.org/10.1890/07-1483.1

Carbone C, Houston AI (1996) The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. Anim Behav 51:1247–1255. https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0129

Carter MID, Bennett KA, Embling CB, Hosegood PJ, Russell DJF (2016) Navigating uncertain waters: a critical review of inferring foraging behaviour from location and dive data in pinnipeds. Mov Ecol 4:25. https://doi.org/10.1186/s40462-016-0090-9

Chambault P, de Thoisy B, Heerah K, Conchon A, Barrioz S, Dos Reis V, Berzins R, Kelle L, Picard B, Roquet F, Le Maho Y, Chevallier D (2016) The influence of oceanographic features on the foraging behavior of the olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* along the Guiana coast. Prog Oceanogr 142:58–71. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.01.006

Cooke SJ, Hinch SG, Wikelski M, Andrews RD, Kuchel LJ, Wolcott TG, Butler PJ (2004) Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. Trends Ecol Evol 19:334–343. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.003

Costa DP (1993) The secret life of marine mammals novel tools for studying their behavior and biology at sea. Oceanography 6:120–128

Croll DA, Tershy BR, Hewitt RP, Demer DA, Fiedler PC, Smith SE, Armstrong W, Popp JM, Kiekhefer T, Lopez VR, Urban J, Gendron D (1998) An integrated approch to the foraging ecology of marine birds and mammals. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 45:1353–1371. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00031-9

Cronin MA, Gerritsen HD, Reid DG (2012) Evidence of low spatial overlap between grey seals and a specific whitefish fishery off the west coast of Ireland. Biol Conserv 150:136–142. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.013

Cunningham L, Baxter JM, Boyd IL, Duck CD, Lonergan M, Moss SE, McConnell B (2009) Harbour seal movements and haul-out patterns: implications for monitoring and management. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 19:398–407. https://doi.org/10.1002/aqc.983

Dragon A-C, Bar-Hen A, Monestiez PP, Guinet C (2012) Horizontal and vertical movements as predictors of foraging success in a marine predator. Mar Ecol Prog Ser 447:243–257. https://doi.org/10.3354/meps09498

Fauchald P (1999) Foraging in a hierarchical patch system. Am Nat 153:603–613. https://doi.org/10.1086/303203

Fauchald P, Tveraa T (2003) Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. Ecology 84:282–288. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0282:UFPTIT]2.0.CO;2

Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. Ecology 81:773–783. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0773:SDPPIT]2.0.CO;2

Fedak MA, Lovell P, Grant SM (2001) Two approaches to compressing and interpreting time-depth information as as

collected by time-depth recorders and satellite-linked data recorders. Mar Mammal Sci 17:94–110. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb00982.x

Freitas C, Caldeira R, Reis J, Dellinger T (2018) Foraging behavior of juvenile loggerhead sea turtles in the open ocean: from Lévy exploration to area-restricted search. Mar Ecol Prog Ser 595:203–215. https://doi.org/10.3354/meps12581

Guinet C, Vacquié-Garcia J, Picard B, Bessigneul G, Lebras Y, Dragon A-C, Viviant M, Arnould JPY, Bailleul F (2014) Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. Mar Ecol Prog Ser 499:285–301. https://doi.org/10.3354/meps10660

Härkönen T, Harding KC (2001) Spatial structure of harbour seal populations and the implications thereof. Can J Zool 79:2115–2127. https://doi.org/10.1139/z01-172

Härkönen T, Brasseur S, Teilmann J, Vincent C, Dietz R, Abt K, Reijnders P (2007) Status of grey seals along mainland Europe from the Southwestern Baltic to France. NAMMCO Sci Publ 6:57–68. https://doi.org/10.7557/3.2721

Harvey V, Côté SD, Hammill MO (2008) The ecology of 3-D space use in a sexually dimorphic mammal. Ecography 31:371–380. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05218.x

Heerah K, Hindell M, Guinet C, Charrassin J-B (2014) A new method to quantify within dive foraging behaviour in marine predators. PLoS One 9:e99329. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099329

Houston AI, Carbone C (1992) The optimal allocation of time during the diving cycle. Behav Ecol 3:255–265. https://doi.org/10.1093/beheco/3.3.255

Johnson AR, Wiens JA, Milne BT, Crist TO (1992) Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. Landsc Ecol 7:63–75. https://doi.org/10.1007/BF02573958

Jonsen ID, Flemming JM, Myers RA (2005) Robust state-space modeling of animal movement data. Ecology 86:2874–2880. https://doi.org/10.1890/04-1852

Kareiva P, Odell G (1987) Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. Am Nat 130:233–270

Kokubun N, Takahashi A, Mori Y, Watanabe S, Shin H-C (2010) Comparison of diving behavior and foraging habitat use between chinstrap and gentoo penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. Mar Biol 157:811–825. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1364-1

Kooyman GL (1965) Techniques used in measuring diving capacities of Weddell Seals. Polar Rec 12:391–394. https://doi.org/10.1017/S003224740005484X

Kramer DL (1988) The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. Can J Zool 66:89–94. https://doi.org/10.1139/z88-012

Lavielle M (1999) Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. Stoch Process Their Appl 83:79–102. https://doi.org/10.1016/S0304-4149(99)00023-X

Lavielle M (2005) Using penalized contrasts for the change-point problem. Signal Process 85:1501–1510. https://doi.org/10.1016/j.sigpro.2005.01.012

Lee J, South AB, Jennings S (2010) Developing reliable, repeatable, and accessible methods to provide high-resolution estimates of fishing-effort distributions from vessel monitoring system (VMS) data. ICES J Mar Sci J Cons 67:1260–1271. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq010

Lesage V, Hammill MO, Kovacs KM (1999) Functional classification of harbor seal (*Phoca vitulina*) dives using depth profiles, swimming velocity, and an index of foraging success. Can J Zool 77:74–87. https://doi.org/10.1139/z98-199

McClintock BT, Russell DJF, Matthiopoulos J, King R (2013) Combining individual animal movement and ancillary biotelemetry data to investigate population-level activity budgets. Ecology 94:838–849. https://doi.org/10.1890/12-0954.1

McConnell B, Beaton R, Bryant E, Hunter C, Lovell P, Hall A (2004) Phoning home-a new gsm mobile phone telemetry system to collect mark-recapture data. Mar Mammal Sci 20:274–283. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01156.x

McConnell Bj, Fedak Ma, Lovell P, Hammond Ps (1999) Movements and foraging areas of grey seals in the North Sea. J Appl Ecol 36:573–590. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00429.x

McConnell BJ, Chambers C, Nicholas KS, Fedak MA (1992) Satellite tracking of grey seals (*Halichoerus grypus*). J Zool 226:271–282. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb03839.x

Nakamura I, Watanabe YY, Papastamatiou YP, Sato K, Meyer CG (2011) Yo-yo vertical movements suggest a foraging strategy for tiger sharks Galeocerdo cuvier. Mar Ecol Prog Ser 424:237–246. https://doi.org/10.3354/meps08980

Nasby-Lucas N, Dewar H, Lam CH, Goldman KJ, Domeier ML (2009) White shark offshore habitat: a behavioral and environmental characterization of the eastern pacific shared offshore foraging area. PLoS One 4:e8163. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008163

Nordstrom CA, Battaile BC, Cotté C, Trites AW (2013) Foraging habitats of lactating northern fur seals are structured by thermocline depths and submesoscale fronts in the eastern Bering Sea. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 88–89:78–96. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.010

Oksanen SM, Niemi M, Ahola MP, Kunnasranta M (2015) Identifying foraging habitats of Baltic ringed seals using movement data. Mov Ecol 3:33. https://doi.org/10.1186/s40462-015-0058-1

Prieto R, Silva MA, Waring GT, Gonçalves JMA (2014) Sei whale movements and behaviour in the North Atlantic inferred from satellite telemetry. Endanger Species Res 26:103–113. https://doi.org/10.3354/esr00630

R Development Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

Ramasco V, Biuw M, Nilssen KT (2014) Improving time budget estimates through the behavioural interpretation of dive bouts in harbour seals. Anim Behav 94:117–134. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.05.015

Ramasco V, Barraquand F, Biuw M, McConnell B, Nilssen KT (2015) The intensity of horizontal and vertical search in a diving forager: the harbour seal. Mov Ecol 3:15. https://doi.org/10.1186/s40462-015-0042-9

Robinson PW, Tremblay Y, Crocker DE, Kappes MA, Kuhn CE, Shaffer SA, Simmons SE, Costa DP (2007) A comparison of indirect measures of feeding behaviour based on ARGOS tracking data. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 54:356–368. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.020

Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Kato A, Ryan PG, Naito Y, Le Maho Y (2004) A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. Anim Behav 67:985–992. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.09.010

Ropert-Coudert Y, Beaulieu M, Hanuise N, Kato A (2009) Diving into the world of biologging. Endanger Species Res 10:21–27. https://doi.org/10.3354/esr00188

Russell DJF, McClintock BT, Matthiopoulos J, Thompson PM, Thompson D, Hammond PS, Jones EL, MacKenzie ML, Moss S, McConnell BJ (2015) Intrinsic and extrinsic drivers of activity budgets in sympatric grey and harbour seals. Oikos 124:1462–1472. https://doi.org/10.1111/oik.01810

Schreer JF, Testa JW (1996) Classification of weddell seal diving behavior. Mar Mammal Sci 12:227–250. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00573.x

Sentchev A, Yaremchuk M (2007) VHF radar observations of surface currents off the northern Opal coast in the eastern English Channel. Cont Shelf Res 27:2449–2464. https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.06.010

SHOM (2015) MNT Bathymétrique de façade Atlantique (Projet Homonim). In: https://diffusion.shom.fr. https://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84. Accessed 23 Sep 2019

Sjöberg M, Ball JP (2000) Grey seal, *Halichoerus grypus*, habitat selection around haulout sites in the Baltic Sea: bathymetry or central-place foraging? Can J Zool 78:1661–1667. https://doi.org/10.1139/z00-108

Sommerfeld J, Kato A, Ropert-Coudert Y, Garthe S, Hindell MA (2013) Foraging parameters influencing the detection and interpretation of area-restricted search behaviour in marine predators: a case study with the masked booby. PLoS One 8:e63742. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063742

Spitz J, Dupuis L, Becquet V, Dubief B, Trites AW (2015) Diet of the harbour seal *Phoca vitulina*: implication for the flatfish nursery in the Bay of Somme (English Channel, France). Aquat Living Resour 28:11–19. https://doi.org/10.1051/alr/2015001

Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton

Thompson D, Fedak MA (1993) Cardiac responses of grey seals during diving at sea. J Exp Biol 174:139–154

Thompson D, Hammond PS, Nicholas KS, Fedak MA (1991) Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). J Zool 224:223–232. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04801.x

Thompson PM, Miller D (1990) Summer Foraging activity and movements of radio-tagged common seals (*Phoca vitulina*. L.) in the Moray Firth Scotland. J Appl Ecol 27:492–501. https://doi.org/10.2307/2404296

Thompson PM, Miller D, Cooper R, Hammond PS (1994) Changes in the distribution and activity of female harbour seals during the breeding season: implications for their lactation strategy and mating patterns. J Anim Ecol 63:24–30. https://doi.org/10.2307/5579

Thompson PM, Mcconnell BJ, Tollit DJ, Mackay A, Hunter C, Racey PA (1996) Comparative distribution, movements and diet of harbour and grey seals from Moray Firth. N. E. Scotland. J Appl Ecol 33:1572–1584. https://doi.org/10.2307/2404795

Thums M, Bradshaw CJA, Hindell MA (2011) In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. Ecology 92:1258–1270. https://doi.org/10.1890/09-1299.1

Vacquié-Garcia J, Guinet C, Dragon A, Viviant M, Ksabi NE, Bailleul F (2015) Predicting prey capture rates of southern elephant seals from track and dive parameters. Mar Ecol Prog Ser 541:265–277. https://doi.org/10.3354/meps11511

Vincent C, Ridoux V, Fedak M, McConnell B, Sparling CE, Leaute J, Jouma'a J, Spitz J (2016) Foraging behaviour and prey consumption by grey seals (*Halichoerus grypus*)—spatial and trophic overlaps with fisheries in a marine protected area. ICES J Mar Sci. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw102

Vincent C, Huon M, Caurant F, Dabin W, Deniau A, Dixneuf S, Dupuis L, Elder J-F, Fremau M-H, Hassani S, Hemon A, Karpouzopoulos J, Lefeuvre C, McConnell BJ, Moss SEW, Provost P, Spitz J, Turpin Y, Ridoux V (2017) Grey and harbour seals in France: distribution at sea, connectivity and trends in abundance at haulout sites. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 141:294–305. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.04.004

Viviant M, Trites AW, Rosen DAS, Monestiez P, Guinet C (2010) Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. Polar Biol 33:713–719. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0750-y

Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost C (2007) Does prey capture induce area-restricted search? a fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. Am Nat 170:734–743. https://doi.org/10.1086/522059

Wildtrack Telemetry Systems Limited (2019) Fastloc® GPS. In: Wildl. Comput. https://wildlifecomputers.com/data/technologies/fastloc/. Accessed 23 Sep 2019

Zimmer I, Wilson RP, Gilbert C, Beaulieu M, Ancel A, Plötz J (2008) Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Polar Biol 31:229–243. https://doi.org/10.1007/s00300-007-0352-5

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Marine Biology (2020) 167:129
https://doi.org/10.1007/s00227-020-03715-9

CORRECTION

Correction to: Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators

Yann Planque[1] · Mathilde Huon[1] · Florence Caurant[1] · David Pinaud[2] · Cécile Vincent[1]

© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2020

Correction to: Marine Biology (2020) 167:25
https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8

The author would like to correct the Fig. 4 of the published article. The correct Fig. 4 is shown below:

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

The original article can be found online at https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8.

✉ Yann Planque
yann.planque@univ-lr.fr

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS - La Rochelle Université, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle, France

[2] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS - La Rochelle Université, 405 route de La Canauderie, 79360 Villiers-en-Bois, France

Published online: 05 August 2020

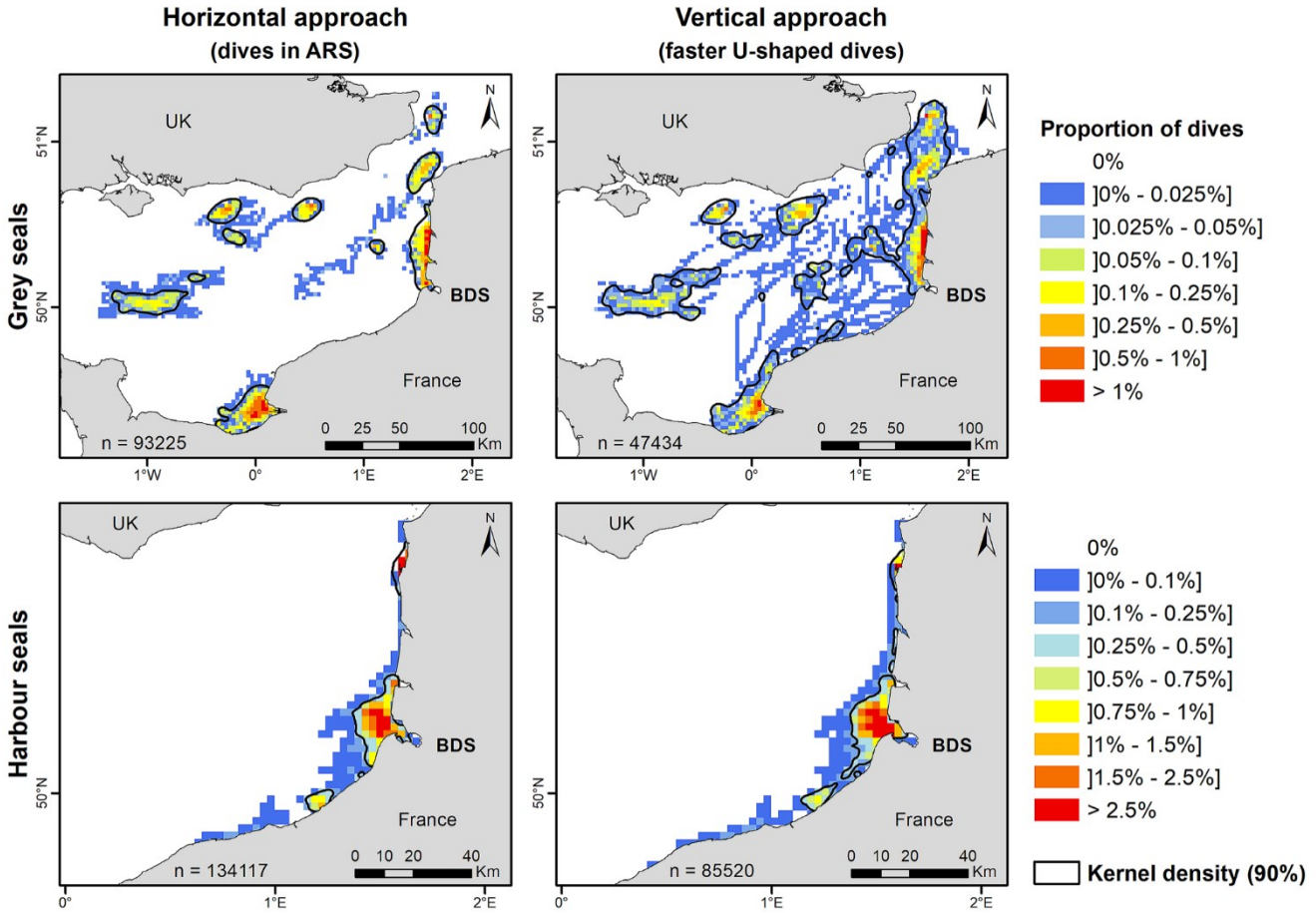


Fig. 4 Grey and harbour seal foraging areas determined using the horizontal (left) and vertical (right) approaches. The foraging areas are represented on grids of 2.5 × 2.5 km cells and characterized by the spatial density of dives in ARS selected from the horizontal approach and faster U-shaped dives selected from the vertical approach. Cores to extended foraging areas are represented by 90% kernel densities of foraging locations (black lines). *BDS* Baie de Somme, the capture site

– Article 2 –

Publié dans *Ecology and Evolution* (août 2021)

Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at their Southern European limit range (Eastern English Channel)

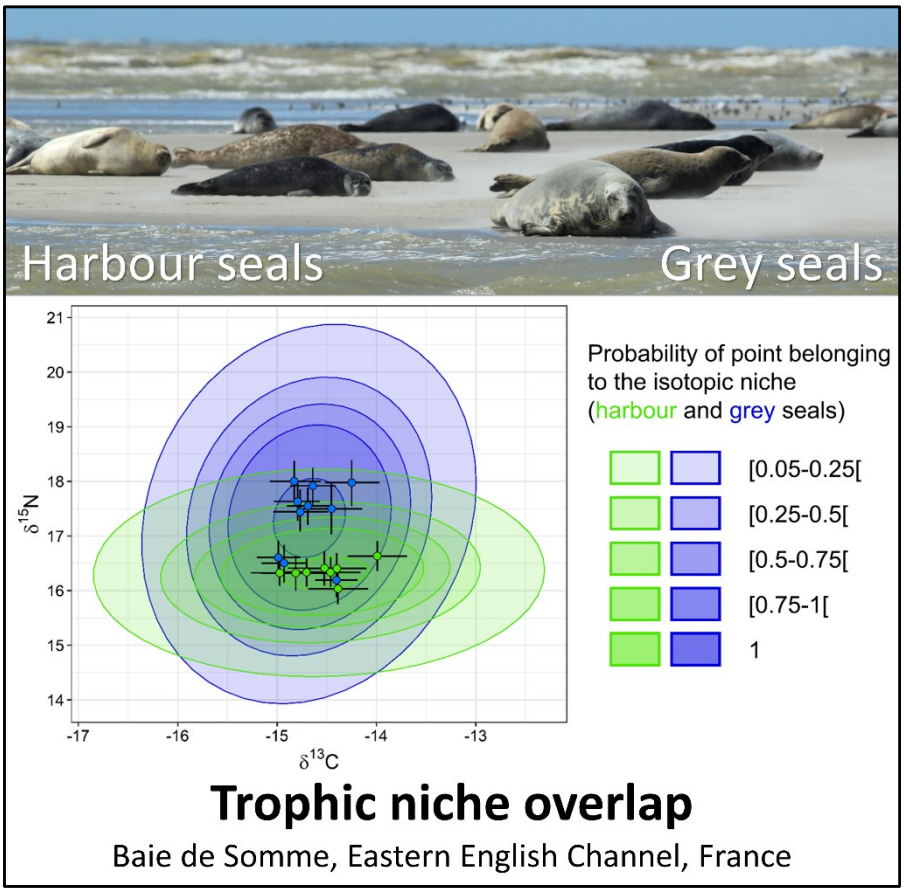
Yann Planque[1*], Jérôme Spitz[1,2], Matthieu Authier[2,3], Gaël Guillou[4], Cécile Vincent[1], Florence Caurant[1,2]

[1]Centre d'Etudes Biologique de Chizé, CEBC, UMR 7372 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[2]Observatoire PELAGIS, UMS 3462 CNRS / La Rochelle Université, La Rochelle, France

[3]ADERA, 162 Avenue du Dr Albert Schweitzer, Pessac, France

[4]Littoral Environnement et Sociétés, LIENSs, UMR 7266 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France



Comment le citer : Planque Y, Spitz J, Authier M, Guillou G, Vincent C, Caurant F (2021) Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). Ecology and Evolution 11:10004-10025. https://doi.org/10.1002/ece3.7739

Check for updates

Received: 10 November 2020 | Revised: 12 May 2021 | Accepted: 14 May 2021

DOI: 10.1002/ece3.7739

ORIGINAL RESEARCH

Ecology and Evolution Open Access WILEY

Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel)

Yann Planque[1] | Jérôme Spitz[1,2] | Matthieu Authier[2,3] | Gaël Guillou[4] | Cécile Vincent[1] | Florence Caurant[1,2]

[1]Centre d'Études Biologiques de Chizé, CEBC, UMR 7372 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[2]Observatoire Pelagis, UMS 3462 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[3]ADERA, Pessac Cedex, France

[4]Littoral Environnement et Sociétés, LIENSs, UMR 7266 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

Correspondence
Yann Planque, Centre d'Études Biologiques de Chizé, CEBC, UMR 7372 CNRS/La Rochelle Université, 5 allée de l'Océan, La Rochelle, 17000, France.
Emails: yann.planque@univ-lr.fr; yann.planque@hotmail.fr

Funding information
La Rochelle Université; La Compagnie du Vent; Contrat de Plan Etat-Région (Poitou-Charentes); Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale (Office Français de la Biodiversité); Conseil général de la Somme; French Ministry of Higher Education, Research and Innovation; Région Hauts-de-France; Région Poitou-Charentes; Région Picardie

Abstract

Sympatric harbour (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) are increasingly considered potential competitors, especially since recent local declines in harbour seal numbers while grey seal numbers remained stable or increased at their European core distributions. A better understanding of the interactions between these species is critical for conservation efforts. This study aimed to identify the trophic niche overlap between harbour and grey seals at the southern limit of their European range, in the Baie de Somme (BDS, Eastern English Channel, France), where numbers of resident harbour seals and visiting grey seals are increasing exponentially. Dietary overlap was identified from scat contents using hierarchical clustering. Isotopic niche overlap was quantified using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ isotopic values from whiskers of 18 individuals, by estimating isotopic standard ellipses with a novel hierarchical model developed in a Bayesian framework to consider both intraindividual variability and interindividual variability. Foraging areas of these individuals were identified from telemetry data. The three independent approaches provided converging results, revealing a high trophic niche overlap due to consumption of benthic flatfish. Two diet clusters were dominated by either small or large benthic flatfish; these comprised 85.5% [CI95%: 80.3%–90.2%] of harbour seal scats and 46.8% [35.1%–58.4%] of grey seal scats. The narrower isotopic niche of harbour seals was nested within that of grey seals (58.2% [22.7%–100%] overlap). Grey seals with isotopic values similar to harbour seals foraged in coastal waters close to the BDS alike harbour seals did, suggesting the niche overlap may be due to individual grey seal strategies. Our findings therefore provide the basis for potential competition between both species (foraging on benthic flatfish close to the BDS). We suggest that a continued increase in seal numbers and/or a decrease in flatfish supply in this area could cause/amplify competitive interactions and have deleterious effects on harbour seal colonies.

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2021 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

KEYWORDS
feeding strategies, foraging ecology, intraindividual variability, marine top predators, pinnipeds, stable isotopes

1 | INTRODUCTION

Detecting interspecific competition between sympatric species is a major objective in ecology as it structures niches and communities (Abrams, 1980; Alley, 1982; MacArthur & Levins, 1967). Competition generally drives the exclusion of less fit species, especially when food resources are limited (Begon et al., 1986; Gause, 1932). Sympatric species with similar functional traits, diets, foraging strategies, and feeding grounds typically present a trophic overlap, and consequently coexist or compete (e.g., Cupples et al., 2011; González-Solís et al., 1997; Jones & Barmuta, 1998). Since the niche of a species is conceptualized in *n* dimensions defining the resources used in time and space (Hutchinson, 1957), parameters other than diet alone could explain coexistence: foraging on the same prey but at different time periods, and/or at different locations, and/or on different prey sizes/life stages (e.g., Brink et al., 2015). Describing the trophic niches of species in multiple dimensions is therefore necessary to accurately assess potential interactions (Costa-Pereira et al., 2019; Friedemann et al., 2016).

Directly identifying trophic interactions such as competition in the wild is often impossible, especially when studying highly mobile species. Some studies have succeeded in measuring the effects of interspecific competition directly in the field (e.g., Alatalo et al., 1985; Schoener, 1983). Alatalo et al. (1985) did so on four co-occurring bird species (*Parus montanus*, *Parus critatus*, *Parus ater*, and *Regulus regulus*) and observed that the foraging niches of the two latter species expanded spatially in testing areas, when the number of *P. montanus* and *P. critatus* were artificially reduced, in comparison with the control area. However, it is complicated (or even impossible) to implement this kind of protocol in many study cases, and thus, measuring trophic niche overlap provides an alternative indirect way to investigate the potential for competition between co-occurring species (e.g., Ballejo et al., 2018; Ogloff et al., 2019; Pianka, 1974). This is especially true for cryptic and mobile species such as marine top predators which live and feed in a large 3-dimensional environment wherein experimental setups on a scale commensurate with ecological realism are very limited.

The harbour seal (*Phoca vitulina*) and grey seal (*Halichoerus grypus*) are two sympatric species co-occurring in the North Atlantic, potentially sharing similar foraging habitats and resources, that make them interesting cases for studying trophic competition. Annual cycles of the two species are asynchronous in European waters as harbour seals breed and molt successively in June–September, while grey seals do so in October–April (Bonner, 1972). Seals increase their time on land and decrease their time at sea during breeding and molting periods, therefore decreasing their foraging activity and restricting feeding to the close vicinity of their haulout sites (Beck et al., 2003; Thompson et al., 1994). The rest of the year they spend most of their time at sea, exhibiting higher foraging activity. Despite a partial trophic segregation in time, they can have similar diets (Thompson et al., 1996; Wilson & Hammond, 2019), diving behavior (Baechler et al., 2002; Lesage et al., 1999; Thompson et al., 1991), and potentially similar foraging grounds in coastal areas (Planque et al., 2020; Thompson et al., 1996). Both species disperse in coastal waters on the continental shelf and can use the same haulout sites (Thompson et al., 1996; Vincent et al., 2017).

Harbour and grey seals are considered generalist feeders at the species level, therefore focusing on prey available locally (Kavanagh et al., 2010; Mohn & Bowen, 1996; Olsen & Bjørge, 1995). Harbour seals restrict their foraging effort to narrower spatial areas, generally in the vicinity of their haulout sites (e.g., Thompson et al., 1996; Vincent et al., 2017), while grey seals travel much further to foraging grounds. Harbour seal diets are highly variable between sites (e.g., Olsen & Bjørge, 1995; Spitz et al., 2010), probably due to differences in prey available locally, with lower variability within a site (e.g., Spitz et al., 2015). Spitz et al. (2010) found harbour seal diets to be homogeneous at the scale of a colony, but later found substantial differences between two colonies located in two different bays (separated by ~200 km in the Eastern English Channel) with very similar ecological characteristics and fish assemblages (Spitz et al., 2015), suggesting that local foraging habits may exist in harbour seal colonies and that foraging strategies may be passed onto pups by parental and alloparental investments. Thus, there would be more similarity in foraging behavior (including diet and foraging areas) between harbour seal individuals than there is between grey seal individuals. The higher degree of individual specialization in grey seals can be seen in their diet (Tucker et al., 2008), foraging patterns from carbon and nitrogen stable isotopes (Hernandez et al., 2019; Tucker et al., 2007), and diversity of foraging areas (Austin et al., 2004). This specialization could arise from the ontogeny of foraging behavior during early life at sea, in the absence of parental postweaning investment and teaching (Carter et al., 2017).

Drastic declines in harbour seal numbers have been locally observed along the western and eastern Atlantic coasts over the last decades, and trophic competition with the increasing number of grey seals has been suggested as a potential cause (Bowen et al., 2003; Hanson et al., 2013; Jones et al., 2015; Sharples et al., 2012; Svensson, 2012; Thompson et al., 2019). Grey seal predation on harbour seals has also recently been observed (van Neer et al., 2015), but the extent of these direct interactions and their effects on populations is poorly documented. Understanding competitive interactions between these two species is therefore a key objective in the study of their ecology (Bowen et al., 2003; Damseaux et al., 2021; Wilson & Hammond, 2019) and ultimately the management of these populations. In their European core distribution, Wilson and Hammond (2019) found that harbour seals declined in Great Britain

where sandeels (Ammodytidae), previously identified as a key prey species in both harbour and grey seal diets, also declined. This suggested that sandeel stock depletion in the North Sea could have had a trophic effect on interspecific competition. However, sandeels were still abundant in grey seal diet after these declines, and thus, Wilson and Hammond (2019) suggested that competition for this prey type might have caused deleterious effects in some harbour seal colonies, affecting their population dynamics. Recent results in the North Sea suggest that the trophic niches of the two species are now mostly segregated due to the continued consumption of sandeels by grey seals and a wider range of other prey types by harbour seals (Damseaux et al., 2021).

Populations living at the extent of the species range are particularly interesting cases to study ecological processes as animals evolve in environmental conditions that are more limiting compared with the core distribution (Brown et al., 1996; Sexton et al., 2009). Processes including trophic competition could therefore be exacerbated in such areas. The southern limit of harbour and grey seals' European range is located along the French coast of the English Channel (Vincent et al., 2017), where the main sympatric haulout site of both species is the Baie de Somme (BDS; Eastern English Channel—EEC; location in Figure 1). Harbour seals recolonized this area in the 1990s and have since established a breeding colony (139 pups in 2018; Poncet et al., 2019). This relatively new harbour seal colony still shows dynamic changes in its size and structure, evidenced by the high proportion of subadults (estimated at around 57% of individuals, with data from 2011 to 2014; Vincent et al., 2018). Individual grey seals from the North Sea arrived in the EEC in the 2000s but do not breed in this area (Vincent et al., 2017), which is reflected in the unbalanced sex ratio with a high dominance of adult males (estimated at around 81% of individuals in the BDS; Vincent et al., 2018). The number of individuals of both species is low in this area (maximum yearly counts of 621 harbour seals and 269 grey seals in the BDS in summer 2018; Poncet et al., 2019) compared with the core distribution (e.g., 45,100 [CI95%: 37,000–60,400] harbour seals and 150,000 [131,000–171,600] grey seals in the nearby United Kingdom in 2017; SCOS, 2018). Seal numbers are increasing exponentially in the BDS for both species, faster for grey seals (+21.4% per year) than for harbour seals (+14.6% per year) (Vincent et al., 2017). Diets of harbour seals in this area are essentially composed of small flatfish from nurseries in the summer period (Spitz et al., 2015), and their foraging areas are very coastal and close to the BDS haulout site (Planque et al., 2020). Grey seal foraging areas include these coastal areas as well as areas further offshore (Planque et al., 2020).

While harbour and grey seal numbers are still increasing at the southern limit of their European range, the level of interspecific competition (if there is any) may still be too low to impact seal population dynamics in this area. Resources used by seals may not currently be limited; however, they may become limited in the short- or mid-term if fish stocks decline and functional reorganization of fish communities observed in the BDS these last three decades continue

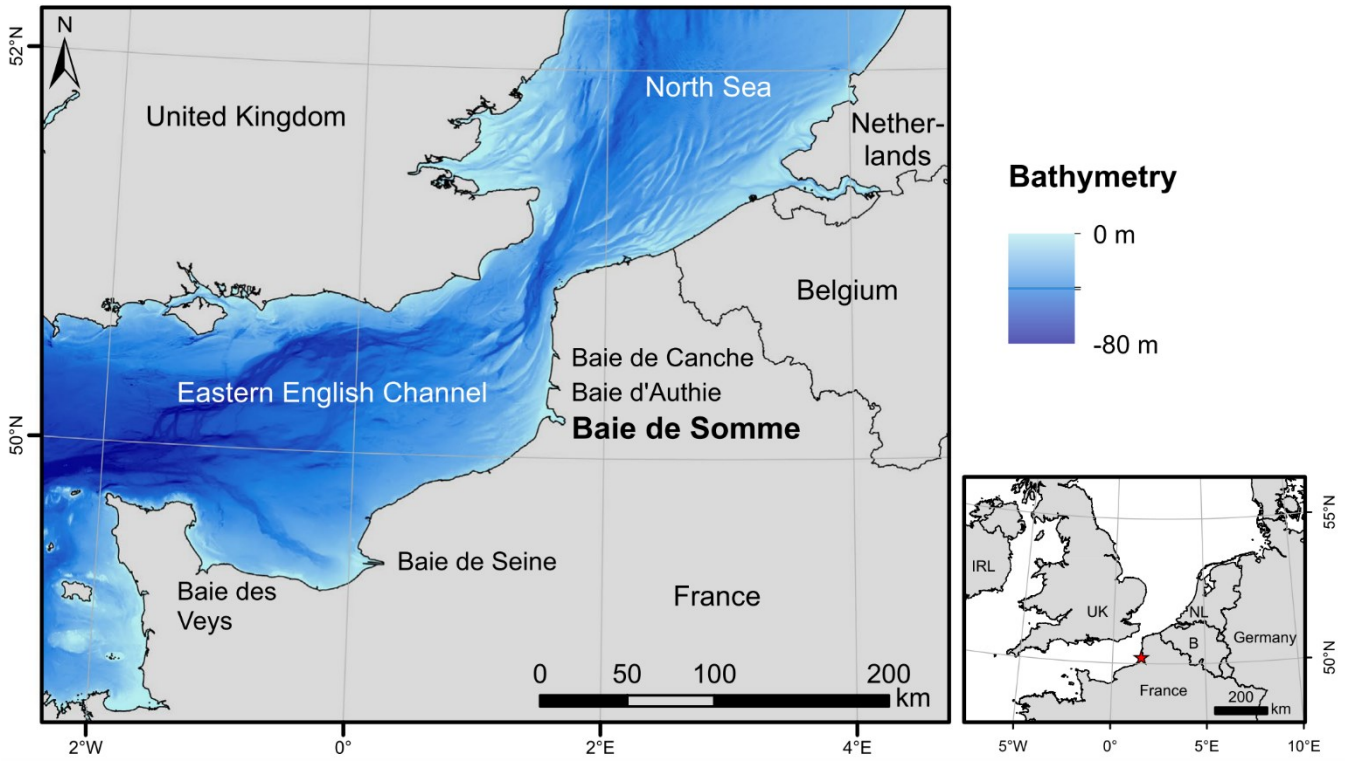


FIGURE 1 Location of the Baie de Somme (along the French coast of the Eastern English Channel) used by harbour and grey seals as a haulout site, and where individuals were captured and tagged in 2008 and 2012 for stable isotope analyses and foraging areas identification. Bathymetry data were obtained from SHOM (2015)

(Auber et al., 2017; McLean et al., 2019). This study therefore aims to identify the trophic niche overlap between harbour and grey seals at the southern limit of their European range, in the BDS (France), in order to identify if there is potential for trophic competition, and, if so, what the associated foraging strategy (or strategies) could be. We used complementary analyses to measure the overlap, considering several dimensions of trophic niches. The diets of both seal species were identified from scat contents and compared in order to document prey types that could cause an overlap. We analyzed the carbon and nitrogen stable isotopes ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) in seal whiskers to define isotopic niches at a colony level and quantify their overlap. Finally, we identified the foraging areas of individuals based on telemetry data in order to specify where the overlap could occur, and to determine if the overlap may be due to individual cases by looking at individuals' stable isotope values. Identifying the potential for competition between sympatric harbour and grey seals at their range limit, where resources are potentially limited, would allow us to describe the nature of competitive interactions (i.e., implicated time periods, prey types, spatial location), and potentially anticipate, and hopefully mitigate, the impacts they could have on population dynamics in this area.

2 | MATERIAL AND METHODS

2.1 | Study area

This study was conducted in the Baie de Somme (BDS), a macrotidal estuary located on the French coast of the Eastern English Channel (EEC) (Figure 1). The EEC is characterized by very shallow waters on the continental shelf (mostly shallower than 50 m), strong tidal currents (e.g., Sentchev & Yaremchuk, 2007), and ecosystems strongly structured by the presence of several highly productive estuaries (Baie de Seine, Baie de Somme BDS, Baie d'Authie, Baie de Canche, Baie des Veys; e.g., Carpentier et al., 2009; Girardin et al., 2018; Riou et al., 2001). The BDS estuary is the second most significant fish nursery ground of the EEC, after the Baie de Seine, and is especially important for commercial flatfish species (mainly *Solea solea* and *Pleuronectes platessa*; Carpentier et al., 2009; Riou et al., 2001; Selleslagh et al., 2009).

2.2 | Diet analysis

Harbour and grey seal diets were analyzed based on the hard prey remains contained in scat samples collected in the BDS from 2002 to 2019 (Table 1). Scat samples were stored frozen at −20°C until laboratory analyses. The seal species that produced each scat sample was assigned using the DNA analysis described by Spitz et al. (2015). Of the total number of scats collected, 193 harbour seal and 77 grey seal scats contained at least one measurable prey (i.e., detected with diagnostic hard parts) and were included in this study (three harbour seal and 49 grey seal scats were empty of diagnostic hard parts and were therefore excluded) (Table 1). We distinguished two seasonal periods for seal diet analysis: spring/summer (from April to September) and autumn/winter (from October to March). A portion of harbour seal scats included in this study (83 out of 193) were analyzed by Spitz et al. (2015).

Diet analysis followed a usual procedure for pinnipeds (Pierce & Boyle, 1991; Ridoux et al., 2007; Spitz et al., 2010). Scat samples were washed on a 0.2-mm mesh sieve in order to analyze the diagnostic hard remains, such as fish otoliths, fish bones, and cephalopod beaks. These items were identified to the species level using available keys and guides (Härkönen, 1986; Tuset et al., 2008) as well as our own reference material. Taxonomic identification of prey was done to species, group of species pooled, or family level.

Harbour and grey seal diets are presented in terms of the proportion of reconstructed mass of ingested prey per seal species (i.e., all samples pooled for a species), sometimes grouped by season/year. We measured the length or width of fish otoliths, according to fish species or group of fish species, and the lower rostral length of cephalopod beaks. These measurements were then converted into individual body length and body mass using available allometric relationships (Brown & Pierce, 1998; Clarke, 1986; Coull et al., 1989; Härkönen, 1986; Leopold et al., 2001; Lundström et al., 2007; *Observatoire Pelagis* unpublished data; used relationships and the associated source are presented in Appendix 1). We therefore reconstructed the prey body mass associated with each measurable (i.e., not broken or not too much eroded) fish otolith or lower cephalopod beak. A prey species or group was considered present in a sample when at least one diagnostic part was found. The number of prey individuals in a scat sample was estimated from the total number of diagnostic hard parts, including those that were broken or not measurable. The total number of fish individuals per scat sample was estimated as either half the number of paired structures (e.g., otoliths, operculum, dentary, premaxillary bones) rounded up to the nearest integer, or the total number of unpaired structures (e.g., parasphenoid), whichever was higher. The number of cephalopods was estimated as the highest number of either upper or lower beak. The reconstructed body masses of prey individuals were added up to get the relative reconstituted mass for each prey taxon in a scat sample. When the total number of individuals (identified using all diagnostic hard parts) for a given species was higher than the number of individuals with measurable parts, we used the average body mass of measured individuals to reconstruct the total ingested mass at the species level. The degree of digestive erosion of each otolith was not noted in this study, and thus, digestion correction factors (DCFs) could not be applied on these items. Prey body size and mass calculated here could therefore be underestimated from the absolute/real size and mass of prey ingested.

Harbour and grey seal diets were characterized using prey functional groups rather than classic taxonomic groups as they are more descriptive of predator–prey interactions (Smith et al., 2015; Spitz et al., 2018) and more helpful for identifying associated foraging strategies. Prey species (or groups of species) with similar functional traits were pooled into six functional groups (Table 2): small benthic

TABLE 1 Collection of harbour and grey seal scat samples in the Baie de Somme from 2002 to 2019

Seal species	Sampling period	Number of non-empty scat samples		
		Spring/Summer April–September	Autumn/Winter October–March	Total
Harbour seals	2002–2019	182 (102)	11 (8)	193 (110)
Grey seals	2017–2019	23 (23)	54 (54)	77 (77)

Note: Only non-empty scat samples are presented here. The number of new scats analyzed in addition to those presented in Spitz et al. (2015) is in brackets.

TABLE 2 Measurable prey observed in harbour and grey seal scats, and associated functional groups

Family	Prey	Functional group
Pleuronectidae	*Pleuronectes platessa/Platichthys flesus*	Small benthic flatfish (relative length <200 mm) or Large benthic flatfish (relative length ≥200 mm)
Soleidae	*Solea solea/Pegusa lascaris*	
	Buglossidium luteum/Microchirus variegatus	
Bothidae	Und. Bothidea	
	Scophtalmus spp.	
	Phrynorhombus norvegicus	
Gobidae	Und. Gobidae	Benthic non-flatfish
Trachinidae	*Trachinus draco*	
Callionymidae	*Callionymus lyra*	
Triglidae	Und. Triglidae	
Gadidae	*Merlangius merlangus*	Demersal fish
	Trisopterus spp.	
	Gadus morhua/Pollachius spp./*Melanogrammus aeglefinus*	
Ammodytidae	Und. Sandeels	
Moronidea	*Dicentrarchus labrax*	
Mugilidae	Und. Mullets	
Clupeidea	*Clupea harengus*	Pelagic fish
	Sardina pilchardus	
	Sprattus sprattus	
Belonidae	*Belone belone*	
Carangidae	*Trachurus trachurus*	
Loliginidae	*Loligo* spp.	Pelagic squids

Note: Und.: undetermined species.

flatfish, large benthic flatfish, benthic non-flatfish, demersal fish, pelagic fish, and pelagic squids. Benthic flatfish were divided into two functional groups of small and large benthic flatfish, based on the substantial ecological differences between juvenile flatfish and mature/adult flatfish despite being taxonomically associated: juvenile flatfish are dependent on nursery grounds in estuarine and coastal waters during their early life stage (e.g., about 2 years for *S. solea* in the EEC) and are then recruited to the adult stage during which they move to deeper offshore waters to forage (e.g., Riou et al., 2001; Rochette et al., 2010). Benthic flatfish with relative body lengths greater than or equal to 200 mm were considered as large, and anything below that was considered small.

Diet data were set in a two-dimensional matrix of proportion of total reconstructed prey mass summed by functional group (six columns) for each seal scat sample (270 lines). It was constructed on all non-empty scats without prior distinction between the two seal species. Diet matrix was scaled with the function "scale" from the *base* in R (version 4.0.2, R Core Team, 2020) to perform an agglomerative hierarchical cluster analysis. This cluster analysis grouped seal scats that had a similar prey composition. The hierarchical cluster analysis was performed using a Euclidian distance procedure to estimate similarity between scats and employed the Ward.D2 algorithm to gather scats in groups (Murtagh & Legendre, 2014). The optimal number of clusters was determined using the "NbClust" function

from the *NbClust* package (version 3.0) in R. The selected number of clusters is based on the most popular suggestion resulting from running 30 different indices (more details in Charrad et al., 2014). Cluster analysis was run using the "clustCoDa" function in the *robCompositions* package (version 2.3.0) in R.

The functional composition of the diet associated with each cluster was presented by calculating the percentage of total prey mass of all scats within that cluster by functional group for each seal species separately. Confidence intervals (CI95%) around these percentages by mass were generated for each prey functional group with a bootstrap procedure (Reynolds & Aebischer, 1991) using custom R code. All N seal scats associated with a cluster were randomly resampled with replacement N times to study their overall composition of prey (in mass), and the procedure was repeated 1,000 times to generate a set of 1,000 sampled diet compositions. The lower and upper bounds of the CI95% of diet composition associated with each cluster were defined as the quantiles at 2.5% and 97.5% of the values generated.

2.3 | Dietary niche characteristics and interspecific overlap

Interspecific dietary overlap between harbour and grey seals was quantified by comparing the functional group composition of their diets in prey mass, without consideration for diet clusters, with the Pianka index (Pianka, 1974) indicated here by *O*. The index ranges from 0 to 1, where 0 indicates no overlap and 1 indicates a complete overlap; segregation was considered substantial when Pianka values were <0.4 (Ross, 1986):

$$O = \frac{\sum PiAPiB}{\sqrt{\sum PiA^2 \sum PiB^2}}$$

where *PiA* is the percentage by mass of prey in the functional group *i* found in harbour seal diets and *PiB* is the percentage by mass of prey in the functional group *i* found in grey seal diets. Confidence intervals (CI95%) around the Pianka value were estimated by randomly comparing the two sets of 1,000 sample diet compositions 10,000 times.

2.4 | Stable isotope analyses

Stable isotope analyses were conducted on the longest whiskers plucked from eight harbour seals and ten grey seals captured in the BDS in 2008 and 2012, respectively (Table 3). Whisker sampling was done during fieldwork that included deployment of tracking devices (cf. information in Section 2.7).

Seal whiskers are composed of inert keratinous tissue and provide a temporal integration of isotopic information during the period of whisker growth (Hirons et al., 2001; Hobson et al., 1996; Zhao & Schell, 2004). The longest whisker was collected on each individual in order to provide the longest time integration in the stable isotope analysis. Average whisker length was 92 ± 20 mm for harbour seals and 95 ± 24 mm for grey seals (Table 3). The growth of seal whiskers is known to be asymptotic and possibly irregular over months depending on the species and their biology (Greaves et al., 2004; McHuron et al., 2016, 2020; Zhao & Schell, 2004). Harbour seal whisker growth is not continuous over time and shows seasonal variations: for a new whisker (if the preceding one was shed in May/June), the growth rate is high in summer and autumn (0.78 mm per day) and much lower in winter and early spring (around 0.075 mm per day; as estimated from December to May on a captive harbour seal) (Zhao & Schell, 2004). We can therefore assume that the longest harbour seal whisker collected in October 2008 may have incorporated prey foraged at least in the 4 months preceding, i.e., late spring, summer, and early autumn of that year. Grey seal whisker growth is estimated to be around 0.24 mm per day over several months, but with no clear seasonal trends (Greaves et al., 2004). Because this growth is asynchronous and not continuous for this species, we cannot estimate the potential dates associated with a stable isotope measure along the whisker. However, regarding the general growth over months, we can estimate that grey seal whiskers of around 100 mm collected in May 2012 could have been growing for over a year, i.e., at least since May 2011. A whisker collected in September 2012 may have been growing at least since September 2011. Most of the grey seal whiskers we studied therefore provide information on foraging patterns for almost all seasons, including summer, except for the shortest individual whisker (G07, 52 mm). These previous estimations may be very approximative as there is still a lack of recent and more accurate knowledge on the growth patterns of harbour and grey seal whiskers, and must therefore be treated with caution. The retention time of phocid seal whiskers is usually assumed to be annual with a loss during the molting period, but recent studies on some phocid species (other than harbour and grey seals) also highlighted a biennial retention of some whiskers (e.g., Beltran et al., 2015; McHuron et al., 2016). Supposing that some harbour and grey seal whiskers could also be characterized by a biennial retention, we cannot exclude that some of the whiskers used here have grown during longer periods (i.e., up to 2 years).

All samples were cleaned before performing stable isotope analysis in order to remove impurities which could bias isotopic measurements. Each whisker was individually soaked in a bath of 100% ethanol, and impurities were removed by cleaning it manually. The samples were then successively soaked in three different beakers of Milli-Q ultrapure quality water. Then, they were set up in a beaker of Milli-Q ultrapure quality water placed in an ultrasonic bath for 20 min. The whiskers were finally placed in an oven at 50°C for 24 hr. After being washed and dried, each whisker was sectioned into approximately 2 mm sections from the proximal to the distal end. Each section was identified with a reference corresponding to the individual sampled and the distance from the whisker base (i.e., the proximal end; in mm). Finally, for each whisker, we took a section each 10 mm, excluding the first section that was in the seal skin, and these sections were then sent for carbon and nitrogen stable isotope analysis.

TABLE 3 Details of the eight harbour seals and ten grey seals captured in the Baie de Somme, in 2008 and 2012, respectively, each was fitted with GPS/GSM tags for telemetry tracking and had their longest whisker sampled to analyze the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope composition

					Telemetry tracking with GPS/GSM tags			$\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope analyses on whisker segments	
Seal species	Individual	Sex	Body mass kg	Body length cm	Capture date/Start tracking	End tracking	Tracking duration days	Whisker length mm	Number of whisker segments
Harbour seals	S01	M	86	141	2008-10-20	2009-01-13	85	65	7
	S02	M	82	151	2008-10-20	2009-05-04	196	103	10
	S03	M	85	139	2008-10-20	2009-04-03	165	88	10
	S04	M	55	130	2008-10-21	2009-02-19	121	109	11
	S05	M	89	140	2008-10-21	2009-01-28	99	102	11
	S06	F	77	143	2008-10-21	2009-01-03	74	62	7
	S07	M	98	144	2008-10-21	2009-05-05	196	116	13
	S08	M	83	138	2008-10-21	2009-05-05	196	90	10
Grey seals	G01	M	98	148	2012-05-29	2012-10-30	154	82	9
	G02	M	150	188	2012-05-30	2012-10-20	143	72	8
	G03	M	112	162	2012-05-30	2012-12-16	200	114	12
	G04	M	146	173	2012-05-30	2012-11-30	184	72	8
	G05	M	86	149	2012-05-30	2012-11-03	157	110	12
	G07	M	180	202	2012-05-31	2012-09-03	95	52	6
	G08	M	139	183	2012-05-31	2013-01-09	223	100	11
	G09	M	61	140	2012-06-01	Tag malfunction		132	14
	G10	M	70	149	2012-09-10	2012-10-04	24	102	11
	G12	M	~200	205	2012-09-13	2013-01-02	111	110	12

Note: Body length was measured nose to tail. Stable isotope analyses were performed on whisker segments around every 10 mm.

All whisker sections were analyzed with an elemental analyzer (Flash 2000, Thermo Scientific) coupled to an isotope-ratio mass spectrometer (Delta V Plus with a Conflo IV interface, Thermo Scientific). Results were expressed with the usual δ notation in parts per thousand (‰) relative to the Vienna PeeDee Belemnite Standard for $\delta^{13}C$ and atmospheric N_2 for $\delta^{15}N$. Based on replicate measurements of USGS-61 and USGS-62 used as laboratory internal standards, experimental analytical precision was <0.10‰ for $\delta^{13}C$ and <0.15‰ for $\delta^{15}N$. Raw isotopic data measured along each whisker are presented in Appendix 2.

Harbour and grey seal isotopic niches in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ were quantified using a hierarchical model developed in a Bayesian framework. Jackson et al. (2011) pioneered multivariate ellipse-based metrics to characterize isotopic niches (implemented in the *SIBER* library in R). Modeling isotopic standard ellipses in a Bayesian framework is considered to be particularly accurate when identifying isotopic niches at a colony level with a small sample size, i.e., with few sampled individuals (Jackson et al., 2011). In the present study, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope analyses were performed at the level of whisker segments, therefore providing intraindividual variability in isotopic composition over several months (cf. section concerning whisker growth above). Standard isotopic models (cf. Jackson et al., 2011) only consider interindividual variability to identify the isotopic niche at the species level, but we expanded this standard model to incorporate two levels of isotopic variability: an intraindividual level (characterized by several isotopic measurements along a whisker) and an interindividual one.

We assumed that isotopic data could be described by a bivariate normal distribution of mean μ and covariance matrix Σ (Jackson et al., 2011). In the formula, k denotes the k^{th} species and i the i^{th} individual; n_{ik} is therefore the number of isotopic measurements for individual i of species k. Also $\mu_k = \{\mu_{1k}, \mu_{2k}\}$—the mean isotopic values of species k—with subscript 1 corresponding to carbon isotopic measurements, and 2 to nitrogen ones.

For each individual i of each species k,

$$Y_{ik} \sim \mathcal{N}_2(\alpha_{ik}, \Sigma_k) \tag{1}$$

where $\mathcal{N}_2$ denotes a bivariate normal distribution of location parameters α_{ik} and covariance matrix Σ_k. The correlation matrix Σ_k allows for a residual-level correlation between carbon and nitrogen isotopic measurements. Parameters α_{ik} are individual-specific mean isotopic values (so called "random effects"):

$$\alpha_{ik} \sim \mathcal{S}_2(n_{ik}, \mu_k, \Omega_k) \tag{2}$$

where $\mathcal{S}_2$ denotes a bivariate Student distribution of n_i degrees of freedom, with location parameters μ_k and covariance matrix Ω_k. The Student distribution allows for potential outliers (at the individual level): If there are few measurements for individual i, then the model allows for the possibility that this individual may be an outlier. The correlation matrix Ω_k allows for an individual-level correlation between carbon and nitrogen isotopic measurements. Equations (1) and (2) define a hierarchical model that accounts for both intraindividual-level correlation and interindividual-level correlation via the covariance matrices Σ_k and Ω_k, respectively. For the latter, we used the prior of Huang and Wand (2013), to ensure a marginal uniform distribution on the correlation between carbon and nitrogen isotopic values:

$$\Omega_k \sim Wishart^{-1}\left(3, \begin{bmatrix} a_{1k} & 0 \\ 0 & a_{2k} \end{bmatrix}\right) \quad \text{and} \quad \Sigma_k \sim Wishart^{-1}\left(3, \begin{bmatrix} b_{1k} & 0 \\ 0 & b_{2k} \end{bmatrix}\right).$$

The priors for the variance parameters $\{a_{1k}, a_{2k}\}$ and $\{b_{1k}, b_{2k}\}$ were inverse gamma distributions $\Gamma^{-1}(0.5, 1.0)$ which induce a marginal half-Student distribution with 2 degrees of freedom on the scale (i.e., the square root of a variance) parameters (Huang & Wand, 2013). Weakly informative priors were also used on location parameters $\mu_{1k}, \mu_{2k} \sim \mathcal{N}(0.0, 20.0)$. Parameter estimation was done using Hamilton Monte Carlo methods as implemented in software Stan (Carpenter et al., 2017). Four chains were initialized using the default options in package *rstan* (version 2.21.0, Stan Development Team, 2019) and run for a total of 2,000 iterations. The first 1,000 iterations served as warm-up, and the remaining 1,000 were thinned to yield a sample of four draws per chain. Parameter convergence was assessed using the Gelman–Rubin–Brooks $\hat{r}$ statistics ($\hat{r} < 1.05$).

2.5 | Isotopic niche identification and interspecific overlap

Isotopic niches at the species level are operationalized as ellipses in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ dimensions (with confidence interval of 95% in their drawing) and can be estimated from the joint posterior distribution of parameters $\{\hat{\mu}_k, \hat{\Omega}_k\}$. Variability at the individual level is summarized by the covariance matrix $\hat{\Omega}_k$ and should be included; otherwise, estimated isotopic niches will be too narrow if there are substantial differences in isotopic niches at the individual level within a given species. Isotopic values for 100 new individuals i were drawn from $\alpha_{ik}^{\text{new}} \sim \mathcal{N}_2\left(\hat{\mu}_k^{(j)}, \hat{\Omega}_k^{(j)}\right)$, where j denotes the j^{th} MCMC draw (iteration) from the joint posterior distribution; these values were then used to estimate isotopic niches. This procedure was repeated by drawing 1,000 iterations j from the posterior distribution to account for estimation uncertainty. We thus obtained a sample of 1,000 ellipses over which further inferences could be carried out. Interspecific overlap, in particular, and its associated uncertainty can easily be assessed, and any correlation between carbon and nitrogen isotopic values is automatically considered. We characterized the probability ranges of a point belonging to the isotopic niches (i.e., to the model ellipses) as well as the probability of interspecific niche overlap (each step is illustrated in Appendix 3).

The overlap between harbour seal and grey seal isotopic niches was quantified using the function "maxLikOverlap" in the package *SIBER* (version 2.1.5; Jackson et al., 2011) in R using the 1,000

ellipses generated for each species from the model. This function provides an estimate of the proportion of the whole isotopic niche area covered by both species that is overlapping, as well as the proportion of the first species' isotopic niche area in the second species' area, and vice versa.

2.6 | Comparison of isotopic niches with isotopic values of potential prey

The isotopic values of some fish and cephalopod species, identified in the present study as preferred prey for harbour and grey seals (cf. diet analysis), were available for the EEC (Kopp et al., 2015). Kopp et al. (2015) measured the isotopic values of fish and cephalopods sampled at different depths in the EEC and presented results for different depth strata and for all depths pooled. We present the isotopic values of potential seal prey species for all depths except for *Clupea harengus* for which we present values for two sampled depth strata in which significant isotopic differences were identified (*C. harengus* in a benthic pathway at 0–20 m, and in a pelagic pathway at 20–38 m). We compared harbour and grey seal isotopic niches identified in this study with isotopic values of prey by applying a trophic enrichment factor (TEF), i.e., the increase in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values from prey to consumer. Assuming that TEFs vary depending on consumer species, prey, and analyzed tissues (Crawford et al., 2008), we used TEF values of +2.4 ± 1.3‰ for $\delta^{13}C$ and +2.6 ± 1.2‰ for $\delta^{15}N$ evaluated by Lerner et al. (2018) for grey seal whiskers using the SIDER method developed by Healy et al. (2018).

2.7 | Identification of foraging areas

Tagging of seals was done after the molting period for each species—in October 2008 for harbour seals and in late May 2012 for grey seals (with the exception of two of the ten grey seals, G10 and G12, which were caught in September 2012) (Table 3). Tagging the seals just after molting allowed for the longest possible tracking duration, i.e., before the next molting period. At this stage, the seals' body reserves were also depleted following the molting season and they would therefore soon head out and increase their foraging activity to replenish their reserves, allowing us to identify their foraging areas and behaviors (Beck et al., 2003; Breed et al., 2009; McConnell et al., 1999; Thompson et al., 1994).

The eight harbour seals and ten grey seals were fitted with Fastloc™ GPS/GSM tags developed by Sea Mammal Research Unit (University of StAndrews, UK) to study their movements and foraging behavior. The tags provided data on their locations at the sea surface using a GPS sensor, as well as on their diving behavior. The following dive data were registered when a seal reached depths exceeding 1.5 m: start date and time, maximum depth, dive duration, the "percent area" (to calculate Time Allocation at Depth index, TAD; Fedak et al., 2001), and nine intermediate-depth points (each 10% of the dive duration). Based on the analysis of this type of data, a "vertical approach" was developed to identify the likely foraging areas using some of the same individuals (Planque et al., 2020). Using two dive parameters—the TAD index describing dive shape and vertical descent speed—we selected the faster U-shaped dives for each individual, as they likely represent foraging behavior. We defined likely foraging areas as the areas where the highest spatial densities of faster U-shaped dives occurred (Planque et al., 2020). Individual foraging areas were identified throughout the total tracking period (average of 142 ± 53 days for harbour seal individuals and 143 ± 60 days for the grey seals; Table 3). Foraging areas for each individual are presented with kernel density contours at 95%, 75%, and 50% of the faster U-shaped dives selected using the vertical approach. Note that the foraging areas of the grey seal G09 could not be identified due to a GPS malfunction on its tag.

3 | RESULTS

3.1 | Diet composition and interspecific overlap

Harbour and grey seal diet clusters (Figure 2a) are characterized by different patterns of prey functional group compositions, reflecting different typologies of scat content (Figure 2c). Scats from some clusters were almost exclusively composed of only one functional type of prey (clusters 3, 5, and 6), while others had more mixed content including different types of prey (clusters 1, 2, and 4). Descriptive details of harbour and grey seal scat contents at taxonomic prey species level are available in supplementary materials (Appendices 4 and 5).

Scats in clusters 1 and 2 mostly contained small and large benthic flatfish with a minority of other prey types (benthic non-flatfish, demersal, and pelagic fish). The proportion (in mass) of large benthic flatfish (≥200 mm) was more significant than that of small flatfish (<200 mm) in scats of cluster 1 (~50%–75%), while small benthic flatfish were more significant than large flatfish in scats of cluster 2 (~50%–75%). Scats in cluster 3 almost exclusively included demersal fish and those in cluster 5 almost exclusively pelagic fish. Cluster 4 showed a high prevalence of pelagic squids, moderate quantities of demersal fish and large benthic flatfish, and some pelagic fish. Cluster 6 had a high prevalence of benthic non-flatfish and small quantities of demersal fish and benthic flatfish.

Harbour and grey seal scats were unequally distributed in the diet clusters (Figure 2b). Most harbour seal scats (85.5% [CI95%: 80.3%–90.2%]) and around half of the grey seal scats (46.8% [35.1%–58.4%]) were associated with clusters 1 and 2, which are characterized by a high prevalence of small and large benthic flatfish. These two clusters were the only ones to which a high percentage of scats were associated for both seal species, i.e., the most interspecific dietary overlap occurs in clusters 1 and 2. Cluster 1, with a greater prevalence of large flatfish, accounted for around one quarter of harbour and grey seal scats (29.0% [22.8%–35.8%] and 24.7% [14.3%–35.1%] of scats, respectively). Cluster 2, however, with a

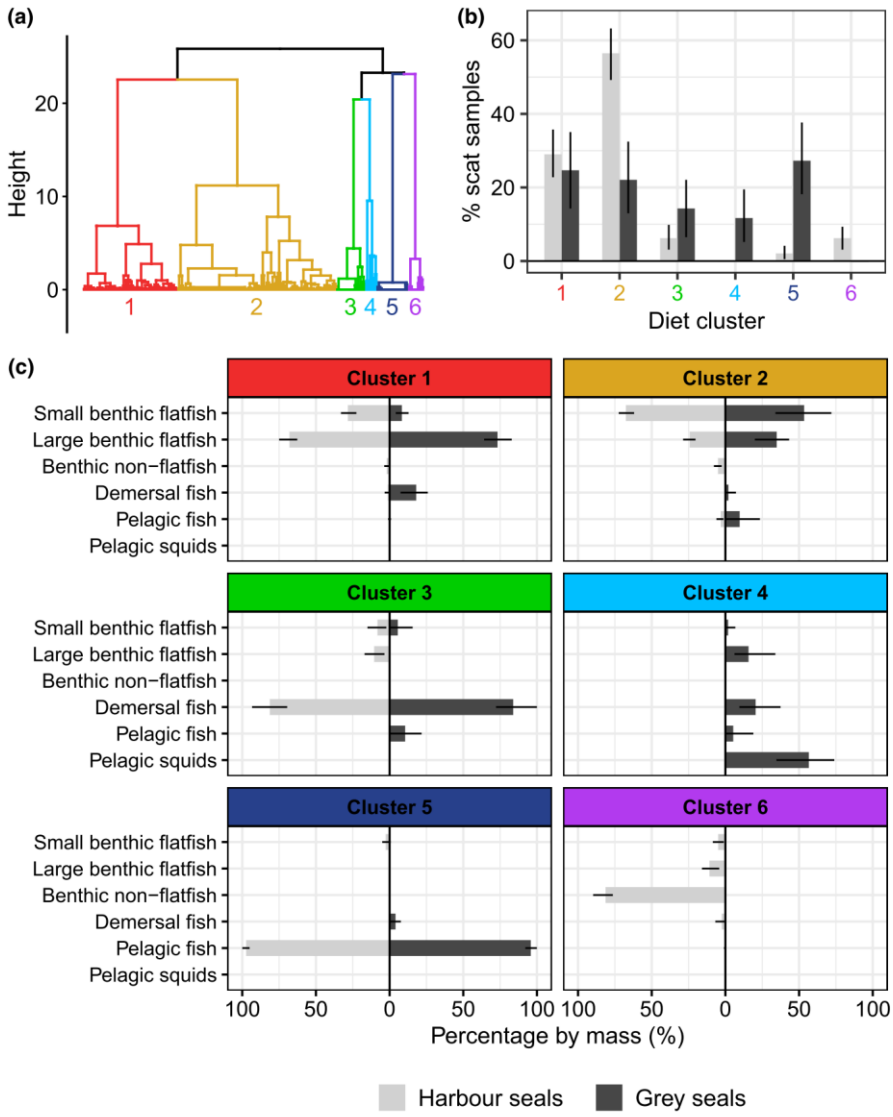


FIGURE 2 Dietary clusters identified from 193 harbour seal and 77 grey seal scat samples. (a) Identification of six diet clusters from scat samples according to prey composition (functional groups) by hierarchical clustering. (b) Percentage of scat samples in each diet cluster for both seal species with error bars indicating 95% confidence interval (CI95%). (c) The composition of each diet cluster, in percentage by mass, based on the scat samples associated with each cluster, error bars indicate 95% confidence intervals (CI95%)

greater prevalence of small flatfish, accounted for more than half of harbour seal scats (56.5% [49.2%–63.2%]), but only about a fifth of grey seal scats (22.1% [13.0%–32.5%]).

Clusters 3–6 were essentially characterized by a high proportion of other types of prey that are not benthic flatfish. These four clusters included half the grey seal scats (53.2% [41.6%–64.9%]) and only about one seventh of harbour seal scats (14.5% [9.8%–19.7%]). A substantial proportion of grey seal scats almost exclusively contained demersal fish (cluster 3; 14.3% [6.5%–22.1%]) and pelagic fish (cluster 5; 27.3% [18.2%–37.7%]), while very few harbour seal scats had this content pattern (6.2% [3.1%–9.8%] and 2.1% [0.5%–4.1%] for clusters 3 and 5, respectively). Only grey seal scats were included in cluster 4, with high pelagic squid content and moderate traces of fish (mostly demersal fish and flatfish), and these accounted for 11.7% [5.2%–19.5%] of all grey seal scats. Similarly, only harbour seal scats were included in cluster 6, with a high prevalence of benthic non-flatfish and minor traces of other types of fish, which comprised only a small proportion of harbour seal samples (6.2% [3.1%–9.3%]).

We found a high degree of interspecific dietary overlap between harbour and grey seals based on the composition (in functional group) of their diet using the Pianka index (value when comparing all scat content data: 0.72 [0.53–0.82]).

Interseasonal and interannual variations in harbour and grey seal diets were depicted by plotting the scat distributions in each diet cluster by 3-year classes, separately for spring/summer and autumn/winter (Figure 3). Only results based on at least eight scats per period were included here, although results with eight scats only provide a preliminary information on the diet (cf. harbour seal scats in autumn/winter of 2018–2019).

The proportions of harbour seal scats in each diet cluster in the spring/summer remained more or less stable over the three 3-year periods between 2006 and 2014. High percentages of harbour seal scats contained significant traces of large and small benthic flatfish (clusters 1 and 2) over this time: 77.3% [65.9%–88.6%] in 2006–2008 (N = 44), 87.2% [79.1%–94.2%] in 2009–2011 (N = 86), and 88.6% [77.3%–97.7%] in 2012–2014 (N = 44). Diet cluster 2, marked by a greater prevalence of small benthic flatfish, dominated throughout

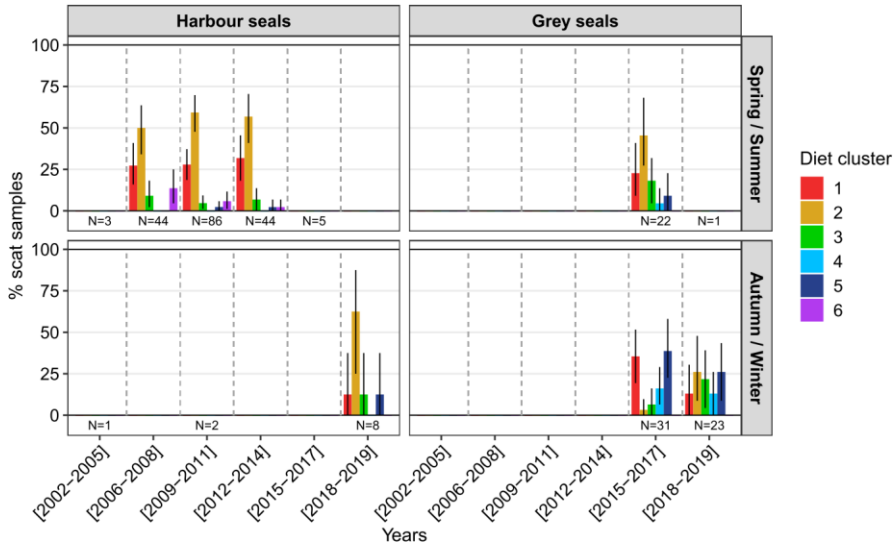


FIGURE 3 The percentage distribution of seal scat samples in each diet cluster along six 3-year classes from 2002 to 2019, during spring/summer and autumn/winter periods, with CI95% error bars. The number of scats associated with each year-class/season is indicated under the distribution bars. Only results based on at least 8 scats are presented here in order to reduce bias due to interindividual variations

the spring/summer of this period (from 50% [34.1%–63.6%] of scats in 2006–2008 to 59.3% [47.7%–69.8%] of scats in 2009–2011). Harbour seal diet therefore showed low interannual variability during the spring/summer period. Despite the small number of harbour seal scats collected in autumn/winter ($N = 8$ in 2018–2019) and the exclusion of distributions in 2002–2005 and 2009–2011 due to very low numbers of samples, we observed similarities with the pattern observed in spring/summer for this species as 75% [49.7%–100%] of these scats were part of clusters 1 and 2. The distribution of grey seal scats throughout the six diet clusters was more variable in autumn/winter than that of harbour seals in the spring/summer: a high percentage of scats collected in 2015–2017 were part of clusters 1 (35.5% [19.4%–51.6%]) and 5 (38.7% [22.6%–58.1%])—containing significant traces of large benthic flatfish and pelagic squids, respectively—while scats from 2018 to 2019 were relatively evenly distributed among the diet clusters (13% [0%–30.4%] for cluster 1, 26.1% [8.7%–47.8%] for cluster 2, 21.7% [4.3%–39.1%] for cluster 3, 13% [0%–26.1%] for cluster 4, and 26.1% [8.7%–43.5%] for cluster 5). Of the grey seal scat samples, collected between 2015 and 2019, only 29.9% were found in the spring/summer, of which only one was found in 2018–2019. The distribution pattern we see during the spring/summer of 2015–2017 did not match the patterns in scats of either distribution in autumn/winter as high proportion of these scats contained significant traces of large and small benthic flatfish (22.7% [9.1%–40.9%] for cluster 1 and 45.5% [27.3%–68.2%] for cluster 2). Grey seal scats therefore showed higher interannual and interseasonal variability in percentages of scats distributed throughout the diet clusters than harbour seal scats.

3.2 | Characteristics of captured individuals

All seals sampled for stable isotope and foraging area analyses aside from one harbour seal were male (Table 3). The average harbour seal body mass was 82 ± 12 kg, and average body length was 141 ± 6 cm with little interindividual variation, suggesting all individuals were adults or young adults. Grey seals showed higher interindividual differences in body mass and length: the average mass and length of five of the ten individuals (G01, G03, G05, G09, and G10) was 85 ± 21 kg and 150 ± 8 cm, respectively, while the other five (G02, G04, G07, G08, and G12) weighed 163 ± 26 kg and measured 190 ± 13 cm on average. These latter individuals are likely adults based on the relationship between body size and age (Murie & Lavigne, 1992).

3.3 | Isotopic niche overlap

Harbour and grey seal isotopic niches differed in width (Figure 4a). The isotopic niche of harbour seals was characterized by an area of 3.88‰^{2} [CI95%: 1.09–8.17‰^{2}] and that of grey seals by an area of 5.93‰^{2} [2.32–10.82‰^{2}]. The probability of the grey seals' isotopic niche being larger than that of harbour seals was 0.78. Of the total niche area, 26.6% [8.8%–45.3%] was overlapping. A larger area of the harbour seal isotopic niche was nested within the grey seal niche (58.2% [22.7%–100%]) compared with the area of the grey seal isotopic niche nested within the harbour seal niche (36.3% [11.1%–63.5%]). The probability of the harbour seal isotopic niche being more nested within the grey seal niche than the reverse was 0.78.

Figure 4b shows the probabilities of a point belonging to harbour and grey seals' isotopic niches. By calculating the probabilities of a point belonging to both isotopic niches, we identified the probability of these niches overlapping (Figure 4c).

Interindividual differences in $\delta^{13}C$ in isotopic niches were characterized by the scale parameters (in matrix Ω) of 0.54‰ [0.24–0.94‰] for harbour seals and 0.41‰ [0.21–0.66‰] for grey seals, with a probability of 0.72 that differences would be higher for harbour seals. A higher interindividual variability in $\delta^{15}N$ within the isotopic niche was noted for grey seals (0.83‰ [0.44–1.31‰]) than for harbour seals (0.41‰ [0.18–0.74‰]). The probability of interindividual variability in $\delta^{15}N$ being higher in the grey seal isotopic niche than the harbour seal niche was 0.94. Most of the isotopic niche divergence observed between the two species resulted from the larger

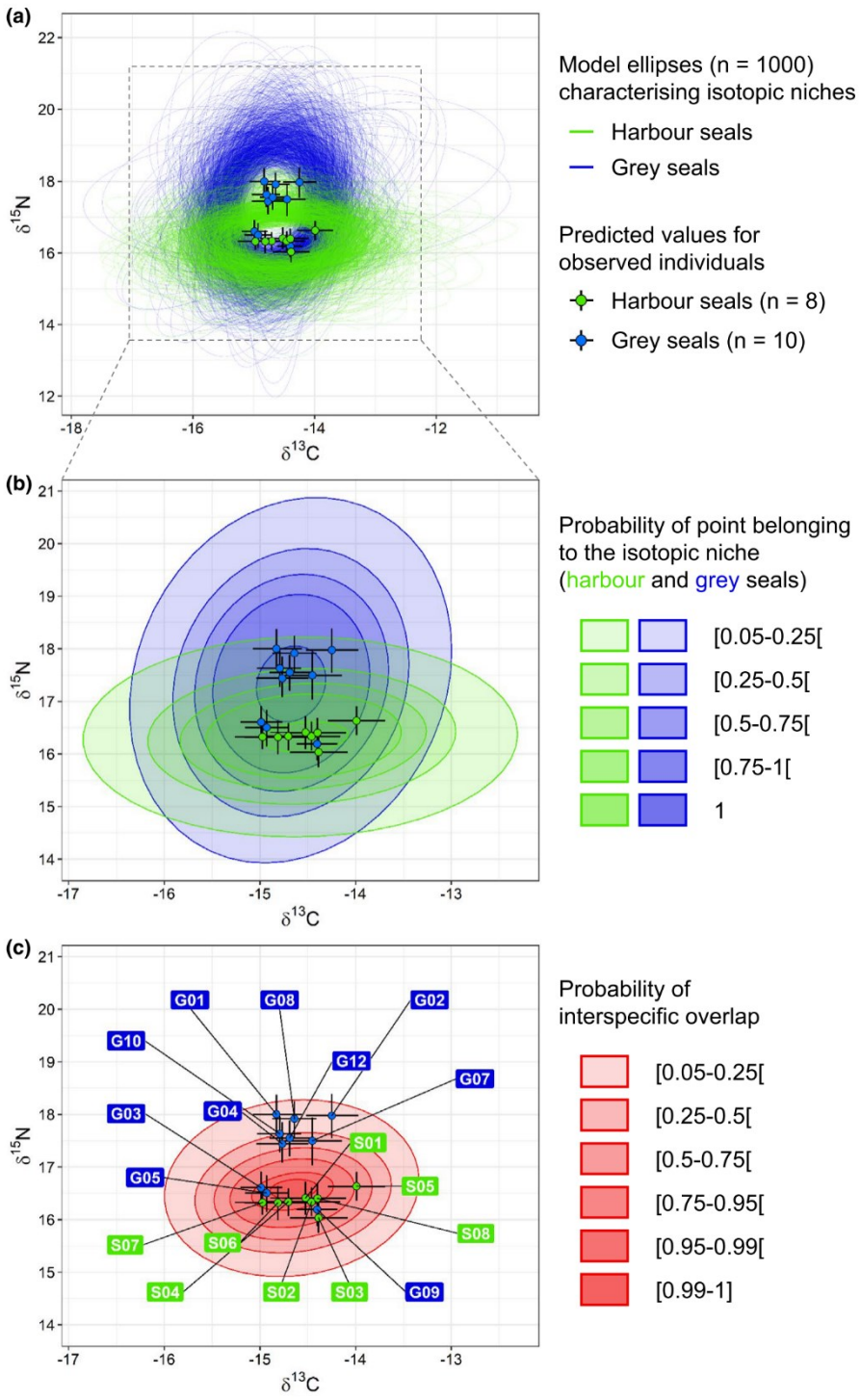


FIGURE 4 Isotopic niches of harbour and grey seals estimated using Bayesian modelling run on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ stable isotope ratios measured along a whisker of eight harbour seal and ten grey seal individuals. (a) Isotopic niches characterized by standard ellipses at a 95% confidence interval for harbour seals (green) and grey seals (blue). (b) Ranges of probability for isotopic niches of harbour and grey seals. (c) Ranges of probability of interspecific isotopic niche overlap. Each probability range in b and c was characterized by ellipses at 95% around uniform points describing this probability (see Appendix S3). Points in a, b, and c are averages of predicted isotopic values for observed harbour and grey seal individuals, and confidence intervals are given at 95%

size of grey seal isotopic niche which was more extensive in $\delta^{15}N$ (Figure 4b).

Almost all of the harbour seal individuals in this study had predicted isotopic values within the core of the highest probability of interspecific overlap (Figure 4c). Three of the ten grey seals (G03, G05, and G09) had predicted isotopic values close to harbour seal values, thus also within the range where the probability of interspecific overlap was high. The other seven grey seals were characterized by higher predicted $\delta^{15}N$ values and were therefore in the range where the probability of interspecific overlap was lower. Seal isotopic niches were additionally identified by excluding these three grey seals G03, G05, and G09 from the input data (and keeping all harbour seal data), and this test showed a substantial decrease in isotopic overlap in comparison with the initial case with all grey seal data (cf. Appendix 6). The overlap therefore decreased to 11.1% [0%–28.2%] of the total niche area when excluding these individuals (vs. 26.6% [8.8%–45.3%] with all grey seals), and the probability of having a lower overlap was 0.88. The proportion of harbour seal niche area nested within the grey seal niche decreased to 23.1% [0%–68.1%] when excluding the three grey seals (vs. 58.2% [22.7%–100%] with

all grey seals), and the probability of having a lower overlap was 0.86. The proportion of grey seal niche area nested within the harbour seal niche also decreased to 20.1% [0%–52.7%] in that case (vs. 36.3% [11.1%–63.5%] with all grey seals), and the probability of having a lower overlap was 0.79.

3.4 | Comparison of isotopic niches with isotopic values of potential prey

The isotopic compositions of potential seal prey species, after application of trophic enrichment factors (TEFs), were located within the probability ranges of harbour and grey seal isotopic niches (Figure 5). The benthic flatfish species, which constituted a large part of harbour seals' diet (see Section 3.1; Figure 2), had isotopic values (+TEF) in the higher probability ranges of harbour seals' isotopic niche, except for *Microchirus variegatus* which were in the lower probability ranges. These species were also identified as part of the grey seals' diet, and their isoptic values (+TEF) were also within the high probability ranges of the grey seals' isotopic niche. Two demersal fish species had isotopic values (+TEF) in the higher probability ranges of the grey seals' isotopic niche; however, they were either in the lower probability range (*Trisopterus luscus*) or entirely outside (*Merlangius merlangus*) of the harbour seals' isotopic niche. The pelagic squid *Loligo vulgaris*, identified as a potential prey for grey seals (Figure 2), had isotopic values (+TEF) exclusively within the grey seals' isotopic niche. Benthic non-flatfish *Callionymus lyra* occurred only in harbour seals' diet (Figure 2) and was therefore considered as a potential prey only for harbour seals; however, the isotopic value of this species was within the isotopic niche of both species. Similarly, while the pelagic fish *C. harengus* was almost exclusively identified in grey seal diet (Figure 2), its isotopic value based on individuals found in shallower strata (0–20 m, detected in a benthic pathway; cf. Kopp et al., 2015) was within both seal species' niches. However, the isotopic value of *C. harengus* from deeper strata (20–38 m, detected in a pelagic pathway) was right on the outer edges of harbour and grey seal isotopic niches.

3.5 | Foraging areas

Harbour seals foraged mostly in the coastal area near the Baie de Somme (BDS) during the tracking period (142 ± 53 days on average) (Figure 6a). Three of the eight harbour seals (S02, S04, and S08) ventured a bit further away from the capture site to forage, remaining close to the shore, but the majority of foraging occurred close to their site of capture.

Grey seal foraging areas were characterized by high interindividual differences in location and extent (Figure 6b). Grey seals were tracked for an average of 143 ± 60 days, and grey seal G10, however, was only tracked for 24 days. Five of the grey seals foraged in more extensive areas than harbour seals, either within a larger area including the BDS coastal area (G01 and G04) or only within areas over a hundred kilometers from the BDS (G02, G07, and G08). The four other grey seals (G03, G05, G10, and G12) foraged at a smaller spatial extent, in coastal areas close to the BDS and the two estuaries to the north (Baie d'Authie and Baie de Canche; see Figure 1). Their foraging areas were therefore more similar to harbour seal foraging areas, partially overlapping with this species. It is notable that grey seals G03 and G05 were two of the three individuals for which predicted

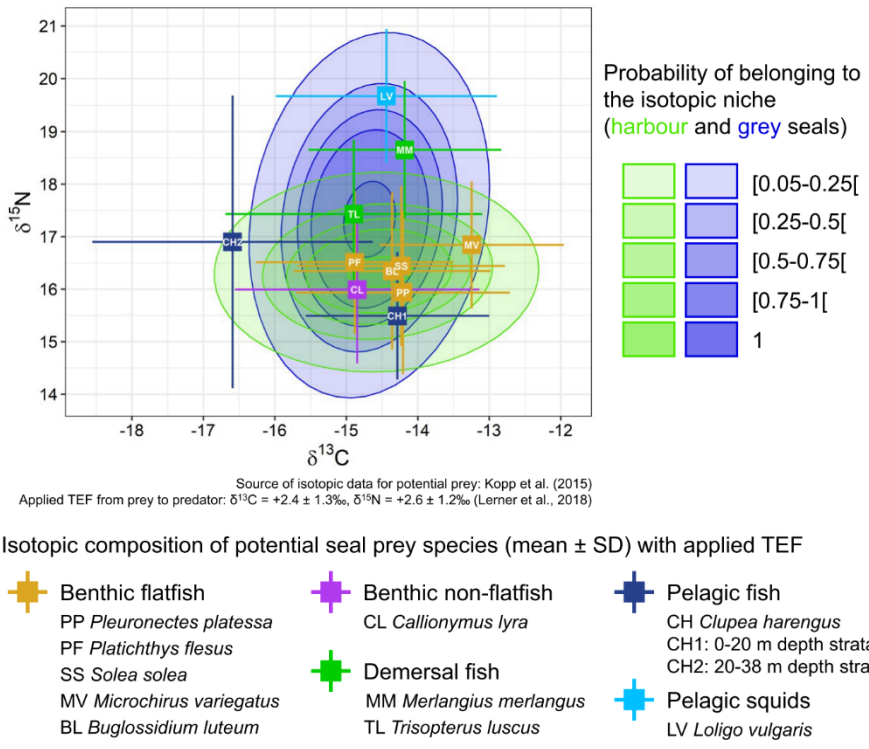


FIGURE 5 Comparison of harbour and grey seal isotopic niches (see Figure 4b) with isotopic values of potential prey in the Eastern English Channel. Isotopic data of potential prey from Kopp et al. (2015). TEF, Trophic Enrichment Factor

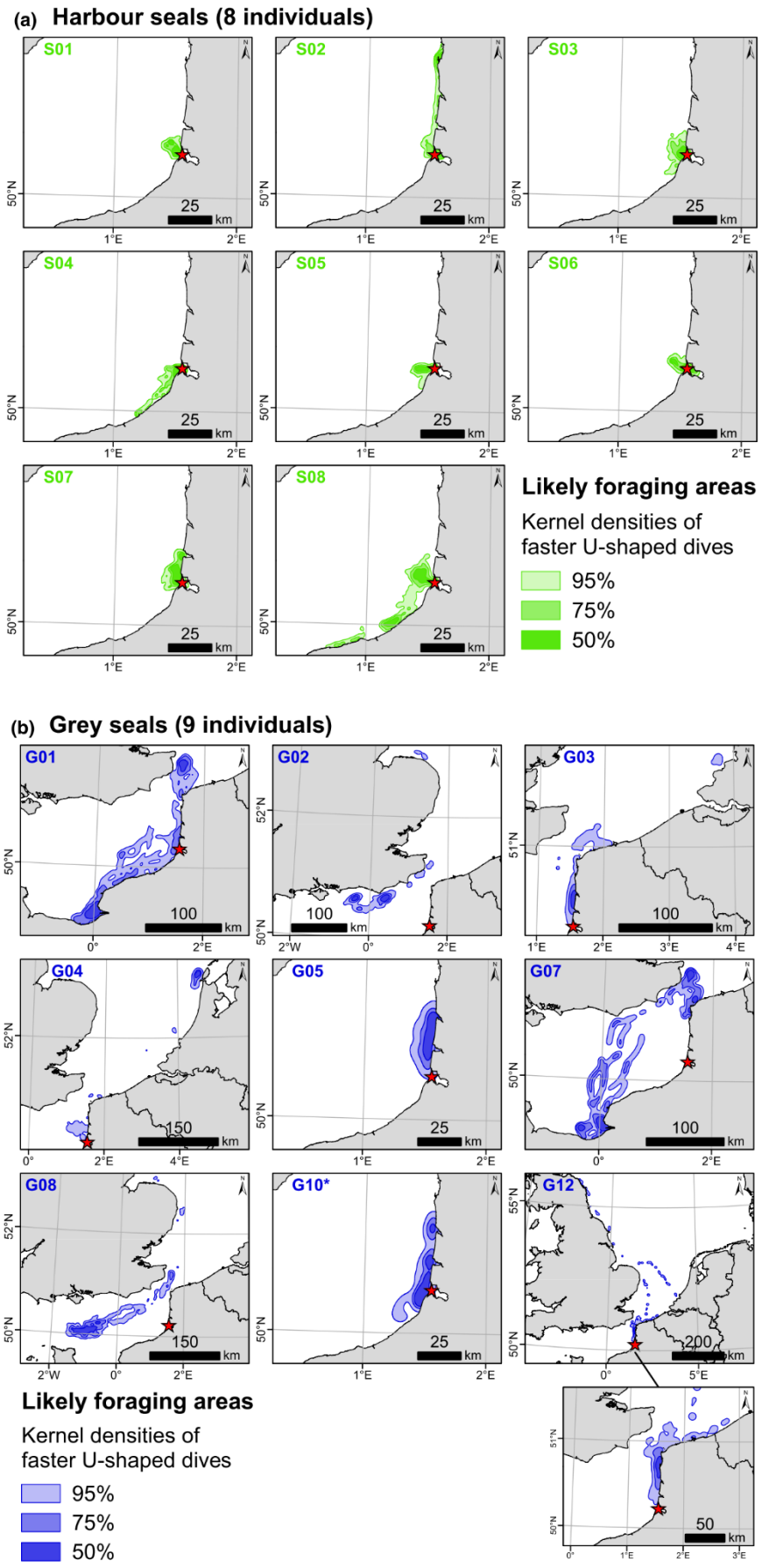


FIGURE 6 Foraging areas of eight harbour seals (a) and nine grey seals (b) captured in the Baie de Somme in 2008 and 2012, respectively, and tracked with GPS/GSM tags (Sea Mammal Research Unit, University of St Andrews, UK). Likely foraging areas of each individual are characterized by spatial kernel densities (50%, 75%, 95%) of faster U-shaped dives. *Grey seal G10 was tracked for only 24 days, so its foraging areas during that time may not fully characterize this individual's foraging habits. Red stars show the location of the Baie de Somme, the capture site

$\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values were similar to harbour seals, i.e., associated with high probability of interspecific overlap (Figure 4c). The third individual was G09, the one for which we could not identify foraging areas due to a tag malfunction. Among the coastal grey seals, note that G12 also showed less dense and smaller foraging areas in the North Sea, while 75% of its likely foraging dives remained coastal and close to the capture site.

4 | DISCUSSION

This study reveals a high trophic niche overlap between sympatric harbour and grey seals at the southern limit of their European range. Results obtained from the three complementary approaches (based on diet composition, isotopic niches, and foraging areas) were in agreement and suggested that the larger niche of grey seals covered most of the harbour seal niche, which was narrower. This overlap was associated with a specific foraging strategy—feeding on benthic flatfish in coastal waters—and we suggest that this key finding provides the context for potential competition, either current or future, between the two species. Continued increase in the number of grey and harbour seals and/or a decrease in flatfish supply in this area could imply/amplify competitive interactions and impact populations.

4.1 | Trophic niche overlap identified by different approaches

The three approaches used in this study provided converging results on the trophic niche overlap between sympatric harbour and grey seals at the southern limit of their European range. The cause of this overlap was identified to be the consumption of benthic flatfish by both species. Scat content analysis provided an initial quantification of the overlap in diet and highlighted the type of prey likely causing the overlap: benthic flatfish. The identification of harbour and grey seal isotopic niches provided another way to quantify and evaluate the strength of the overlap in diet. Comparing seal isotopic niches with the isotopic values of potential prey species—detected in scat samples—further supports that it is the consumption of benthic flatfish which gives rise to the trophic niche overlap between harbour and grey seals. The overlap in isotopic niches could result from consumption of prey species with isotopic values similar to benthic flatfish, detected almost exclusively in harbour seal (*C. lyra*, benthic non-flatfish) or in grey seal (*C. harengus*, pelagic fish, on 0–20 m depth strata) diets. These findings may also provide more detailed insights into the foraging ecology of seals. For example, Kopp et al. (2015) found strong isotopic differences between *C. harengus* in shallower waters (0–20 m) where they feed in the benthic pathway and those in deeper waters (20–38 m) foraging in the pelagic pathway. Taking this and the isotopic niches into account, it is likely that grey seals caught this herring species in shallower waters (see Figure 5). Results from the various approaches therefore have to be interpreted in synergy, using diet composition data to provide information that could not be elucidated from isotopic niches alone and vice versa. The complementarity between diet composition and isotopic niches in this study illustrates the importance of using multiple approaches focusing on various metrics to accurately characterize trophic niche overlap (e.g., Costa-Pereira et al., 2019).

Each approach used in this study is based on data differing in nature and structure and thus cannot provide a robust prediction of overlap individually as different spatial and temporal scales are involved, as well as variations in sample sizes and sampling periods. The challenge in using these different methodologies was therefore to characterize trophic niches at the seal colony/population level with the highest possible confidence, despite the limits of the methodologies and data.

Each seal scat provides a snapshot of dietary events that occurred several hours to several days before sampling. The time elapsed from the time of consumption could not be defined as the residence of prey remains may vary depending on prey type and/or part type (Harvey, 1989). Linking a precise time and location to these dietary events is almost impossible. While a single scat characterizes dietary events at low spatial and temporal resolutions, the addition of several samples collected at different times provides a more extensive temporal view of foraging patterns similar to isotopic niches, but for more individuals than isotopic analyses using whiskers. Yet, we have to assume that different scats could potentially have come from the same individual, and thus, the content of each scat does not uniquely characterize an individual's foraging strategy but rather provides a snapshot of what one individual ate at a certain time. Since diet results can be strongly influenced by the number of seal scats collected, we acknowledge that the number of samples collected in some seasons was low and was unbalanced (Figure 3). Difficult field conditions (including low number of seals) and regulations around disturbing seals too frequently (both seal species are protected at a national and at Community level) in protected areas limited sampling opportunities and undermined the possibility to have a balanced sampling across seasons and species. Regardless of this, we still highlighted a strong stability in harbour seal diet in spring/summer between 2006 and 2014—when the number of harbour seals more than doubled and when grey seals increasingly started arriving at the study site (Vincent et al., 2017). The dietary observations over that time provided strong evidence that benthic flatfish (particularly small ones from nurseries) are of major importance for this species during this season (Spitz et al., 2015). The more recent efforts to study grey seal diets through the seasons revealed that benthic flatfish also constituted a high proportion of their diet, substantiating the dietary overlap with harbour seals. We tried to create a more balanced view of harbour seals' diet by increasing sampling of scats during autumn/winter toward the end of the study period, and these preliminary results showed that their autumn/winter diet might be similar to their spring/summer diet (mostly including benthic flatfish) but we recognize that the number of scats ($N = 8$) was too low to conclude this with reasonable certainty. We are therefore cautious in interpreting seasonal variations in the diets of both species.

The low numbers of whiskers collected for isotopic niche determination led us to work in a Bayesian framework, considering interindividual variability (Jackson et al., 2011). Working in a probabilistic framework provided more accuracy in the identification of seal isotopic niches and overlap. We incorporated a medium temporal view of the trophic niche, a novel aspect of isotopic niches, by including the intraindividual variability in foraging patterns in the model (time-integrated measures of isotopes, cf. information on whisker growth in Section 2.4). Isotopic niches incorporated a wide spatial dimension by integrating several months of whisker growth, i.e., several months of foraging. However, these niches were determined using whiskers collected from seal individuals captured for telemetry studies, and thus, sampling was driven by the constraints and objectives of such studies (attachment of the tags to the fur just after their molt; see Section 2.7). Harbour and grey seal isotopic niches therefore would not characterize the same time integration (lower for harbour seals) and period, and the harbour seal niche could represent the foraging patterns of the individual up to around 4 months prior to the time capture (i.e., during summer/early autumn 2008) while the grey seal niche around 1 year before capture (i.e., from late spring 2011 to spring 2012). However, there are high uncertainties in the growth patterns of both species whiskers due to a lack of knowledge, including that some seal whiskers might be characterized by a biennial retention and could therefore have grown during a longer period than what we estimated; thus, the time integration of isotopic niches has to be interpreted carefully. Still, we are confident that the isotopic niches of both harbour and grey seals would include the summer, when there is believed to be higher trophic overlap between the two species as there are more grey seals in the Eastern English Channel (EEC) during this season, while harbour seals are present year-round (Vincent et al., 2017). Another possible limitation is that isotopic values of prey consumed could vary interannually (e.g., Kurle et al., 2011), which could have impacted harbour and grey seal isotopic niches in 2008 and 2011–2012, respectively; however, to our knowledge, there are no data of any such shifts in the EEC and we think that significant variations are unlikely given the high concordance observed between results from all approaches used.

The foraging areas identified for the individuals we sampled showed an overlap in feeding grounds in the coastal waters around the Baie de Somme (BDS) haulout site, where all eight harbour seals focused their foraging effort, and four of the nine grey seals spent considerable time (G03, G05, G10, and G12) as part of their more extensive feeding areas. This is consistent with the general spatial foraging patterns observed elsewhere for these species (e.g., Cunningham et al., 2009; Härkönen & Harding, 2001; Thompson et al., 1996). The results of the foraging area and diet analyses support the findings of the isotopic niche analysis. The narrow isotopic niche of harbour seals nested within the larger niche of grey seals is in line with the diet and foraging patterns we observed, namely that harbour seals ate relatively unvaried diets, including high percentages of benthic flatfish (especially small ones), and they foraged within closer ranges to the haul out site (where flatfish nurseries are located; e.g., Riou et al., 2001; Rochette et al., 2010), while grey seals had more diverse foraging strategies with some individuals foraging a fair amount close to the BDS, and their diets included more diverse prey types but still a notable portion of benthic flatfish (that can be both in nurseries in coastal waters, or in deeper offshore waters when recruited to the adult stage; e.g., Riou et al., 2001; Rochette et al., 2010). The similarity in isotopic values and foraging areas of grey seals G03 and G05 to those of harbour seals (Figure 4c and Figure 6) further supports the understanding that the isotopic niche overlap is due to feeding on similar prey (of similar isotopic values) in a similar area. Thus, the broader trophic niche for grey seals and the larger extent of their foraging areas, as well as the overlap that could arise from specific individuals, are in line with specialist feeding behaviors observed in grey seals at the individual level (Gosch et al., 2014; Hernandez et al., 2019; Tucker et al., 2007).

These inferences, however, are based on a low number of individuals so we remain cautious in our interpretations. Results from more individuals are needed to confirm our findings with more confidence. We are also aware of potential limitations due to foraging areas and isotopic niches not being studied over the same time period (isotopic niches before capture and whisker sampling, and foraging areas afterward, following tagging) nor over the same season, but the benefit of this sampling structure is that we could track grey seals in summer when interspecific overlap is likely greatest in this area. We assumed in this study that foraging areas identified for grey seals reflected the particular foraging habits of individuals and that patterns observed would be similar to those of the previous spring/summer (the period for which we determined isotopic niches). We also assumed that the restricted foraging areas of harbour seals (shown here for autumn/winter/spring) would have been similar or more restricted within the area close to the haulout site in summer as they would have been breeding and molting (Thompson et al., 1994; Van Parijs et al., 1997).

The age and sex of individuals could also have skewed isotopic niche and foraging area results at the colony/population scale, especially for harbour seals which included almost exclusively adult males (seven out of eight individuals). There are no sex ratio data for harbour seals in the BDS, but since this colony is sedentary and reproductive we know that adult females are present year-round, remaining close to the haulout sites during breeding especially (late spring/early summer), and we acknowledge that female foraging behavior could be underrepresented in isotopic niches and foraging areas. However, it is likely that trophic niches of male and female harbour seals are similar. Based on scat samples from the BDS, Spitz et al. (2015) found that males and females (sex assignment by molecular method) had similar overall diet compositions by mass despite a higher diversity of secondary prey species (species other than flatfish) in male scats. All grey seals tagged and sampled were males, which accurately reflects the biased sex ratio of the subpopulation in the EEC (high majority of adult males; Vincent et al., 2018); therefore, the grey seal isotopic niche may be a more accurate representation of the colony/population. There was also a size disparity among grey seals sampled (from 140 to 205 cm), and the three individuals (G03, G05, and G09) that had predicted isotopic values close to

harbour seal values were among the smallest (140–162 cm) and lightest (61–112 kg) individuals. A possible hypothesis could therefore be that the trophic niche overlap between both seal species might be due to young grey seals. The number of individuals captured is too low, however, to fully test or confirm this bias due to age classes.

4.2 | Ecological implications

In identifying and quantifying the trophic niche overlap between sympatric harbour and grey seals (here at their southern range limit), we aimed to highlight any trophic similarities or differences within a context where the two species are potential competitors. If circumstances change such as to create or increase the competition between these two species, grey seals may have the advantage over harbour seals in this case, as already suggested (e.g., Svensson, 2012; Wilson & Hammond, 2019). The wide overlap in harbour and grey seal diets we found, likely driven by the significant consumption of benthic flatfish by both species, indicates that competitive interactions around this type of prey cannot be excluded. The approach used in this study therefore provides a useful tool with which to identify the potential for interspecific competition (i.e., identifying shared prey types for which species could compete, and where competition is most likely) but it does not provide explicit proof of competition.

The findings of this study stand in contrast to what we have seen in their core distribution in the North Sea, where local harbour seal declines were observed as early as the 2000s. Declines in sandeel abundance were presented as a potential cause of these local harbour seal declines in the North Sea, sandeels having been a significant part of both species' diet prior to these declines (Wilson & Hammond, 2019). Recent findings have suggested that there is trophic segregation between the species in the Scottish and German parts of the North Sea, with grey seals continuing to feed on sandeels in offshore waters, while harbour seals forage more inshore on a wider range of prey types (Damseaux et al., 2021; Wilson & Hammond, 2019). Assuming that there is competition between the two species, differences between the patterns of overlap observed in the seals' core European distribution and at their southern range limit could be due to differences in the stage of the population: established colonies at the core, where effects of interspecific competition have potentially already been observed (decline in harbour seals) versus more recent arrival of seals at the range limit where competition may be occurring but measurable effects in population dynamics have not yet manifested.

This study was the first assessment of harbour and grey seal trophic niches and their overlap during a period of exponential increase in both species in the BDS, with continuing establishment of a reproductive harbour seal colony and the concomitant arrival of visitor grey seals from the North Sea (Vincent et al., 2017). As such, we report the seals' foraging ecology prior to potential modifications in their populations in the EEC resulting from various causes, including changes in resource availability and trophic interactions.

We suggest that flatfish stocks may currently be sufficient to maintain both species and potentially continue maintaining growing population numbers in the EEC. However, the EEC is subject to strong and quick ecological shifts, likely due to anthropogenic causes (e.g., climate change; Auber et al., 2017; McLean et al., 2019). Drastic declines in fish abundance have been observed these last decades in the BDS (decline by 80% for the last 30 years) as well as major changes in the functional organization of fish nurseries (McLean et al., 2019). Benthic flatfish in the EEC could therefore become a limited resource for harbour and grey seals in the near future if grey seal numbers continue to increase exponentially and they focus their foraging effort on this prey type, and/or if flatfish stocks continue to decrease. Too much pressure on flatfish stocks in the BDS could impact harbour seals in the same way that the decline of the sandeel is believed to have had in the North Sea population (Wilson & Hammond, 2019).

Competition between two species could induce the exclusion of the one that does not succeed to adapt (Gause, 1932), suspected to be harbour seals in this duo. Harbour seals in the BDS focused most of their foraging effort on benthic flatfish (especially from nurseries in coastal waters), which potentially reflects the foraging strategy at the colony scale (Spitz et al., 2015). How vulnerable they are to potential competition if benthic flatfish decline in coastal estuaries depends on their ability to adapt. Harbour seals are considered generalist feeders (Kavanagh et al., 2010; Olsen & Bjørge, 1995), it is thus possible that harbour seals could adapt to resource scarcity by foraging on other prey available in the EEC (demersal and pelagic fish, pelagic squids). However, harbour seals would then be foraging on trophic dimensions (e.g., prey species, foraging areas) already and increasingly occupied by grey seals, which could impact harbour seal foraging success and possibly their population dynamics. Ecological shifts would lead to changes in grey seal trophic niches when seals compensate for the lack of benthic flatfish, therefore simultaneously decreasing availability of prey within the niche of both seal species and potentially increasing interactions. Being at their range limit, these species should by definition be faced with conditions that are limiting, including a lower density of resources compared to at their core distribution. If there is competition currently between harbour and grey seals around the BDS, we can expect to see visible effects of this in the future, including shifts in diet, foraging areas, and/or population dynamics of harbour seals. Monitoring harbour and grey seal trophic niches, foraging areas, and population trends in the coming years will be essential to identify potential changes resulting from competition for prey.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the fieldwork participants for their work capturing seals and collecting scat samples. These include participants from *La Rochelle Université* (Littoral, Environment and Societies [LIENSs], *Observatoire Pelagis*, *Centre d'Études Biologiques de Chizé* [CEBC]), the Sea Mammal Research Unit (SMRU), *Picardie Nature*, the *Office Français de la Biodiversité* (OFB), *Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale* (OFB initiative), *Association Découverte*

Nature (ADN), the *Zoo de la Flèche*, and the *Université de Liège* (Belgium). We also thank interns (Magali Dumont, Marine Beaudet, Morgane Dubois, Marta Tykarska, Andrea Kabumbu Bakaji, Emma Lebrault, Alice Blanchard, Alice Riti, Katie Besson, Zoé Provost, Bruno Dubief, Marie-Hélène Picard, and Lucien You) and technicians at the *Observatoire Pelagis* and the CEBC who took part in laboratory analyses. We thank Benoit Lebreton for giving us access to the LIENSs Joint Research Unit stable isotope facility at *La Rochelle Université*, France. We thank Vanessa Becquet of the LIENSs laboratory for giving us access to the Molecular Core Facility at *La Rochelle Université* and for helping us assign the seal species from scats from DNA analyses. We thank Carin Reisinger for proofreading the manuscript, and giving her extensive expertise on the English writing. We also thank the three anonymous reviewers for their helpful and constructive comments, edits, and suggestions. Whisker sampling was done during fieldwork aimed at capturing seals for telemetry surveys that were funded by *La Compagnie du Vent* in 2008 and by the *Région Poitou-Charentes* and the *Contrat de Plan Etat-Région* (Poitou-Charentes) in 2012. The analysis of harbour seal scats from 2002 to 2015 was funded by *Région Picardie*, *Conseil général de la Somme*, and *La Rochelle Université*. The analysis of all grey seal scats and the most recent harbour seal scats was done through the "Eco-Phoques" project (2015–2018) funded by *Région Hauts-de-France* and *Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale* (OFB initiative). This study is part of Yann Planque's PhD project funded by *La Rochelle Université* and by the French Ministry of Higher Education, Research, and Innovation.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no conflict of interest.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Yann Planque: Conceptualization (lead); Data curation (equal); Formal analysis (lead); Investigation (lead); Methodology (lead); Validation (equal); Writing-original draft (lead); Writing-review & editing (lead). **Jérôme Spitz:** Conceptualization (supporting); Data curation (lead); Formal analysis (supporting); Funding acquisition (equal); Investigation (equal); Methodology (equal); Validation (equal); Writing-original draft (equal); Writing-review & editing (equal). **Matthieu Authier:** Conceptualization (supporting); Formal analysis (equal); Investigation (supporting); Methodology (equal); Validation (equal); Writing-original draft (equal); Writing-review & editing (equal). **Gaël Guillou:** Data curation (equal); Investigation (supporting); Validation (supporting); Writing-review & editing (equal). **Cécile Vincent:** Conceptualization (supporting); Data curation (lead); Formal analysis (supporting); Funding acquisition (lead); Investigation (equal); Methodology (supporting); Project administration (lead); Supervision (lead); Validation (equal); Writing-original draft (equal); Writing-review & editing (equal). **Florence Caurant:** Conceptualization (supporting); Data curation (lead); Formal analysis (supporting); Funding acquisition (lead); Investigation (equal); Methodology (supporting); Project administration (lead); Supervision (lead); Validation (equal); Writing-original draft (equal); Writing-review & editing (equal).

ETHICAL APPROVAL

All procedures involving harbour and grey seals were in accordance with the ethical standards of the French Ministry of the Environment, and seals were caught and instrumented under license numbers 08/346/DEROG and 11/874/DEROG, delivered by this Ministry.

OPEN RESEARCH BADGES

This article has been awarded Open Data and Open Materials Badges. All materials and data are publicly accessible via the Open Science Framework at diet data from https://doi.org/10.17882/76780, stable isotopes data from https://doi.org/10.17882/76528, dive data from https://doi.org/10.17882/80016 and diet analysis from https://github.com/YannPlanque/Diet_Cluster_and_Overlap, isotopic niche analysis from https://github.com/YannPlanque/Isotopic_Niche_Overlap, and dive data analysis to identify individual foraging areas (based on the methodology by Planque et al., 2020) from https://github.com/YannPlanque/Foraging_Areas_with_Dive_Data (written in R language).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data used in this study are permanently available on SEANOE repositories under the license "Creative Commons BY-NC" and are freely downloadable: diet data from https://doi.org/10.17882/76780, stable isotopes data from https://doi.org/10.17882/76528, and dive data from https://doi.org/10.17882/80016. The three scripts developed in this study to perform all presented analyses are freely available on GitHub repositories: diet analysis from https://github.com/YannPlanque/Diet_Cluster_and_Overlap, isotopic niche analysis from https://github.com/YannPlanque/Isotopic_Niche_Overlap, and dive data analysis to identify individual foraging areas (based on the methodology by Planque et al., 2020) from https://github.com/YannPlanque/Foraging_Areas_with_Dive_Data (written in R language).

ORCID

Yann Planque https://orcid.org/0000-0003-2590-8560
Jérôme Spitz https://orcid.org/0000-0003-2729-2413
Matthieu Authier https://orcid.org/0000-0001-7394-1993
Cécile Vincent https://orcid.org/0000-0002-5224-0757
Florence Caurant https://orcid.org/0000-0003-1339-1111

REFERENCES

Abrams, P. (1980). Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, *61*, 44–49. https://doi.org/10.2307/1937153

Alatalo, R. V., Gustafsson, L., Linden, M., & Lundberg, A. (1985). Interspecific competition and niche shifts in tits and the goldcrest: An experiment. *Journal of Animal Ecology*, *54*, 977–984. https://doi.org/10.2307/4391

Alley, T. R. (1982). Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica*, *31*, 165–179. https://doi.org/10.1007/BF01857239

Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., & Schlaich, I. (2017). Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *189*, 189–202. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.03.010

Austin, D., Bowen, W. D., & McMillan, J. I. (2004). Intraspecific variation in movement patterns: Modeling individual behaviour in a large marine predator. *Oikos*, *105*, 15–30. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.1999.12730.x

Baechler, J., Beck, C. A., & Bowen, W. D. (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*, *80*, 1569–1577. https://doi.org/10.1139/z02-150

Ballejo, F., Lambertucci, S. A., Trejo, A., & Santis, L. J. M. D. (2018). Trophic niche overlap among scavengers in Patagonia supports the condor-vulture competition hypothesis. *Bird Conservation International*, *28*, 390–402. https://doi.org/10.1017/S0959270917000211

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 Behavior*, *66*, 777–789. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2284

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1986). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.

Beltran, R. S., Sadou, M. C., Condit, R., Peterson, S. H., Reichmuth, C., & Costa, D. P. (2015). Fine-scale whisker growth measurements can reveal temporal foraging patterns from stable isotope signatures. *Marine Ecology Progress Series*, *523*, 243–253. https://doi.org/10.3354/meps11176

Bonner, W. (1972). The grey seal and common seal in European waters. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, *10*, 461–507.

Bowen, W. D., Ellis, S. L., Iverson, S. J., & Boness, D. J. (2003). Maternal and newborn life-history traits during periods of contrasting population trends: Implications for explaining the decline of harbour seals (*Phoca vitulina*), on Sable Island. *Journal of Zoology*, *261*, 155–163. https://doi.org/10.1017/S0952836903004047

Breed, G. A., Jonsen, I. D., Myers, R. A., Bowen, W. D., & Leonard, M. L. (2009). Sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state–space analysis. *Ecology*, *90*, 3209–3221. https://doi.org/10.1890/07-1483.1

Brown, E. G., & Pierce, G. J. (1998). Monthly variation in the diet of harbour seals in inshore waters along the southeast Shetland (UK) coastline. *Marine Ecology Progress Series*, *167*, 275–289. https://doi.org/10.3354/meps167275

Brown, J. H., Stevens, G. C., & Kaufman, D. M. (1996). The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *27*, 597–623. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.597

Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M. D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M., Guo, J., Li, P., & Riddell, A. (2017). Stan: A probabilistic programming language. *Journal of Statistical Software*, *76*(1), 1–32. https://doi.org/10.18637/jss.v076.i01

Carpentier, A., Coppin, F., Curet, L., Dauvin, J.-C., Delavenne, J., Dewarumez, J.-M., Dupuis, L., Foveau, A., Garcia, C., Gardel, L., Harrop, S., Just, R., Koubbi, P., Lauria, V., Martin, C., Meaden, G., Morin, J., Ota, Y., Rostiaux, E., … Warembourg, C. (2009). *Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale – CHARM II, Channel Habitat Atlas for marine Resource Management – CHARM II. PROGRAMME INTERREG 3A*. ARCHIMER (Ifremer's institutional repository). https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/7377/. In French.

Carter, M. I. D., Russell, D. J. F., Embling, C. B., Blight, C. J., Thompson, D., Hosegood, P. J., & Bennett, K. A. (2017). Intrinsic and extrinsic factors drive ontogeny of early-life at-sea behaviour in a marine top predator. *Scientific Reports*, *7*, 15505. https://doi.org/10.1038/s41598-017-15859-8

Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V., & Niknafs, A. (2014). NbClust: An R package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of Statistical Software*, *61*, 1–36. https://doi.org/10.18637/jss.v061.i06

Clarke, M. R. (1986). *A handbook for the identification of cephalopod beaks* (pp. 273). Clarendon Press.

Costa-Pereira, R., Araújo, M. S., Souza, F. L., & Ingram, T. (2019). Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1902), 20190369. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0369

Coull, K. A., Jermyn, A. S., Newton, A. W., Henderson, G. I., & Hall, W. B. (1989). *Length/weight relationships for 88 species of fish encountered in the North East Atlantic*. Scottish Fish. Res. Rep. No. 43: 1–82.

Crawford, K., Mcdonald, R. A., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, *38*, 87–107. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00120.x

Cunningham, L., Baxter, J. M., Boyd, I. L., Duck, C. D., Lonergan, M., Moss, S. E., & McConnell, B. (2009). Harbour seal movements and haul-out patterns: Implications for monitoring and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *19*, 398–407. https://doi.org/10.1002/aqc.983

Cupples, J. B., Crowther, M. S., Story, G., & Letnic, M. (2011). Dietary overlap and prey selectivity among sympatric carnivores: Could dingoes suppress foxes through competition for prey? *Journal of Mammalogy*, *92*, 590–600. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-164.1

Damseaux, F., Siebert, U., Pomeroy, P., Lepoint, G., & Das, K. (2021). Habitat and resource segregation of two sympatric seals in the North Sea. *Science of the Total Environment*, *764*, 142842. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142842

Fedak, M. A., Lovell, P., & Grant, S. M. (2001). Two approaches to compressing and interpreting time-depth information as collected by time-depth recorders and satellite-linked data recorders. *Marine Mammal Science*, *17*, 94–110. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb00982.x

Friedemann, G., Leshem, Y., Kerem, L., Shacham, B., Bar-Massada, A., McClain, K. M., Bohrer, G., & Izhaki, I. (2016). Multidimensional differentiation in foraging resource use during breeding of two sympatric top predators. *Scientific Reports*, *6*, 35031. https://doi.org/10.1038/srep35031

Gause, G. F. (1932). Experimental studies on the struggle for existence: I. Mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology*, *9*, 389–402. https://doi.org/10.1242/jeb.9.4.389

Girardin, R., Fulton, E. A., Lehuta, S., Rolland, M., Thébaud, O., Travers-Trolet, M., Vermard, Y., & Marchal, P. (2018). Identification of the main processes underlying ecosystem functioning in the Eastern English Channel, with a focus on flatfish species, as revealed through the application of the Atlantis end-to-end model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vectors of Change in the Marine Environment*, *201*, 208–222. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.016

González-Solís, J., Oro, D., Jover, L., Ruiz, X., & Pedrocchi, V. (1997). Trophic niche width and overlap of two sympatric gulls in the southwestern Mediterranean. *Oecologia*, *112*, 75–80. https://doi.org/10.1007/s004420050285

Gosch, M., HernandezMilian, G., Rogan, E., Jessopp, M., & Cronin, M. (2014). Grey seal diet analysis in Ireland highlights the importance of using multiple diagnostic features. *Aquatic Biology*, *20*, 155–167. https://doi.org/10.3354/ab00553

Greaves, D. K., Hammill, M. O., Eddington, J. D., Pettipas, D., & Schreer, J. F. (2004). Growth rate and shedding of vibrissae in the gray seal, *Halichoerus Grypus*: A cautionary note for stable isotope diet analysis. *Marine Mammal Science*, *20*, 296–304. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01158.x

Hanson, N., Thompson, D., Duck, C., Moss, S., & Lonergan, M. (2013). Pup mortality in a rapidly declining harbour seal (*Phoca vitulina*) population. *PLoS One*, *8*, e80727. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080727

Härkönen, T. (1986). *Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic* (pp. 256). Danbiu ApS. Biological Consultants.

Härkönen, T., & Harding, K. C. (2001). Spatial structure of harbour seal populations and the implications thereof. *Canadian Journal of Zoology*, *79*, 2115–2127. https://doi.org/10.1139/z01-172

Harvey, J. T. (1989). Assessment of errors associated with harbour seal (*Phoca vitulina*) faecal sampling. *Journal of Zoology*, *219*, 101–111. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02569.x

Healy, K., Guillerme, T., Kelly, S. B. A., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2018). SIDER: An R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. *Ecography*, *41*, 1393–1400. https://doi.org/10.1111/ecog.03371

Hernandez, K. M., Bogomolni, A. L., Moxley, J. H., Waring, G. T., DiGiovanni, R. A. Jr, Hammill, M. O., Johnston, D. W., Sette, L., & Polito, M. J. (2019). Seasonal variability and individual consistency in gray seal (*Halichoerus grypus*) isotopic niches. *Canadian Journal of Zoology*, *97*(11), 1071–1077. https://doi.org/10.1139/cjz-2019-0032

Hirons, A. C., Schell, D. M., & St. Aubin, D. J. (2001). Growth rates of vibrissae of harbor seals (*Phoca vitulina*) and Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Canadian Journal of Zoology*, *79*, 1053–1061. https://doi.org/10.1139/z01-055

Hobson, K. A., Schell, D. M., Renouf, D., & Noseworthy, E. (1996). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, *53*, 528–533. https://doi.org/10.1139/f95-209

Huang, A., & Wand, M. P. (2013). Simple marginally noninformative prior distributions for covariance matrices. *Bayesian Analysis*, *8*, 439–452. https://doi.org/10.1214/13-BA815

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*, 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, *3*, 595–602. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Jones, E. L., McConnell, B. J., Smout, S., Hammond, P. S., Duck, C. D., Morris, C. D., Thompson, D., Russell, D. J. F., Vincent, C., Cronin, M., Sharples, R. J., & Matthiopoulos, J. (2015). Patterns of space use in sympatric marine colonial predators reveal scales of spatial partitioning. *Marine Ecology Progress Series*, *534*, 235–249. https://doi.org/10.3354/meps11370

Jones, M. E., & Barmuta, L. A. (1998). Diet overlap and relative abundance of sympatric dasyurid carnivores: A hypothesis of competition. *Journal of Animal Ecology*, *67*, 410–421. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00203.x

Kavanagh, A. S., Cronin, M. A., Walton, M., & Rogan, E. (2010). Diet of the harbour seal (*Phoca vitulina vitulina*) in the west and south-west of Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, *90*, 1517–1527. https://doi.org/10.1017/S0025315410000974

Kopp, D., Lefebvre, S., Cachera, M., Villanueva, M. C., & Ernande, B. (2015). Reorganization of a marine trophic network along an inshore–offshore gradient due to stronger pelagic–benthic coupling in coastal areas. *Progress in Oceanography*, *130*, 157–171. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.11.001

Kurle, C. M., Sinclair, E. H., Edwards, A. E., & Gudmundson, C. J. (2011). Temporal and spatial variation in the $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ values of fish and squid from Alaskan waters. *Marine Biology*, *158*(11), 2389–2404. https://doi.org/10.1007/s00227-011-1741-4

Leopold, M., Van Damme, C., Philippart, C., & Winter, C. (2001). *Otoliths of North Sea fish - Fish Identification key by means of otoliths and other hard parts*. World biodiversity database CD-ROM series. ETI (Expert Centre for Taxonomic Identification), University of Amsterdam, the Netherlands. https://otoliths-northsea.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus_ng/app/views/introduction/topic.php?id=3327&epi=87

Lerner, J. E., Ono, K., Hernandez, K. M., Runstadler, J. A., Puryear, W. B., & Polito, M. J. (2018). Evaluating the use of stable isotope analysis to infer the feeding ecology of a growing US gray seal (*Halichoerus grypus*) population. *PLoS One*, *13*, e0192241. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192241

Lesage, V., Hammill, M. O., & Kovacs, K. M. (1999). Functional classification of harbor seal (*Phoca vitulina*) dives using depth profiles, swimming velocity, and an index of foraging success. *Canadian Journal of Zoology*, *77*, 74–87. https://doi.org/10.1139/z98-199

Lundström, K., Hjerne, O., Alexandersson, K., & Karlsson, O. (2007). Estimation of grey seal (*Halichoerus grypus*) diet composition in the Baltic Sea. *NAMMCO Scientific Publications*, *6*, 177–196. https://doi.org/10.7557/3.2733

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, *101*(921), 377–385.

McConnell, B. J., Fedak, M. A., Lovell, P., & Hammond, P. S. (1999). Movements and foraging areas of grey seals in the North Sea. *Journal of Applied Ecology*, *36*, 573–590. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00429.x

McHuron, E. A., Walcott, S. M., Zeligs, J., Skrovan, S., Costa, D. P., & Reichmuth, C. (2016). Whisker growth dynamics in two North Pacific pinnipeds: Implications for determining foraging ecology from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, *554*, 213–224. https://doi.org/10.3354/meps11793

McHuron, E. A., Williams, T., Costa, D. P., & Reichmuth, C. (2020). Contrasting whisker growth dynamics within the phocid lineage. *Marine Ecology Progress Series*, *634*, 231–236. https://doi.org/10.3354/meps13204

McLean, M. J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., & Auber, A. (2019). Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. *Global Change Biology*, *25*, 660–674. https://doi.org/10.1111/gcb.14501

Mohn, R., & Bowen, W. D. (1996). Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: Modelling the impact on Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, *53*, 2722–2738. https://doi.org/10.1139/f96-239

Murie, D. J., & Lavigne, D. M. (1992). Growth and feeding habits of grey seals (*Halichoerus grypus*) in the northwestern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, *70*(8), 1604–1613. https://doi.org/10.1139/z92-221

Murtagh, F., & Legendre, P. (2014). Ward's hierarchical agglomerative clustering method: Which algorithms implement ward's criterion? *Journal of Classification*, *31*, 274–295. https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z

Ogloff, W. R., Yurkowski, D. J., Davoren, G. K., & Ferguson, S. H. (2019). Diet and isotopic niche overlap elucidate competition potential between seasonally sympatric phocids in the Canadian Arctic. *Marine Biology*, *166*, 103. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3549-6

Olsen, M., & Bjørge, A. (1995). Seasonal and regional variations in the diet of harbour seal in Norwegian waters. In A. S. Blix, L. Walløe, & Ø. Ulltang (Eds.), *Developments in Marine Biology* (pp. *4*, 271–285). Elsevier Science. https://doi.org/10.1016/S0163-6995(06)80030-2

Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *71*, 2141–2145. https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141

Pierce, G. J., & Boyle, P. R. (1991). A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Oceanography and Marine Biology*, *29*, 409–486.

Planque, Y., Huon, M., Caurant, F., Pinaud, D., & Vincent, C. (2020). Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify

foraging areas of two diving marine predators. *Marine Biology*, *167*, 25. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8

Poncet, S., Francou, M., Hemon, A., Frémau, M.-H., Elder, J.-F., Gicquel, C., Monnet, S., Rault, C., & Vincent, C. (2019). *Recensement annuel des colonies et reposoirs de phoques en France pour l'année 2018* (pp. 21). MilieuMarinFrance (Le service public d'information sur le milieu marin). France. Report in French. https://www.milieumarinfrance.fr/content/download/3494/file/Rapport%20recensement%20National-2018_VF.pdf

R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Reynolds, J. C., & Aebischer, N. J. (1991). Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: A critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review*, *21*, 97–122. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1991.tb00113.x

Ridoux, V., Spitz, J., Vincent, C., & Walton, M. J. (2007). Grey seal diet at the southern limit of its European distribution: Combining dietary analyses and fatty acid profiles. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, *87*, 255–264. https://doi.org/10.1017/S0025315407054634

Riou, P., Le Pape, O., & Rogers, S. I. (2001). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: Application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources*, *14*, 125–135. https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01110-X

Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., & Le Pape, O. (2010). Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research*, Proceedings of the Seventh International Symposium on Flatfish Ecology, Part I, *64*(1–2), 34–44. https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003

Ross, S. T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia*, *1986*, 352–388. https://doi.org/10.2307/1444996

Schoener, T. W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, *122*(2), 240–285. https://doi.org/10.1086/284133

SCOS (2018). *Special committee on seals: Scientific advice on matters related to the management of seal populations: 2018*. University of St Andrews, United Kingdom. http://www.smru.st-andrews.ac.uk/files/2019/05/SCOS-2018.pdf

Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., & Girardin, M. (2009). Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *81*, 149–159. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.008

Sentchev, A., & Yaremchuk, M. (2007). VHF radar observations of surface currents off the northern Opal coast in the eastern English Channel. *Continental Shelf Research*, *27*, 2449–2464. https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.06.010

Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L., & Rice, K. J. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, *40*, 415–436. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317

Sharples, R. J., Moss, S. E., Patterson, T. A., & Hammond, P. S. (2012). Spatial variation in foraging behaviour of a marine top predator (*Phoca vitulina*) determined by a large-scale satellite tagging program. *PLoS One*, *7*, e37216. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037216

SHOM (2015). *MNT Bathymétrique de façade Atlantique (Projet Homonim)*. diffusion.shom.fr. SHOM. http://dx.doi.org/10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84

Smith, L. A., Link, J. S., Cadrin, S. X., & Palka, D. L. (2015). Consumption by marine mammals on the Northeast U.S. continental shelf. *Ecological Applications*, *25*, 373–389. https://doi.org/10.1890/13-1656.1

Spitz, J., Dupuis, L., Becquet, V., Dubief, B., & Trites, A. W. (2015). Diet of the harbour seal *Phoca vitulina*: Implication for the flatfish nursery in the Bay of Somme (English Channel, France). *Aquatic Living Resources*, *28*, 11–19. https://doi.org/10.1051/alr/2015001

Spitz, J., Mariotti, L., Ridoux, V., Caillot, E., & Elder, J.-F. (2010). The diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at the southern limit of its European distribution (Normandy, France). *NAMMCO Scientific Publications*, *8*, 313–328. https://doi.org/10.7557/3.2696

Spitz, J., Ridoux, V., Trites, A. W., Laran, S., & Authier, M. (2018). Prey consumption by cetaceans reveals the importance of energy-rich food webs in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography, Multidisciplinary Integrated Surveys*, *166*, 148–158. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.09.013

Stan Development Team (2019). *Rstan: The r interface to Stan [Computer software manual]*. R package version 2.21.0. Stan Development Team. http://mc-stan.org

Svensson, C. J. (2012). Seal dynamics on the Swedish west coast: Scenarios of competition as Baltic grey seal intrude on harbour seal territory. *Journal of Sea Research*, *71*, 9–13. https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.03.005

ten Brink, H., Mazumdar, A. K. A., Huddart, J., Persson, L., & Cameron, T. C. (2015). Do intraspecific or interspecific interactions determine responses to predators feeding on a shared size-structured prey community? *Journal of Animal Ecology*, *84*, 414–426. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12305

Thompson, D., Duck, C. D., Morris, C. D., & Russell, D. J. F. (2019). The status of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the UK. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *29*, 40–60. https://doi.org/10.1002/aqc.3110

Thompson, D., Hammond, P. S., Nicholas, K. S., & Fedak, M. A. (1991). Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology*, *224*, 223–232. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04801.x

Thompson, P. M., Mcconnell, B. J., Tollit, D. J., Mackay, A., Hunter, C., & Racey, P. A. (1996). Comparative distribution, movements and diet of harbour and grey seals from Moray Firth, N. E. Scotland. *The Journal of Applied Ecology*, *33*, 1572–1584. https://doi.org/10.2307/2404795

Thompson, P. M., Miller, D., Cooper, R., & Hammond, P. S. (1994). Changes in the distribution and activity of female harbour seals during the breeding season: implications for their lactation strategy and mating patterns. *Journal of Animal Ecology*, *63*, 24–30. https://doi.org/10.2307/5579

Tucker, S., Bowen, W. D., & Iverson, S. J. (2007). Dimensions of diet segregation in grey seals *Halichoerus grypus* revealed through stable isotopes of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$). *Marine Ecology Progress Series*, *339*, 271–282. https://doi.org/10.3354/meps339271

Tucker, S., Bowen, W. D., & Iverson, S. J. (2008). Convergence of diet estimates derived from fatty acids and stable isotopes within individual grey seals. *Marine Ecology Progress Series*, *354*, 267–276. https://doi.org/10.3354/meps07263

Tuset, V. M., Lombarte, A., & Assis, C. A. (2008). Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Scientia Marina*, *72*, 7–198. https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72s17

van Neer, A., Jensen, L. F., & Siebert, U. (2015). Grey seal (*Halichoerus grypus*) predation on harbour seals (*Phoca vitulina*) on the island of Helgoland, Germany. *Journal of Sea Research*, *97*, 1–4. https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.11.006

Van Parijs, S. M., Thompson, P. M., Tollit, D. J., & Mackay, A. (1997). Distribution and activity of male harbour seals during the mating season. *Animal Behavior*, *54*, 35–43. https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0426

Vincent, C., Huon, M., Caurant, F., Dabin, W., Deniau, A., Dixneuf, S., Dupuis, L., Elder, J.-F., Fremau, M.-H., Hassani, S., Hemon, A., Karpouzopoulos, J., Lefeuvre, C., McConnell, B. J., Moss, S. E. W., Provost, P., Spitz, J., Turpin, Y., & Ridoux, V. (2017). Grey and harbour

seals in France: Distribution at sea, connectivity and trends in abundance at haulout sites. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Abundance, Distribution and Habitats of Atlantic and Mediterranean Marine Megafauna*, *141*, 294–305. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.04.004

Vincent, C., Planque, Y., Brévart, C., Leviez, F., Karpouzopoulos, J., Monnet, S., Dupuis, L., Fremau, M.-H., Ruellet, T., Decomble, M., Caurant, F., & Spitz, J. (2018). *Eco-Phoques: Bases scientifiques pour une meilleure connaissance des phoques et de leurs interactions avec les activités humaines en Manche Nord-Est* (pp. 127). (Rapport final de projet pour la région Hauts-de-France et l'AFB). France. Report in French. https://parc-marin-epmo.fr/media/239/download

Wilson, L. J., & Hammond, P. S. (2019). The diet of harbour and grey seals around Britain: Examining the role of prey as a potential cause of harbour seal declines. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *29*, 71–85. https://doi.org/10.1002/aqc.3131

Zhao, L., & Schell, D. M. (2004). Stable isotope ratios in harbor seal *Phoca vitulina* vibrissae: Effects of growth patterns on ecological records. *Marine Ecology Progress Series*, *281*, 267–273. https://doi.org/10.3354/meps281267

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Planque Y, Spitz J, Authier M, Guillou G, Vincent C, Caurant F. Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). *Ecol Evol*. 2021;11:10004–10025. https://doi.org/10.1002/ece3.7739

– Article 3 –

Publié dans *Ecology and Evolution* (septembre 2021)

Fine-scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic

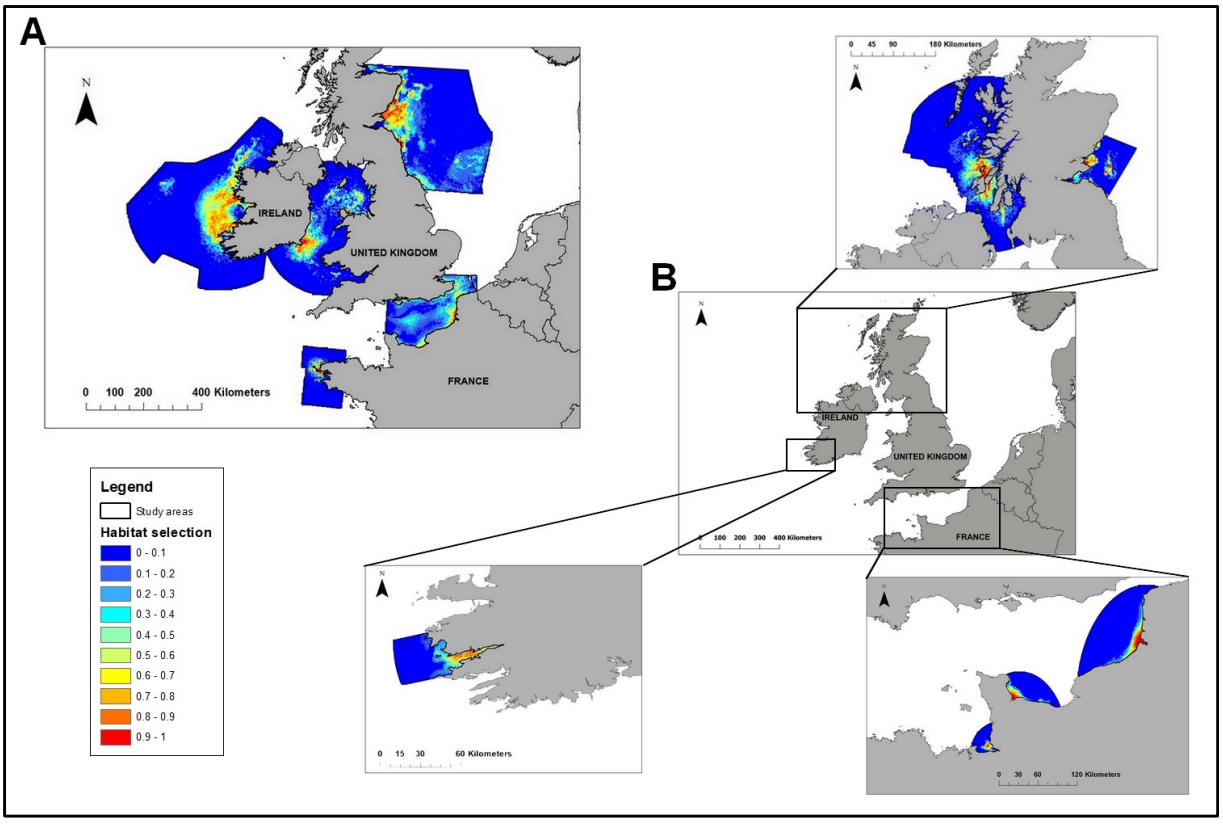
Mathilde Huon[1,2], Yann Planque[1], Mark John Jessopp[3,4], Michelle Cronin[2,3], Florence Caurant[1,2], Cécile Vincent[1]

[1]Centre d'Etudes Biologique de Chizé, CEBC, UMR 7372 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[2]Observatoire PELAGIS, UMS 3462 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[3]MaREI Centre, Environmental Research Institute, University College Cork, Cork, Ireland

[4]School of Biological, Earth & Environmental Sciences, University College Cork, Cork, Ireland



Comment le citer : Huon M, Planque Y, Jessopp M J, Cronin M, Caurant F, Vincent C (2021) Fine-scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic. Ecology and Evolution 11:12349-12363. https://doi.org/10.1002/ece3.7934

Check for updates

Received: 17 November 2020 | Revised: 2 May 2021 | Accepted: 27 May 2021

DOI: 10.1002/ece3.7934

ORIGINAL RESEARCH

Ecology and Evolution Open Access WILEY

Fine-scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic

Mathilde Huon[1,2] | Yann Planque[1] | Mark John Jessopp[3,4] | Michelle Cronin[3] | Florence Caurant[1,2] | Cécile Vincent[1]

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS –La Rochelle Université, La Rochelle, France

[2]Observatoire Pelagis, UMS 3462 CNRS - La Rochelle Université, Pôle analytique, La Rochelle, France

[3]MaREI Centre, Environmental Research Institute, University College Cork, Cork, Ireland

[4]School of Biological, Earth & Environmental Sciences, University College Cork, Cork, Ireland

Correspondence
Mathilde Huon, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS – La Rochelle Université, 5 allée de l'océan, 17000 La Rochelle, France.
Email: mathilde.huon@univ-lr.fr

Funding information
National Geographic Global Exploration Fund; Department of Communications, Marine and Natural Resources; French Ministary in charge of research, Grant/Award Number: PhD scholarship; Parc Naturel Marin d'Iroise; National Parks and Wildlife Service; Higher Education Authority of Ireland; Regional Council of Poitou Charente; Inland Fisheries Ireland

Abstract

Habitat selection and spatial usage are important components of animal behavior influencing fitness and population dynamic. Understanding the animal–habitat relationship is crucial in ecology, particularly in developing strategies for wildlife management and conservation. As this relationship is governed by environmental features and intra- and interspecific interactions, habitat selection of a population may vary locally between its core and edges. This is particularly true for central place foragers such as gray and harbor seals, where, in the Northeast Atlantic, the availability of habitat and prey around colonies vary at local scale. Here, we study how foraging habitat selection may vary locally under the influence of physical habitat features. Using GPS/GSM tags deployed at different gray and harbor seals' colonies, we investigated spatial patterns and foraging habitat selection by comparing trip characteristics and home-range similarities and fitting *GAMMs* to seal foraging locations and environmental data. To highlight the importance of modeling habitat selection at local scale, we fitted individual models to colonies as well as a global model. The global model suffered from issues of homogenization, while colony models showed that foraging habitat selection differed markedly between regions for both species. Despite being capable of undertaking far-ranging trips, both gray and harbor seals selected their foraging habitat depending on local availability, mainly based on distance from the last haul-out and bathymetry. Distance from shore and tidal current also influenced habitat preferences. Results suggest that local conditions have a strong influence on population spatial ecology, highlighting the relevance of processes occurring at fine geographical scale consistent with management within regional units.

KEYWORDS

central place foragers, foraging activity, GPS/GSM telemetry, habitat selection, local scale

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2021 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

1 | INTRODUCTION

Understanding species' distribution and relationships with habitat is central in ecology and to the development of strategies for wildlife management and conservation (Morris, 2003; Rhodes et al., 2005). This is particularly true in marine ecosystems as oceans face increasing threats from overexploitation and habitat destruction (Halpern et al., 2008; Jones et al., 2018). In this ecosystem, distribution of a species is shaped by interactions between internal (i.e., species' physiological tolerance, dispersal and reproductive strategies) and external factors (i.e., environmental features and regional richness). Depending on these different pressures, individuals disproportionately use the available conditions and resources, defining habitat selection (Mayor et al., 2009). This habitat selection differs from use or association as it implies choice and is commonly measured as use relative to availability or as use versus non-use (Mayor et al., 2009). Habitat selection is an important component of animal behavior and a key determinant of individual survival, reproductive success, and ultimately population dynamic. Habitat selection can be defined at different scales (Johnson, 1980). Firstly, a coarse-scale selection pertains the selection of species geographical range, determined by the dispersal and ability of species to relocate (Morris, 1992). At smaller (i.e., local) scale, habitat selection determines the use of various habitat characteristics of an individual or a social group within a home range. In the case of central place foragers, such as seabirds and pinnipeds, habitat selection at local scale is mainly performed around the colony. Then, in a metapopulation composed of different colonies in distinct geographical areas, habitat selection will vary locally due to the variation in physical habitat features and community structure. Furthermore, intra- and interspecific interactions might also drive spatial usage and consequently habitat selection through resource exploitation (i.e., prey depletion, Vance, 1984). The majority of studies on habitat selection of central place foragers focus on only one or two colonies within the metapopulation but few have compared the habitat selection across multiple colonies through a global analysis to establish a metapopulation-level framework (e.g., Wakefield et al., 2017). However, understanding the causes of variation in habitat selection for local populations and determining how trends can be organized in space and time represents a major challenge in ecology (Fortin et al., 2008). Such an approach allows the development of coherent explanatory frameworks that carry across discrete populations and provide insights into phenotypic plasticity and eco-evolutionary dynamics.

Selection of resources can be considered as the expression of different behavior forms (i.e., dispersal and migration) of an animal in a particular environment (Schoener, 1969). At a local scale, foraging behavior is perceived as the major behavior which ultimately influences reproductive success and survival rates (Breed et al., 2009; Morris, 1992) and was already taken into account in different studies focusing on habitat selection (Donazar et al., 1993; Duchamp et al., 2004; Monsarrat et al., 2013). Several studies on the ecology of marine central place foragers, such as pinnipeds and seabirds, used telemetry devices to incorporate foraging behavior in their analyses (Guinet et al., 1997; Hamer et al., 2001; Jonsen et al., 2007; Shiel et al., 1999).

In the Northeast Atlantic, gray seals (*Halichoerus grypus*) and harbor seals (*Phoca vitulina*) are two sympatric species occurring along the European continental, Irish and British coasts, with differing population trends (SCOS, 2017). Gray seal's and harbor seal's core populations are located in the UK with an estimated 141,000 and 43,500 seals, respectively (SCOS, 2017). In France and Ireland, colonies of both species are located at their southern and western limit of their European range, respectively. Seals move regularly between colonies and can remain at sea for a long period. However, they display a high degree of site fidelity and mainly forage around their haulout sites (Cronin et al., 2013; Huon et al., 2015; McConnell et al., 1999; Sjöberg & Ball, 2000). Both species are generalist and benthic feeders. Their diets vary regionally and seasonally (Breed et al., 2006; Hammond et al., 1994; McConnell et al., 1999; Spitz et al., 2010). Colonies of both species are located across a range of habitats and diet composition is likely related to prey availability and abundance surrounding the haulout region (Gosch et al., 2019).

This context represents an excellent case for comparing intra- and interspecific foraging habitat selection and spatial usage at local scale and to establish an interesting framework for seal species' metapopulations. Many gray and harbor seals have been tracked from different colonies in the Northeast Atlantic, with analysis focusing on habitat selection from only one or two sites (Aarts et al., 2008; Bailey et al., 2014; Huon et al., 2015); or at the population scale (Jones et al., 2015) pooling multiple datasets. In this study, we combined for the first time several datasets for the assessment of foraging habitat selection across the wider population, but at local scale. Analyzing the data in this way enables new insights into gray and harbor seal's ecology across the Northeast Atlantic. We aimed at 1) studying the foraging habitat selection of gray and harbor seals at a colony (i.e., local) scale and 2) investigating the relationship between population trends and physical habitat features on the seals' spatial patterns and foraging habitat selection.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study areas

Gray seals were tracked in 5 regions (Figure 1, Appendix S1): the Irish Continental Shelf (*ICS;* seals were tagged on the Blasket Island), the Irish Sea (seals were tagged at Wexford), the Firth of Tay (*FoT*, representing the core population), the Eastern English Channel (EEC; seals tagged in the Baie de Somme, *BdS*), and the Iroise Sea (where gray seals are at the southern limit of their European range). Harbor seals were tracked in 4 regions: the Kenmare Bay, the Inner Hebrides, the Firth of Tay, and the English Channel, including the haulout sites of the *Baie du Mont Saint Michel (BdM)*, the *Baie des Veys (BdV)* and the *Baie de Somme*. Local seal numbers for each site was defined as follows: The raw number of individuals hauling out in each site during August (harbor seal molt, in 2012 for Irish sites, and 2013 for

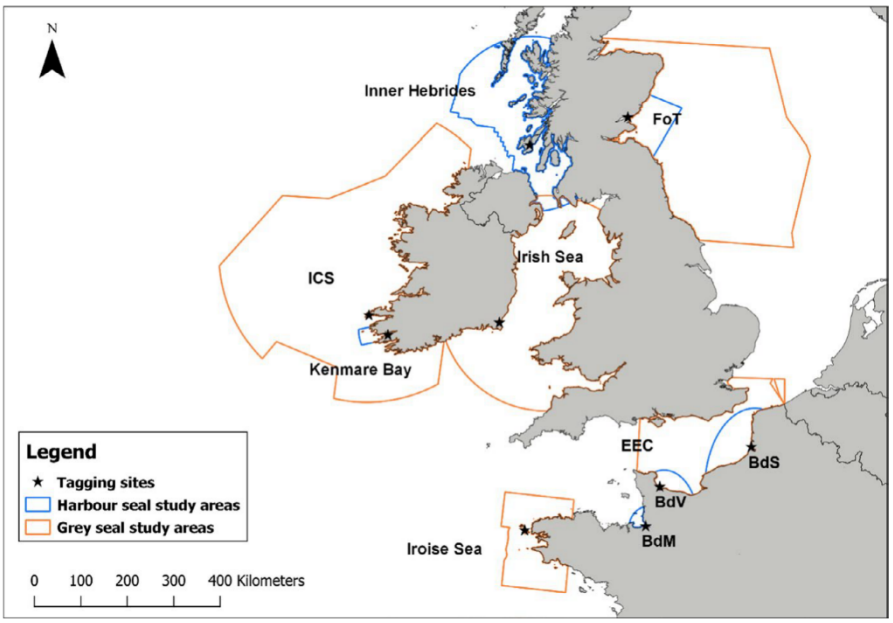


FIGURE 1 Map of the different study areas for gray seals (in orange): Irish Continental Shelf (ICS), Irish Sea, Firth of Tay (FoT), Iroise Sea, and Eastern English Channel (EEC); and harbor seals (in blue): Kenmare Bay, Inner Hebrides, Firth of Tay (FoT), Baie du Mont Saint michel (BdM), Baie des Veys (BdV), and Baie de Somme (BdS); including the tagging sites (black stars)

Scottish and French sites) was corrected with a conversion factor to consider the proportion of seals at sea during the surveys. These conversion factors were 0.72 and 0.24 (SCOS, 2020), respectively, for harbor seals and gray seals. When seals haul out continuously along the shore, a radius of 50 km was chosen around the capture site to count the raw number of seals. These calculations gave an estimate of local gray seal numbers of 488 seals for ICS, 996 in the Irish Sea (Duck & Morris, 2013), 2,008 in the FoT (Morris et al., 2021), 542 in the Iroise Sea, and 688 in the EEC (Vincent et al., 2017). Local harbor seals numbers were estimated at 476 in the Kenmare Bay (Duck & Morris, 2013), 4,411 in the Inner Hebrides, 69 in the FoT (Morris et al., 2021), 107 in the BdM, 152 in the BdV, and 629 in the BdS (Vincent et al., 2017) seals, respectively. Within all regions where both species are hauling out (Inner Hebrides, FoT, and EEC), we obtained tracking data from both species at FoT and EEC, providing the opportunity to study potential influence of interspecific interactions on foraging habitat selection and spatial usage.

2.2 | Data description

2.2.1 | Seal handling and tagging

One hundred and two seals were caught and tagged in total (all tagging sites combined) between 2008 and 2014 by the University of La Rochelle (France), the Sea Mammal Research Unit (St Andrews University, UK), and University College Cork (Ireland), representing 46 gray seals and 56 harbor seals (Table 1). Seals were caught around and/or on their haulout sites after the molting period to optimize the tracking duration (as tags were glued on the fur), under licenses issued by the French ministry of the environment for France (Licenses Nos: 01/161/AUT, 01/525/AUT, 03/380/AUT, 05/475/AUT, 05/485/AUT, 06/82/AUT, 07/481/AUT, 08/346/DEROG, 08/347/DEROG, 10/102/DEROG, 11/873/DEROG,11/874/DEROG, and 13/422/DEROG.); by the National Parks & Wildlife Service (License Nos: C35/2008, C014/2012, C0019/2011, C04/C023/2013, and C016/2014), the Irish Health Products Regulatory Authority for Ireland (Project License AE19130/P004); license provided by UK Home (Licenses Nos: #60/2589, #60/3303 and #60/4009) in accordance with the Animals Scientific Procedures Act 1986 and the Scottish Government under the Conservation of Seals Act (1970) and the Marine (Scotland) Act (2010), and under license from Marine Scotland. Seals were fitted with Fastloc™ GPS/GSM tags developed by the Sea Mammal Research Unit that included a wet/dry sensor to determine whether the seal was hauled out, swimming at the surface, or diving. Haulout events started when the sensor was continuously dry for more than 10 min and ended when it was continuously wet for 40 s. GPS locations were attempted every 20 min resulting in irregular location intervals when seals were underwater or in areas of poor satellite coverage. Diving was recorded when a seal reached a depth greater than 1.5 m, with start and end time of dive, maximum depth, dive duration, and nine intermediate dive points recorded for each dive. The location of each dive was spatially interpolated from the true GPS locations. The recorded data were relayed through onboard mobile phone with GSM modem (Sea Mammal Research Unit, St Andrews University[1]). Some of these data were already used in previous publications (Table 1).

2.2.2 | Breeding and molting period

During the breeding and molting periods, seals tend to strongly reduce their foraging activities, increasing the amount of time spent hauled out, or staying close to their haulout sites (Boness, 1984; Caudron et al., 2009; Lidgard et al., 2003). We aimed to focus on foraging activities outside these periods when seals need to replenish their body reserves and are less constrained to haulout sites. Data obtained during the breeding (September to December for gray

TABLE 1 Details of gray and harbor seals fitted with GPS/GSM tags in the different study areas: Iroise Sea, Eastern English Channel (EEC), Irish Sea; Irish Continental Shelf (ICS), Firth of Tay (FoT) for gray seals; Baie du Mont Saint Michel (BdM), Baie des Veys (BdV), Baie du Somme (BdS), Kenmare Bay, Inner Hebrides, and FoT

Species	Country	Catching area	Number of Seals	Number of males	Number of females	Body Mass (Kg ± *SD*)	Body length (cm ± *SD*)	Tracking duration (days ± *SD*)	Number of filtered points	Number of dive points	Number of foraging dive points	Publication
Gray seal	France	Iroise Sea	10	8	2	120 ± 54	166 ± 24	190 ± 29	62,092	303,910	71,588	Huon et al. (2015)
	France	EEC	8	8	0	135 ± 34	172 ± 20	178 ± 50	24,714	289,435	61,101	Planque et al. (2020)
	Ireland	Irish Sea	8	5	3	132 ± 36	177 ± 18	122 ± 84	28,770	179,550	73,514	Cronin et al. (2016)
	Ireland	ICS	10	2	8	104 ± 29	156 ± 12	192 ± 77	26,627	359,845	119,948	Gosch et al. (2014)
	Scotland	FoT	9	4	5	115 ± 24	171 ± 11	191 ± 66	17,239	300,084	112,163	Jones et al. (2015)
Harbor Seal	France	BdM	6	3	3	76 ± 19	135 ± 12	95 ± 45	13,048	117,910	19,408	Vincent et al. (2010)
	France	BdV	12	9	3	71 ± 9	133 ± 11	138 ± 40	25,765	182,074	46,225	Vincent et al. (2010)
	France	BdS	10	9	1	81 ± 11	142 ± 6	134 ± 53	13,201	388,368	62,145	Planque et al. (2020)
	Ireland	Kenmare bay	10	7	3	72 ± 11	139 ± 11	99 ± 48	11,269	276,247	78,170	Cronin et al. (2009)
	Scotland	Inner Hebrides	10	4	6	78 ± 11	143 ± 5	136 ± 121	45,014	202,700	57,707	Jones et al. (2015)
	Scotland	FoT	8	6	2	87 ± 14	144 ± 7	106 ± 43	39,305	224,982	54,329	Jones et al. (2015)

seals, June to July for harbor seals) and early molting (January to February for gray seals and August to September for harbor seals) periods were excluded from the analyses.

2.2.3 | Return-trip selection

In the Northeast Atlantic, harbor seals undertake short movements from their haulout sites (10–20 Km) and show long-term site fidelity (Ries et al., 1997; Tollit et al., 1998; Vincent et al., 2010). In contrast, telemetry on gray seals showed frequent movements between colonies (McConnell et al., 1999). They can alternate return trips to their haulout site in specific areas (within areas where most of their foraging activities occur) but they also frequently travel over hundreds of kilometers to distinct haulout site (SCOS, 2017). To study habitat selection and spatial usage of gray seals, we only selected individuals' foraging return trips around the tagging colony (i.e., defined as haulout sites grouping), excluding travel trips and return trips from other areas (McConnell et al., 1999).

2.2.4 | Explanatory variables

Based on seals' benthic foraging behavior (Bjørge et al., 1995; Hindell et al., 1991; LeBoeuf et al., 1988; Thompson et al., 1991), we used three environmental variables to identify habitat (Appendix S2). Bathymetry was obtained from the European Marine Observation and Data Network (*EMODnet*), with a grid size resolution of 0.125×0.125 min.^{2} Sediment data were obtained from the *MESH_EUNIS* model (Mapping European Seabed Habitat project), which predicts habitat types with a spatial resolution of 300 m. Sediment types were based on a simplified FOLK classification system (Folk, 1954) and limited to the most dominant types: rock, mud, sand, gravel, coarse, and mixed sediments. We used different tidal current datasets for Irish, Scottish, and French areas, scaled to similar resolutions for inter-site comparison. Datasets for the French study areas were obtained from *Previmer* (Lecornu & De Roeck, 2009) for the tracking period. These were created from the MARS 2D model with a resolution of 250m and were available at an hourly scale. The Irish Marine Institute provided tidal current data for the Irish Continental Shelf and the Irish Sea[3]. Data were obtained from a numerical model with a spatial resolution varying between 1.2 Km and 1.5 Km and corresponded to surface tidal current at 3 hr interval. This dataset did not cover the Kenmare bay (for which no tidal current data were available). We averaged model datasets for the French and Irish areas, respectively, in order to represent the tidal strength in space irrespective of instant tidal phases (ebb, slack, or rising tide). Tidal current data for Scottish sites were obtained from the Web vision renewable website and were calculated from the ABP mer model (*Atlas of UK marine Renewable Energy Resources 2008*[4]). These data corresponded to the peak current speed of a mean spring tide ($m.s^{-1}$), with a spatial resolution decreasing from 200 m to 5 Km from inshore to offshore areas.

The distance between each GPS location and the last haulout and the distance to the shore were also included as explanatory variables to describe accessibility to the environment (Aarts et al., 2008). The geodesic distance to the last haulout visited was calculated using the *LC.dist* function from the *Marmap* package (Pante & Simon-Bouhet, 2013) in R *v 3.3.3* (R core Team 2017). Distance from shore was calculated as the straight-line distance to the closest point along the coast using ArcGIS *v 10.5* (Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, CA, 2017) "Nearest" function.

2.3 | Foraging habitat selection

2.3.1 | Identification of seals foraging dives

We identified foraging behavior using a vertical approach based on two diving criteria: the dive shape and vertical descent speed (Planque et al., 2020). First, we excluded dives with a maximum depth <3 m and a dive duration <30 s, considering that these very shallow and short dives are unlikely to be foraging dives. The two dive criteria indicating benthic foraging were determined at the individual level to consider potential inter-individual variability in diving due to physiological conditions, swimming capacities, and individual strategies (Austin et al., 2006; Beck et al., 2003), as suggested by Planque et al. (2020). Dive-shape was determined using the *Time Allocation at Depth* index (Fedak et al., 2001). TAD values vary from 0 to 1, where 0 correspond to dives close to the surface (i.e., when the animal spent most of its dive time at a shallower depth than the maximum depth) and 1 represents "U-shape" dives (i.e., when the animal spent most of its dive time at the maximum depth). Harbor and gray seals are generally considered benthic feeders and therefore mostly perform U-shaped dives when they forage. Following Planque et al. (2020), we selected the most U-shaped dives for each individual by selecting 25% of the highest TAD values. Because U-shaped dives with a very low vertical descent speed are more likely associated with resting/sleeping behavior, we excluded a further 10% of the most U-shaped with the lowest vertical descent speeds for each individual. We therefore selected ~22.5% of all dives that are more likely associated with foraging, and we used the interpolated location of these dives in habitat selection models.

2.3.2 | Use-availability design

Following the use-availability design (Keating & Cherry, 2004), we assessed the foraging habitat selection by comparing the environmental characteristics of foraging dive locations to those of randomly generated points (i.e., pseudo-absences), representing the habitat availability (Aarts et al., 2008; Johnson et al., 2006; Keating & Cherry, 2004; Lele & Keim, 2006). Two pseudo-absences per foraging dive point were created locally for each individual seal within the different study areas using the package *sp* in R. These random points were created in each study area within buffers three times the size of local population Minimum Convex Polygon (Burgman & Fox, 2003) of all seals' dive locations, limited by the continental shelf (seals do not travel further offshore). For the *EEC* and the *FoT*, where both species were present, one buffer was created for each species.

2.3.3 | Modeling analyses

We fitted *generalized additive mixed models* (GAMM) to the data, with the *gam* function *mgcv* R package. We used a binomial family argument with a *logit-link* function to estimate the parameters of an *inverse-logit* selection model based on seal foraging dives and random points (Johnson et al., 2006). Foraging dives and pseudo-absences were the response variable, taking the values 1 and 0, respectively. To consider intra-individual autocorrelation, we included individual as a random effect. Environmental variables were treated as fixed effects. Bathymetry, tidal current, distance from shore, and distance from the last haulout were included as continuous variables; sediments were treated as categorical variable. When one sediment type was over-represented, the model was forced to consider this sediment type as reference level (otherwise reference sediment type was included alphabetically). The multicollinearity between covariates was assessed using the VIF value (Kutner et al., 2004). The best model was selected using the AIC (Akaike, 1973). Firstly, we fitted one model per site for each species to focus at the local scale. Secondly, to highlight the importance of modeling habitat selection around colonies, particularly when local habitat characteristics differ, we also fitted a global model for each species using pooled data from all colonies and included "site" as a random factor. We did not include Kenmare for harbor seals' global model, as tidal current dataset was not available for this area. However, as we had problem of convergence when running global model, we only included one diving point on three. For models fitted for each colony, we calculated the importance of each covariate using the prediction function of the GAMM, providing an index of the relative importance of each covariate in the chosen model. Maps of habitat selection predicted by the model were created with ArcGIS for all sites.

2.4 | Influence of intra- and interspecific interactions on spatial patterns and home-range segregation

Trip characteristics and measures of similarity between home ranges were used to evaluate the influence of intra- and interspecific interactions on spatial patterns, to get complementary information on foraging habitat selection. For each species, trips with duration lower than 3 hr were removed as they were considered to be in the vicinity of haulout sites (Cronin et al., 2013). We used trip duration and maximum distance from the haulout sites (values were log-transformed to correct for non-normal distribution). Interpolated tracks were used for these trip characteristics. To reduce sampling bias (between areas where seals spend more time diving or out of the water), we

interpolated all GPS locations every 20 min using straight-line interpolation. We assumed that each trip made by an individual seal was independent from the others. Shapiro and Bartlett tests were firstly used to test the normality and homoscedasticity of the data by using the functions *shapiro.test* and *bartlett.test* from the package *Stat* in R. If the normality and homoscedasticity were validated, ANOVA was used for comparing means of trip characteristics between the different sites; if not, we used a Kruskal–Wallis test (respectively *aov* and *kruskal.test* function). When the intervariability was validated, a post hoc test was used for pairwise comparison. We used a Tukey HSD test (*TukeyHSD* function) in the case of ANOVA; and the dunn test (*dunn.test* function in the *dunn.test* R package) in the case of Kruskal–Wallis. In addition, to test if the number of seals in the colony (i.e., density dependence) influence the spatial patterns, we fitted a linear effect model for each metric and species using the *lme* function of the *nlme* R package. Trip duration and maximum extent were used as response variable and were log-transformed, number of seals at the colony and latitude were used as explanatory and continuous variables, and site was included as a random factor. The best model was selected using AIC criteria. We used the *Bhattacharyya's affinity* index (BA; Bhattacharyya, 1943) to quantify spatial overlap in home range. This method quantifies the spatial overlap between two population spatial distribution (Fieberg et al., 2005) and provides a value ranging from 0 (i.e., no overlap or complete segregation) to 1 (i.e., complete overlap). We applied the BA on the 95% Kernel density of foraging dive locations between individuals of the same colony to study the influence of colony size (i.e., indirectly the density dependence), and between species when both species were tracked around the same colony (i.e., FoT and EEC) to study the influence of interspecific interactions. We used the *Kerneloverlaphr* function of the package *adehabitatHR* in R (Calenge, 2006; Fieberg, 2014).

3 | RESULTS

3.1 | Foraging habitat selection

Only results obtained for models fitted at local scale are presented in this section. Global models highlighted an influence of colony in the foraging habitat selection ($p < .05$). Although overall the results obtained by the two types of models were mostly similar, some ecological inconsistencies were observed (i.e., positive influence of bathymetry for harbor seals in French colonies or distance from shore for gray seals in the EEC, in the predictions of foraging habitat selection, Appendices S4 and S5), suggesting a homogenization issue in the models.

3.1.1 | Gray seal foraging habitat selection

438,314 dive points were identified as foraging dive locations across all study areas (Table 1, Appendix S3). The details of the model selected for each site are presented (Table 2, Appendix S6). The explained deviances for all sites were relatively high (Table 2), varying between 31% (for the EEC) and 78% (for the Iroise Sea). For most sites, the distance from the last haulout accounted for most of the explained variance, varying from 45% (FoT) to 76% (Iroise Sea). The second variable having a strong influence on the habitat selection was the bathymetry, varying from 15% (Iroise Sea) to 40% (FoT) of the explained deviance. These two parameters had a negative influence on foraging habitat selection; gray seals tended to select foraging habitat close to their haulout sites and in shallower waters. Distance from shore explained 10% or more in some of the study areas. Tidal current and sediments combined accounted for less than 10% of the explained deviance, but the influence of these variables differed among sites. In the EEC and ICS, gray seals selected habitat further than 20 Km and 200 Km from shore, respectively. Conversely, gray seals selected their foraging habitat less than 50 Km from shore in the Irish Sea. Tidal current speed had a positive influence on gray seals' foraging habitat selection in the Irish Sea. For the other sites, seals selected a minimum value of tidal current speed (1.5 and 0.4 m/s for the Iroise Sea and the FoT, and 0.6 m/s for the EEC). Gray seals selected different types of sediments in the different study areas. Habitat close to the colonies was highly selected in all study areas (Figure 2). This was particularly true for the Iroise Sea and the Irish Sea, where gray seals mainly selected their foraging habitat in shallow waters around tidal areas, where they haul out.

TABLE 2 Influence of environmental characteristics on gray seal's habitat selection and explained deviance in percentage (%ED) for each study area

Study Area (*%ED*)	Dist_HL	Dist_Shore	Bathymetry	Tidal current	Sediments
Iroise Sea (*78.3%*)	**76%**		**15%**	**2%**	**5%** Mixed sed.
EEC (*30.9%*)	**56%**	**4%** 20 km		**9%** 1.5 m/s / 0.6 m/s	**25%** Mud
ICS (*66%*)	**58%**	**14%** 200 Km	**25%**	**1%**	**2%** Rock, coarse & mixed sed.
Irish Sea (*65.8%*)	**72%**	**10%** 50 km	**10%**	**6%** 0.5 m/s	**<1%** Mud, rock, sand
FoT (*51.8%*)	**45%**		**40%** 100 m	**1%** 0.4 m/s	**<1%** Coarse sed

Note: For each environmental variable the percentage of the explained deviance is showed (in bold). Gray boxes indicate variables dropped by the model selection.

3.1.2 | Harbor seal foraging habitat selection

359,001 dive points were identified as foraging dive locations across all study area (Table 1, Appendix S3). Details of the models selected for each site are presented in Table 3. The overall explained deviance (ED) was relatively high (Table 3, Appendix S7) varying from 30.9% (BdV) to 78.3% (BdM). Distance from the last haulout (91% of ED for the Inner Hebrides), the distance from shore (92% of ED for the BdS), and the bathymetry (62% of ED for the BdV) predominantly explained the deviances. The distance from the last haulout had a negative influence for all sites, that is, harbor seals selected their foraging habitat close to their haulout sites. The influence of distance from shore and bathymetry were more contrasted. For BdS and Kenmare bay, harbor seals selected short distances from shore. Nevertheless, in the Inner Hebrides and FoT, harbor seals selected their foraging habitat at 20 and 40 Km from the coast, respectively. Harbor seals selected habitat in shallow waters in the BdM and the BdV. In the Inner Hebrides and the FoT, they selected depths at 40 and 25 m, respectively. Tidal current and sediment together only explained less than 10% of the deviance, except for the Firth of Tay where tidal current explained 55% of the deviance. Habitat selection was highest along the coastline for the BdS, and within the bays for the BdM, the BdV and Kenmare bay (Figure 2). In the Inner Hebrides and the FoT, harbor seals selected their foraging habitat in inshore and in distance to the shore.

3.2 | Influence of intra- and interspecific interactions on spatial usage and home-range segregation

For each site and species, the hypotheses of normality and homoscedasticity of trip duration and maximum extent were rejected ($p < .05$) leading to the use of the nonparametric Kruskal–Wallis test and Dunn test as a post hoc test. For both metrics and both species, the model containing only latitude was selected (Table 4) and its influence was not significant in all cases. Seal numbers at the colony did not influence the spatial pattern of each species.

3.2.1 | Gray seals' trip characteristics

Means of trip durations were significantly different between sites ($p < .05$, Figure 3, Appendix S4). Most of the pairwise-site comparisons were significantly different (8/10, $p < .05$). Trip durations were higher for the Irish Sea (median = 3.17 hr; IQR = 1.98 hr) and shorter in the EEC (median = 1.92 hr; IQR = 1.17 hr). Means of maximum extents differed among areas ($p < .001$, Appendix S4). All pairwise comparisons were significantly different ($p < .05$) except for the EEC versus FoT ($p = .09$). Maximum extents were longer for the FoT (median = 2.70 Km; IQR = 2.63 Km) and lower for the ICS (median = 0.626 Km; IQR = 4.30 Km).

3.2.2 | Harbor seals' trip characteristics

Means of trip durations were significantly different between study areas ($p < .001$, Figure 3, Appendix S5). Most of the pairwise-site comparisons were significant. Trip durations were higher for the Inner Hebrides (median = 2.90 hr; IQR = 1.29 hr), where the individual range was also high and lower for the FoT (median = 2.26 hr; IQR = 1.19). Means of maximum extent differed among sites ($p < .05$). Ten pair-sites over 17 were significantly different (Figure 3, Appendix S5). Trip maximum extents were higher for the Inner Hebrides (median = 1.94 Km; IQR = 1.94 Km) and lower in the Firth of Tay (median = 1.53 Km; IQR = 1.37 Km).

3.2.3 | Measure of similarity in home ranges

Within each site, gray seals individually segregated their spatial usage, indicated by a relative low BA values varying from 0.02 ± 0.12 (Irish Sea) to 0.18 ± 0.18 (ICS) (Figure 3). Overlaps of individual spatial usage were highlighted for harbor seals in the BdM (0.87 ± 0.12), BdV (0.75 ± 0.19), BdS (0.73 ± 0.15), and the Kenmare Bay (0.65 ± 0.19). Conversely, a low BA value was observed for the Inner Hebrides (0.04 ± 0.22). The interspecific comparison between gray seals and harbor seals showed low median value for the FoT (0.01 ± 0.05) and the EEC (0.09 ± 0.17), indicating spatial segregation.

4 | DISCUSSION

This study highlights the importance of local-scale effects in understanding the relationship between animals and their environment, particularly in the case of metapopulations where local population trends and physical habitat features vary regionally. By incorporating tracking data from multiple colonies in the Northeast Atlantic (including core population and limit range), our study provides new knowledges on the foraging habitat selection and spatial distribution of gray and harbor seals.

One hundred and two individuals of both species were tracked by telemetry from different colonies from the limit of their range (France and Ireland) to their core population (Scotland), thus depicting habitat selection similarities and differences at the metapopulation level. This represents one of the most extensive datasets available for these species and covers colonies in the core and distributional limits. This compares favorably with habitat selection and spatial usage studies in seabird species (Wakefield et al., 2017) despite a lack of dedicated program for telemetric monitoring of seals at the metapopulation level in the North-East Atlantic. Previous studies on the ecology of marine mammals, and more specifically pinnipeds, at a comparatively large scale were also based on a compilation of several datasets from different sites to identify habitat use at a global scale (e.g., Baylis et al., 2018). We recognize that the number of individuals tracked for this study may be low to fully characterize the foraging habitat at the scale of colonies. However, our

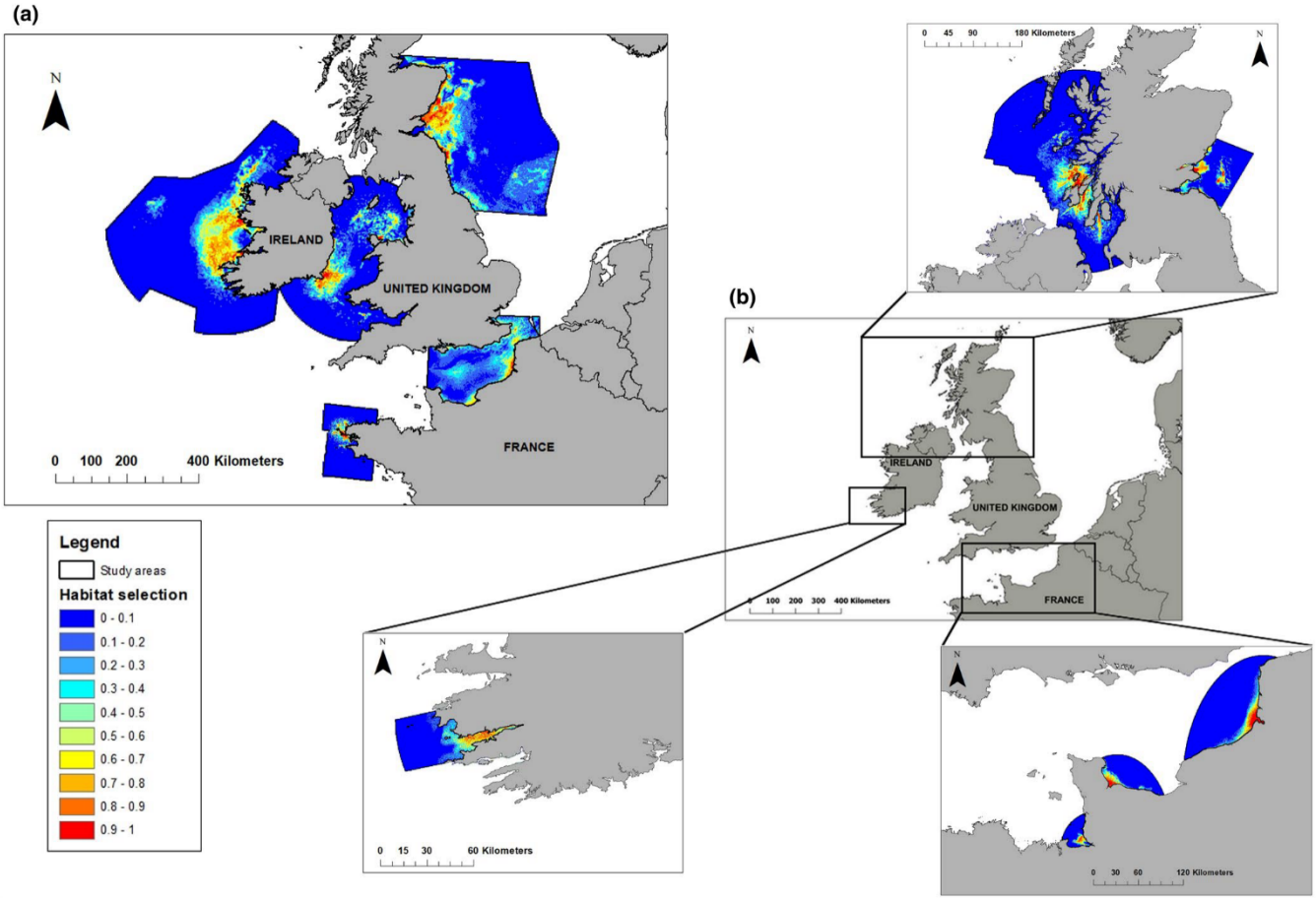


FIGURE 2 Habitat selection of gray seal for all study areas (a, top right); and of harbor seals (b, left) with magnified maps for the Inner Hebrides and the Firth of Tay (top); Kenmare bay (bottom left), and the Baie du Mont Saint Michel Baie des Veys and Baie de Somme (bottom right)

TABLE 3 Influence of environmental characteristics on harbor seal's habitat selection and explained deviance in percentage (%ED) for each study area

Study Area (% ED)	Dist_HL	Dist_shore	Bathymetry	Tidal current	Sediments
BdM (*78.3%*)	**67%**	**1%**	**26%**	**3%**	**2%**
BdV (*30.9%*)	**29%**		**62%**	**3%**	**4%**
BdS (*77.3%*)	**7%**	**92%**		**<1%**	**1%**
Kenmare Bay (*60.1%*)	**62%**	**31%**			**<1%**
Inner Hebrides (*75.1%*)	**91%**	**1%**	**2%**	**<1%**	**2%**
FoT (*58.9%*)		**18%**	**27%**	**55%**	**<1%**

Rock & mixed sed.
Avoidance for rock
Rock, sand & mixed sed.
Negative influence
Rock
Negative influence

Note: For each environmental variable the percentage of the explained deviance is showed (in bold). Gray boxes indicate variables dropped by the model selection.

results provide first interesting results on variations of habitat selection between different sites. The choice of the scale of habitat selection is often defined as a mix between the area considered by biologist and managers, as well as the ecology of the species studied. To consider the differences in habitat availability between the different study areas for each species and make inter-site comparisons, we fitted several models at the local scale. To date, studies encompassing multiple sites with contrasting local habitats have used global models (e.g., Wakefield et al., 2017). We also fitted a global model for each species as it can give more ecological inferences, as here, the influence of colony in the foraging habitat selection. However, although most models' predictions of this approach were similar to

TABLE 4 The 3 candidate models of the two spatial pattern metrics: trip duration (log_trip_duration); maximum extent (log_maximum_extent), with Akaike's information criterion (AIC) values

	AIC (gray seals)	AIC (harbor seals)
Trip duration		
Log_trip_duration ~number of seals + re(sites)	12,909	12,189
Log_trip_duration ~latitude + re(sites)	**12,898 $p > .05$**	**12,179 $p > .05$**
Log_trip_duration ~number of seals + latitude + re(sites)	12,914	12,194
Maximum extent		
Log_maximum_extent ~number of seals + re (sites)	13,577	12,098
Log_maximum_extent ~latitude + re (sites)	**13,566 $p > .05$**	**12,085 $p > .05$**
Log_maximum_extent ~number of seals + latitude + re (sites)	13,577	12,106

Note: Model selected for each metric, with the lowest AIC, is in bold. $p < .05$ is the value of latitude variable in the model. The 3 candidate models of the two spatial pattern metrics: trip duration (log_trip_duration); maximum extent (log_maximum_extent), with Akaike's information criterion (AIC) values. Models selected with the lowest AIC value are in bold.

the ones of models at local scale, some ecological inconsistencies were highlighted. For example, the positive influence of bathymetry for harbor seal colonies in the English Channel, which is in contradiction with their ecology in this area as they remain very coastal. Furthermore, the uncertainty obtained around the predictions (i.e., confidence intervals) for the global model, in particular for gray seals, is too important for one part of environmental characteristics. This indicates that the uncertainty in the predictions is too large and might have an impact on the relevance of the results. These differences in predictions suggest problem of homogenization. This was also found by Paton and Matthiopoulos (2016), highlighting the limitations of global models when studying populations that respond to factors at the local scale. That is why, we chose to create a model for each haulout group in order to consider local habitat availability and difference of intraspecific interactions, to avoid this problem of homogenization. We did not include the distribution of seals' prey resources in the model, as these data were not available for most of the study areas. However, as gray and harbor seals are generalist benthic feeders, we used environmental characteristics that best matched the ecology of their potential prey.

Across models, distance from the last haulout was consistently the most important factor influencing the foraging habitat selection of gray seals in all study areas (from 45% to 76% of the explained deviance in the model respectively for the FoT and the Iroise Sea). These results are consistent with previous studies throughout the range of gray seals in the Northeast Atlantic. Gray seals in the North Sea spent 43% of their time within 10Km of the haulout sites (McConnell et al., 1999) and preferentially selected habitat closer to haulout sites with a gradual decrease of habitat selection beyond tens of kilometers (Aarts et al., 2008). In the Baltic Sea (Sjöberg & Ball, 2000), noted short distance trips (from 10 to 15 Km), gray seals spending 75% of their time within a radius smaller than 50 Km around their haulout sites. Foraging habitat selection by gray seals was negatively influenced by bathymetry, but to a lesser extent than distance from haulout sites (varying from 10% to 40% in the explained deviance). Depending on study sites, the depth selection decreased until a depth of 50 m (Irish and Iroise Sea) and 100 m (FoT). These results are also consistent with previous studies noting usual dive depth between 10 to 80 m (Aarts et al., 2008; Tollit et al., 1998). Gray seals are generally considered as benthic feeders (Beck et al., 2003; Lydersen et al., 1994) and the influence of bathymetry on foraging habitat selection will presumably vary locally depending on the seabed topography and sediment type. In addition to the topography and depth accessibility, seals will search for seabed types favorable to their preys. Furthermore, distance from the shore and tidal current must also influence the behavior of seals, as they use them to orientate, to move, and to forage (Zamon, 2001, 2003). However, these two variables did not contribute much to the explained deviance of the models, and their influence varied among sites. Distribution of seals' prey resources was not included in the model, as the data were not available for some of the study areas. Results in gray seal spatial usage were in accordance with their habitat selection at the colony scale. There was a global concordance between the foraging habitats selected by gray seals in each site and their spatial pattern, as the prey found in their diet would also be found in the same habitat characteristics (Alheit & Hagen, 1997; Gosch et al., 2014; Hammond et al., 1994; Ridoux et al., 2007). Gray seals in the Firth of Tay and in the Eastern English Channel made longer trips but of shorter duration compared to gray seals in the other sites. In the North Sea, gray seals tend to travel long distances directly to offshore areas on specific sandbanks where sand eel availability is high (Hammond et al., 1994; McConnell et al., 1999; Wilson & Hammond, 2019). This offshore behavior is in accordance with our results for the FoT. Gray seals in the EEC performed their trips mostly in specific areas along the coast, as the EEC is known to be a major ground for flatfish (Carpentier et al., 2009; Riou et al., 2001; Selleslagh et al., 2009), which are observed in gray seal diet (Planque et al., 2021). In the ICS and Iroise Sea, gray seals made shorter trips. These two sites are known as highly biologically productive regions in the Eastern North Atlantic (upwelling and area enclosed by specific currents, respectively, for the ICS and the Iroise Sea (Hily & Glémarec, 1999; Raine & McMahon, 1998). In the Iroise Sea, gray seals selected their foraging habitat around their haulout sites, in the kelp forest. In this area, they are known to forage on wrasse (Ridoux et al., 2007) found on rocky sediment around their haulout sites. However, sediment selected by seals with foraging habitat modeling did not match with rocky substrate. This could be explained by the fact that a selection was made on dives deeper than 3 m, thus excluding those in very shallow waters around their haulout sites (Huon et al., 2015; Vincent et al., 2016). Gray seals in the ICS are located in

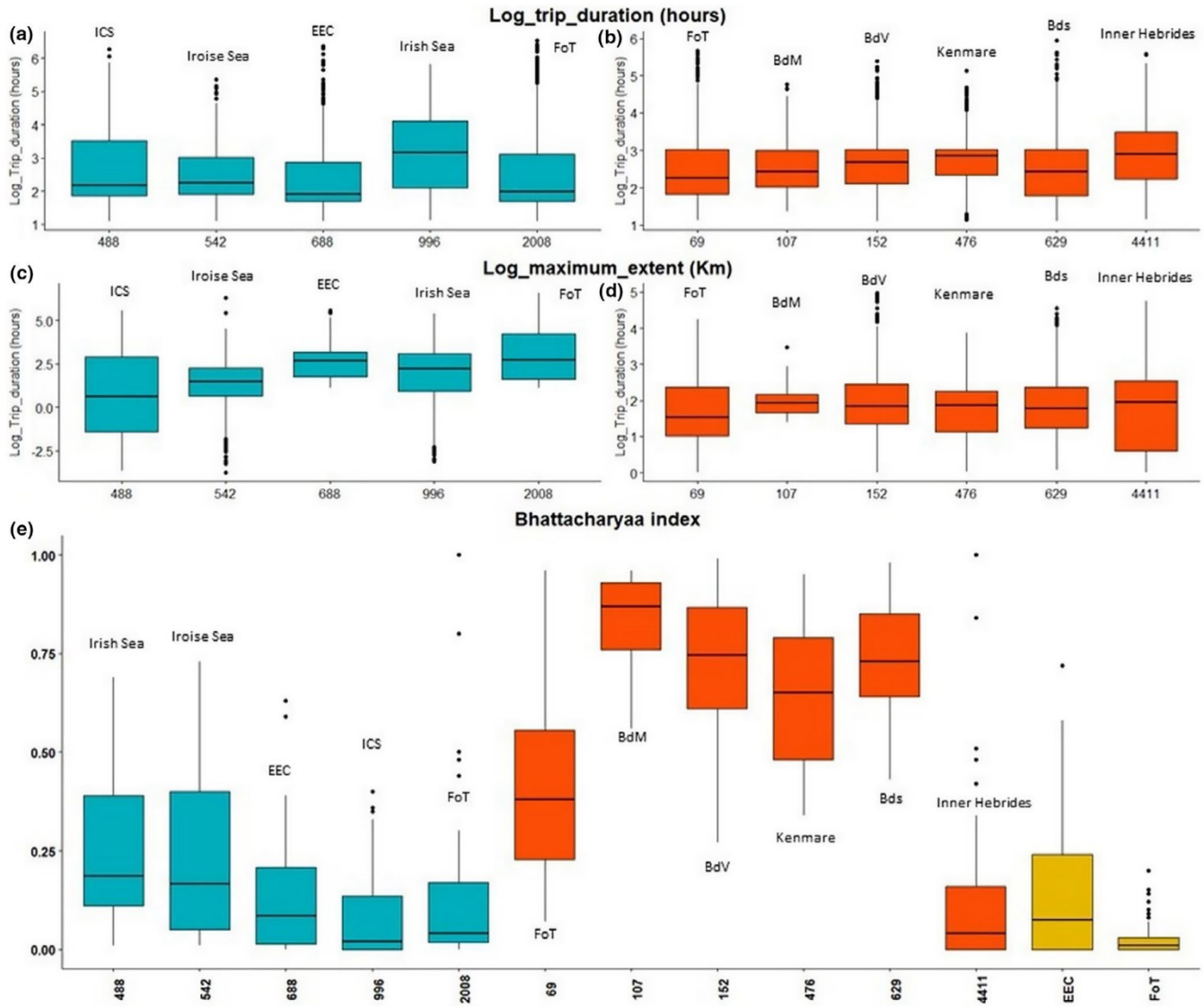


FIGURE 3 Boxplots of trip characteristics: gray seal (a) and harbor seal (b) trip duration; gray seal (c) and harbor seal (d) maximum extent; and boxplots of Bhattacharyaa index (e); abscise axis represents the number of seals at the colony. Boxplot in blue represents gray seals; in red: harbor seals; in gold: spatial overlap between both species. BdM, Baie du Mont Saint Michel; BdV, Baie des Veys; BdS, Baie de Somme; FoT, Firth of Tay; ICS, Irish Continental Shelf; EEC, Eastern English Channel (including BdS for gray and harbor seals spatial overlap

open oceanic waters, foraging on bentho-pelagic fish such as sand eel (Ammodytidae), but also consuming a range of pelagic prey including blue whiting (*Micromesistius poutassou*), horse mackerel (*Trachurus trachurus*), silvery pout (*Gadiculus argenteus*), and garfish (*Belone belone*) in contrast to the Irish Sea where diet is mainly composed by ray (Rajidae), dragonnets (*Callionymus* spp., Callionymidae) and soles (Soleidae) (Gosch et al., 2019), which can be found over muddy and sandy area in shallow waters (Ellis et al., 2000), corresponding to habitat selected by gray seals in this area.

Distance from the last haulout, distance from shore, and/or bathymetry explained most of the deviance (>90%) in harbor seal foraging habitat selection. These three variables had a negative influence, but at different degrees depending on the site configuration. Harbor seals were very coastal and sedentary in the six study areas, which was also supported by their spatial patterns. This is consistent with previous findings on the species; in the Moray Firth (East of Scotland) for instance, seals forage within 30 Km of their haulout sites and dive at a maximum depth of 50 m (Bailey et al., 2014; Tollit et al., 1998). This was also highlighted on the other side of the Atlantic, in the Saint Laurent estuary (Lesage et al., 2004), seals were coastal (with distances shorter than 11 Km from the shore) and in shallow waters (<50 m deep). Tidal current and sediment types accounted less in the explained deviance than the other variables. Their influence was generally very low, with the exception of the tidal current for the FoT. Harbor seals feed on diverse fish species and their diet vary locally (Hall et al., 1998). At their southern limit range, in the English Channel, harbor seals mainly selected foraging habitat over mixed sediments in coastal areas and estuaries, that is, where there are nurseries of flatfish species, and that is concordant with harbor seal diet in the BdS essentially including

small benthic flatfish (Spitz et al., 2015). Seal diet in BdM was not available so we could not compare seals' foraging habitat selection and known prey habitat in this region. However, on the East coast of Scotland, harbor seals selected habitat over sandy areas in front of the Tay river mouth, corresponding to the habitat of sandeel—the main harbor seal prey in the area (Wilson & Hammond, 2019). Harbor seals in Inner Hebrides essentially forage on demersal fish (e.g., whitings *Merlangius merlangus*) and pelagic fish (e.g., herrings *Clupea harengus*) (Wilson & Hammond, 2019); therefore, their benthic component may be less important than in other sites and that could be concordant with their habitat selection along the sounds of the fjords. Sediments and current features selected by harbor seals might correspond to the habitat features of their prey.

Distance from the last haulout was the most important factor influencing habitat selection for both species and all colonies. This is in accordance with the theory of central place foraging where animals will minimize distance-dependent travel costs (Orians & Pearson, 1979) and shows the importance of including not only potential quality of habitat, but also elements related to species biology. This has been demonstrated in many central place foraging species, both herbivores (Gerwing et al., 2013; Shrader et al., 2012) and carnivores (Rainho & Palmeirim, 2011). Results of habitat selection and spatial usage for both species highlighted the importance of considering local-scale effects within a metapopulation. Indeed, despite the fact that the colonies are a few hundred kilometers apart, the colonies were located in contrasting environments with different habitat characteristics and associated prey availability. The predator–prey relationship varies spatially in association to the underlying physical conditions (Santora et al., 2014). Gray seal and harbor seal are two species with a high behavioral plasticity and the importance of behavioral plasticity in environmental adaptation has been ably demonstrated for multiple species, as for example in squirrels (Hefty & Stewart, 2019). All animals experience dynamic physiological and environmental demands and must adjust their activity patterns to minimize associated cost and increases fitness. Due to differences in habitat availability and habitat selection among colonies, our results on spatial usage did not highlight any potential effect of density dependence on foraging ranges. Various factors other than density dependence can also impact spatial patterns. Animals should adjust their foraging movements for habitat exploitation, depending on environmental heterogeneity and hierarchical distribution of resources (Pinaud & Weimerskirch, 2007). This was already demonstrated in seabird species, where the influence of the shape of the coast and the availability of habitat further away from the central place forces birds to forage further offshore without there necessarily being a density effect (Wakefield et al., 2017). In our study, this may have been the case of gray seals in the FoT foraging on sandbanks in the middle of the North Sea. Phenotypic plasticity was also highlighted to influence spatial usage for fur seals (Baylis et al., 2018).

The number of harbor seals has declined at some colonies in the North Sea during the last decade (Thompson et al., 2019). The decline of sandeel numbers (main prey of harbor seals around these colonies) and interspecific competition with gray seals were suggested as one of the potential causes in local harbor seal declines (Wilson & Hammond, 2019). In our study, gray seals and harbor seals were tracked in two areas where both species haul-out (FoT and EEC), and spatial partitioning between seal species was highlighted in habitat selection and spatial patterns in these areas. Gray seals made longer trips than harbor seals (15 Km for median maximum extents in gray seals in both areas, versus 5 Km and 4 Km respectively for harbor seals in the EEC and FoT). In both cases, harbor seals tended to forage in inshore areas, while at least some of the gray seals foraged further offshore, which is consistent with previous studies that also found differences in the use of marine environment between these two species (Jones et al., 2015; Sharples et al., 2012). However, Planque et al. (2021) found trophic overlap between both species in the EEC.

In the North Atlantic, gray seals and harbor seals are managed at local scales, and in the absence of genetic information on population structuring, haulout groups are often considered as "Seal Management Units" (Russell et al., 2013). Both species are considered as generalist, using a variety of habitats and prey. This study highlights the importance of studying foraging habitat selection at local scale and considering the variability between colonies, as physical habitat features and seals' prey resources vary between regions. As marine top predators, both seal species are listed in the Annex II of the European habitat directive requiring establishment of protected areas to maintain favorable conservation status. At a local scale, our predictive maps of foraging habitat selection could be used by managers to implement specific areas of conservation to maintain a good ecological state of their habitat and prey resources potentially at risk due to anthropic activities. Such a foraging habitat selection analysis could be applied and/or adapted for other central place foraging species, in both marine and terrestrial ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the Sea Mammal Research Unit for providing telemetry data and raw numbers for gray seals and harbor seals in UK, particularly Bernie McConnell, Phil Hammond, Debbie Russell, Chris Morris, and Dave Thompson. We would like to thank Esther Jones and Matthieu Authier for their help in developing the modeling analyses. This work was funded by the French ministry in charge of Research (Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche MESR). Seal tracking in France was funded by the Parc naturel marin d'Iroise (PNMI) and the Regional Council of Poitou-Charentes (France), and we acknowledge SMRU, the PNMI, the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), the Obervatoire PELAGIS, the Zoo de La Fleche, and Oceanopolis for their help in the field. Irish tracking data were funded by Inland Fisheries Ireland (IFI); Department of Communications, Marine and Natural Resources (DCMNR); Higher Education Authority of Ireland (HEA); National Parks and Wildlife Service (NPWS); and National Geographic Global Exploration Fund.

CONFLICT OF INTEREST

The authors have no conflict of interest to declare.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Mathilde Huon: Conceptualization (lead); Formal analysis (lead); Funding acquisition (equal); Investigation (lead); Methodology (lead); Supervision (equal); Validation (lead); Writing-original draft (lead); Writing-review & editing (lead). **Yann Planque:** Methodology (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (supporting). **Mark John Jessopp:** Data curation (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (supporting). **Michelle Cronin:** Data curation (equal); Validation (supporting); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (supporting). **Florence Caurant:** Conceptualization (supporting); Project administration (supporting); Supervision (equal); Validation (supporting); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (supporting). **Cécile Vincent:** Conceptualization (supporting); Data curation (lead); Funding acquisition (lead); Methodology (supporting); Project administration (equal); Supervision (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (supporting).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are openly available in SEANOE at https://doi.org/10.17882/81072 (Irish dataset), https://doi.org/10.17882/81079 (Scottish dataset) and https://doi.org/10.17882/81033 (French dataset).

ORCID

Mathilde Huon https://orcid.org/0000-0001-9447-9267
Yann Planque https://orcid.org/0000-0003-2590-8560
Mark John Jessopp https://orcid.org/0000-0002-2692-3730

ENDNOTES

[1] http://www.smru.st-and.ac.uk/Instrumentation/downloads/GPS_Phone_Tag22.pdf

[2] http://www.emodnet.eu/bathymetry,

[3] https://www.marine.ie/Home/home

[4] *ABP mer*, http://renewables-atlas.info/

REFERENCES

Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M., & Matthiopoulos, J. (2008). Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography*, *31*, 140–160. https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05236.x

Akaike, H. (1973). *Information theory and an extansion of the maximum likehood principles*. Presented at the International Symposium on Information Theory, 2nd, Tsahkadsor, Armenian SSR, pp. 267–281.

Alheit, J., & Hagen, E. (1997). Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fisheries Oceanography*, *6*, 130–139. https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1997.00035.x

Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Iverson, S. J. (2006). Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology*, *87*, 3095–3108.

Bailey, H., Hammond, P. S., & Thompson, P. M. (2014). Modelling harbour seal habitat by combining data from multiple tracking systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *450*, 30–39. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.011

Baylis, A. M. M., Tierney, M., Orben, R. A., Staniland, I. J., & Brickle, P. (2018). Geographic variation in the foraging behaviour of South American fur seals. *Marine Ecology Progress Series*, *596*, 233–245. https://doi.org/10.3354/meps12557

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. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2284

Bhattacharyya, A. (1943). On a measure of divergence between two statistical populations defined by their probability distributions. *Bulletin of the Calcutta Mathematical Society*, *35*, 99–109.

Bjørge, A., Thompson, D., Hammond, P., Fedak, M., Bryant, E., Aarefjord, H., Roen, R., & Olsen, M. (1995). Habitat use and diving behaviour of harbour seals in a coastal archipelago in Norway. In A. S. Blix, L. Walløe, & Ø. Ulltang (Eds.), *Developments in marine biology, whales, seals, fish and man* (pp. 211–223). Elsevier Science. https://doi.org/10.1016/S0163-6995(06)80025-9

Boness, D. J. (1984). Activity budget of male gray seals, *Halichoerus grypus*. *Journal of Mammalogy*, *65*, 291–297. https://doi.org/10.2307/1381168

Breed, G. A., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Leonard, M. L. (2006). Sexual segregation of seasonal foraging habitats in a non-migratory marine mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*, 2319–2326. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3581

Breed, G. A., Jonsen, I. D., Myers, R. A., Bowen, W. D., & Leonard, M. L. (2009). Sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state-space analysis. *Ecology*, *90*, 3209–3221. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05748.x

Burgman, M. A., & Fox, J. C. (2003). Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation Forum*, *6*, 19–28. https://doi.org/10.1017/S1367943003003044

Calenge, C. (2006). The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, *197*, 516–519. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017

Carpentier, A., Coppin, F., Curet, L., Dauvin, J.-C., Delavenne, J., Dewarumez, J.-M., Dupuis, L., Foveau, A., Garcia, C., Gardel, L., Harrop, S., Just, R., Koubbi, P., Lauria, V., Martin, C., Meaden, G., Morin, J., Ota, Y., Rostiaux, E. & Warembourg, C. (2009). Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale - CHARM II, Channel Habitat Atlas for marine Resource Management - CHARM II. Interreg 3a Programme. Ifremer, Boulogne-sur-mer, France. 626 pp.

Caudron, A. K., Joiris, C. R., & Ruwet, J.-C. (2009). Comparative activity budget among grey seal (*Halichoerus grypus*) breeding colonies - The importance of marginal populations. *Mammalia*, *65*, 373–382. https://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.3.373

Cronin, M. A., Zuur, A. F., Rogan, E., & McConnell, B. J. (2009). Using mobile phone telemetry to investigate the haul-out behaviour of harbour seals *Phoca vitulina vitulina*. *Endangered Species Research*, *10*, 255–267. https://doi.org/10.3354/esr00170

Cronin, M., Pomeroy, P., & Jessopp, M. (2013). Size and seasonal influences on the foraging range of female grey seals in the northeast Atlantic. *Marine Biology*, *160*, 531–539. https://doi.org/10.1007/s00227-012-2109-0

Cronin, M., Gerritsen, H., Reid, D., & Jessopp, M. (2016). Spatial overlap of grey seals and fisheries in Irish waters, some new insights using telemetry technology and VMS. *PLoS One*, e0160564. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160564

Donazar, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F., & Hiraldo, F. (1993). Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the Lesser Kestrel Falco naumanni. *The Journal of Applied Ecology*, *30*, 515–522. https://doi.org/10.2307/2404191

Duchamp, J. E., Sparks, D. W., & Whitaker, Jr., J. O. (2004). Foraging-habitat selection by bats at an urban–rural interface: Comparison

between a successful and a less successful species. *Canadian Journal of Zoology*, *82*, 1157–1164. https://doi.org/10.1139/z04-095

Duck, C. D. & Morris, C. D. (2013). An aerial survey of harbour seals in Ireland: Part 2: Galway Bay to Carlingford Lough. August-September 2012. Unpublished report to the National Parks & Wildlife Service, Department of Arts, Heritage & the Gaeltacht, Dublin. 28 pp.

Ellis, J. R., Rogers, S. I., & Freeman, S. M. (2000). Demersal assemblages in the Irish sea, St George's Channel and Bristol Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *51*, 299–315. https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0677

Fedak, M. A., Lovell, P., & Grant, S. M. (2001). Two approaches to compressing and interpreting time-depth information as as collected by time-depth recorders and satellite-linked data recorders. *Marine Mammal Science*, *17*, 94–110. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb00982.x

Fieberg, J. R. (2014). *Home range overlap indices implemented using kernel density estimators with plug-in smoothing parameters and Program R*. University of Minnesota. https://doi.org/10.13020/D6G59W

Fieberg, J., & Kochanny, C. O. (2005). Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution. *The Journal of Wildlife Management*, *69*, 1346–1359.

Folk, R. L. (1954). The distinction between grain size and mineral composition in sedimentary-rock nomenclature. *The Journal of Geology*, *62*, 344–359. https://doi.org/10.1086/626171

Fortin, D., Courtois, R., Etcheverry, P., Dussault, C., & Gingras, A. (2008). Winter selection of landscapes by woodland caribou: Behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology*, *45*, 1392–1400. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01542.x

Gerwing, T. G., Johnson, C. J., & Alström-Rapaport, C. (2013). Factors influencing forage selection by the North American beaver (*Castor canadensis*). *Mammalian Biology*, *78*, 79–86. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.07.157

Gosch, M., Cronin, M., Rogan, E., Hunt, W., Luck, C., & Jessopp, M. (2019). Spatial variation in a top marine predator's diet at two regionally distinct sites. *PLoS One*, *14*, e0209032. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209032

Gosch, M., Hernandez-Milian, G., Rogan, E., Jessopp, M., & Cronin, M. (2014). Grey seal diet analysis in Ireland highligths the importance of using multiple diagnostics features. *Aquatic Biology*, *20*, 155–167. https://doi.org/10.3354/ab00553

Guinet, C., Koudil, M., Bost, C., Durbec, J., Georges, J., Mouchot, M., & Jouventin, P. (1997). Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. *Marine Ecology Progress Series*, *150*, 11–20. https://doi.org/10.3354/meps150011

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. https://doi.org/10.3354/meps170269

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, *319*, 948–952. https://doi.org/10.1126/science.1149345

Hamer, K., Phillips, R., Hill, J., Wanless, S., & Wood, A. (2001). Contrasting foraging strategies of gannets *Morus bassanus* at two North Atlantic colonies: Foraging trip duration and foraging area fidelity. *Marine Ecology Progress Series*, *224*, 283–290. https://doi.org/10.3354/meps224283

Hammond, P. S., Hall, A. J., & Prime, J. H. (1994). The diet of grey seals in the inner and outer Hebrides. *The Journal of Applied Ecology*, *31*, 737–746. https://doi.org/10.2307/2404164

Hefty, K. L., & Stewart, K. M. (2019). Flexible resource use strategies of a central-place forager experiencing dynamic risk and opportunity. *Movement Ecology*, *7*, 23. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0168-2

Hily, C. & Glémarec, M. (1999). Environnement naturel d'Iroise. Bilan des connaissances et intérêt patrimonial. DIREN/ Université de Bretagne Occidentale, France.

Hindell, M. A., Slip, D. J., & Burton, H. R. (1991). The diving behavior of adult male and female southern elephant seals, Mirounga-Leonina (Pinnipedia, Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, *39*, 595–619. https://doi.org/10.1071/zo9910595

Huon, M., Jones, E. L., Matthiopoulos, J., McConnell, B., Caurant, F., & Vincent, C. (2015). Habitat selection of gray seals (*Halichoerus grypus*) in a marine protected area in France. *The Journal of Wildlife Management*, *79*, 1091–1100. https://doi.org/10.1002/jwmg.929

Johnson, C. J., Nielsen, S. E., Merrill, E. H., McDonald, T. L., & Boyce, M. S. (2006). Resource selection functions based on use-availability data: Theoretical motivation and evaluation methods. *The Journal of Wildlife Management*, *70*, 347–357.

Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, *61*, 65–71. https://doi.org/10.2307/1937156

Jones, E. L., McConnell, B. J., Smout, S. C., Hammond, P. S., Duck, C. D., Morris, C., Thompson, D., Russell, D. J. F., Vincent, C., Cronin, M., Sharples, R. J., & Matthiopoulos, J. (2015). Patterns of space use in sympatric marine colonial predators reveals scales of spatial partitioning. *Marine Ecology Progress Series*, *534*, 235-249. https://doi.org/10.3354/meps11370

Jones, K. R., Klein, C. J., Halpern, B. S., Venter, O., Grantham, H., Kuempel, C. D., Shumway, N., Friedlander, A. M., Possingham, H. P., & Watson, J. E. M. (2018). The location and protection status of Earth's diminishing marine wilderness. *Current Biology*, *28*, 2506–2512.e3. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.010

Jonsen, I. D., Myers, R. A., & James, M. C. (2007). Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series*, *337*, 255–264. https://doi.org/10.3354/meps337255

Keating, K. A., & Cherry, S. (2004). Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *The Journal of Wildlife Management*, *68*, 774–789.

Kutner, M. H., Nachtshein, C. J., Neter, J., & Li, W. (2004). *Applied linear statistical models with student CD, fifth Ed*. McGraw-Hill Irwin.

LeBoeuf, B. J. L., Costa, D. P., Huntley, A. C., & Feldkamp, S. D. (1988). Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, *66*, 446–458. https://doi.org/10.1139/z88-064

Lecornu, F., & De Roeck, Y.-H. (2009). PREVIMER-Observations & Prévisions Côtières. *La Houille Blanche*, *95*, 60–63.

Lele, S. R., & Keim, J. L. (2006). Weighted distributions and estimation of resource selection probability functions. *Ecology*, *87*, 3021–3028.

Lesage, V., Hammill, M. O., & Kovacs, K. M. (2004). Long-distance movements of harbour seals (*Phoca vitulina*) from a seasonally ice-covered area, the St. Lawrence River estuary, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, *82*, 1070–1081. https://doi.org/10.1139/z04-084

Lidgard, D. C., Boness, D. J., Bowen, W. D., & McMillan, J. I. (2003). Diving behaviour during the breeding season in the terrestrially breeding male grey seal: Implications for alternative mating tactics. *Canadian Journal of Zoology*, *81*, 1025–1033. https://doi.org/10.1139/z03-085

Lydersen, C., Hammill, M. O., & Kovacs, K. M. (1994). Activity of lactating ice-breeding grey seals, *Halichoerus grypus*, from the Gulf of St Lawrence, Canada. *Animal Behaviour*, *48*, 1417–1425. https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1377

Mayor, S. J., Schneider, D. C., Schaefer, J. A., & Mahoney, S. P. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Écoscience*, *16*, 238–247. https://doi.org/10.2980/16-2-3238

McConnell, B. J., Fedak, M. A., Lovell, P., & Hammond, P. S. (1999). Movements and foraging areas of grey seals in the North

Sea. *Journal of Applied Ecology*, *36*, 573–590. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00429.x

Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W., & Duriez, O. (2013). How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in Avian social scavengers? *PLoS One*, *8*, e53077. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053077

Morris, C. D., Duck, C. D., & Thompson, D. (2021). *Aerial surveys of seals in Scotland during te harbour seal moult, 2016-2019 (No. 1256), NatureScot Research Report*. Available at https://www.nature.scot/doc/naturescot-research-report-1256-aerial-surveys-seals-scotland-during-harbour-seal-moult-2016-2019

Morris, D. W. (1992). Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes. *Evolutionary Ecology*, *6*, 412–432. https://doi.org/10.1007/BF02270701

Morris, D. W. (2003). Toward an ecological synthesis: A case for habitat selection. *Oecologia*, *136*, 1–13. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1241-4

Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. *Analysis of Ecological Systems*, *155*, 177.

Pante, E., & Simon-Bouhet, B. (2013). marmap: A package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One*, *8*, e73051. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073051

Paton, R. S., & Matthiopoulos, J. (2016). Defining the scale of habitat availability for models of habitat selection. *Ecology*, *97*, 1113–1122.

Pinaud, D., & Weimerskirch, H. (2007). At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: A comparative study. *Journal of Animal Ecology*, *76*, 9–19. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01186.x

Planque, Y., Huon, M., Caurant, F., Pinaud, D., & Vincent, C. (2020). Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators. *Marine Biology*, *167*, 25. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8

Planque, Y., Spitz, J., Authier, M., Guillou, G., Vincent, C., & Caurant, F. (2021). Trophic niche overlap between sympatric harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) at the southern limit of their European range (Eastern English Channel). *Ecology and Evolution*, *11*(15), 10004–10025. https://doi.org/10.1002/ece3.7739

Raine, R., & McMahon, T. (1998). Physical dynamics on the continental shelf off southwestern Ireland and their influence on coastal phytoplankton blooms. *Continental Shelf Research*, *18*, 883–914. https://doi.org/10.1016/S0278-4343(98)00017-X

Rainho, A., & Palmeirim, J. M. (2011). The importance of distance to resources in the spatial modelling of bat foraging habitat. *PLoS One*, *6*, e19227. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019227

Rhodes, J. R., McAlpine, C. A., Lunney, D., & Possingham, H. P. (2005). A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior. *Ecology*, *86*, 1199–1205. https://doi.org/10.1890/04-0912

Ridoux, V., Spitz, J., Vincent, C., & Walton, M. J. (2007). Grey seal diet at the southern limit of its European distribution: Combining dietary analyses and fatty acid profiles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *87*, 255–264. https://doi.org/10.1017/S002531540705463X

Ries, E. H., Paffen, P., Traut, I. M., & Goedhart, P. W. (1997). Diving patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea, the Netherlands and Germany, as indicated by VHF telemetry. *Canadian Journal of Zoology*, *75*, 2063–2068. https://doi.org/10.1139/z97-840

Riou, P., Pape, O. L., & Rogers, S. I. (2001). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: Application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources*, *14*, 125–135. https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01110-X

Russell, D. J. F., McConnell, B., Thompson, D., Duck, C., Morris, C., Harwood, J., & Matthiopoulos, J. (2013). Uncovering the links between foraging and breeding regions in a highly mobile mammal. *Journal of Applied Ecology*, *50*, 499–509. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12048

Santora, J. A., Schroeder, I. D., Field, J. C., Wells, B. K., & Sydeman, W. J. (2014). Spatio-temporal dynamics of ocean conditions and forage taxa reveal regional structuring of seabird–prey relationships. *Ecological Applications*, *24*, 1730–1747. https://doi.org/10.1890/13-1605.1

Schoener, T. W. (1969). Models of optimal size for solitary predators. *The American Naturalist*, *103*, 277–313. https://doi.org/10.1086/282602

SCOS, M. A. (2017). Scientific advice on matters related to management of seal population: 2017, Reports of the UK Special Committee on seals. Available at: http://www.smru.st-andrews.ac.uk/files/2018/01/SCOS-2017.pdf

SCOS, M. A. (2020). Scientific advice on matters related to management of seal population: 2020, Reports of the UK Special Committee on seals. Available at: http://www.smru.st-andrews.ac.uk/files/2021/06/SCOS-2020.pdf

Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., & Girardin, M. (2009). Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *81*, 149–159. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.008

Sharples, R. J., Moss, S. E., Patterson, T. A., & Hammond, P. S. (2012). Spatial variation in foraging behaviour of a marine top predator (*Phoca vitulina*) determined by a large-scale satellite tagging program. *PLoS One*, *7*, e37216. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037216

Shiel, C. B., Shiel, R. E., & Fairley, J. S. (1999). Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry. *Journal of Zoology*, *249*, 347–358. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00770.x

Shrader, A. M., Kerley, G. I. H., Brown, J. S., & Kotler, B. P. (2012). Patch use in free-ranging goats: Does a large mammalian herbivore forage like other central place foragers? *Ethology*, *118*, 967–974. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2012.02090.x

Sjöberg, M., & Ball, J. P. (2000). Grey seal, *Halichoerus grypus*, habitat selection around haulout sites in the Baltic Sea: Bathymetry or central-place foraging? *Canadian Journal of Zoology*, *78*, 1661–1667. https://doi.org/10.1139/z00-108

Spitz, J., Dupuis, L., Becquet, V., Dubief, B., & Trites, A. W. (2015). Diet of the harbour seal *Phoca vitulina*: Implication for the flatfish nursery in the Bay of Somme (English Channel, France). *Aquatic Living Resources*, *28*, 11–19. https://doi.org/10.1051/alr/2015001

Spitz, J., Mariotti, L., Ridoux, V., Caillot, E., & Elder, J. F. (2010). The diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at the southern limit of its European distribution (Normandy, France). *NAMMCO Scientific Publications*, *8*, 313–328. https://doi.org/10.7557/3.2696

Thompson, D., Duck, C. D., Morris, C. D., & Russell, D. J. F. (2019). The status of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the UK. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, *29*(S1), 40–60.

Thompson, D., Hammond, P. S., Nicholas, K. S., & Fedak, M. A. (1991). Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology*, *224*, 223–232. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04801.x

Tollit, D. J., Black, A. D., Thompson, P. M., Mackay, A., Corpe, H. M., Wilson, B., Parijs, S. M., Grellier, K., & Parlane, S. (1998). Variations in harbour seal *Phoca vitulina* diet and dive-depths in relation to foraging habitat. *Journal of Zoology*, *244*, 209–222. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00026.x

Vance, R. R. (1984). *Interference competition and the coexistence of two competitors on a single limiting resources* [WWW Document]. URL https://scholar.google.fr/scholar?hl=fr&as_sdt=0%2C5&q=Interference+competition+and+the+coexistence+of+two+competitors+on+a+single+limiting+resource.&btnG= (accessed 4.24.19)

Vincent, C., Huon, M., Caurant, F., Dabin, W., Deniau, A., Dixneuf, S., Dupuis, L., Elder, J.-F., Fremau, M.-H., Hassani, S., Hemon, A., Karpouzopoulos, J., Lefeuvre, C., McConnell, B. J., Moss, S. E. W.,

Provost, P., Spitz, J., Turpin, Y., & Ridoux, V. (2017). Grey and harbour seals in France: Distribution at sea, connectivity and trends in abundance at haulout sites. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Abundance, Distribution and Habitats of Atlantic and Mediterranean Marine Megafauna*, *141*, 294–305. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.04.004

Vincent, C., McConnell, B. J., Delayat, S., Elder, J.-F., Gautier, G., & Ridoux, V. (2010). Winter habitat use of harbour seals (*Phoca vitulina*) fitted with Fastloc^{TM}GPS/GSM tags in two tidal bays in France. *NAMMCO Scientific Publications*, *8*, 285–302. https://doi.org/10.7557/3.2691

Vincent, C., Ridoux, V., Fedak, M. A., McConnell, B. J., Sparling, C. E., Leaute, J.-P., Jouma'a, J., & Spitz, J. (2016). Foraging behaviour and prey consumption by grey seals (*Halichoerus grypus*)—Spatial and trophic overlaps with fisheries in a marine protected area. *ICES Journal of Marine Science*, *73*, 2653–2665. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw102

Wakefield, E. D., Owen, E., Baer, J., Carroll, M. J., Daunt, F., Dodd, S. G., Green, J. A., Guilford, T., Mavor, R. A., Miller, P. I., Newell, M. A., Newton, S. F., Robertson, G. S., Shoji, A., Soanes, L. M., Votier, S. C., Wanless, S., & Bolton, M. (2017). Breeding density, fine-scale tracking, and large-scale modeling reveal the regional distribution of four seabird species. *Ecological Applications*, *27*, 2074–2091. https://doi.org/10.1002/eap.1591

Wilson, L. J., & Hammond, P. S. (2019). The diet of harbour and grey seals around Britain: Examining the role of prey as a potential cause of harbour seal declines. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *29*, 71–85. https://doi.org/10.1002/aqc.3131

Zamon, J. E. (2001). Seal predation on salmon and forage fish schools as a function of tidal currents in the San Juan Islands, Washington, USA. *Fisheries Oceanography*, *10*, 353–366. https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00180.x

Zamon, J. E. (2003). Mixed species aggregations feeding upon herring and sandlance schools in a nearshore archipelago depend on flooding tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*, *261*, 243–255. https://doi.org/10.3354/meps261243

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Huon, M., Planque, Y., Jessopp, M. J., Cronin, M., Caurant, F., & Vincent, C. (2021). Fine-scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the Northeast Atlantic. *Ecology and Evolution*, 11, 12349–12363. https://doi.org/10.1002/ece3.7934

– Article 4 –
En préparation

Foraging behaviour of two marine predators confirmed by accelerometry and dive clustering

Yann Planque[1], Julie Charrier[1,2], Arnaud Revel[3], Phil Lovell[4], Florence Caurant[1,5], Cécile Vincent1[1]

[1]Centre d'Etudes Biologique de Chizé, CEBC, UMR 7372 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[2]Littoral Environnement et Sociétés, LIENSs, UMR 7266 CNRS/La Rochelle Université, La Rochelle, France

[3]Laboratoire Informatique, Image et Interaction, L3i, La Rochelle Université, La Rochelle, France

[4]Sea Mammal Research Unit, SMRU, University of St. Andrews, St. Andrews, UK

[5]Observatoire PELAGIS, UMS 3462 CNRS / La Rochelle Université, La Rochelle, France

Un article scientifique est en préparation, et portera sur l'**identification du comportement de chasse des phoques veaux-marins et gris par accélérométrie** (détection de tentatives de captures de proies « à bord » des outils de suivis télémétrique) **et par analyse en clustering des plongées** (classification selon leur comportement).

Cet article sera basé sur les méthodes et les résultats présentés dans cette thèse dans la sous-section **3.3** du Chapitre **3**.

- **Matériels et Méthodes** → voir les sous-sections 2.2.2.2, 2.2.2.3 et 2.2.4.
- **Résultats** → voir la sous-section 3.3 du Chapitre 3
  - Figure 23 : représentation multivariée des paramètres qui caractérisent les plongées
  - Figure 24 : identification des clusters de plongées, et confirmation du comportement de chasse par la détection de tentatives de captures (*Prey Cpature Attempts*, PCAs)
  - Figure 25 : profil moyen des plongées par cluster
  - Figure 26 : distribution des plongées par clusters par individus (variabilité interindividuelle)
  - Figure 27 : identification de la composante benthique des plongées par cluster, en confrontant la profondeur maximale des plongées et la hauteur d'eau disponible.

Écologie trophique de deux espèces sympatriques de phoques en périphérie de leur aire de répartition

Résumé : Le phoque veau-marin (*Phoca vitulina*) et le phoque gris (*Halichoerus grypus*), deux espèces sympatriques de mammifères marins, sont de plus en plus considérés comme des compétiteurs potentiels, et ce plus particulièrement au cœur de leur distribution européenne. L'objectif de cette thèse est d'étudier les stratégies de chasse et l'écologie trophique de ces espèces en limite de leur aire de distribution (baie de Somme, Manche Est, France), et d'explorer l'hypothèse de compétition interspécifique. Des outils de bio-télémétrie ont été déployés sur 49 individus afin d'obtenir des données sur leurs déplacements et plongées en mer. L'analyse des localisations en surface et du comportement en plongée, complétée plus récemment par la détection de tentatives de captures de proies (accélérométrie), a permis de mieux comprendre les stratégies de chasse de ces espèces, et d'améliorer la détection des zones de chasse. Les niches trophiques des deux espèces de phoques ont ensuite été caractérisées par analyse du régime alimentaire, des isotopes stables (vibrisses des mêmes individus capturés), et des zones de chasse. Un important chevauchement interspécifique a été identifié entre ces niches, résultant de la consommation de poissons plats benthiques en zone côtière, ce qui apporte ici le contexte informatif d'une potentielle compétition. Cette étude montre aussi le rôle clé des stratégies individuelles de chasse sur les conclusions écologiques à l'échelle de l'espèce/sous-population, dont la potentielle compétition qui serait induite par certains phoques gris. La poursuite des suivis est nécessaire pour détecter tout potentiel changement écologique dont l'origine serait trophique.

Mots clés : régime alimentaire ; comportement de chasse ; compétition interspécifique ; variabilité intraspécifique ; analyse spatiale ; niche isotopique ; coexistence ; Phoque veau-marin ; *Phoca vitulina* ; Phoque gris ; *Halichoerus grypus* ; prédateurs supérieurs marins ; pinnipèdes ; balises GPS/GSM.

Trophic ecology of two sympatric seal species at the limit of their distribution range

Abstract: Harbour seal (*Phoca vitulina*) and grey seal (*Halichoerus grypus*) are two sympatric marine mammal species that are increasingly considered as potential competitors, especially at their European core distributions. The objective of this PhD was to study the foraging strategies and trophic ecology of these species at the limit of their range (Baie de Somme, Eastern English Channel, France), and to investigate the hypothesis of potential interspecific competition. Bio-telemetry devices were fitted on 49 individuals to document their movements and dives at sea. The analysis of surface locations and diving behaviour, completed recently by the detection of Prey Capture Attempts (accelerometry), allowed for a better understanding of the two seal species' foraging strategies and improved the detection of their foraging areas. Trophic niches of the two seal species were then characterised with the analysis of diet, stable isotopes (in the whiskers of the same captured individuals), and foraging areas. A high interspecific trophic overlap was identified between these niches, resulting from the consumption of benthic flatfish in coastal areas, and we suggest that it provides here the basis for potential competition between both species. This study also showed the key role of individual foraging strategies on the ecological conclusions at the scale of the species/sub-population, including that the potential competition may be due to some individual grey seal strategies. Continuing these studies is essential to detect any potential ecological changes that could be trophically-induced.

Keywords: diet; foraging behaviour; interspecific competition; intraspecific variability; spatial analysis; isotopic niche; coexistence; Harbour seal; *Phoca vitulina*; Grey seal; *Halichoerus grypus*; marine top predators; pinnipeds; GPS/GSM tags.

Centre d'Études Biologiques de Chizé
La Rochelle Université
cnrs
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR, DE LA RECHERCHE ET DE L'INNOVATION

Centre d'Études
Biologiques de
Chizé

La Rochelle
Université

cnrs

MINISTÈRE
DE L'ENSEIGNEMENT
SUPÉRIEUR,
DE LA RECHERCHE
ET DE L'INNOVATION

Le phoque veau-marin (*Phoca vitulina*) et le phoque gris (*Halichoerus grypus*), deux espèces sympatriques de mammifères marins, sont de plus en plus considérés comme des compétiteurs potentiels, et ce plus particulièrement au cœur de leur distribution européenne. L'objectif de cette thèse est d'étudier les stratégies de chasse et l'écologie trophique de ces espèces en limite de leur aire de distribution (baie de Somme, Manche Est, France), et d'explorer l'hypothèse de compétition interspécifique. Des outils de bio-télémétrie ont été déployés sur 49 individus afin d'obtenir des données sur leurs déplacements et plongées en mer. L'analyse des localisations en surface et du comportement en plongée, complétée plus récemment par la détection de tentatives de captures de proies (accélérométrie), a permis de mieux comprendre les stratégies de chasse de ces espèces, et d'améliorer la détection des zones de chasse. Les niches trophiques des deux espèces de phoques ont ensuite été caractérisées par analyse du régime alimentaire, des isotopes stables (vibrisses des mêmes individus capturés), et des zones de chasse. Un important chevauchement interspécifique a été identifié entre ces niches, résultant de la consommation de poissons plats benthiques en zone côtière, ce qui apporte ici le contexte informatif d'une potentielle compétition. Cette étude montre aussi le rôle clé des stratégies individuelles de chasse sur les conclusions écologiques à l'échelle de l'espèce/sous-population, dont la potentielle compétition qui serait induite par certains phoques gris. La poursuite des suivis est nécessaire pour détecter tout potentiel changement écologique dont l'origine serait trophique.

Centre d'Études Biologiques de Chizé
La Rochelle Université
cnrs
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR, DE LA RECHERCHE ET DE L'INNOVATION