

Revue trimestrielle ISSN 0770-3767  
Distribution : 3<sup>e</sup> trimestre 1999  
Dépôt Liège 2

Volume 18, fascicule 3-4  
Année 1998

# Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection « Enquêtes et Dossiers » n° 24



## PLASTICITÉ DU COMPORTEMENT DE REPRODUCTION CHEZ LE PHOQUE GRIS

par  
**Abigail CAUDRON**

Édités par le service d'Ethologie et de Psychologie animale  
Musée de Zoologie — Aquarium  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège  
Quai Van Beneden, 22,  
B-4020 Liège  
BELGIQUE

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Éducation, de la Recherche et de  
la Formation de la Communauté française de Belgique, avec l'aide financière de la Fondation Universitaire,  
et avec l'appui de la Région wallonne

# LES CAHIERS D'ETHOLOGIE

Sous le patronage d'un

## COMITE INTERNATIONAL

G.P. BAERENDS (Gröningen, Pays-Bas), G.W. BARLOW (Berkeley, USA), J. BOVET (Québec, Canada), Mme M.C. BUSNEL (Paris, France), R. CAMPAN (Toulouse, France), R. CHAUVIN (Sainte Croix aux Mines, France), B. CONDE (Nancy, France), D.W. FÖLSCH (Zürich, Suisse), J.Y. GAUTIER (Rennes, France), D. GRIFFIN (Harvard, USA), T. HIDAKA (Kyoto, Japon), B. KRAFFT (Nancy, France), H. KUMMER (Zürich, Suisse), J. de LANNOY (Genève, Suisse), T. LOVEL (Andover, UK), D. MAINARDI (Parme, Italie), MANKOTO ma MBAELELE (Unesco, Paris), H. MONTAGNER (Montpellier, France), F. MOUTOU (Maisons-Alfort, France), J.P. SIGNORET (Nouzilly-Monnaie, France), R. WARNER (Santa Barbara, USA), P.R. WIEPKEMA (Wageningen, Pays-Bas).

Et dans le souvenir de

F. BOURLIÈRE (France), K. IMMELMANN (Allemagne), D. KABALA MATUKA (Zaire-Unesco).

## DIRECTEUR DE LA PUBLICATION

J.CI. RUWET

Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale  
Aquarium-Musée de Zoologie, Liège

## CONDITIONS DE PUBLICATION

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci,

1. Etre titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel ;
2. Participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 250 FB/page.

**Les Cahiers sont indexés et répertoriés dans :**

Cambridge Animal Behaviour Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Ecological Abstracts (USA), Centre National de la Recherche Scientifique, Centre National de Recherches Zootechniques, Institut National de Recherches Agronomiques (France), Institut d'Information scientifique de l'Académie des Sciences de la République de Russie, Swiss Wildlife Information Service, Zoological Record (Grande Bretagne) et réseau Biosis (USA).



# Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection « Enquêtes et Dossiers » n° 24



## Plasticité du comportement de reproduction chez le phoque gris

par

Abigail CAUDRON

**Citation complète :** Plasticité comportementale en fonction du milieu de reproduction chez un mammifère marin, le phoque gris  
*Halichoerus grypus*

*Behavioural plasticity in function of the breeding environment in a marine mammal, the grey seal Halichoerus grypus*

pp. 299-550

Édités par le service d'Ethologie et de Psychologie animale  
Edited by the Laboratory for Ethology and animal Psychology  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.  
Tél. : 32-(0)4/366 50 81 • Fax : 32-(0)4/366 51 13 • Email : JC.Ruwet@ulg.ac.be

# TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	303
INTRODUCTION	
I. Introduction générale .....	309
II. Le phoque gris .....	311
II.1. Description de l'espèce .....	311
II.2. Répartition géographique et dynamique des populations .....	313
II.3. Reproduction .....	317
II.3.A. Cycle et saison de reproduction .....	317
II.3.B. Système de reproduction .....	322
II.3.C. Contraintes énergétiques .....	326
Stratégie des femelles .....	326
Stratégies des mâles .....	332
II.3.D. Interactions dans la colonie .....	335
II.3.E. Influence de la topographie .....	338
II.3.F. Lien mère-petit .....	339
III. Problématique de la thèse .....	345
III.1. But du travail .....	345
III.2. Cadre des observations .....	346
MATÉRIEL & MÉTHODES	
I. Observations comportementales .....	353
I.1. Budgets d'activité .....	353
I.1.A. Aires et sujets d'étude .....	355
Litskyi, Russie .....	355
Richel, Mer de Wadden .....	357
Ile de May, Ecosse .....	359
Baie de Pendower, Cornouailles .....	361
I.1.B. Période, durée et rythme d'échantillonnage .....	362
I.1.C. Catégories comportementales .....	363
I.2. Interactions agonistiques et observations complémentaires .....	370
I.3. Recensements .....	372
II. Vocalisations des petits .....	373
II.1. Enregistrement .....	373
II.2. Analyse sonore .....	373
III. Evolution des colonies .....	375
IV. Traitements statistiques .....	379
IV.1. Modèles log-linéaires, régressions logistique et de POISSON .....	379
IV.2. Autres tests .....	383
RÉSULTATS & DISCUSSION	
I. Recensements .....	387
I.1. Déroulement de la saison de reproduction .....	387
I.2. Rapport des sexes .....	393
I.3. Influence de la marée .....	398
II. Comportement général des individus .....	405
II.1. Ile de May, Ecosse .....	405
II.1.A. Installation sur les sites de mise bas .....	405
II.1.B. Accouplements .....	410
II.1.C. Autres interactions .....	413
II.1.D. Dérangements .....	414
II.2. Litskyi, Russie .....	417
II.3. Richel, Mer de Wadden .....	419
II.4. Baie de Pendower, Cornouailles .....	425
III. Budgets d'activité .....	435
III.1. Mâles .....	437
III.2. Femelles .....	443
III.3. Petits .....	447

III.4. Variabilité du comportement maternel au sein d'une colonie .....	450
III.4.A. Définition des tactiques maternelles .....	450
III.4.B. Variabilité du budget d'activité des femelles .....	458
III.4.C. Variabilité du budget d'activité des petits .....	469
III.4.D. Distance mère-petit .....	475
III.4.E. Corrélation entre budgets d'activité au sein des paires mère-petit .....	476
IV. Nature et distribution des interactions agonistiques .....	479
V. Rôle des vocalisations dans le lien mère-petit .....	487
V.1. Structure acoustique .....	487
V.2. Contexte comportemental .....	489
V.3. Variation inter- et intra-individuelle .....	493
VI. Evolution des colonies .....	499
VI.1. Description des conditions offertes aux phoques par cinq îles des Orcades .....	501
VI.2. Description de la répartition des blanchons .....	503
VI.2.A. Comparaison entre îles .....	503
VI.2.B. Evolution au cours des années .....	505
VI.2.C. Evolution au cours de la saison de reproduction .....	510
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE &amp; CONCLUSION</b>	
I. Discussion générale .....	523
I.1. Variabilité entre groupes de reproduction .....	525
I.2. Variabilité au sein des groupes de reproduction .....	527
I.3. Adaptation inégale ? .....	528
I.4. Variabilité comportementale et effort de reproduction .....	529
II. Conclusion .....	534
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	536
Remerciements .....	549

## TABLE OF CONTENT

<b>ABSTRACT</b> .....	305
<b>INTRODUCTION</b>	
I. General introduction .....	309
II. The grey seal .....	311
II.1. Description of the species .....	311
II.2. Geographical distribution and population dynamics .....	313
II.3. Reproduction .....	317
II.3.A. Breeding cycle and season .....	317
II.3.B. Breeding system .....	322
II.3.C. Energetic constraints .....	326
Females strategy .....	326
Males strategies .....	332
II.3.D. Interactions in the colony .....	335
II.3.E. Influence of topography .....	338
II.3.F. Mother-pup bond .....	339
III. Scope of the thesis .....	345
III.1. Objectives .....	345
III.2. Investigated areas .....	346
<b>MATERIAL &amp; METHODS</b>	
I. Behavioural observations .....	353
I.1. Activity budgets .....	353
I.1.A. Study areas and animals .....	355
Litskyi, Russia .....	355
Richel, Wadden Sea .....	357
Isle of May, Scotland .....	359
Bay of Pendower, Cornwall .....	361

I.1.B. Sampling time, duration and rhythm	362
I.1.C. Behavioural categories	363
I.2. Agonistic interactions and complementary observations	370
I.3. Censuses	372
II. Pups vocalisations	373
II.1. Recording	373
II.2. Acoustic analysis	373
III. Development of colonies	375
IV. Statistics	379
IV.1. Log-linear models, logistic and POISSON regressions	379
IV.2. Other tests	383
<b>RESULTS &amp; DISCUSSION</b>	
I. Censuses	387
I.1. Development of the breeding season	387
I.2. Sex ratio	393
I.3. Influence of tide	398
II. General behaviour of individuals	405
II.1. Isle of May, Scotland	405
II.1.A. Reoccupation of pupping areas	405
II.1.B. Copulations	410
II.1.C. Other interactions	413
II.1.D. Disturbance	414
II.2. Litskyi, Russia	417
II.3. Richel, Wadden Sea	419
II.4. Bay of Pendower, Cornwall	425
III. Activity budgets	435
III.1. Males	437
III.2. Females	443
III.3. Pups	447
III.4. Variability in maternal behaviour within a colony	450
III.4.A. Definition of maternal tactics	450
III.4.B. Variability in females activity budget	458
III.4.C. Variability in pups activity budget	469
III.4.D. Mother-pup distance	475
III.4.E. Correlation between activity budgets in mother-pup pairs	476
IV. Nature and distribution of agonistic interactions	479
V. Role of vocalisations in the mother-pup bond	487
V.1. Acoustic structure	487
V.2. Behavioural context	489
V.3. Inter- and intra-individual variation	493
VI. Development of colonies	499
VI.1. Description of substrates available to seals on five Orkney islands	501
VI.2. Description of pups distribution	503
VI.2.A. Comparison between islands	503
VI.2.B. Changes over years	505
VI.2.C. Changes over the breeding season	510
<b>GENERAL DISCUSSION &amp; CONCLUSION</b>	
I. General discussion	523
I.1. Variability between breeding groups	525
I.2. Variability within breeding groups	527
I.3. Uneven adaptation ?	528
I.4. Behavioural variability and reproductive effort	529
II. Conclusion	534
<b>BIBLIOGRAPHY</b>	536
Acknowledgements	550



## RÉSUMÉ

Cette étude a pour objet l'aspect comportemental de l'adaptation d'un mammifère marin à son milieu de reproduction. Les pinnipèdes sont des mammifères amphibies qui se reproduisent hors de l'eau dans des habitats variés. Parmi eux, le phoque gris colonise une grande variété d'habitats, sur les côtes et les îles de l'Atlantique Nord, permettant d'analyser la plasticité comportementale d'une espèce en fonction des conditions du milieu.

Entre 1992 et 1996, des observations comportementales ont été effectuées dans quatre colonies européennes de phoques gris se caractérisant par des environnements très différents : l'île de Litskyi en Russie, le banc de sable de Richel en Mer de Wadden néerlandaise, les grottes de Pendower en Cornouailles anglaises et l'île de May en Ecosse. Les colonies de l'île de May et de Litskyi sont importantes et installées depuis plusieurs dizaines d'années ; celle de Richel est récente et en voie de développement ; à Pendower, le groupe de reproduction étudié est fortement influencé par la topographie de la grotte utilisée comme site de mise bas. Ces différents groupes présentent un rapport des sexes — ou degré de polygynie apparent — très différent : à l'île de May, les mères sont rassemblées en noyaux denses dont les mâles tendent à être rejetés (rapport des sexes de l'ordre de 18 femelles/mâle) ; à Litskyi, le rapport est plus équilibré (de l'ordre de 5 femelles/mâle) ; à Richel, le nombre relatif de mâles est élevé pour une espèce polygyne (3 femelles/mâle) ; à Pendower, le nombre de femelles par mâle est encore plus réduit (moins de 2 femelles/mâle). Ces variations s'expliquent par l'environnement physique et social caractérisant chaque colonie. L'importance du cycle des marées sur le comportement des phoques n'est marquée que lorsqu'il engendre des modifications majeures de la topographie des sites de mise bas.

Le budget d'activité diffère d'une colonie à l'autre, tout en restant typique des pinnipèdes en période de reproduction : le comportement le plus fréquent est toujours le repos qui permet aux adultes de limiter leurs dépenses énergétiques pendant une saison de reproduction au cours de laquelle ils jeûnent. De 1 à 9 % du temps sont consacrés aux interactions agonistiques qui permettent au groupe de se structurer. Les mâles présentent une activité sexuelle nettement plus importante que celle des femelles, illustrant le système polygyne. Les mères consacrent de 1 à 12 % de leur temps à interagir avec leur petit. Les différences d'activité entre colonies s'expliquent également par l'environnement physique et social. En outre, le dérangement d'origine humaine est une variable majeure dans l'écologie de la reproduction du phoque gris, à l'origine d'une importante partie des variations comportementales entre colonies.

À l'île de May, une étude détaillée de la variabilité du comportement maternel permet d'envisager simultanément l'effet d'une série de variables grâce à leur intégration dans un modèle log-linéaire. Mise en parallèle avec d'autres variables d'importance connue (notamment la date de mise bas et l'âge

du petit), la tactique maternelle, définie par rapport à l'emplacement de mise bas choisi et aux trajets vers les points d'eau, explique une proportion élevée de la variabilité du budget d'activité des mères, mais aussi de celui de leur petit. Malgré une stratégie de reproduction commune (mise au monde d'un seul petit, soins à la progéniture uniquement maternels, période de lactation de 15 à 21 jours, oestrus bref vers le 15<sup>e</sup> jour et départ de la colonie après accouplement), les femelles d'un même site sont donc capables d'aborder leur période de lactation de différentes manières. Ce choix maternel est susceptible d'influencer les dépenses énergétiques des femelles et donc la quantité d'énergie qu'elles peuvent transférer à leur petit sous forme de lait. Suivant la tactique maternelle adoptée, les petits vont également présenter des variations de leur bilan énergétique supposé qui peuvent influencer leur croissance et donc leurs chances de survie. Le comportement des petits se révèle pourtant moins variable que celui des mères.

Les interactions agonistiques des phoques gris varient en nature et fréquence suivant le sexe des individus et suivant leur environnement. Les femelles effectuent toujours plus de menaces que de combats ; le pourcentage de leurs interactions agonistiques avec les mâles est proportionnel au nombre relatif de ces derniers sur les sites et augmente en fin de saison.

Deux volets complémentaires permettent d'envisager l'adaptation comportementale du phoque gris à son milieu de reproduction sous des angles différents. D'une part, nous abordons le rôle potentiel des vocalisations dans le lien mère-petit, lien indispensable à la survie du petit pendant la période d'allaitement. La structure acoustique des cris des petits est analysée et leur variabilité inter- et intra-individuelle est mesurée. Ce cri se révèle suffisamment différencié entre individus pour servir de support à une reconnaissance du petit par sa mère. Pourtant, ces vocalisations sont peu utilisées malgré l'apparente pression de sélection pour le développement d'un système de reconnaissance efficace qui permettrait de réduire la mortalité des petits. D'autre part, l'occupation de l'espace de reproduction est envisagée dans cinq îles des Orcades. Les substrats utilisés sont comparés aux substrats disponibles et leur évolution dans le temps est analysée. Dans ce cadre, il semble la surface occupée augmente chaque fois que la population s'accroît alors que la densité des paires mère-petit n'augmente que lorsqu'un phénomène d'immigration est suggéré.

Ce travail illustre, de manière qualitative et quantitative, les différents niveaux de variabilité comportementale du phoque gris en période de reproduction et mettent en évidence les facteurs favorisant cette plasticité relative. Malgré cette flexibilité, il semble que l'adaptation à la reproduction en groupes terrestres denses soit incomplète, supportant l'hypothèse que l'habitat originel de ce phocidé ait été la banquise.

**ABSTRACT**

*This study investigates the behavioural aspect of the adaptation of a marine mammal to its breeding habitat. Pinnipeds are amphibious mammals that breed out of the water in various habitats. Among them, the grey seal uses a very wide range of environments, on the coast and islands of the North Atlantic, allowing one to analyse the behavioural plasticity in function of ecological conditions within one species.*

*Between 1992 and 1996, behavioural observations of reproductive individuals were conducted at four European grey seal colonies characterised by very different environments : the island of Litskyi in Russia, the sandy tidal flat of Richel in the Dutch Wadden Sea, the caves of Pendower bay in Cornwall, England, and the Isle of May in Scotland. The colonies of the Isle of May and of Litskyi are large and established for many years while Richel's is recent and developing ; in Pendower bay, the size of the investigated breeding group is strictly limited by the topography of the cave used to pup. These groups show a very different sex-ratio or apparent level of polygyny : on the Isle of May, females gather in dense core groups from which males tend to be rejected (mean sex-ratio of 18 females/male) ; on Litskyi, the ratio is more balanced (about 5 females/male) ; on Richel, the relative number of males is high for a polygynous species (about 3 females/male), and it is even higher in Pendower (less than 2 females/male). These variations are well explained by the physical and social environment typical of each colony. The effect of tide on seals behaviour is only obvious when it induces important modifications of the pupping areas' topography.*

*The activity budget varies between sites but remains typical of breeding pinnipeds : resting is the most frequent behaviour allowing adults to limit their energy expenditure since they fast during the breeding season. One to 9 % of the time are devoted to agonistic interactions helping to shape the group structure. Males show a much higher sexual activity than females, illustrating the species' polygyny. Mothers devote 1 to 12 % of their time to interact with their pup. Variations of activity between colonies can be explained by the seals' physical and social environment. Moreover, human disturbance is an important variable in grey seals reproductive ecology and probably explains a certain amount of the differences observed between sites.*

*On the Isle of May, a detailed study of the variability of maternal behaviour allows us to investigate the simultaneous effects of a series of variables by incorporating them into a log-linear model. Compared to other known variables (like pupping date or pup age), the maternal tactic, defined by the chosen pupping place and female movements to pools, explains an important part of the variability of mothers', but also of pups' activity budgets. Although they present the same breeding strategy (only one pup, care to the pup performed by the mother only, lactation period of 15 to 21 days, short oestrus around the 15th day after pupping and departure from the colony after mating with*

males), female grey seals at one breeding site may show variation in their maternal behaviour. This maternal choice is likely to influence the females energy expenditure, and thus the amount of energy they can transfer to their pup through milk. Following the adopted maternal pattern, pups will also show variations in their probable energy balance. These variations may influence their growth and their survival. However, the behaviour of pups is less variable than the behaviour of mothers.

Grey seal agonistic interactions vary in type and frequency, according to the sex and environment. Females always threat more than they fight. The percentage of their agonistic interactions with males is proportional to the relative number of males on the breeding site, and increases as the season goes on.

Two different aspects of the behavioural adaptation of the grey seal to its breeding environment are then considered. First, we investigate the potential role of vocalisations in the mother-pup bond, this bond being necessary for pup survival during the lactation period. The acoustic structure of pup calls is analysed and their inter- and intra-individual variability is measured. These calls appear to be sufficiently differentiated between individuals to be used as a base for mothers to individually recognise their pup. However, although there seems to be a strong selective pressure to develop an efficient individual recognition system that would reduce pup mortality, these calls are infrequently used. Secondly, the occupation of breeding sites is investigated in five islands in Orkneys. The substrates colonised are compared to the substrates available, and the modification of occupied areas as time goes on are analysed. In that frame, it appears that the occupied area increases each time the population increases, while mother-pup pairs density only increases when an immigration from other colonies is suggested.

This work describes and quantifies the different levels of variability in the behaviour of breeding grey seals, and emphasizes the factors promoting this relative plasticity. Nevertheless, it seems that the adaptation to breeding in dense terrestrial aggregations is not complete, supporting the hypothesis that the original habitat of this phocid was ice.



# Introduction





# I. Introduction générale

La stabilité du milieu de vie est un des facteurs qui déterminent la croissance et la viabilité des populations d'une espèce (CAUGHLEY & SINCLAIR, 1994). L'adaptation des animaux aux variations potentielles de leur environnement dépend en partie de leur flexibilité comportementale. On s'attend à ce que le degré de cette plasticité comportementale augmente avec la variabilité de l'habitat de l'espèce considérée (KLOPFER & MCARTHUR, 1960).

Au cours de ce travail, nous avons étudié comment la plasticité comportementale d'un mammifère marin lui permet de répondre aux variations de son milieu de reproduction. La reproduction est une fonction-clé dans la dynamique des populations et la détermination de la structure génétique d'une espèce. Elle se fonde sur les comportements par lesquels chaque individu assure sa descendance (CLUTTON-BROCK, 1989). Chez les mammifères, la reproduction, et en particulier la lactation, sont les événements énergétiques les plus coûteux de la vie d'un individu (GITTLEMAN & THOMPSON, 1988). Les différentes manières dont un mammifère aborde ces étapes cruciales nous renseignent sur le degré d'adaptation de son espèce au milieu, sur ses potentialités écologiques, sur l'histoire des relations entretenues par ses ancêtres avec leur environnement et sur ses liens taxonomiques avec les espèces voisines.

Le phoque gris est l'un des mammifères les plus largement étudiés. Outre le fait qu'il forme des colonies très accessibles aux chercheurs dans la majeure partie de son aire de distribution, il présente une série de particularités qui en font un sujet d'étude de choix. Il illustre parfaitement le mode de vie amphibie de son taxon, avec toutes les conséquences adaptatives que l'on connaît ou que l'on découvre : les adaptations morphologiques et physiologiques (ROBINETTE & STAINS, 1970 ; CASTELLINI *et al.* 1985 ; WARTZOK, 1991 ; REEDE *et al.*, 1994) permettent de retracer l'évolution d'un mammifère terrestre vers le milieu marin ; mais les adaptations comportementales au double habitat terre-mer sont également extrêmement riches en enseignements (MCLAREN, 1991). Ses caractéristiques de phocidé en font un excellent modèle pour étudier le coût énergétique de la reproduction chez les grands mammifères. De plus, il occupe, au sein même des phocidés, une place tout à fait particulière car il se reproduit dans toute une gamme de biotopes différents, offrant la possibilité d'étudier la flexibilité intra-spécifique de certains aspects de la biologie des pinnipèdes. Avec les éléphants de mer, le phoque gris est l'un des rares phocidés à se reproduire dans des rassemblements terrestres dont la densité peut être très élevée mais, contrairement à ces espèces, il ne se reproduit pas uniquement dans ce cadre. Il forme également des groupes plus dispersés pour coloniser la banquise hivernale, ou encore des assemblées réduites mais stables, qui se reproduisent à l'abri de grottes et de failles côtières. Chez ce phoque, dont l'organisation sociale varie fortement suivant les types de colonie, mâles et femelles ne peuvent adopter un comportement de reproduction trop rigide qui

serait optimal dans tous les milieux (ANDERSON & HARWOOD, 1985). Tandis que le système de reproduction de l'espèce a été largement décrit, très peu d'informations mettent en évidence les comportements effectivement à la base des variations dans l'organisation sociale des groupes de reproduction. Suivant leur plasticité et suivant la nature et la force des pressions environnementales, certains traits du comportement reproducteur seront communs entre sites tandis que d'autres peuvent varier. Suivant EMLÉN & ORING (1977), GENTRY *et al.* (1986) et CLUTTON-BROCK (1989), nous avons entrepris d'envisager le système de reproduction non pas comme une caractéristique essentiellement spécifique mais aussi comme un comportement individuel présentant toute une gamme de variations inter- et intra-populationnelles basées sur la variabilité entre individus et sur le jeu de pressions sociales, démographiques et écologiques variables. Nous avons envisagé de documenter qualitativement et quantitativement ces variations dans des colonies est-atlantiques du phoque gris.



**Photo 1.** Phoque gris mâle : la robe est brunâtre, relativement uniforme, et l'allure est massive.

*Male grey seal : the coat is brownish, relatively uniform and the general look is heavy.*



## II. Le phoque gris

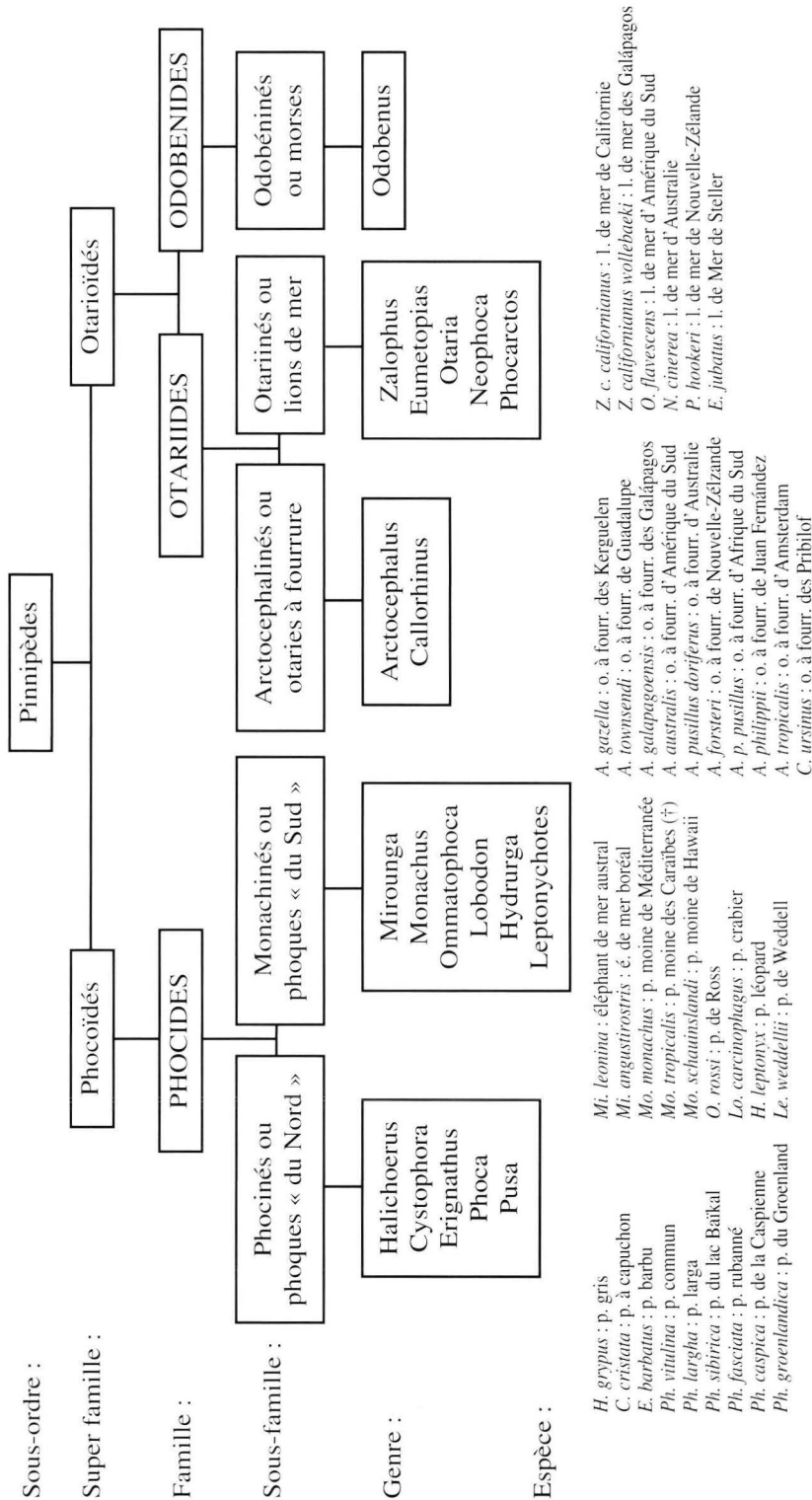
### II.1. Description de l'espèce

Parmi les espèces de phoques rencontrées sur les côtes, îles et glaces de l'Atlantique, le phoque gris *Halichoerus grypus* (FABRICIUS, 1791) (ordre des Carnivores, sous-ordre des Pinnipèdes, famille des Phocidés, **fig. 1**) est endémique de l'Atlantique nord. Constituant l'un des plus gros mammifères vivant encore à l'état sauvage en Europe occidentale, ce phoque au « profil romain » typiquement accentué chez les mâles et chez les individus âgés (MILLER & BONESS, 1979), présente un dimorphisme sexuel basé sur la taille, la coloration du pelage et la morphologie générale du corps (**photos 1 et 2**). Dans la partie est de l'Atlantique, les mâles atteignent leur taille maximale vers l'âge de 11 ans, avec une longueur de 220 cm et un poids de 220 kg (ANDERSON & FEDAK, 1985 mentionnent un poids maximal de 330 kg) ; les femelles atteignent une taille maximale vers l'âge de 15 ans, avec une longueur de 180 cm pour un poids de 150 kg (KING, 1983). Dans la partie ouest de l'Atlantique, les phoques gris sont de taille légèrement supérieure : les mâles atteignent une longueur asymptotique de 242 cm et les femelles de 201 cm (MURIE & LAVIGNE, 1992). Cette différence entre populations éloignées serait associée à des facteurs environnementaux (MCLAREN, 1993).



**Photo 2.** Phoque gris femelle : la robe est claire sur la face ventrale et foncée sur le dos, les taches noires varient entre individus.

*Female grey seal : the coat is pale on the ventral side and dark on the back, the black spots vary from one individual to another.*



**Fig. 1.** Taxon des Pinnipèdes (Classe des Mammifères, Sous-classe des Thériens, Infra-classe des Euthériens ou Placentaires, Ordre des Carnivores), d'après KING (1983).  
*Pinnipeds, from KING (1983).*

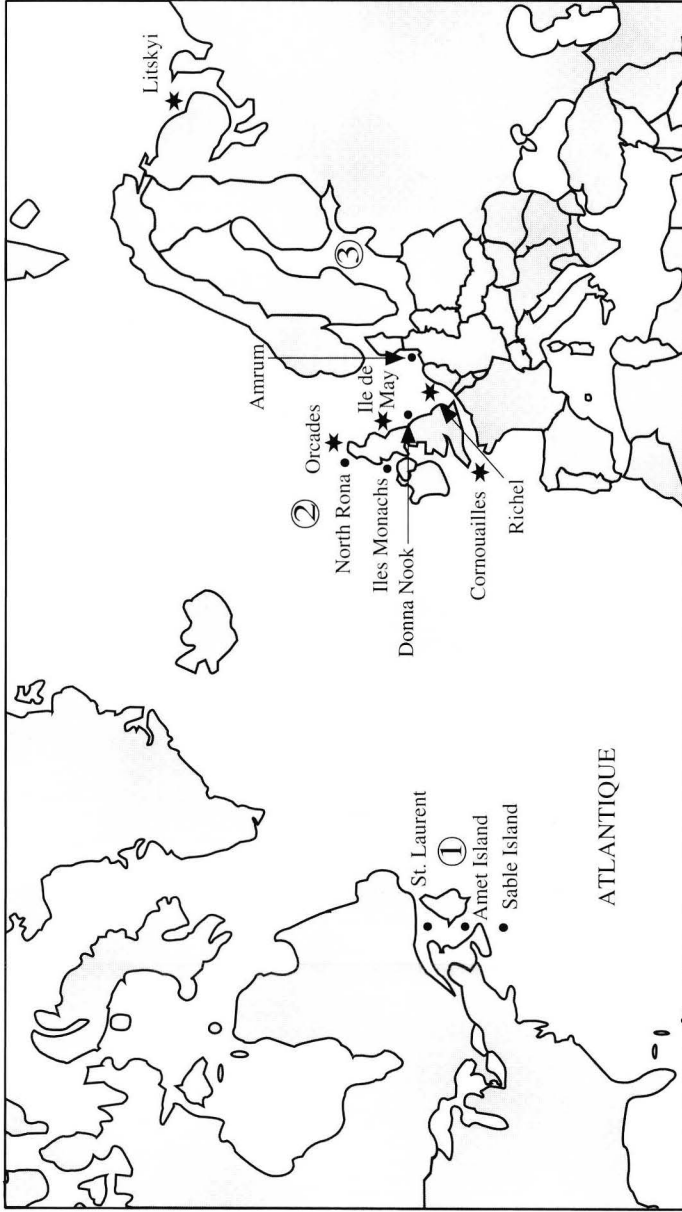
A l'âge adulte, le phoque gris présente un pelage ras dont la couleur est particulièrement variable d'un individu à l'autre, pouvant prendre toutes les nuances de gris clair à foncé (DAVIES, 1949). D'une manière générale, les mâles sont d'une teinte plus foncée et plus uniforme que les femelles : sur un fond de robe sombre sont distribuées quelques taches plus claires, irrégulières en nombre, taille et forme. Chez les femelles, la robe est le plus souvent claire (crème, gris, brun, roussâtre) et tachetée de manière très variable de noir, gris ou brun foncé (les taches peuvent prendre toutes les tailles, d'un semis dense de pois de moins d'un centimètre jusqu'à de larges zones de plusieurs dizaines de centimètres) ; chez la plupart des femelles et chez quelques mâles, la face ventrale est plus pâle que la tête et le dos. Les juvéniles (jeunes entre 1 et 3 ans) sont fauves, un peu plus foncés sur le dos, sans marques apparentes.

Les membres antérieurs sont de courtes pattes munies de cinq puissantes griffes, les postérieurs, repliés comme un éventail au repos, se déploient en palettes natatoires. La dentition carnivore est développée, et la bouche ouverte fait apparaître une muqueuse rose vif, signal de communication important. Les yeux, adaptés à la vision sous-marine en conditions de luminosité faible (RENOUF, 1991), sont sombres et très larges et des vibrisses épaisses garnissent museau et arcades sourcilières (photo en couverture). Une courte queue triangulaire termine le corps. L'image d'un gros chien engoncé dans un épais tube de muscles supplémentaires et emmitoufflé de surplus dans un sac de couchage l'isolant contre les agressions externes permet d'appréhender la nature du phoque gris qui, de proportions imposantes, est en outre étonnamment puissant et lourd pour sa taille.

## II.2. Répartition géographique et dynamique des populations

Le phoque gris est une espèce qui ne migre pas (bien que des déplacements saisonniers soient mentionnés en Mer Baltique, WIG, 1988 et 1989 ; HELLE & STENMAN, 1991). Dans les eaux tempérées et sub-arctiques de l'Atlantique nord, il forme trois populations distinctes d'un point de vue géographique : le stock ouest-atlantique, le stock est-atlantique et le stock baltique, définis par DAVIES (1957) et SMITH (1966) (**fig. 2**) :

- le stock ouest-atlantique est constitué de colonies qui se forment entre le sud du Labrador et le Golfe du Maine, U.S.A. Les principales aires utilisées sont la banquise hivernale de l'estuaire du St.-Laurent, et la glace, le sable ou les rochers de plusieurs îles situées au sud de cet estuaire (les plus connues étant Sable Island, Amet Island et Basque Islands).
- le stock est-atlantique comprend des colonies se formant sur les côtes d'Islande, des Féroés, des îles britanniques (Irlande, Shetland, Orcades, Hébrides, Angleterre, Pays de Galles), de Bretagne (limite sud), de la Mer de Wadden néerlandaise, allemande et danoise, de Norvège et de Russie jusqu'en Mer Blanche (limite est).
- le stock baltique comporte des colonies formées sur la banquise hivernale des Golfes de Bothnie et de Finlande, et sur les îles et côtes de Suède, des Républiques Baltes et de Finlande.



**Fig. 2.** Limite de répartition des aires de reproduction du phoque gris.  
*Limit of the grey seal breeding distribution.*  
 ① Stock ouest-atlantique. *West Atlantic stock.*  
 ② Stock est-atlantique. *East Atlantic stock.*  
 ③ Stock baltique. *Baltic stock.*  
 \* Colonies étudiées dans le cadre de ce travail. *Colonies investigated in this thesis.*  
 • Autres colonies mentionnées dans le texte. *Other colonies mentioned in the text.*



La population de phoque gris vivant autour de la Grande-Bretagne représente environ 50 % de la population mondiale. Les plus importantes colonies de reproduction actuelles s'observent en Ecosse : dans les Hébrides (îles Monachs, North Rona), dans les Orcades, sur l'île de May (estuaire du Forth) et dans les îles Farne (nord-est de l'Angleterre). Des colonies plus petites se forment sur les côtes écossaises, au sud-ouest de l'Angleterre (Pays de Galles, Cornouailles, Îles Scilly), en East-Anglia (le Wash, Scroby Sands, Donna Nook) et autour de l'Irlande.

Depuis que des recensements sont entrepris, on constate que la population mondiale du phoque gris est en augmentation, les trois stocks indépendants présentant chacun un accroissement (**tableau I**). Localement, l'augmentation de population est associée à des phénomènes d'exode rural, nombre d'îles ayant été désertées par l'homme au cours du siècle passé, offrant aux phoques un nombre croissant de sites non dérangés<sup>1</sup>. Un autre facteur prépondérant est la protection de l'espèce. Proie facile pour les hommes de l'époque préhistorique, les phoques gris sont chassés en grand nombre jusqu'au Moyen Âge comme le prouvent des gisements de fossiles (CLARK, 1946, *in* DAVIES, 1957 ; VAN BREE, 1961, *in* VAN BREE *et al.*, 1992 ; REQUATE, 1957, JOENSEN *et al.*, 1976, et CLASON & ZEILER, 1993, *in* REIJNDERS *et al.*, 1995). Comparativement à d'autres pinnipèdes, la fourrure des jeunes phoques gris est de piètre qualité et cette espèce est surtout exploitée pour sa viande, sa graisse et son cuir (HOOK, 1961). Réduites, les colonies se feront de plus en plus discrètes, se formant le plus souvent dans des endroits peu fréquentés par l'homme, inaccessibles d'un point de vue topographique (grottes, pied de falaises, îlots et îles battus) ou d'un point de vue politique (régions côtières interdites par le régime soviétique : côte de Mourman, frontière Finlande-ex-U.R.S.S., côtes des États Baltes, JÜSSI, 1998, *comm. pers.*).

Surexploitées jusque dans les années 70, puis gravement atteintes par une pollution essentiellement liée aux PCBs, les populations de phoques de la Baltique diminuent dramatiquement au cours de ce siècle (les PCBs provoquent un complexe pathologique associé à des lésions du cortex adrénalien qui entraînent des désordres métaboliques, hormonaux et immunologiques). On observa notamment une stérilisation d'un pourcentage considérable des phoques femelles liée à des pathologies utérines, ainsi que des malformations osseuses (LAW *et al.*, 1989 ; HELLE *et al.*, 1990 ; BERGMAN *et al.*, 1992 ; SCHWEIGERT & SCHAMS, 1993). La diminution des stocks de pinnipèdes en Baltique stimulent l'arrêt officiel de la chasse au phoque gris vers 1970 en Russie baltique, 1974 en Suède et 1976 en Finlande. Timidement, puis plus rapidement, les populations de phoques baltiques se reconstituent (HELLE & STENMAN, 1991 ; OLSSON *et al.*, 1992).

<sup>1</sup> Cas des îles Monachs, Hébrides : les derniers habitants quittent ces îles vers la fin des années 40. Une petite population de phoques gris s'y installe au cours des années 60. En 1985, cette colonie produit près de 4000 petits/an. Aujourd'hui, l'une des plus importantes colonies du phoque gris se trouve au niveau des îles Monachs (ANDERSON, 1988).

**Tableau I.** Estimation des populations de phoque gris rapportées à leur région de reproduction. Dès 1970, la plupart de ces estimations sont basées sur le recensement de la production annuelle de petits multipliée par un facteur de l'ordre de 3,5. Les estimations les plus récentes sont basées sur des modélisations mathématiques (WARD *et al.*, 1987 ; HIBY *et al.*, 1992).  
*Estimates of grey seal numbers associated to their breeding areas. Since 1970, most of these estimates are based on censuses of annual pup production multiplied by a factor of about 3.5. The most recent estimates are based on mathematical models (WARD et al., 1987 ; HIBY et al., 1992).*

	Dans les années 50	Dans les années 60	Dans les années 70	Dans les années 80	Dans les années 90
Ouest-atlantique	2400-3000 (3)				
Amet Island					
Basque Islands					
Sable Island		7500 (15)	42000-43000 (23)		85300 (1994, 27) 68700 (1994, 27) <b>154000 (1994, 27)</b>
Estuaire St.-Laurent					
<b>Total</b>	<b>5000 (1), &gt; 5000 (3)</b>	<b>≈ 10000 (10)</b>	<b>24000 (1977, 15)</b>	<b>84000-110000 (23)</b>	<b>154000 (1994, 27)</b>
Est-atlantique :		2000 (8)			
Irlande					
Sud-Ouest Grande-Bretagne:					
Pays de Galles	1000 (2)		2500 (14)		3100 (1991, 24) 5000 (25)
Cornouailles		150 (7)	250 (12)		
Iles Scilly		150 (7)	120 (12)		
Est Grande-Bretagne (Donna Nook, Iles Farnes)		≈ 4000 (5)			4000 (1991, 24) 7700 (1991, 24)
Est Ecosse (Ile de May)					32500 (1991, 24) 46200 (1991, 24)
Nord Ecosse (Shetland et Orcades)		11000 (7)	20000 (16)		
Ouest Ecosse (Hébrides et North Rona)		17200 (7)	45000 (16)		
<b>Total îles britanniques</b>	<b>20000 (1)</b>	<b>34200 (7)</b>	<b>92000 (1985, 19)</b>	<b>4000-5000 (18)</b>	<b>93500 (1991, 24)</b>
Norvège	400 (1)	2000-3000 (6)			
Russie (côte de Mourman)		300 (7), 2000 (9)			
Féroés et Islande		4000 (7)			220 (1993, 26)
Pays-Bas (Mer de Wadden)					
Allemagne (Mer de Wadden)					
<b>Total</b>	<b>11000-15000 (4)</b>	<b>39000 (11)</b>	<b>70000-76000 (16)</b>		
Baltique :					
Nord (Golfe de Bothnie)	5000 (1)				
Centre (Stockholm, Golfe de Riga, Estonie, Golfe de Finlande)					
Sud-Ouest et Kattegat	100 (1)				
<b>Total</b>	<b>≈ 5000 (4)</b>	<b>82000 (13)</b>	<b>5000 (11)</b>	<b>3000 (21)</b>	<b>80 % de la pop. baltique (28)</b> <b>6000-8000 (28)</b>
<b>Total mondial :</b>			<b>101000 (16)</b>	<b>250000 (20)</b>	<b>? 300000 ?</b>

Sources : (1) LOCKLEY, 1954, *in* SMITH, 1966 ; (2) HARRISON MATTHEWS, 1955, *in* SMITH, 1966 ; (3) FISHER, 1957, *in* DAVIES, 1957 ; (4) DAVIES, 1957 ; (5) COULSON & HICKLING, 1964 ; (6) O'YNEs, 1964, *in* SMITH, 1966 ; (7) SMITH, 1966 ; (8) LOCKLEY, 1966, *in* SMITH, 1966 ; (9) KARPovICH *et al.*, 1967, *in* KING, 1983 ; (10) CAMERON, 1970, (11) BONNER, 1972 ; (12) SUMMERS, 1974 ; (13) BONNER, 1976, *in* KING, 1983 ; (14) ANDERSON, 1977, *in* KING, 1983 ; (15) MANSFIELD & BECK, 1977 ; (16) NERC, 1981, *in* KING, 1983 ; (17) KING, 1983 ; (18) WILG, 1986 ; (19) NERC, 1987 ; (20) ANDERSON, 1988 ; (21) HELLE *et al.*, 1990 ; (22) VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990 ; (23) ZWANENBURG & BOWEN, 1990 ; (24) HIBY *et al.*, 1993 ; (25) BAINEs *et al.*, 1995 ; (26) REINDERS *et al.*, 1995 ; (27) MOHN & BOWEN, 1996 ; (28) JUSSI, 1997, *comm. pers.*

Protégé principalement durant la période de reproduction dans pratiquement toute son aire de répartition, le phoque gris prolifère et les relations avec l'industrie de la pêche, dont les prises déclinent, deviennent tendues (HARWOOD & GREENWOOD, 1985 ; HARWOOD, 1987). Outre les dégâts directs qu'il cause aux filets et à leurs prises, le phoque gris est notamment l'hôte intermédiaire d'un nématode qui parasite la morue (*Gadus morhua*), diminuant sa valeur marchande. Inversement, les filets de pêche constituent une cause importante de la mortalité des phoques gris juvéniles et adultes (WIIG & ØIEN, 1987 ; WIIG *et al.*, 1990). Dans les années 60, des abattages officiels sont organisés, notamment aux Orcades, aux Hébrides et aux îles Farne, qui n'entameront pas l'augmentation de ces populations, et qui prendront fin vers 1980 sous la pression de l'opinion publique. Les interactions pêcheries-phoques gris deviennent encore plus difficiles au Canada où la pêche est une activité économique considérable et les traditions de chasse plus ancrées qu'en Grande-Bretagne (MOHN & BOWEN, 1996). Paradoxalement, certains auteurs émettent l'hypothèse que la surpêche humaine, provoquant une réduction de la taille des poissons, favorise l'augmentation des populations de phoques gris consommant essentiellement ces plus petits poissons (BAINES, 1994). Aujourd'hui, les phoques gris sont complètement protégés en France, aux Pays-Bas, en Allemagne, en Suède, en Finlande, dans les Etats Baltes et en Russie tandis que des licences sont localement accordées aux pêcheurs et aquaculteurs pour abattre les phoques aux alentours des filets, ainsi qu'aux chercheurs pour des raisons scientifiques, en Grande-Bretagne, en Norvège, au Danemark et au Canada. La pression de chasse « sportive » a été et reste encore importante en Norvège (WIIG, 1987, 1988 ; WIIG *et al.*, 1990 ; HAUG *et al.*, 1994).

## II.3. Reproduction

### II.3.A. Cycle et saison de reproduction

L'ensemble des pinnipèdes (phoques, otaries et morses) présente la particularité de vivre en mer mais de se reproduire hors de l'eau. La naissance des petits, la majeure partie de l'allaitement ainsi qu'une certaine proportion des accouplements ont lieu sur la terre ou sur la glace. Comme de nombreux autres pinnipèdes, les phoques gris se rassemblent en groupes sociaux de taille et de densité très variables, appelés colonies, pour une saison de reproduction au cours de laquelle se déroulent les mises bas, l'allaitement des petits (en totalité ou en partie) et l'accouplement des adultes.

Plusieurs espèces de pinnipèdes, dont le phoque gris, sont sexuellement matures avant d'avoir atteint leur taille maximale. L'âge de la maturité sexuelle (3 à 6 ans chez les femelles, 7 à 12 ans chez les mâles) varie suivant les conditions du milieu auxquelles une population donnée fait face à un moment donné (ressources alimentaires, densité de population,...) (MURIE & LAVIGNE, 1992). Les femelles sont couvertes par les mâles dans ou à la périphérie des colonies de reproduction. La gestation débute par environ 3,5 mois au cours desquels

l'oeuf fécondé reste au stade *blastula*, non fixé dans la cavité utérine ; ce processus d'implantation différée est d'une durée imprécise et prend fin sous l'influence de stimuli externes (COULSON, 1981). L'implantation se produit enfin 108 à 163 jours après la date moyenne de fécondation ; l'oeuf reprend alors son développement normal d'une durée de 8 mois (BOYD, 1983, *in* AMOS *et al.*, 1993 ; BOYD, 1984a). Ce cycle porte la durée totale de la gestation à 11,5 mois, qui ajoutée à la période de lactation, permet aux femelles de mettre bas chaque année à la même saison de manière extrêmement régulière.

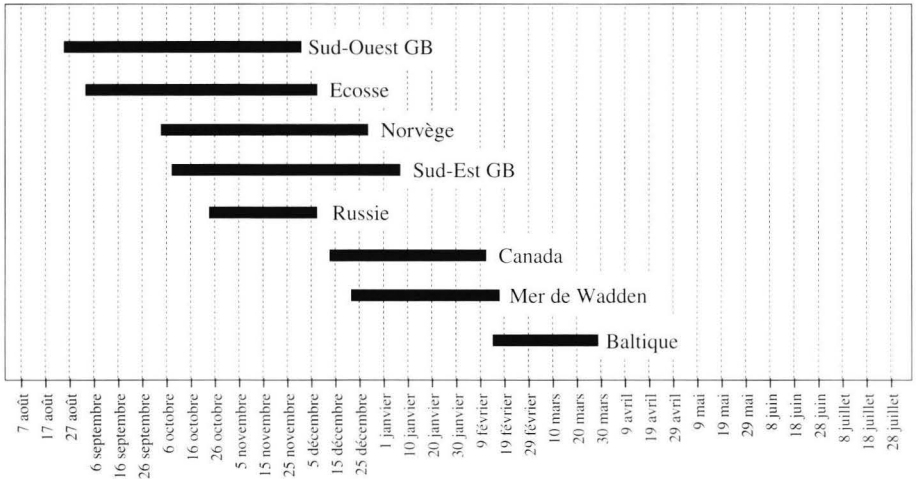
Les femelles ne donnent naissance qu'à un seul petit couvert d'une fourrure blanche laineuse, le lanugo, dont la mue est variable dans le temps et commence par le museau, les membres antérieurs, puis par plaques sur le corps, laissant apparaître un poil ras dont la couleur est aussi variable que celle des adultes. Dans certaines colonies, près d'un tiers des petits naissent avec le museau ou les membres antérieurs déjà mués ; dans d'autres sites, la mue commence vers l'âge de 14 jours ; elle se termine 11 à 27 jours après la naissance (DAVIES, 1949). Les petits entièrement ou en partie couverts du lanugo sont appelés blanchons. A la naissance, le petit phoque gris mesure 76 cm et pèse de 13 à 17 kg (COULSON & HICKLING, 1964 ; BOYD & CAMPBELL, 1971 ; KING, 1983, KOVACS & LAVIGNE, 1986a ; ANDERSON & FEDAK, 1987a ; BOWEN *et al.*, 1992b ; BAKER S. *et al.*, 1995). Le bébé est allaité par sa mère grâce à deux mamelles érectiles situées sur l'abdomen ; environ 15 jours après avoir mis bas, les femelles sont en oestrus et s'accouplent ; elles sont encore présentes quelques jours auprès de leur petit puis elles quittent le site de reproduction, terminant de manière abrupte une période de lactation de 14 à 21 jours (DAVIS, 1949 ; HEWER, 1957 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; BOYD & CAMPBELL, 1971 ; BONNER, 1972 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONNES & JAMES, 1979 ; KING, 1983 ; KOVACS, 1987 ; en captivité : KASTELEIN *et al.*, 1991, KASTELEIN *et al.*, 1994 ; pour les phoques gris se reproduisant sur la banquise : BAKER S. *et al.*, 1995). Dispersés en mer dès la fin de la saison, les individus reproducteurs vont reconstituer leurs réserves de graisse par une activité alimentaire intense (BOYD, 1984a) tandis que les jeunes de l'année vont errer encore quelques semaines aux alentours de la colonie désertée sans s'alimenter ni s'abreuver. La durée de ce jeûne des petits présente une grande variabilité individuelle (de 10 à plus de 28 jours) et plus de 90 % de l'énergie nécessaire pendant cette période provient des réserves de graisse accumulées par le petit lors de l'allaitement (WORTHY & LAVIGNE, 1987 ; REILLY, 1991 ; MUELBERT & BOWEN, 1993). De manière semblable, les petits de l'éléphant de mer austral *Mirounga leonina* jeûnent pendant 21 à 66 jours après le départ de leur mère, perdant jusqu'à 30 % de leur poids au sevrage, et quittent le site de manière non synchronisée : ils font individuellement un compromis entre un départ hâtif avec de bonnes réserves lipidiques et un départ tardif avec une meilleure connaissance du milieu aquatique et une plus grande maturité morphologique, physiologique et sociale (WILKINSON & BESTER, 1990 ; ARNBOM *et al.*, 1993 ; MUELBERT & BOWEN, 1993). La fonction du jeûne post-sevrage reste hypothétique. Après cette période, les petits phoques gris et éléphants de mer se dispersent en mer où ils apprennent à se nourrir seuls. Paradoxalement, les jeunes phoques gris

continuent à perdre du poids plusieurs semaines après avoir commencé à s'alimenter de manière indépendante, reconstituant en priorité leurs réserves protéiques (MUELBERT & BOWEN, 1993). Ces petits présentent alors un comportement erratique et se déplacent souvent sur des distances de plusieurs centaines de kilomètres (COULSON & HICKLING, 1964 ; CAMERON 1970 ; BOYD & CAMPBELL, 1971 ; KING, 1983 ; WIIG & ØIEN, 1987 ; BAINES, 1994).

La saison de reproduction du phoque gris présente les trois caractéristiques suivantes :

1. une importante synchronisation des activités reproductrices sur une période généralement inférieure à 2 mois. Cette synchronisation semble présenter divers avantages sélectifs. Elle permet aux femelles d'être en oestrus au moment où un grand nombre d'adultes sont rassemblés ; elle permet aux mâles d'accomplir un maximum d'accouplements tout en limitant le temps qu'ils passent à terre, période risquée aussi bien d'un point de vue énergétique (voir plus loin) que de la prédation ; elle limite aussi, par effet de groupe, le danger de prédation pour la progéniture (COULSON, 1981 ; BOYD, 1984a). Une synchronisation élevée de la reproduction semble liée à l'aspect saisonnier et/ou à l'instabilité des conditions environnementales tandis qu'un étalement des activités reproductrices dans le temps caractérise les pinnipèdes se reproduisant sous des climats plus constants (CORNET & JOUVENTIN, 1981 ; ROUX & HES, 1984 ; BOWEN *et al.*, 1985 ; GENTRY *et al.*, 1986 ; BONESS, 1990 ; MARCHESSAUX & PERGENT-MARTINI, 1991 ; KOVACS & LAVIGNE, 1992a ; TRITES, 1992 ; TEMTE, 1993 ; GONZALEZ *et al.*, 1994 ; HANGGI & SCHUSTERMAN, 1994 ; MCRAE & KOVACS, 1994 ; KOVACS *et al.*, 1996). Le rassemblement des pinnipèdes femelles en période de reproduction dans l'espace (grégarisme) ou dans le temps (synchronisation) pourrait également être accru par le harcèlement<sup>2</sup> inter-sexuel, les femelles cherchant à « diluer » l'agressivité des mâles (BONESS *et al.*, 1995 ; MESNICK, 1996).
2. une grande stabilité dans la date de reproduction d'une année à l'autre dans une même colonie (COULSON & HICKLING, 1964 ; BOYD & CAMPBELL, 1971 ; BOYD, 1984a).
3. une importante variation dans les dates des saisons de reproduction de différentes colonies : malgré une aire de répartition de l'espèce réduite à l'échelle mondiale, on observe entre colonies un décalage des activités reproductrices qui peut atteindre six mois (**fig. 3**). La distribution géographique des dates de reproduction est irrégulière, excluant la photopériode comme déterminant.

<sup>2</sup> Le *harcèlement* chez les pinnipèdes est décrit par MESNICK (1996) comme des tentatives d'accouplement des mâles avec des femelles non réceptives, leur causant une perte de temps et d'énergie significative et aboutissant parfois à les blesser. La *coercition sexuelle* (*sensu* SMUTS *in* MESNICK, 1996) est quant à elle définie comme l'utilisation de la force ou de la menace par un mâle pour augmenter ses chances de s'accoupler avec une femelle fertile et diminuer les chances qu'elle s'accouple avec un autre mâle, le coût pour la femelle étant nettement plus important que celui du harcèlement (mort du petit, voire de la femelle).



**Fig. 3.** Déroulement des activités de reproduction (naissances, accouplements, sevrages) du phoque gris dans l'ensemble de son aire de distribution actuelle (DAVIES, 1949 ; HEWER, 1957 ; HEWER & BACKHOUSE, 1960 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; CAMERON, 1970 ; FODGEN, 1971 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS & JAMES, 1979 ; COULSON 1981 ; KING, 1983 ; HIBY *et al.*, 1992 ; BAINES, 1994 ; TWISS *et al.*, 1994, TROAKE, 1994 et 1995).

*Timing of breeding activities (births, matings, weanings) of the grey seal at the current distribution range (DAVIES, 1949 ; HEWER, 1957 ; HEWER & BACKHOUSE, 1960 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; CAMERON, 1970 ; FODGEN, 1971 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS & JAMES, 1979 ; COULSON, 1981 ; KING, 1983 ; HIBY *et al.*, 1992 ; BAINES, 1994 ; TWISS *et al.*, 1994, TROAKE, 1994 and 1995).*

Dès 1957, DAVIES tente d'expliquer ce phénomène à partir d'hypothèses sur la séparation des trois stocks du phoque gris : l'espèce ne semble jamais avoir vécu en dehors de son aire de répartition actuelle (son ancêtre fossile le plus proche *Gryphoca*, fut trouvé en Belgique, VAN BENEDEN, 1876). Si le phoque gris occupait l'Atlantique nord au Pléistocène, époque où les calottes glaciaires s'étendaient et se réduisaient régulièrement, DAVIES imagine qu'à partir d'un groupe unique habitant le sud des glaces entre l'Islande et le Groenland, deux populations distinctes se seraient formées en redescendant le long des côtes avec l'avancée des glaces vers le sud, formant les stocks est- et ouest-atlantiques. Les phoques gris est-atlantiques et baltiques se seraient séparés plus tard (9000 ans AC), lors de la séparation de la Baltique et de la Mer du Nord. Les trois stocks auraient alors divergé quant au moment de leur reproduction soit s'adaptant à la reproduction sur la glace, plus stable à la fin de l'hiver (stocks ouest-atlantique et baltique), soit au contraire en s'adaptant à la reproduction sur des côtes rocheuses (stock est-atlantique). Cette théorie est cependant remise en question par des études génétiques (BOSKOVIC *et al.*, 1996) qui suggèrent une séparation des stocks est- et ouest-atlantiques remontant à 1-1,2 millions d'années et une séparation des phoques gris de Norvège (stock est-atlantique) et de Baltique remontant à 0,35 millions d'années, dates bien antérieures à celles évoquées par DAVIES.

En 1981, Coulson développe l'hypothèse déjà émise en 1964 (COULSON & HICKLING) que le moment de la reproduction chez le phoque gris est lié aux stimuli externes déclenchant la reprise du développement de l'oeuf fécondé. Parmi ces stimuli, la température de surface de l'eau de mer quelque trois mois après les accouplements jouerait un rôle déterminant : une différence de température de 1 °C retarderait l'implantation de 13 jours. On considère généralement que l'avantage sélectif de l'implantation retardée, observée chez tous les pinnipèdes mais aussi chez d'autres mammifères comme des ongulés et des mustélidés, est de permettre les naissances au moment le plus favorable pour la survie de la progéniture. Paradoxalement, ce n'est pas le cas chez le phoque gris : si, dans certaines colonies, les naissances se produisent après un pic des températures (par exemple en septembre au sud-ouest de l'Angleterre), dans beaucoup d'autres, elles ont lieu au moment de l'année caractérisé par les conditions climatiques les plus défavorables (Baltique, Atlantique ouest). De plus, le moment des naissances ne semble pas corrélé aux conditions climatiques ni à la disponibilité des ressources alimentaires au moment du sevrage des petits (notamment VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990). Pour BOYD (1984a), il est peu probable que la température de surface de la mer puisse seule entraîner des variations dans les dates de mise bas du phoque gris. La balance énergétique des femelles au cours de l'année a probablement une influence importante (le début de l'accumulation des réserves de graisse et la date d'implantation sont corrélés). En 1994, KASTELEIN *et al.* notent que les seuls phoques gris à se reproduire en automne sont ceux du stock est-atlantique, bénéficiant des courants résiduels du Gulf Stream et donc d'une température minimum de l'eau de mer de surface en hiver nettement plus élevée (7 °C) que dans les autres colonies (Mer de Wadden néerlandaise : 4 °C, Baltique : 0 °C ou moins, Canada : -1 °C). Ces auteurs suggèrent qu'une température plus élevée pourrait assurer des conditions favorables à l'alimentation des adultes et des petits juste après la reproduction. En l'absence de ces courants chauds, la reproduction aurait un déclenchement photopériodique. En captivité, des phoques gris (est-atlantiques) nourris à volonté se reproduisent en janvier (KASTELEIN *et al.*, 1994). La question reste ouverte.

Quelque trois mois après la reproduction, une autre forme de rassemblement social de phoque gris s'observe sur la terre ferme, dans les grottes ou sur la glace dans le cadre de la mue au cours de laquelle le pelage des adultes se renouvelle. En 1970, CAMERON fait quelques observations sur ces groupes de mue généralement peu étudiés : les ensembles compacts peuvent compter plus de 300 individus et les trajets entre la terre et la mer y sont incessants. Dans le stock est-atlantique, HEWER et BACKHOUSE (1960) mentionnent des rassemblements de mue de 200 à plus de 2000 adultes à la fin de l'hiver à Ramsey et aux îles Farne. Sur les îles et îlots de la côte de Mourman (Péninsule de Kola, Russie), les phoques gris forment, entre mars et juin, des groupes de mue pouvant atteindre 60 individus dont l'activité alimentaire n'est pas nulle (KONDAKOV, *données non publ.*, 1992 ; NYGARD *et al.*, 1995). Chez l'éléphant



de mer austral, la mue des adultes est un processus coûteux en énergie au cours duquel les animaux jeûnent ou se nourrissent de manière réduite et accusent une perte de poids régulière (BOYD *et al.*, 1993).

En dehors de la reproduction et de la mue, le comportement des phoques gris reste peu connu. Certains lieux de reproduction sont fréquentés durant toute l'année (HAMMOND & PRIME, 1990) mais les phoques atterrissent également en de nombreux autres sites de repos, éloignés ou voisins des emplacements des colonies (HEWER & BACKHOUSE, 1960 ; SUMMERS, 1974 ; TROAKE, 1995). Bien qu'ils se reposent parfois à terre, les phoques gris en dehors de la reproduction se caractérisent par une importante dispersion en mer. Des données ponctuelles ont été obtenues par pistage d'individus portant des émetteurs VHF perçus par des stations mobiles ou fixes, des émetteurs d'ultrasons perçus dans l'eau par un bateau ou des émetteurs relayés par satellites. Ces expériences révèlent une grande variation comportementale : certains phoques gris séjournent parfois pendant plusieurs semaines dans une zone réduite de 20 à 50 km de rayon tandis que d'autres se déplacent régulièrement sur des distances de l'ordre de 250 km entre sites de repos terrestres et à plus de 50 km au large vers les zones riches en poisson (MCCONNELL, 1986 ; THOMPSON D. *et al.*, 1991 ; SMRU, 1992 ; SJÖBERG *et al.*, 1995). THOMPSON D. *et al.* (1991) montrent en outre que la capacité de navigation des phoques gris est très bonne comme l'illustre la direction et la rapidité des déplacements entre points éloignés. Sur une période de neuf jours, un jeune mâle passe seulement 13 % du temps émergé ; le temps passé dans l'eau est consacré au repos près des sites d'atterrissage (41 %), à des déplacements de courte durée (14 %) et à des déplacements entre sites éloignés (32 %) à la vitesse approximative de 4,5 km/h pendant 10 à 20 heures d'affilée, avec des plongées régulières vers -40 m, où ni le fond de la mer ni les amers (par exemple les phares) ne sont visibles. La pêche au cours des déplacements au large (PRIME & HAMMOND, 1990) occupe probablement une importante proportion du temps, l'étude du contenu stomacal montrant que l'activité alimentaire est la plus intense après les deux jeûnes successifs de la reproduction et de la mue (MURIE & LAVIGNE, 1992).

Si les mâles peuvent fréquenter les colonies de reproduction pendant près de 10 ans (TWISS, 1991), les femelles peuvent se reproduire pendant plus de 30 ans. On pense que les phoques gris meurent en mer car il est très rare de trouver des corps d'adultes échoués (BOYD & CAMPBELL, 1971).

### **II.3.B. Système de reproduction**

Le système de reproduction d'une population animale est défini par EMLEN & ORING (1977) comme le comportement adopté par les individus afin d'acquérir des partenaires sexuels. Il se décrit par le nombre de partenaires sexuels acquis par chacun des sexes au cours d'une saison de reproduction, les moyens mis en oeuvre pour les acquérir, l'existence et la nature d'éventuels liens entre partenaires et le type de soin parental apporté par chacun des sexes.



En développant les principes darwiniens sur la sélection sexuelle, TRIVERS (1972) propose d'expliquer les systèmes de reproduction des mammifères par un modèle basé sur l'investissement parental (défini par cet auteur comme tout investissement par un parent dans un individu-progéniture, qui accroît les chances de survie — et donc le succès reproducteur — de cet individu-progéniture, aux dépens de la possibilité du parent d'investir dans la progéniture suivante). Les mammifères femelles, dont la fécondité est limitée par des lois énergétiques, constituent le sexe limitant c'est-à-dire indisponible durant une grande partie du cycle reproducteur, provoquant une compétition entre mâles. Le comportement de reproduction des femelles aurait ainsi essentiellement évolué en réponse à des pressions écologiques et démographiques, tandis que le comportement reproducteur des mammifères mâles, investissant le moins dans la progéniture, subirait une sélection intra-sexuelle nettement plus forte sous forme de compétition (en accord avec PAYNE, 1979).

La formation d'imposantes colonies de reproduction par certains pinnipèdes a très tôt marqué les naturalistes. Inspiré par les travaux de NUTTING (1891), *in* BARTHOLOMEW (1970), puis de BERTRAM (1940), *in* BARTHOLOMEW (1970), BARTHOLOMEW ébauche un modèle conceptuel expliquant les systèmes de reproduction des pinnipèdes, et comment le potentiel pour la polygynie<sup>3</sup> est mis en valeur par les différentes espèces de phocidés (phoques et éléphants de mer) et d'otariidés (otaries à fourrure et lions de mer). En 1991, BONESS reprend ces bases dans le cadre des théories de TRIVERS (1972) et d'EMLEN & ORING (1977) pour effectuer une revue des systèmes de reproduction des pinnipèdes. Il s'exprime de la manière suivante : toutes les espèces de pinnipèdes

<sup>3</sup> Dans l'ensemble de ce travail, nous utiliserons la terminologie relative aux systèmes de reproduction suivante (d'après BONESS, 1991, et LE BOEUF, 1991, inspirés de EMLÉN & ORING, 1977) : les espèces animales sexuées sont soit *monogames* (les individus d'un sexe ne se reproduisent qu'avec un seul partenaire de l'autre sexe au cours d'une saison de reproduction) soit *polygames* (les individus d'un sexe se reproduisent avec plusieurs partenaires de l'autre sexe au cours d'une saison de reproduction). Chez les espèces polygames, on distingue les systèmes *polyandres* (les femelles se reproduisent avec plusieurs mâles au cours d'une saison de reproduction), les systèmes *polygynes* (les mâles se reproduisent avec plusieurs femelles au cours d'une saison de reproduction) et les systèmes de *promiscuité* (mâles et femelles se reproduisent avec plusieurs partenaires de l'autre sexe au cours d'une saison de reproduction).

La polygynie peut prendre trois formes principales qui sont

— la *défense de femelles* ; quand le groupe de femelles défendues par un mâle reste stable au cours d'une saison de reproduction, on parle de harem (voir note 5) ;

— la *défense de ressources* : les mâles cherchent à contrôler les femelles en défendant une ressource importante pour elles ; quand la ressource défendue est une aire spatiale stable au cours d'une saison de reproduction, on parle de territoire (voir note 4) ;

— le système de *lek* caractérisée notamment par des comportements de parade des mâles sur une aire spatiale, l'arène, ne contenant pas d'autre ressource pour les femelles que les partenaires sexuels.

sont polygynes<sup>4</sup>. La détermination du type (défense de femelles, défense de ressources ou lek) et du degré de polygynie (faible, modérée ou extrême) s'opère sous deux influences principales. D'une part, un rôle important est joué par l'inertie phylogénétique au niveau de traits communs à tous les mammifères (fécondation interne, soins parentaux essentiellement maternels liés à la lactation,...) ou de traits particuliers aux pinnipèdes (mode de vie amphibie avec alimentation exclusivement marine, et parturition terrestre suivie d'un bref oestrus, grande taille liée à la vie marine,...). D'autre part, des variables environnementales (physiques et sociales) affectent la manière dont les sexes se comportent pour augmenter leur succès reproducteur (disponibilité et nature des sites de parturition, conditions climatiques, pression de prédation, densité et rapport des sexes au sein des colonies de reproduction,...). Comme la plupart des mammifères, les pinnipèdes mâles et femelles peuvent être décrits comme étant en conflit sous des pressions sélectives les poussant à développer des stratégies reproductrices différentes : les mâles augmentent leur succès reproducteur en multipliant le nombre de leurs accouplements, tandis que les femelles investissent dans l'élevage du petit et tentent d'impliquer le mâle dans les soins parentaux afin d'en partager le coût énergétique. Les systèmes de polygynie observés chez les pinnipèdes reflètent ce conflit (en accord avec LE BOEUF, 1991).

Chez le phoque gris, les colonies de reproduction sont des assemblages dynamiques d'individus reproducteurs dont sont exclus les phoques sexuellement immatures, un certain nombre de jeunes mâles et probablement les individus séniles. Ce sont les femelles gravides qui entament la formation de la colonie : elles semblent sélectionner le site de reproduction notamment sur base de préférences comportementales (on évoque le gréganisme lorsque la présence de femelles sur le rivage entraîne l'atterrissage des suivantes) et des caractéristiques du terrain (COULSON & HICKLING, 1964 ; ANDERSON *et al.*, 1975). Dans la colonie de reproduction, la polygynie se traduit par un nombre de femelles toujours supérieur au nombre de mâles. La plupart des mâles entrent en compétition pour obtenir et garder des positions parmi les femelles groupées (ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS & JAMES, 1979 ; GODSELL, 1991 ; TWISS, 1991, TINKER *et al.*, 1995 ; TWISS *et al.*, 1994). Les femelles mettent leur petit au monde, l'allaitent, s'accouplent et quittent les lieux après un séjour total à terre de 18 à 21 jours. L'arrivée des femelles gravides à la colonie se poursuit durant les deux premiers tiers de la saison de reproduction ; le départ des

<sup>4</sup> Sur la banquise, les pinnipèdes forment rarement des colonies de reproduction mais se présentent plus souvent par paires mère-petit, ou trios mère-petit accompagnés d'un mâle, largement dispersés (JOIRIS, 1991 ; THOMAS, 1991). Dans ce cas, le mâle effectue une garde de la femelle jusqu'à ce qu'elle soit réceptive, la couvre puis la quitte, probablement pour s'accoupler avec 1 à 4 autres femelles au cours de la même saison de reproduction (LE BOEUF, 1991). La défense de la femelle et l'accouplement ont le plus souvent lieu dans l'eau chez les espèces se présentant par paires mère-petit, et sur la glace chez les espèces en trios. Cette *polygynie sérielle* ou *séquentielle* est notamment observée chez les phoques crabiers (SINIFF *et al.*, 1979), à capuchon (MCRAE & KOVACS, 1994) et léopards (ROGERS *et al.*, 1996) parfois précédemment décrits comme monogames.

femelles fécondées s'étale sur les deux derniers tiers. Le séjour des mâles est d'une durée très variable (voir plus loin). La composition de la colonie est ainsi en perpétuel changement.

La répartition des mâles sur le site de reproduction est clairement déterminée par la position des femelles accompagnées d'un petit (TWISS *et al.*, 1994). L'aire défendue par certains mâles (*territorial* : SMITH, 1966 ; *dominants* : ANDERSON *et al.*, 1975 ; *tenured* : BONESS & JAMES, 1979) présente une forme, une taille et des limites variables dans le temps ; en outre, le degré de recouvrement entre les aires d'influence de mâles voisins est élevé (BONESS & JAMES, 1979 ; TWISS, 1991 ; TWISS *et al.*, 1994). Le phoque gris ne pratique donc pas la territorialité stricte<sup>5</sup>, ce que confirme notamment l'absence de tout comportement de parade territoriale (ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS & JAMES, 1979). Parallèlement, le nombre et l'identité des femelles installées avec leur petit sur l'aire d'influence d'un mâle se modifient fortement au cours du temps. Il ne s'agit donc pas non plus de harems vrais<sup>6</sup>. Enfin, même si, suivant la stratégie adoptée, les mâles se comportent de manière dominante ou soumise, il est impossible d'établir une hiérarchie linéaire et stable à l'échelle d'une saison

<sup>5</sup> Dès 1957, HEWER remet en cause la territorialité chez le phoque gris en remarquant que, lors de leurs combats, des mâles ne montrent pas de signe d'acquisition territoriale d'une portion particulière de la plage. Etudiant les otariidés, GENTRY (1975) nous met également en garde contre le qualificatif territorial qui, d'après lui, est appliqué erronément à des pinnipèdes présentant des caractéristiques sociales très différentes. Analysant le dimorphisme sexuel dans le cadre des systèmes de reproduction mammaliens, RALLS (1977) rappelle que si l'on considère une territorialité chez les mâles pinnipèdes, la ressource défendue étant un site de mise bas pour les femelles, cette interprétation sous-entend une arrivée des mâles à la colonie antérieure à celles femelles, afin d'y installer leur territoire or chez le phoque gris, mâles et femelles arrivent simultanément au site de reproduction. BONESS & JAMES (1979) évoquent la définition réduite du territoire — une aire spatiale fixe au sein de laquelle l'individu a un accès exclusif à une ou plusieurs ressources limitantes — qui ne s'applique pas au phoque gris.

<sup>6</sup> De même, RALLS (1977) rappelle que la structure du harem n'est pas définie de manière formelle par les éthologistes mais que le terme est généralement appliqué à une unité sociale constituée d'un groupe stable de plusieurs femelles et d'un mâle dominant persistant durant au moins une saison de reproduction. Des mammifères correspondant à cette définition existent, comme le babouin *Hamadryas Papio hamadryas* ou la vigogne *Vicugna vicugna*. Par contre, la grande majorité des mammifères sortent du cadre de cette définition en partie à cause du mouvement des femelles entre unités sociales et du manque de contrôle des mâles ; c'est le cas des pinnipèdes et de nombreuses antilopes, où il serait préférable d'utiliser un terme neutre comme groupe de reproduction ou groupe de femelles associées à un mâle. Chez les pinnipèdes, l'utilisation du terme harem est généralement associé à des observations superficielles : les mâles semblent contrôler un certain nombre de femelles mais dès que l'on identifie les individus, on remarque que les femelles peuvent se déplacer très facilement dans ces « harems » et que les groupes résultent plus du gréganisme des femelles (comportement intra-sexuel) que de l'action des mâles. Les mâles de plusieurs espèces de pinnipèdes poursuivent les femelles qui tentent de s'éloigner et les contraignent parfois à la sédentarité mais les femelles sont souvent trop nombreuses et trop agiles pour être contrôlées et elles passent très fréquemment d'un « harem » à un autre (PETERSON, 1968, *in* RALLS, 1977).

(BONESS & JAMES, 1979 ; ANDERSON & FEDAK, 1985 ; GODSELL, 1991). Le système de reproduction du phoque gris est donc un système polygyne hybride entre la défense de femelles et la défense de ressources que l'on peut qualifier de « polygynie d'accès des mâles » (EMLEN & ORING, 1977). Il se caractérise en outre par un dimorphisme sexuel élevé, un degré de polygynie variable suivant les sites (rapport des sexes de 1 à 10 femelles par mâle) et un succès reproducteur plus variable entre mâles qu'entre femelles (BONESS & JAMES, 1979 ; ANDERSON & FEDAK, 1985 ; ANDERSON & FEDAK, 1987b).

### II.3.C. Contraintes énergétiques

#### *Stratégie des femelles*

Les caractéristiques de la reproduction des pinnipèdes sont du type K : après une maturité sexuelle tardive, le cycle de reproduction est lent et s'étale sur une longue vie ; au maximum un petit est produit annuellement (MCLAREN, 1990). L'investissement par portée n'est pas supérieur à celui des autres carnivores (KOVACS & LAVIGNE, 1986b) mais la progéniture des pinnipèdes est grosse et précoce, en adaptation à un environnement très dur. Chez ces espèces, les bébés les plus gros augmentent leurs chances de survie grâce à un rapport surface/volume plus faible, une couche de graisse sous-cutanée ou une fourrure plus épaisse limitant les déperditions thermiques et grâce à une meilleure coordination musculaire leur permettant de téter efficacement (BOWEN *et al.*, 1994).

Deux principales stratégies maternelles s'observent chez les pinnipèdes qui caractérisent les phoques d'une part et les otaries d'autre part (ANDERSON & FEDAK, 1987b ; BOWEN, 1991 ; COSTA, 1991 ; LE BOEUF, 1991 ; KOVACS & LAVIGNE, 1992a). Chez la majorité des phocidés, les femelles jeûnent durant toute la saison de reproduction. Les dépenses énergétiques associées aux activités reproductrices sont supportées essentiellement par des réserves lipidiques et protéiques stockées dans le corps des adultes. Grâce à ce jeûne, les phocidés libèrent la période de reproduction de contraintes alimentaires et jouissent d'une grande flexibilité dans la répartition spatiale et temporelle de la reproduction, tant qu'elle reste d'une durée limitée. Effectivement, les femelles des espèces de phocidés présentent une période de lactation courte (de moins de 4 mois), caractérisée par un transfert rapide d'une importante quantité d'énergie de la mère vers le petit, sous la forme d'un lait extrêmement riche, et suivie d'un sevrage abrupt où la femelle abandonne son petit seul à la colonie. La courte durée de cette période de lactation limite forcément le développement du petit, ses possibilités d'apprentissage au contact de sa mère et toute autre forme de soins parentaux.

Chez les otariidés, par contre, les adultes continuent à se nourrir activement pendant la reproduction. La période de lactation est longue (de l'ordre de 12 mois) et, après une première semaine passée en compagnie de leur petit, les femelles vont entamer un régime d'alternance de séjours de plusieurs jours en

mer pour se nourrir et de sessions d'allaitement du petit à terre. De fait, la femelle otarie est généralement plus petite qu'un phoque et ne peut stocker suffisamment d'énergie pour assurer toute la lactation sans apport alimentaire. Deux inconvénients majeurs apparaissent : une importante dépendance vis-à-vis des ressources alimentaires, qui doivent être disponibles dans le temps et dans l'espace pour les colonies de reproduction et un rendement du transfert d'énergie mère-petit moindre car à chaque séjour de la femelle en mer, le petit jeûne et entame ses réserves propres (BOYD *et al.*, 1991 ; GOLDSWORTHY, 1995). Par contre, le sevrage est ici progressif ce qui augmente fortement les possibilités d'apprentissage du petit notamment d'un point de vue alimentaire, augmentant du même coup ses chances de survie ; les jeunes otaries sont sevrées à un âge plus avancé, avec un poids et une taille relatifs supérieurs à ceux des jeunes phoques. Le coût moyen de la reproduction pour une femelle est plus important chez les otaries que chez les phoques.

Pour expliquer cette divergence, ANDERSON & FEDAK (1987b) évoquent la manière dont les deux groupes se seraient adaptés à l'environnement marin. A partir d'un ancêtre terrestre commun (un carnivore arctoïde), les otariidés et les phocidés se seraient développés séparément dès le Miocène (fin du Tertiaire), passant d'abord par une forme proche de l'ours pour les otaries dans le Pacifique nord et de type mustélidé pour les phoques dans l'Atlantique nord, avant de converger vers le mode de vie amphibie (MC LAREN, 1960, et RAY, 1976, *in* ANDERSON & FEDAK, 1987b). C'est au cours de cette adaptation indépendante au milieu marin que les otaries auraient acquis une fourrure de qualité emprisonnant une couche d'air en guise d'isolant thermique lors de la plongée à profondeur modérée. De leur côté, les phoques auraient progressivement assuré leur thermorégulation par une couche de graisse sous-cutanée, conservant ses propriétés isolantes même à grande profondeur et développant, par la même occasion, la quantité de réserves stockées, la possibilité de supporter un jeûne prolongé et donc celle de séparer reproduction et alimentation. Il faut toutefois noter que l'origine des pinnipèdes reste encore aujourd'hui incertaine ; si les auteurs précédents évoquent l'origine diphylétique du taxon, des études du DNA mitochondrial supportent plutôt l'hypothèse d'une évolution des phocidés et des otariidés à partir d'un ancêtre commun, proche des mustélidés, et présent à la fois dans les régions pacifique et atlantique (ÁRNASON & WIDEGREN, 1986 ; ÁRNASON *et al.*, 1993 ; LENTO *et al.*, 1995).

Chez les odobénidés (deux sous-espèces de morse *Odobenus rosmarus rosmarus* et *O. rosmarus divergens*), le comportement maternel est particulier puisque le petit peut être allaité pendant plus de trois ans, qu'il tète sans problème dans l'eau et accompagne donc la femelle pendant ses périodes de chasse en mer (THOMPSON *et al.*, 1994).

Au sein des phocidés, le comportement des femelles en période de lactation présente en outre un certain nombre de variations. En effet, les différentes espèces de phoques utilisent pour se reproduire une grande diversité de biotopes, allant de la glace stable (recouvrant le sol) à la banquise en passant par

les grottes et les plages de sable, de galets ou de rochers. La nature de cet habitat va largement influencer la structure des colonies (voir plus loin) mais aussi le comportement maternel (durée de la lactation, composition du lait et efficacité du transfert d'énergie vers le petit, poids et croissance du petit, JOUVENTIN & CORNET, 1979 et 1980 ; GENTRY *et al.*, 1986 ; KOVACS & LAVIGNE, 1986b ; BOWEN, 1991 ; KOVACS, 1995). Les périodes de lactation les plus courtes sont observées chez les espèces se reproduisant sur la glace, substrat généralement peu stable, sous des climats hostiles et présentant, dans le cas de l'Arctique, une pression de prédation très forte (ours blanc *Ursus maritimus* et renard polaire *Alopex lagopus*). Le phoque à capuchon *Cystophora cristata* présente une lactation « record » de 4 jours, la plus courte de tous les mammifères étudiés, au cours de laquelle les petits, ingérant quotidiennement une quantité de lait de l'ordre de 7,5 kg, vont gagner en moyenne 7,1 kg par jour (84 % de l'énergie consommée est stockée, BOWEN *et al.*, 1985 ; KOVACS & LAVIGNE, 1992a, OFTEDAL *et al.*, 1993).

Une autre source de variation s'observe au niveau du complément alimentaire dont de nombreuses femelles de phocidés ont besoin pour mener à bien l'élevage de leur petit (RENOUF *et al.*, 1993). On l'observe notamment lorsque la période de lactation est particulièrement longue, lorsque des pressions agissent pour écourter cette lactation en augmentant le transfert d'énergie vers le petit ou encore lorsque la petite taille des femelles ne leur permet pas d'accumuler suffisamment de graisse pour allaiter en puisant uniquement sur leurs réserves. Ces espèces peuvent alors développer une stratégie intermédiaire entre les modèles typiques des phoques et des otaries. C'est le cas du phoque marbré *Pusa hispida*, un des plus petits phocidés, dont les femelles se nourrissent en période de lactation (HAMMILL *et al.*, 1991). Chez le phoque commun *Phoca vitulina*, de petite taille également, ainsi que chez le phoque du Groenland *Phoca groenlandica*, se reproduisant sur la glace, l'utilisation de sondes TDR (enregistrement du temps passé dans l'eau et de la profondeur atteinte) prouve aussi que les femelles en période de lactation effectuent des plongées alimentaires en alternance avec des sessions d'allaitement du petit hors de l'eau (LYDERSEN & KOVACS, 1993 ; BONESS *et al.*, 1994, THOMPSON *et al.*, 1994). De telles observations remettent en cause la dichotomie stricte entre les modèles de lactation de type phoque et de type otarie et suggèrent plutôt de les considérer comme deux extrêmes d'un processus continu au niveau duquel la capacité des femelles gravides à accumuler de l'énergie sous forme de graisse est un facteur crucial (BOWEN *et al.*, 1992a ; BONESS *et al.*, 1994).

Chez le phoque gris, on considérait jusqu'il y a peu que toutes les mères jeûnaient : dans la plupart des colonies terrestres, soit les femelles ne se rendent pas à l'eau pendant la période de lactation, soit elles s'y rendent mais restent dans des cuvettes peu profondes sans montrer d'activité alimentaire ; en outre, elles ne produisent pas ou très peu d'excréments et perdent régulièrement du poids. Pourtant, à Froan, en Norvège, dans une colonie du phoque gris de faible densité, les mères en période de lactation sont aperçues consommant des poissons en quantité inconnue (SMISETH & LORENTSEN, 1995). De même, lorsque



BAKER S. *et al.* (1995) examinent le contenu stomacal de 35 phoques gris femelles en fin de lactation sur la banquise du St.-Laurent, ils constatent que 20 % d'entre elles se sont alimentées (comme suggéré par LYDERSEN *et al.*, 1994a). Ces phoques gris mettant bas sur la banquise semblent présenter une plus grande synchronisation des naissances ainsi qu'une période de lactation, condensée<sup>7</sup> caractérisée par une durée plus courte (15 jours), un niveau d'interactions mère-petit plus élevé, des sessions d'allaitement plus fréquentes et un gain de poids quotidien du petit supérieur à ceux des phoques gris terrestres. Ces différences sont probablement associées à l'instabilité du substrat de glace (LYDERSEN *et al.*, 1994a ; BAKER S. *et al.*, 1995 ; HALLER *et al.*, 1996) : après une tempête qui modifie considérablement la topographie de la glace dans le St.-Laurent, LYDERSEN *et al.* (1995) retrouvent des paires mère-petit à plusieurs km de leur point d'observation précédent ! Les caractéristiques de la lactation du phoque gris présentent donc des variations mais elles restent intermédiaires entre celle des phocidés se reproduisant essentiellement sur la glace instable et celle des phocidés se reproduisant sur des rivages plus constants. Ceci laisse à penser que l'espèce aurait évolué à partir d'ancêtres utilisant, du moins en partie, la glace instable pour se reproduire (BONESS & JAMES, 1979 ; BONESS *et al.*, 1982 ; ANDERSON & FEDAK, 1987b ; BAKER S. *et al.*, 1995).

Profitant du bilan énergétique simplifié par le jeûne des mères dans beaucoup de colonies, de nombreuses études ont été menées, parmi lesquelles on trouve les premières estimations quantitatives du coût énergétique de la reproduction chez un grand mammifère en milieu naturel : le phoque gris. KOVACS & LAVIGNE (1986a) étudient indirectement l'investissement maternel des femelles du phoque gris en période de reproduction à l'Île de May, Ecosse, en effectuant des pesées de petits : ils constatent que les mâles sont plus gros à la naissance, présentent un taux de croissance plus élevé et sont sevrés avec un poids supérieur aux femelles. Ces auteurs en concluent que la dépense énergétique moyenne pour produire et mener un petit jusqu'au sevrage est plus élevée pour la mère lorsqu'il s'agit d'un rejeton mâle. En 1987, ANDERSON & FEDAK, se penchent également sur l'énergétique des phoques gris au cours de la lactation par pesées de mères et de petits à North Rona, Ecosse ; ils observent que les femelles perdent jusqu'à 40 % de leur poids initial, avec un taux moyen de 3,8 kg/jour, tandis que les petits prennent en moyenne 1,7 kg/jour. Une certaine variabilité individuelle est observée : les femelles les plus grosses perdent du poids à un taux plus élevé que les plus petites et leur jeune grossit plus vite. L'importance du sexe de la progéniture est confirmée, les petits mâles étant plus gros à la naissance et affichant un taux de croissance supérieur aux petites femelles. Sur ces bases, ANDERSON & FEDAK estiment le coût de la gestation et de la lactation d'une progéniture mâle à 10 % de plus que celui d'une femelle. Parallèlement aux études par pesée, KOVACS (1987) remarque que les mères

<sup>7</sup> Nous utilisons l'adjectif *condensée* au sens où il est utilisé par HALLER *et al.* (1996), pour qualifier une période de lactation qui est non seulement plus courte mais aussi plus intense que la moyenne (voir indices de cette intensification dans le texte).

phoques gris de l'Île de May passent significativement plus de temps à défendre et à allaiter leur petit s'il est mâle et elle suggère donc qu'au niveau comportemental aussi, l'investissement semble supérieur pour les mères de petits mâles. Ces observations importantes sur l'investissement maternel chez les mammifères sont en accord avec la théorie de MAYNARD-SMITH (1977) qui prédit que, pour les espèces sexuellement dimorphiques et polygynes, les mères devraient investir davantage dans une progéniture mâle que femelle. En effet, le succès reproducteur des mâles de ces espèces est beaucoup plus variable que celui des femelles et il est déterminé en grande partie par leur taille. Les mères pourraient donc, par un investissement accru, augmenter leurs chances de produire un fils au succès reproducteur élevé et, d'une manière générale, accroître leur aptitude<sup>8</sup> (*fitness*). Un mécanisme possible serait que, une fois la fécondation accomplie et le sexe du fœtus fixé, des déclenchements hormonaux préparent les mères de mâles à un effort supérieur en activant leur comportement alimentaire pendant la gestation et donc leurs réserves énergétiques à la mise bas.

Sur ces bases, de nombreuses études ultérieures remettent en cause la vérification de la théorie de MAYNARD-SMITH chez les pinnipèdes. Chez l'éléphant de mer austral en Péninsule Valdez, CAMPAGNA *et al.* (1992) observent que, malgré un poids à la naissance et un taux de croissance supérieurs chez les petits mâles, les plus gros jeunes sevrés subissent une perte de poids supérieure au départ de leur mère ; il semble que les mères investissent de manière égale dans les petits des deux sexes. De même, BOWEN *et al.* (1992b) effectuent une étude à Sable Island, Canada, et ne trouvent pas de différence significative entre petits phoques gris mâles et femelles en ce qui concerne le poids à la naissance, le taux de croissance et le poids au sevrage ; ils concluent, comme Campagna et ses collègues, que l'hypothèse d'un investissement maternel différent suivant le sexe de la progéniture est peu crédible. Ces auteurs remettent en question la relation entre l'investissement maternel et l'aptitude du petit, ainsi qu'entre la taille des mâles et leur succès reproducteur. Chez le phoque à capuchon, ni le poids à la naissance, ni le poids au sevrage ne diffèrent significativement entre petits des deux sexes (KOVACS & LAVIGNE, 1992a). Chez l'éléphant de mer boréal *Mirounga angustirostris*, l'investissement n'est pas différent pour les progénitures mâles et femelles (DEUTSCH *et al.*, 1994). Dans une étude du phoque commun canadien, l'effet du sexe de la progéniture sur son poids est léger mais non significatif (BOWEN *et al.*, 1994). En 1995, Baker S. *et al.* reviennent sur le sujet chez les phoques gris se reproduisant sur la banquise du St.-Laurent et d'Amet Island, Canada : les mâles y sont significativement plus lourds à la naissance et au sevrage et grossissent significativement

---

<sup>8</sup> Dans ce travail, le terme *aptitude* est pris au sens de l'aptitude darwinienne globale définie par IMMELMANN (1990) comme le succès reproducteur d'un individu étendu au nombre de porteurs du patrimoine génétique de cet individu (enfant, petits-enfants) qui se reproduisent à leur tour : l'aptitude darwinienne globale d'un individu est d'autant plus forte que la part relative de son patrimoine génétique est importante chez les générations ultérieures.



plus vite que les femelles ; en outre, la période d'allaitement est légèrement plus longue pour les petits mâles. Chez les otariidés également, LUNN & BOYD (1993) ainsi que GOLDSWORTHY (1995) notent que le poids moyen à la naissance, le taux moyen de croissance (indépendamment de l'âge du petit ou de sa masse à la naissance) et le poids moyen à l'âge de deux mois sont significativement plus élevés pour les petits mâles. Il faut noter que l'ensemble de ces chercheurs, à partir de données brutes semblables, à savoir que le poids à la naissance et au sevrage et le taux de croissance pendant l'allaitement des petits pinnipèdes mâles sont supérieurs à ceux des femelles, et à partir d'échantillons généralement réduits, soutiennent des thèses opposées en se basant essentiellement sur le niveau de signification statistique de cette différence.

Poursuivant l'étude de l'énergétique de la lactation chez les phoques gris, IVERSON *et al.* (1993) montrent qu'à Sable Island, la consommation quotidienne de lait des petits ne change pas au cours de l'allaitement mais bien son contenu lipidique, qui passe de 40 % à la naissance à 60 % peu avant le sevrage (confirmé chez les phoques gris de la banquise par LYDERSEN *et al.*, 1995). Le gain de poids du petit est corrélé à la production de lait de sa mère, de même que le rapport graisses/protéines qu'il accumule. Comme observé précédemment, les grosses femelles perdent plus rapidement du poids, produisent plus de lait et des petits plus lourds au sevrage. Les femelles se reproduisant sur la banquise étudiées par BAKER S. *et al.* (1995) utilisent 61 % de leurs réserves de graisse pendant la lactation dont 88 % proviennent de la couche de graisse sous-cutanée. Les nouveau-nés contiennent environ 6 % de graisse (en accord avec les données D'IVERSON *et al.*, 1993, chez des phoques gris canadiens se reproduisant à terre) contre environ 40 % pour les petits proches du sevrage. Pour chaque kg de lait ingéré, les petits phoques gris canadiens vont prendre 0,57 kg dont 75 % de graisse, 3 % de protéines et 22 % d'eau (LYDERSEN *et al.*, 1995). L'efficacité moyenne de la lactation chez le phoque gris, exprimée par le rapport du gain de poids moyen quotidien du petit sur la perte de poids moyenne quotidienne de sa mère, varie de 0,40 à 0,53 (ANDERSON & FEDAK, 1987a ; IVERSON *et al.*, 1993 ; KASTELEIN *et al.*, 1994 ; LYDERSEN *et al.*, 1995). Ce transfert d'énergie présente une variation individuelle élevée suggérant que, outre la production du lait, d'autres coûts associés à la période de lactation varient entre femelles ; l'intervention de facteurs comportementaux tels que la fréquence des interactions agonistiques<sup>9</sup> auxquelles participent les mères sont évoqués (IVERSON *et al.*, 1993 ; BAKER S. *et al.*, 1995).

La différence de taille entre adultes des stocks est- et ouest-atlantique se confirme dans les différentes étapes de la reproduction. Les femelles canadiennes (qu'elles se reproduisent sur la glace ou sur la terre) sont 15 à 30 %

<sup>9</sup> Les comportements *agonistiques*, conduites en rapport avec les confrontations de rivalité entre individus, correspondent aux comportements agressifs (attaques, menaces et défenses) et aux comportements de fuite (IMMELMANN, 1990).

plus lourdes que les femelles est-atlantiques. Leurs petits sont plus lourds à la naissance et présentent un taux de croissance quasiment deux fois supérieur à celui des petits est-atlantiques. Au terme d'une période d'allaitement légèrement plus courte, ils atteignent un poids de plus de 50 kg tandis qu'il n'est que de l'ordre de 40 kg dans le stock est-atlantique (BOYD & CAMPBELL, 1971 ; MANSFIELD & BECK, 1977 ; BOWEN *et al.*, 1992b ; IVERSON *et al.*, 1993 ; BAKER S. *et al.*, 1995 ; LYDERSEN *et al.*, 1995 ; HALLER *et al.*, 1996).

### ***Stratégies des mâles***

Les pinnipèdes étant polygynes, les mâles augmentent leur succès reproducteur en multipliant le nombre de petits engendrés. On estime généralement le succès reproducteur d'un mâle au cours d'une saison de manière indirecte, en comptant le nombre d'accouplements ininterrompus qu'il a effectués, le nombre de femelles différentes couvertes ou encore le nombre d'accouplements avec des femelles qui n'ont pas encore été couvertes (BONESS & JAMES, 1979). Le succès reproducteur des pinnipèdes mâles est extrêmement variable. Il est essentiellement déterminé par des contraintes énergétiques, puisque la plupart des mâles jeûnent pendant la reproduction et disposent donc de ressources finies, ainsi que par des contraintes sociales car tous les mâles reproducteurs d'une population ne sont pas de statut équivalent.

Comme chez la plupart des pinnipèdes, les phoque gris mâles adoptent toute une gamme de stratégies différentes pour effectuer leurs accouplements. Certains vont défendre, contre les autres mâles, une position au sein du groupe de femelles ; d'autres vont errer au gré des rencontres à la périphérie du groupe ; d'autres encore vont alterner ces différents comportements au cours d'une saison ou afficher des caractéristiques intermédiaires. On qualifie généralement d'alternatives les stratégies qui ne permettent d'obtenir qu'un succès reproducteur inférieur à la stratégie principale mais ces notions sont actuellement revues (voir plus loin). La hiérarchie des mâles n'est pas rigide et dépend notamment de la durée de leur séjour à terre (TWISS, 1991). En observant l'issue de 250 rencontres agonistiques, ANDERSON & FEDAK (1985) notent que, si les mâles les plus gros perdent significativement moins de rencontres, les relations de dominance peuvent s'inverser ; les mâles « dominants » n'interagissent qu'avec quelques mâles proches, ce qui empêche d'établir leur statut vis-à-vis de mâles plus éloignés. Les mâles qui ne parviennent pas à s'installer parmi les femelles peuvent s'accoupler soit dans la colonie, à l'insu des autres, soit à la périphérie du groupe avec des femelles qui se rendent à l'eau ou quittent le site. Ces mâles forment probablement un réservoir de remplacement pour les mâles « dominants » (ANDERSON *et al.*, 1975 ; ANDERSON & FEDAK, 1985). Dans le présent travail, nous qualifierons les mâles défendant la plupart du temps une aire parmi les femelles d'« installés » et les mâles se déplaçant régulièrement dans la colonie de « périphériques », tout en gardant à l'esprit que ces catégories ne sont pas strictes.

En 1985, ANDERSON & Fedak entreprennent d'approfondir l'étude de l'aspect énergétique de la reproduction des phoques gris mâles par pesées. Ils observent que l'activité sexuelle d'un mâle est positivement corrélée à son poids ainsi qu'à sa perte de poids au cours de la saison. Ici encore, une grande taille permettant une accumulation de réserves relativement supérieure est avantageuse, or la longueur et surtout le poids des mâles sont positivement corrélés à leur âge (en accord avec GODSELL, 1991). Parmi les mâles installés, les mâles les plus gros (330 kg) passent significativement plus de temps en interactions sexuelles et semblent pouvoir engendrer nettement plus de descendants que les plus petits (200 kg). D'un point de vue comportemental, le succès reproducteur des mâles périphériques paraît significativement moindre (en accord avec BONESS & JAMES, 1979, et GODSELL, 1991). Les mâles les plus gros peuvent non seulement se permettre de rester plus longtemps à la colonie sans entamer dangereusement leurs réserves mais en outre ils peuvent avoir un succès accru auprès des femelles parce que plus expérimentés (plus âgés) ou occupant des positions plus avantageuses dans la colonie (en accord avec GODSELL 1991). Dans tous les cas, le nombre d'accouplements effectués par un mâle est positivement corrélé à la durée de son séjour (ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS & JAMES, 1979) bien que les mâles quittent généralement le site avec une bonne marge de sécurité pour éviter de diminuer leurs ressources au point de mettre en danger leur survie ou leur succès reproducteur ultérieur. A partir d'un poids proche de 200 kg dont 35 % de graisse sous-cutanée, les mâles installés vont perdre environ 2 kg/jour (soit environ un tiers de moins que les femelles), bien que plus de 80 % de leur temps soit passé en comportements peu coûteux en énergie (repos et alerte). La lactation est un processus très lourd en terme d'énergie mais elle est de courte durée (18 à 21 jours) tandis que les mâles peuvent jeûner pendant plus de 57 jours. On note que les pourcentages de temps passé en interactions agressives et en locomotion ne semblent pas corrélés à la perte de poids des mâles. ANDERSON & FEDAK (1985) suggèrent que soit ces deux catégories comportementales ne sont pas si coûteuses en énergie que l'on croit, soit que les estimations que l'on peut en faire ne sont pas assez fines, soit qu'une latence entre un comportement et la perte de poids qu'il entraîne masque les effets attendus. Au cours d'une étude du phoque commun, WALKER & BOWEN (1993) souligneront plus tard le fait que les variations de poids ne sont pas forcément représentatives de la dépense énergétique car les combustibles utilisés peuvent être soit de la graisse soit des protéines, leur diminution n'ayant pas le même effet sur le poids des individus.

En étudiant la stratégie de reproduction des phoques gris mâles de Sable Island, GODSELL (1991) souligne la nette différence entre leur maturité sexuelle (4 à 5 ans) et leur maturité sociale (plus de 12 ans). Les mâles de 8 à 12 ans (les plus jeunes sur la colonie) sont nettement plus mobiles, présentent plus souvent une stratégie périphérique et sont moins fréquemment observés auprès des femelles que les mâles plus âgés. A North Rona, Ecosse, TWISS *et al.* (1994) observent que près d'un quart de 130 mâles installés se déplacent temporairement en dehors de l'aire d'étude. Quelle que soit leur stratégie, les mâles sont plus mobiles que les femelles, le maximum des déplacements s'observant en

début et en fin de saison. En milieu de saison, la densité des mâles est maximale. Ceux qui parviennent à s'installer parmi les femelles présentent le succès reproducteur apparent le plus élevé ; néanmoins, on trouve très peu de mâles au centre des aires de densité maximale de femelles, probablement suite à l'agressivité inter-sexuelle. De nombreux points communs sont observés entre le comportement de reproduction mâle du phoque gris et de l'éléphant de mer boréal ; cependant, la perte de poids quotidienne est supérieure chez le phoque gris car, plus petit, ses dépenses métaboliques sont plus élevées et il doit écourter son séjour à terre tandis que l'éléphant de mer arrive à la colonie avant ses femelles, pour y séjourner — et jeûner — pendant toute la période de reproduction (jusqu'à 3 mois). La variabilité individuelle du succès reproducteur mâle est inférieure chez le phoque gris qui semble avoir adopté une stratégie de reproduction légèrement plus conservatrice d'un point de vue énergétique que celle des éléphants de mer (DEUTSCH *et al.*, 1990 ; DEUTSCH, 1991 ; HALEY *et al.*, 1994).

Pour les phoques gris mâles comme pour d'autres mammifères (le cerf rouge *Cervus elaphus*, CLUTTON-BROCK *et al.*, 1979, in ANDERSON & FEDAK, 1985 ; l'éléphant de mer boréal, LE BOEUF & PETERSON, 1969 ; et LE BOEUF, 1974), les influences énergétiques et sociales sont donc étroitement intriquées : les individus qui obtiennent par compétition les meilleures positions spatiales ou des statuts supérieurs ont tendance à effectuer le plus d'accouplements mais doivent aussi développer un niveau d'activité supérieur et risquent d'être sérieusement blessés ou stressés, ce qui est critique chez les espèces où les mâles ne disposent que d'une quantité d'énergie limitée pour se reproduire.

Sur ces bases, les recherches se sont poursuivies en intégrant des techniques génétiques qui permettent d'établir les relations de paternité. Les travaux d'AMOS *et al.* (1993, 1995) bousculent bien des aspects considérés comme caractéristiques de la polygynie en général. Dans la colonie de phoques gris de North Rona, les mâles installés ne sont les pères que d'un faible nombre de petits en comparaison avec leur dominance comportementale, ce qui pourrait sous-entendre que le succès des mâles périphériques est loin d'être négligeable. Ces derniers pourraient s'accoupler plus discrètement que pensé, notamment dans l'eau, ou bien encore féconder des femelles déjà couvertes par des mâles installés, la plupart des femelles s'accouplant plusieurs fois, et souvent avec des mâles différents, avant de quitter la colonie (HEWER & BACKHOUSE, 1960 ; BONESS & JAMES, 1979 ; GODSELL, 1991 ; TWISS, 1991). Les accouplements multiples indiquent généralement l'existence d'une « compétition du sperme » ou compétition postcopulatoire entre mâles pour la fécondation d'une femelle au cours d'une saison de reproduction (RALLS, 1977 ; MØLLER, 1991 ; MCRAE & KOVACS, 1994 ; FISKE & ATLE KĀLĀS, 1995)<sup>10</sup>. De plus, de nombreux individus de cette colonie sont issus des mêmes couples. La fidélité au site de reproduction observée chez les phoques gris (voir plus loin) permet leur rencontre chaque année mais s'il ne s'agissait que de répartition spatiale, la majorité des frères et soeurs seraient engendrés par les quelques mâles installés sur le site or ce n'est pas le cas. L'existence d'un processus de choix de la part des animaux des deux sexes qui favoriserait des combinaisons parentales déjà observées

semble confirmée par des observations comportementales, notamment lorsque des couples de phoques gris sont revus à plusieurs années d'intervalle dans des endroits différents. Cette forme de fidélité des couples chez une espèce polygyne pourrait constituer une importante composante de l'aptitude individuelle. En effet, le succès reproducteur des deux sexes pourrait être accru en limitant les dérangements et les risques de mortalité des petits lors d'interactions agonistiques entre adultes étrangers les uns aux autres (Twiss, 1991).

### II.3.D. Interactions dans la colonie

La période de reproduction correspond à la phase la plus sociale du cycle de vie des pinnipèdes. Ces espèces présentent un répertoire comportemental relativement simple (GENTRY, 1974 ; voir éthogramme d'un otariidé : CAUDRON 1995a). Chez le phoque gris, les comportements sociaux au sein de la colonie se résument aux interactions entre adultes essentiellement de nature agonistique, qu'elles soient inter- ou intra-sexuelles, et aux interactions entre mère et petit (allaitement, jeu, stimulation de l'allaitement par la mère grattant le petit à l'aide d'un membre antérieur, reniflements ; ces comportements ont été décrits notamment par FODGEN, 1971) ; les petits n'interagissent quasiment pas entre eux. Les interactions agressives du phoque gris consistent en différents degrés de menace associant des postures (essentiellement l'ouverture de la bouche exposant la muqueuse colorée et la dentition), des mouvements (érection des vibrisses, morsure plus ou moins ritualisée, mouvement de grattage à l'aide d'un membre antérieur, projection du corps vers l'intrus) et des vocalisations (notamment grognements soufflés et hululement grave). De menaces, les interactions agressives peuvent évoluer en combats, corps à corps généralement brefs, entrecoupés de poursuites rapides. Ces comportements ont été décrits dans les détails par HEWER (1957), FODGEN (1971), MILLER & BONESS (1979) notamment. L'accouplement (décrit par ANDERSON *et al.*, 1975) se produit dans ou hors de l'eau, en proportions variables suivant les colonies (DAVIES, 1949 ; HEWER & BACKHOUSE, 1960). Le mâle ne semble pas vérifier la réceptivité de la femelle avant d'effectuer une tentative d'accouplement et le déplacement d'une femelle suffit à stimuler ses ardeurs ; les interactions précopulatoires sont de nature agonistique (menaces, vocalisations, morsures de la part des deux partenaires, évitement ou fuite de la femelle) ; pendant l'intromission, qui dure de 5 à 50 minutes, le mâle maintient sa position en mordant le cou de la femelle. Dans certains cas plus rares, l'accouplement est entamé par la femelle (WATKINS, 1990).

<sup>10</sup> Chez les espèces dont les femelles présentent un oestrus bref et peu détectable, il existe une certaine probabilité pour qu'une femelle ne soit pas fécondée lors de son premier accouplement. Dans ce cas, les mâles augmentent leur chances de paternité en s'accouplant le plus grand nombre de fois possible avec les femelles qui sont apparemment les plus proches de l'oestrus. La quantité et la qualité du sperme inséminé lors des accouplements ainsi que des phénomènes de stockage du sperme vivant au niveau du tractus génital femelle interviennent également dans cette compétition postcopulatoire entre mâles.

Dans ses travaux sur la communication chez les pinnipèdes, MILLER (1975, 1991) insiste également sur les très nombreux éléments complémentaires qui se combinent pour fournir aux pinnipèdes des informations de nature sociale sur un autre individu comme sa taille, sa couleur, son aspect sec ou mouillé ou son odeur. HARDY *et al.* (1991) ont décrit les glandes sébacées et apocrines particulièrement développées au niveau du museau des phoques gris mâles qui pourraient notamment avoir une fonction de signalisation sexuelle par excrétion de phéromones, attestant de la communication olfactive. Ces glandes, qui sont probablement responsables de la forte odeur des mâles sur les colonies, pourraient justifier la fréquence des contacts nasaux.

Un élément notable du comportement maternel des phoques gris femelles est l'important niveau d'agressivité qu'elles développent pour défendre leur petit au sein de la colonie. A Sable Island, BONESS *et al.* (1982) remarquent que bien que les mâles soient moins nombreux sur le site, ils sont plus souvent menacés par les mères que les autres femelles. Les menaces entre femelles dépendent de la position de leur petit, mais pas les menaces intersexuelles. Vers la fin de la lactation, l'agressivité des femelles diminue significativement et, lors des tentatives d'accouplement et des accouplements, les mâles périphériques sont plus souvent menacés que les mâles installés. La fonction première de cette agressivité des mères est de défendre les petits. VISHNEVSKAIA *et al.* (1990) notent effectivement une corrélation négative significative entre l'agressivité des femelles et la mortalité des petits, les femelles les plus agressives perdant plus rarement leur progéniture. Mais les différences qualitatives et quantitatives observées par BONESS *et al.* (1982) suivant le sexe de l'approchant suggèrent également la possibilité d'une fonction de choix du partenaire par sélection des mâles les plus combattifs. L'agressivité des femelles serait surtout développée chez les pinnipèdes dont l'oestrus dure plusieurs jours et, en provoquant une augmentation significative de la compétition entre mâles, permettrait la sélection des géniteurs à caractère dominant (en accord avec ANDERSON *et al.*, 1975 ainsi qu'avec les études sur l'éléphant de mer boréal, Le BOEUF & PETERSON 1969). Le choix du partenaire sexuel est un processus complexe au niveau duquel le coût de la recherche ne doit pas dépasser l'avantage de bien choisir. Les critères de sélection les plus communs sont la taille, la condition physique, les vocalisations ou le statut de dominance du partenaire qui peuvent être évalués rapidement. L'intervention d'un choix du partenaire chez les phoques gris n'est pas évidente. Il est difficile de savoir si les mâles installés sont choisis ou s'ils monopolisent eux mêmes l'accès aux femelles (CHOUDHURY & BLACK, 1993). Néanmoins, on a vu que des associations à long terme entre individus reproducteurs pourraient exister. En émettant l'hypothèse des « gardes du corps », MESNICK (1996) suggère que les femelles de nombreuses espèces animales, dont les éléphants de mer, pourraient choisir de s'accoupler avec un mâle dominant pour obtenir sa protection, et donc augmenter leurs chances de survie et celles de leur progéniture. Ces alliances protectrices pourraient avoir joué un rôle considérable dans l'évolution des systèmes de reproduction, notamment dans la formation du couple chez l'homme (MESNICK & Le BOEUF, 1991 ; MESNICK, 1996).



La nature et la fréquence des interactions sociales au sein de la colonie de phoques gris sont en outre fortement influencées par la fidélité au site de reproduction. On distingue chez les pinnipèdes trois niveaux de fidélité au site de reproduction : la sédentarité relative des individus au cours d'une saison, leur tendance à revenir se reproduire au même endroit d'une année à l'autre et la tendance des jeunes devenus matures à venir se reproduire à l'endroit où ils sont nés. Suivant les colonies et l'intervention de facteurs extérieurs comme les dérangements, les différentes espèces de pinnipèdes vont présenter des degrés de fidélité au site plus ou moins poussés à chacun de ces niveaux. Chez le phoque gris, les femelles sont considérées comme sédentaires pendant la saison de reproduction car liées à l'inertie des blanchons (CAMERON, 1970 ; FODGEN, 1971 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; KOVACS, 1987) même si, dans certaines colonies, de nombreuses mères se déplacent entre leur petit et un point d'eau ou bien même séjournent dans l'eau, ne revenant à terre que pour allaiter. En captivité également, le petit phoque gris se repose régulièrement au même point précis (KASTELEIN *et al.*, 1994). La sédentarité relative des mâles installés est liée à celle des femelles, bien qu'ils soient souvent plus mobiles que ces dernières (voir plus haut).

La tendance des phoques gris à revenir se reproduire chaque année à la même colonie est mentionnée par Davies dès 1957. Des travaux ultérieurs suggéreront que cette fidélité annuelle à la colonie est en fait poussée chez les phoques gris femelles jusqu'à respecter approximativement l'emplacement de mise bas au sein même de la colonie (ANDERSON *et al.* 1975). A Sable Island, BONESS & JAMES (1979) observent une distance médiane de 18 mètres entre les sites de mise bas de six femelles d'une année à l'autre. Cet aspect est étudié à North Rona, par POMEROY *et al.* (1994) chez les femelles et TWISS *et al.* (1994) chez les mâles. Dans ces études étalées sur quatre ans, la distance linéaire séparant les sites de mise bas d'une même femelle entre années successives est inférieure à celle attendue dans le cas d'emplacements choisis au hasard ( $n = 62$  femelles) : les femelles reviennent dans un rayon de 55 m, même quand la reproduction de l'année précédente est un échec (incapacité de sevrer un petit vivant d'au moins 30 kg). De même, les distances entre les centres des aires d'influence des mâles installés dans la zone d'étude pour deux années successives sont inférieures à des distances au hasard, la médiane étant de 53 m. Le degré de cette fidélité est extrêmement variable entre individus. Les avantages possibles de cette régularité dans le choix individuel des emplacements des mâles et des femelles au sein même de la colonie sont de mieux connaître le terrain, ce qui peut être important lors des interactions agonistiques, et de mieux connaître les phoques voisins, ce qui diminue les niveaux d'agressivité inter- et intra-sexuelle (TWISS, 1991). CHOUDHURY & BLACK (1993) évoquent également un avantage possible de la fidélité au site de reproduction des femelles de nombreuses espèces animales dans le cadre du choix du partenaire sexuel : en retournant au même endroit, les femelles se libéreraient de la contrainte qui consiste à mémoriser les qualités des partenaires potentiels rencontrés pour retrouver le ou les meilleur(s). Une telle constance dans le choix

des emplacements de mises bas des femelles s'observe chez d'autres pinnipèdes comme l'otarie à fourrure des Kerguelen (LUNN & BOYD, 1991) ou l'otarie à fourrure des Pribilof *Callorhinus ursinus* (KENYON, 1960 ; GENTRY, *comm. pers.*, in BAKER J. *et al.*, 1995).

Quant à la fidélité des pinnipèdes au site de naissance, son étude nécessite des recherches concernant un nombre suffisamment élevé d'individus de la naissance jusqu'à leur propre reproduction. Sur une expérience de marquage en Norvège, 3 % de 1040 petits phoques gris ont été revus vivants dont 5 individus retrouvés sur les lieux de leur naissance après 4 à 8 ans, et les autres à 20-80 km de leur colonie natale (WIIG & ØIEN, 1987). Chez l'otarie à fourrure des Pribilof, la proportion d'individus retournant à leur site natal augmente avec l'âge et le pic de fidélité est atteint plus tôt chez les femelles que chez les mâles. Les petits sevrés ne sont pas revus à la colonie pendant environ deux ans puis les juvéniles vont y être observés à plusieurs reprises et en plusieurs endroits autour de leur site natal (BAKER J. *et al.*, 1995). Chez les deux espèces d'éléphant de mer également des observations prouvent l'existence de ce type de fidélité (LEWIS *et al.*, 1996). Malgré cette tendance des pinnipèdes à revenir à leur site natal, l'immigration vers d'autres aires, essentielle au brassage génétique d'une espèce, est prouvée notamment par l'établissement de nouvelles colonies de reproduction.

### II.3.E. Influence de la topographie

On a mentionné des variations du comportement maternel qui distinguent les phoques gris se reproduisant sur la banquise hivernale de ceux formant des colonies terrestres. Les caractéristiques de l'habitat de glace (notamment topographiques et météorologiques) et des groupes de reproduction qui s'y forment (nombre d'individus réduit, densité très faible, degré de polygynie inférieur aux colonies terrestres) permettent d'expliquer une bonne partie des particularités comportementales observées chez ces phoques. Parallèlement à ces variations associées à des habitats radicalement différents, des variations apparaissent également entre colonies terrestres du phoque gris. Au sein du groupe est-atlantique, DAVIES note très tôt que les habitudes de reproduction (compétition entre mâles, précocité des petits, déplacement des mères en lactation vers les points d'eau) varient suivant les sites. Parallèlement, HEWER (1957, 1960) souligne des différences importantes entre colonies britanniques du phoque gris qu'il associe à la géographie des lieux de reproduction : au Pays de Galles, il évoque les sites inaccessibles au pied des falaises où les phoques se reproduisent sur des plages étroites et au fond de grottes (Ramsey et Skomer) ; les adultes passent la majorité du temps dans l'eau et les mâles semblent y défendre des aires aquatiques. Dans les Hébrides, HEWER mentionne les îles bordées de falaises hautes sans plage, où les mâles défendent des aires à l'intérieur des terres, les adultes restant sur la terre ferme pendant toute la saison de reproduction (North Rona, Gasker). Dans d'autres colonies encore (Shillay, Hébrides et îles Farne), il observe que les petits naissent sur des plages



en pente douce où les mâles défendent des aires à pied sec, ou en partie aquatiques, et rejoignent souvent la mer pour quelques heures, de même que les femelles.

En 1985, ANDERSON & HARWOOD mettent en rapport les variations du budget d'activité (pourcentage de temps consacré aux comportements quotidiens) des adultes dans trois colonies terrestres du phoque gris avec la topographie générale de ces sites de reproduction. Deux types d'influence sont suggérés : d'une part, les auteurs évoquent la distance du petit au rivage comme déterminant l'occurrence et la fréquence des déplacements de la mère vers l'eau ; d'autre part, la composition même des colonies semble pouvoir s'expliquer par la topographie des lieux : plus les accès au site de reproduction sont limités, plus la proportion de femelles est élevée. Les auteurs expliquent cet effet par le coût énergétique des comportements agressifs des mâles : là où l'accès est ouvert (plages), la défense de l'accès aux autres mâles est trop coûteuse et le rapport des sexes peut approcher l'unité, tandis que là où l'accès est limité à quelques passages stratégiques et contrôlables (intérieur des îles, accès à partir de la mer par quelques goulots étroits), le nombre de mâles reste réduit. Le rapport des sexes permet également d'expliquer les variations entre sites du temps consacré par les individus aux interactions sexuelles.

La nature physique du milieu, et plus particulièrement sa topographie, semble donc jouer un rôle considérable sur le comportement de reproduction des individus, modulant par leur intermédiaire toute la structure de la colonie.

### II.3.F. Lien mère-petit

Les soins parentaux chez les pinnipèdes, uniquement maternels et limités à la période de la lactation, représentent un investissement énergétique considérable. Il semble fondamental pour la femelle de limiter les soins à sa propre descendance et donc d'être capable de reconnaître l'identité de son petit, au moment même où, les naissances étant synchronisées, un certain nombre de petits du même âge vont évoluer simultanément dans la colonie. L'identification de la progéniture chez les pinnipèdes est donc cruciale et se base sur la formation d'un lien mère-petit qui s'établit dès les premiers instants après la mise bas. Faisant intervenir une série de sens où l'odorat et l'ouïe jouent des rôles prépondérants, la femelle et son rejeton s'imprègnent des caractéristiques mutuelles dont ils se serviront tout au long de la lactation pour éviter de se perdre et pour se réunir (RAND, 1955 ; STIRLING, 1970 ; FODGEN, 1971 ; BURTON *et al.*, 1975 ; MARLOW, 1975 ; LE BOEUF & BRIGGS, 1977 ; TRILLMICH, 1981 ; KOVACS, 1987 ; ROUX & JOUVENTIN, 1987 ; BOWEN, 1991). La capacité des mères et petits à se reconnaître individuellement varie d'une espèce à l'autre en fonction de facteurs sociaux et écologiques : on s'attend à observer un système de reconnaissance plus développé chez les espèces se reproduisant en larges colonies où la densité est élevée et où la séparation mère-petit peut avoir des conséquences létales pour le petit (BOWEN, 1991 ; INSLEY, 1992). En effet,

parmi les causes de mortalité des jeunes pinnipèdes en période d'allaitement, la séparation de la mère entraînant l'inanition domine largement (COULSON & HICKLING, 1964 ; LE BOEUF & PETRINOVICH, 1974a ; LE BOEUF & BRIGGS, 1977 ; KING, 1983). Chez le phoque gris, le taux de mortalité des petits dans les colonies varie de quelques % à 38 % (DAVIES, 1949 ; BOYD & CAMPBELL, 1971 ; SUMMERS *et al.*, 1975 ; STOBO & ZWANENBURG, 1990 ; TROAKE, 1994 et 1995) suivant les conditions environnementales. Les causes principales sont les infections (péritonite), la faim et les traumatismes causés par les adultes, ces deux dernières étant fortement favorisées par une séparation mère-petit temporaire ou définitive (BOYD & CAMPBELL, 1971 ; ANDERSON *et al.*, 1979 ; BAKER, 1984 ; BAKER & BAKER, 1988).

Chez les otariidés, qui se reproduisent en colonies denses, la stratégie de lactation implique des séparations régulières des paires mère-petit lorsque les femelles vont se nourrir en mer pour plusieurs jours. La pression de sélection pour l'élaboration d'un système de reconnaissance individuelle efficace entre mères et petits est donc probablement forte. De fait, la reconnaissance du petit par sa mère et, dans une moindre mesure, de la mère par son petit, semble être la règle générale chez toutes les otaries à fourrure (ROUX & JOUVENTIN, 1987) et probablement aussi chez les lions de mer. La signalisation acoustique est considérée comme le mécanisme primaire permettant cette identification (ROUX & JOUVENTIN, 1987 ; GISINER & SCHUSTERMAN, 1991 ; BOWEN, 1991). Chez quelques espèces, l'analyse acoustique des vocalisations échangées a permis de mettre en évidence une variabilité individuelle suffisante pour servir de support à la reconnaissance individuelle (notamment chez l'otarie à fourrure des Pribilof, TAKEMURA *et al.*, 1983 ; INSLEY, 1992, et chez l'otarie à fourrure d'Amsterdam, ROUX & JOUVENTIN, 1987). De plus, des expériences de repasse (ou *play-back*) en milieu naturel, où l'on étudie la réaction de la mère à l'écoute d'enregistrements sonores de son propre petit, en comparaison avec des vocalisations de petits étrangers, ont confirmé les capacités de discrimination des femelles chez l'otarie à fourrure des Galápagos *Arctocephalus galapagoensis*, le lion de mer des Galápagos *Zalophus californianus wollebaeki* (TRILLMICH, 1981) et l'otarie à fourrure d'Amsterdam (ROUX & JOUVENTIN, 1987).

Après une séparation, les otaries localisent leur petit suivant une séquence comportementale stéréotypée : utilisant probablement des repères topographiques, l'otarie se déplace vers le dernier endroit où elle a allaité son petit ; elle pousse ensuite un cri d'appel auquel plusieurs petits peuvent répondre ; par ces appels, la femelle et son jeune se stimulent mutuellement et un échange vocal leur permet de se localiser et de se déplacer l'un vers l'autre ; la réunion se termine presque invariablement par une confirmation olfactive de l'identité du petit par la femelle (RAND, 1955 ; PAULIAN, 1964 ; PETERSON & BARTHOLOMEW, 1969 ; STIRLING, 1970 ; TRILLMICH, 1981 ; ROUX, 1986 ; ROUX & JOUVENTIN, 1987 ; GISINER & SCHUSTERMAN, 1991). Le rôle joué par le petit dans ce processus de réunion a été étudié chez les deux sous-espèces du lion de mer californien *Zalophus californianus c.* et *w.* TRILLMICH (1981) a remarqué que des jeunes lions de mer répondaient significativement plus à des cris

enregistrés de leur propre mère que d'autres femelles. GISINER & SCHUSTERMAN (1991) ont montré que, le petit grandissant, le pourcentage de réunions où la mère vocalise puis attend immobile qu'il la rejoigne devient prépondérant, illustrant la capacité croissante du petit à reconnaître sa mère. La capacité de discrimination est dans tous les cas moins rapidement développée et moins efficace chez les petits que chez leur mère, mais elle est observée chez plusieurs espèces d'otarie où elle facilite les réunions et permet aux jeunes d'éviter de se faire molester en approchant des femelles étrangères (PETERSON & BARTHOLOMEW, 1967 ; RAND, 1967 ; TRILLMICH, 1981 ; ROUX, 1986 ; ROUX & JOUVENTIN, 1987).

Chez les phocidés, la période de lactation, condensée et sans long séjour alimentaire de la femelle en mer, dans des groupes généralement peu denses, limite les occasions de séparation entre mères et petits. La pression de sélection pour le développement d'un système de reconnaissance individuelle de la progéniture serait donc moins forte que chez les otaries (INSLEY, 1992). Pourtant, les séparations éventuelles des phoques femelles et de leur petit — brèves, irrégulières et sur de courtes distances — jouent un rôle prépondérant dans la mortalité infantile et donc dans l'échec de la reproduction chez plusieurs de ces espèces. L'existence, les mécanismes et le degré de la reconnaissance individuelle entre mères et petits phocidés sont nettement moins bien documentés que chez les otariidés. Si l'ensemble des jeunes phoques émettent des vocalisations similaires à celles des jeunes otaries, les phoques adultes, par contre, n'émettent qu'un nombre restreint de vocalisations aériennes, contrastant fortement avec le chahut produit par les otaries. Chez plusieurs espèces de phoque caractérisées par un habitat de reproduction instable (banquise temporaire) et/ou une période de lactation courte, les mères ne vocalisent pas dans le contexte des interactions avec leur petit. Une séquence de réunion semblable à celle des otaries ne peut donc être observée et le jeune ne dispose pas de cette information sonore pour localiser sa mère ; c'est le cas des phoques du Groenland, à capuchon, communs et gris, tandis que les femelles vocalisent à l'intention de leur petit chez le phoque de Weddell *Leptonychotes weddellii* (reproduction sur la glace stable de l'antarctique), les éléphants de mer et les phoques moine *Monachus sp.* (reproduction terrestre) (BOWEN, 1991). Le cas des éléphants de mer a été bien étudié car ils sont parmi les rares phocidés à se reproduire en colonies extrêmement denses où la séparation mère-petit est souvent fatale pour celui-ci (LE BOEUF & BRIGGS, 1977). Chez l'éléphant de mer boréal, PETRINOVICH (1974) a confirmé les capacités de discrimination des mères par l'observation des échanges vocaux spontanés et par des expériences de *play-back*, la femelle répondant par un cri aux appels de son jeune. INSLEY (1992) a montré que la structure acoustique des cris des petits éléphants de mer présente une variation individuelle qui, bien que moins poussée que chez l'otarie à fourrure des Pribilof, est suffisante pour les identifier. En outre, même chez les espèces où la femelle ne vocalise pas, la capacité des mères à retrouver leur petit peut être remarquable (TERHUNE *et al.*, 1979 ; BOWEN, 1991 ; KOVACS, 1995). Chez le phoque commun, seuls les petits sont très vocaux, la structure des cris est individualisée et les possibilités de discrimination des mères sont prouvées par expériences de

*play-back*, supportant l'hypothèse d'utilisation de ces signaux pour établir et maintenir le contact femelle-petit (RENOUF, 1985 ; PERRY & RENOUF, 1988). Bien que les données adéquates manquent encore pour de nombreuses espèces, ces études montrent que, tout comme chez les otaries, les vocalisations peuvent jouer un rôle important pour maintenir la proximité des mères et petits phocidés.

Une différence notable nécessite pourtant de distinguer encore les phoques des otaries, qui concerne le degré d'exclusivité du lien maternel. En effet, si la plupart des otariidés forment un lien irréversible et nourrissent exclusivement leur propre progéniture en rejetant agressivement tout petit étranger (PAULIAN, 1964 ; TRILLMICH, 1981 ; ROUX, 1986), les mères de près de la moitié des espèces de phocidés peuvent également prodiguer des soins à des petits qui ne sont pas les leurs (BONESS, 1990 ; BOWEN, 1991). C'est le cas notamment des éléphants de mer (LE BOEUF *et al.*, 1972 ; LE BOEUF & BRIGGS, 1977), des phoques moines de Hawaii *Monachus schauinslandi* et des phoques à capuchon. Chez cette dernière espèce, les femelles restent avec leur petit pendant toute la durée de la lactation et ne vérifient pas son identité avant de l'allaiter ; en fait, elles semblent incapables de reconnaître leur propre progéniture et ne rejettent pas les petits étrangers qui s'approchent pour téter. Il n'est donc pas surprenant que 10 % des petits phoques à capuchon continuent à grossir après le départ de leur mère en « volant » du lait auprès d'autres femelles (KOVACS & LAVIGNE, 1992b). Chez le phoque moine de Hawaii, parallèlement aux adoptions très communes (BONESS, 1990), JOB *et al.* (1995) ont observé l'absence d'une individualité suffisante dans la structure des vocalisations qui permettrait aux femelles de reconnaître leur jeune ; la mauvaise discrimination vocale de la part des mères se confirme par des observations comportementales. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer les « adoptions ». D'une part, en l'absence des fortes pressions de sélection observées chez les otaries, le système de reconnaissance mère-petit présenterait chez les phoques un développement limité et donc un pourcentage d'erreur élevé lors de l'identification de la progéniture (travaux de LE BOEUF ; TRILLMICH, 1981 ; BONESS, 1990 ; BOWEN, 1991 ; JOB *et al.*, 1995). D'autre part, des avantages indirects sont évoqués qui justifieraient peut-être pour la femelle phocidé l'investissement énergétique dans un petit qui n'est pas le sien. Notant une consanguinité importante dans les colonies d'éléphants de mer, LE BOEUF & BRIGGS (1977) imaginent qu'il existe une certaine probabilité pour que les femelles adoptent des petits qui leur sont apparentés ; dans ce cas, les femelles ayant perdu leur propre petit pourraient tout de même contribuer à accroître leur succès reproducteur de manière indirecte. En outre, en 1972, LE BOEUF *et al.* remarquent que les éléphants de mer femelles qui n'allaitent pas de petit ne s'accouplent généralement pas. Ils suggèrent alors qu'une femelle pourrait avoir physiologiquement besoin d'allaiter pour ensuite être en oestrus et s'accoupler ; en nourrissant un petit, même non apparenté, les femelles ayant perdu leur propre petit pourraient assurer leur reproduction ultérieure. Chez le phoque moine de Hawaii dont les colonies sont peu denses et où le petit accompagne la femelle dans ses déplacements, le phénomène d'adoption est largement répandu et ne semble pas nuire significative-

ment à la survie des petits : en effet, la probabilité que les bébés perdus soient adoptés et correctement nourris jusqu'au sevrage est très élevée. Dans ce cas particulier, l'absence de pression de sélection pour le développement d'un lien mère-petit exclusif pourrait avoir abouti à l'absence de tout système d'identification individuelle (BONESS, 1990 ; JOB *et al.*, 1995).

Le phoque gris fait partie des phocidés dont les femelles n'émettent pas de vocalisations dans le contexte des soins maternels bien que leurs petits poussent le bêlement typique des jeunes pinnipèdes en période d'allaitement (SCHNEIDER, 1974 ; BURTON *et al.*, 1975). La parturition chez le phoque gris a notamment été décrite par DAVIES (1949), HEWER (1957) et BURTON *et al.* (1975) en milieu naturel ainsi que par KASTELEIN *et al.* (1991) en captivité et correspond aux caractéristiques générales de la mise bas chez tous les pinnipèdes : la naissance a lieu exclusivement hors de l'eau ; la délivrance est rapide, le petit naissant la tête la première ou parfois par le siège, la mère rompt généralement le cordon ombilical par des mouvements de l'arrière train ; elle porte un intérêt variable au petit avant l'expulsion du placenta (entre 2 et 30 min après la naissance proprement dite) puis elle renifle le jeune (et le placenta) avec insistance ce qui lui permet de mémoriser son odeur. La mère pinnipède ne consomme jamais son placenta et la plus grande majorité des espèces ne lèchent jamais leur petit (NAAKTGEBOREN, 1979). A ce moment important, des dérangements (oiseaux attirés par le placenta, phoques voisins, humains) peuvent provoquer l'échec de l'établissement du lien et l'abandon du petit. Lors de quatre naissances sur sept observées par BURTON *et al.* (1975) chez le phoque gris, le petit vocalise dans l'heure suivante avec une fréquence très faible qui contraste avec les incessants échanges vocaux entre petits otariidés et leur mère ; en captivité, KASTELEIN & WIEPKEMA (1988) et KASTELEIN *et al.* (1994) n'enregistrent la première vocalisation de nouveau-nés que plusieurs heures après leur naissance.

En règle générale, la femelle phoque gris rejette les petits autres que le sien, passivement (désintéressé) ou activement (morsure, menace) ; néanmoins, l'espèce pratique l'allaitement de petits étrangers (BOYD & CAMPBELL, 1971 ; FODGEN, 1971). FODGEN (1971) considère ce comportement comme anormal et l'attribue aux dérangements sur certains sites de reproduction, qu'ils soient d'origine naturelle comme une densité de phoques élevée ou d'origine artificielle comme la présence régulière de scientifiques, qui perturbent le lien mère-petit. Contrairement à ce qui se passe chez le phoque moine de Hawaii, l'allaitement de petits étrangers est néfaste pour le succès reproducteur des phoques gris, car les femelles acceptant d'autres jeunes présentent souvent un allaitement très irrégulier ainsi qu'un comportement de défense du petit perturbé (un même petit est reçu différemment, une fois allaité, une fois rejeté) qui met les rejets en danger de traumatisme (par les mères elles-mêmes ou par d'autres adultes) et surtout de sous-alimentation (FODGEN, 1971 ; KOVACS, 1987). L'hypothèse d'un accroissement indirect du succès reproducteur des phoques gris femelles via l'allaitement de petits apparentés a été récemment testée mais PERRY *et al.* (1998) ont montré que les différents rejets qui sont parfois

nourris par une même femelle ne sont pas génétiquement plus proches les uns des autres que de n'importe quel autre petit de la colonie. La possibilité d'une confusion fréquente sur l'identité des petits due à un faible développement du système de reconnaissance par les mères reste crédible. Dans de nombreuses colonies de reproduction du phoque gris, un pourcentage élevé de mères en période de lactation abandonnent régulièrement leur petit au sec pour rejoindre des points d'eau (DAVIES, 1949 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; CAMERON, 1970 ; FODGEN, 1971 ; ANDERSON & HARWOOD, 1985). Même dans les colonies où les femelles ne montrent pas cette tendance et restent extrêmement sédentaires durant toute la période de lactation, on relève un certain pourcentage de « perte » du petit : sur 140 femelles de North Rona, POMEROY *et al.* (1994) ont observé 22 cas (16 %) de séparation mère-petit supérieure à 20 m dont 9 aboutiront à la séparation définitive de la paire. Dans la majorité des cas cependant, les femelles rejoignent leur progéniture après quelques heures de séparation en se basant probablement sur des critères topographiques, des signaux vocaux émis par le petit, qui expriment sa faim et précisent sa localisation, et une vérification olfactive finale de l'identité du petit (DAVIES, 1949 ; FODGEN, 1971). Dans une colonie du Pays de Galles, DAVIES (1949) remarque que les mères réagissent également à des vocalisations de petits étrangers et il suggère que ces cris ne sont pas individualisés. FODGEN (1971) pense par contre que les mères sont capables de reconnaître leur propre petit sur base de ses vocalisations, mais que les jeunes sont incapables de discrimination, sollicitant l'allaitement de n'importe quelle femelle non agressive. DAVIES (1949), FODGEN (1971) et BURTON *et al.* (1975) s'entendent pour dire que l'odorat semble être le sens le plus important dans l'établissement et le maintien du lien mère-petit chez le phoque gris.

### III. Problématique de la thèse

#### III.1. But du travail

Le comportement des phoques gris en période de reproduction semble pouvoir s'interpréter sur des bases énergétiques. Comme chez la plupart des pinnipèdes, la période de reproduction se caractérise par un pourcentage élevé (jusqu'à 90 %) de temps consacré par les adultes au repos, aux comportements passifs ou aux activités de faible intensité (GENTRY, 1975 ; HARWOOD, 1976, *in* ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; SANDEGREN, 1976 ; McCANN, 1983 ; BONESS, 1984 ; ANDERSON & FEDAK, 1985 ; ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; KOVACS, 1987 ; TWISS, 1991 ; BESTER & ROSSOUW, 1994 ; CAUDRON, 1995a ; KASTELEIN *et al.*, 1994 ; TINKER *et al.*, 1995 ; HALLER *et al.*, 1996). Cette passivité permet aux individus reproducteurs qui ne se nourrissent pas de ménager des réserves énergétiques strictement limitées. De même, les variations du comportement des phoques entre habitats différents peuvent s'envisager dans une perspective énergétique (par exemple en ce qui concerne les déplacements des individus en fonction de l'accessibilité des sites et des points d'eau, ANDERSON & HARWOOD 1985).

Pour estimer comment cette énergie est utilisée, on peut décrire le comportement des individus reproducteurs par leur occupation du temps, ou budget d'activité, qui correspond au pourcentage de temps consacré aux comportements quotidiens.

Au cours de ce travail, nous avons utilisé cet outil pour décrire et quantifier le comportement des phoques gris dans quatre colonies européennes situées dans des biotopes très différents, en émettant l'hypothèse que le budget d'activité refléterait la variabilité individuelle au sein des stratégies de reproduction des mâles et des femelles non seulement lorsqu'ils sont confrontés à différentes conditions environnementales mais aussi au sein même de chaque habitat envisagé. Nous avons procédé à cette étude en documentant d'une part des colonies du phoque gris mal connues parce que peu accessibles (Russie, Cornouailles anglaises) ou récentes (Mer de Wadden néerlandaise) et d'autre part une colonie très bien suivie (Ile de May) où nous avons pu approfondir notre analyse éco-éthologique. Nous y avons notamment envisagé les effets du comportement maternel sur l'activité et sur la balance énergétique supposée des petits, et donc indirectement sur le succès reproducteur des mères. Ce succès étant largement compromis chez le phoque gris lors de la rupture du lien mère-petit, nous avons en outre envisagé le rôle joué par la signalisation vocale chez ce phocidé en testant la variabilité individuelle des vocalisations des petits en période d'allaitement afin d'y déceler un éventuel support structurel pour l'identification des blanchons. Enfin, nous avons replacé ces observations du comportement individuel à l'échelle d'une population, en analysant, à partir de photographies aériennes, la répartition des sites de mise bas choisis par les femelles lors de la formation des colonies, en rapport avec les caractéristiques topographiques offertes par différentes îles des Orcades.



### III.2. Cadre des observations

Les observations à la base de ce travail concernent cinq aires de reproduction du phoque gris : l'île de Litskyi en Russie, la réserve de Richel en Mer de Wadden néerlandaise, l'île de May et l'archipel des Orcades en Ecosse, ainsi que la baie de Pendower en Cornouailles anglaises (**fig. 2**).

Au nord de la Russie, en Péninsule de Kola, la côte de Mourman prolonge la côte norvégienne vers l'est jusqu'à l'embouchure de la Mer Blanche. La ville de Mourmansk est un port actif qui dessert une partie importante de la flotte marchande et de la pêche industrielle russes, mais c'est aussi une zone militaire stratégique (base de la flotte sous-marine). En effet, grâce au réchauffement relatif par des courants résiduels du Gulf Stream remontant le long de la Norvège, Mourmansk est, au delà du cercle polaire arctique, le dernier port à l'est qui reste libre des glaces hivernales. Sur cette côte, le phoque gris se reproduit en deux zones d'importance égale (approximativement 450 petits/an, VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990) : d'une part à l'ouest de la Péninsule de Rybachi (essentiellement sur l'île de la Grande Aynov) et d'autre part à l'est de Mourmansk, dans l'archipel des Sept Îles appartenant à la Réserve Naturelle de la Kandalaksha (essentiellement sur la Grande Litskyi) ; sur d'autres îles de la même région, on n'observe pas de rassemblement important de phoques mais parfois quelques naissances dans des petits groupes éparses (Voronii Loudky, Gavrilov, Belaïa Louda, Veshnyak, Zelenets : VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990, et HAUG *et al.*, 1994). Les colonies de phoques gris situées à l'est de Mourmansk sont parmi les plus nordiques et constituent la limite orientale de l'aire de répartition de l'espèce (DAVIES, 1957 ; CHAPSKII, 1963, *in* SMITH, 1966). Entre la Norvège et Mourmansk la côte est découpée, formée de falaises abruptes qui bordent plusieurs grands fjords ; entre Mourmansk et la Mer Blanche, la côte, formée de falaises plus basses, est également très irrégulière et les îles et baies sont nombreuses qui protègent la côte des tempêtes d'hiver ; plusieurs rivières se jettent dans la mer de Barents en de larges estuaires (NYGARD *et al.*, 1995). La reproduction du phoque gris sur la côte de Mourman a lieu entre octobre et décembre sur des substrats rocheux ou enneigés. VISHNEVSKAIA *et al.* (1990) estiment l'ensemble de la population russe du phoque gris à environ 3500 individus ce qui représente une nette augmentation au cours des 30 dernières années (environ 300 individus en 1966, KARPOVICH *et al.*, 1967, *in* VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990) essentiellement grâce à la protection dont jouit l'espèce (création de la Réserve de la Kandalaksha limitant le trafic et les manoeuvres militaires depuis 1938, chasse définitivement interdite depuis 1970, limitation de la pêche côtière pour cause de pollution et de dégradation des fonds marins par chalutage intensif, MATISHOV, 1991 ; HAUG & HENRIKSEN, 1992 ; MATISHOV *et al.*, 1992). Des expériences de marquage de jeunes phoques gris prouvent les échanges entre les populations russes, totalement protégées mais subissant des conditions de pollution importantes (entre autre par les radio-nucléides et les hydrocarbures, MATISHOV, 1991 ; HAUG & HENRIKSEN, 1992 ; MATISHOV *et al.*, 1992) et les populations norvégiennes, qui subissent quant à elles une certaine pression de chasse notamment en période de reproduction (travaux de WIIG ; VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990 ; HAUG *et al.*,



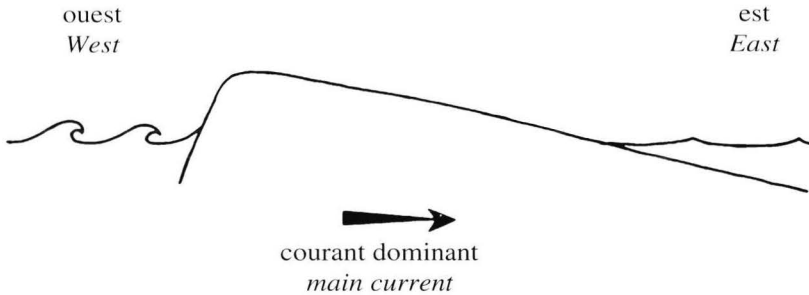
1991 ; HAUG *et al.*, 1994). Les colonies russes du phoque gris sont d'une manière générale peu étudiées et mal connues ; les recherches y furent limitées pour des raisons politiques, suite aux activités militaires soviétiques dans la région concernée, mais aussi pour des raisons logistiques limitant l'accès aux colonies (moyens limités des équipes scientifiques russes et climat hivernal rude). Depuis quelques années, l'équipe du Murmansk Marine Biology Institute (MMBI) visite annuellement les principaux sites de reproduction et de mue du phoque gris le long de la côte de Mourman.

La Mer de Wadden est séparée de la Mer du Nord par un cordon d'îles basses et sableuses qui s'étirent le long des côtes néerlandaises, allemandes et danoises. Elle se caractérise notamment par un mode protégé par rapport à la Mer du Nord, une profondeur très réduite avec de nombreux ensablements mouvants, de forts courants de marée au niveau des goulots entre les îles et une richesse élevée en nutriments. Véritable nurserie pour de nombreuses espèces de poissons, chaque mètre carré de la Mer de Wadden néerlandaise est géré par l'homme (importantes activités de pêche, d'aquaculture, de tourisme nautique et écologique). Si le phoque gris est l'espèce dominante en Mer du Nord, les phoques communs sont plus nombreux en Mer de Wadden où environ un millier d'individus se reproduisent chaque printemps. Présent en grands nombres dans toute la Mer de Wadden entre 6000 et 1000 AC, le phoque gris avait pratiquement disparu de la région à la fin du 16<sup>e</sup> siècle, parallèlement à l'accroissement de la population humaine qui le chassait sur ces côtes. Dans les années 50, on recommença à l'apercevoir de manière occasionnelle, probablement en provenance des îles britanniques. Beaucoup de ces phoques gris étaient alors des jeunes de l'année, parfois en état d'épuisement. Récupérés par les centres de réhabilitation (Texel, Pieterburen), ils furent d'abord relâchés près de l'île d'Amrum, en Mer de Wadden allemande (au sud de Sylt, dans le Schleswig-Holstein), où un petit groupe stable de 30 à 40 phoques gris séjourne depuis 1967 et produit quelques petits par an (SCHEIBEL & WEIDEL, 1988). Dès le début des années 80, une assemblée de phoques gris fut régulièrement observée sur Richel, un banc de sable entre les îles de Vlieland et de Terschelling, aux Pays-Bas, et les différents centres de réhabilitation décidèrent d'y relâcher dorénavant les phoques hébergés. En 1985, on note sur Richel deux femelles accompagnées de blanchons. Depuis, ce groupe croît de manière presque exponentielle (le nombre maximum d'individus comptés en 1993 est de 220) grâce à un phénomène d'immigration, notamment à partir des îles Farne (prouvé par la recapture d'individus marqués), grâce aux lâchers systématiques des centres de réhabilitation (2 à 27 phoques gris/an) et grâce à la reproduction au sein même du groupe (25 petits naissent en 1993) (T'HART *et al.*, 1988 ; VAN BREE *et al.*, 1992 ; REIJNDERS *et al.*, 1995). Depuis 1985, les naissances sont observées entre décembre et février (VEDDER *et al.*, 1992). Ce groupe est suivi de près depuis ses tout débuts, notamment par les équipes des centres de réhabilitation, mais l'essentiel des informations scientifiques récoltées consistent en des recensements et en l'établissement des dates de reproduction ; la réalisation d'observations plus approfondies est limitée par la nature du banc de sable qui empêche toute approche à l'insu des phoques et par les conditions climatiques hivernales difficiles.

L'île de May, petite et rocheuse, se situe au sud de l'Écosse, dans l'estuaire du Forth qui se jette dans la Mer du Nord. L'importante colonie de phoques gris qui s'y forme chaque automne est relativement récente. Bien que l'espèce se soit probablement reproduite à l'île de May par le passé, jusqu'en 1935 les phoques (gris et communs) y sont rarement observés. Dans les années 50, l'île est de plus en plus utilisée comme aire de repos, en dehors de la saison de reproduction, notamment par les phoques gris se reproduisant plus au sud, aux îles Farne ; mais déjà quelques naissances y sont observées (SMITH, 1966). Vers 1977, l'île devient un site de reproduction d'importance croissante avec une production annuelle de plus de 600 petits en 1982, près de 1000 en 1986 et plus de 1300 en 1995 (NERC, 1987 ; BAKER & BAKER, 1988 ; HIBY, *données non publ.*, 1997). La colonisation de cette île correspond aux tentatives de limitation des populations de phoques gris aux îles Farne. Surpeuplées, ces dernières colonies mettaient en danger d'importants sites de reproduction d'oiseaux marins, piétinant la végétation et accélérant l'érosion du sol (KING, 1983). En vue de réduire la taille des groupes de phoques, des programmes d'abattage furent appliqués qui restèrent sans effet. En conséquence, on procéda, à partir de 1975, à un dérangement systématique des colonies des îles Farne lors de la période de reproduction. Cette pratique est probablement à l'origine du déplacement des phoques et de la création de plusieurs colonies de reproduction comme celle de l'île de May (SMRU, 1992 ; KING, 1983 ; HARWOOD 1987 ; BAKER & BAKER, 1988). Cette colonie, connue des pêcheurs, plongeurs et naturalistes (en été, l'accès est proposé aux touristes par des bateaux de pêche), est très bien étudiée, suivie par l'équipe du Sea Mammal Research Unit (SMRU, St.-Andrews), quasiment depuis son installation ; c'est notamment à l'île de May qu'ont été mesurés les paramètres à la base des modèles mathématiques élaborés pour estimer les populations de phoques gris partout dans les îles britanniques (HIBY *et al.*, 1992, 1993).

L'archipel des Orcades, tout au nord de l'Écosse, constitue l'une des principales zones de reproduction actuelles du phoque gris dans les îles britanniques, avec une production supérieure à 9000 petits pour la saison 1992 (HIBY, *et al.*, 1992). En augmentation, cette population est toujours susceptible de coloniser de nouveaux sites, dans l'archipel ou même plus loin. Sur de nombreuses îles, le développement des colonies coïncide avec l'exode, dans les années 40, des communautés humaines qui y vivaient. En outre, le trafic maritime au sein de l'archipel est réduit car les courants y sont forts et les manoeuvres difficiles. D'une manière générale, les îles Orcades présentent aux vents et courants dominants (direction d'ouest en est, en provenance du Minch, CRAIG, 1959) une façade ouest élevée de type battu (falaises), alors que la côte est, de nature plus sédimentaire, s'enfonce dans la mer en pente douce (**fig. 4**). La dynamique des populations de phoques gris dans l'archipel est complexe : la production totale de petits montre une augmentation à peu près constante depuis 1960 jusqu'à nos jours (HIBY *et al.*, 1992) mais, si l'on note une augmentation dramatique de la production dans certaines îles, en d'autres sites, on n'observe pas de changement ou bien même un déclin. Aux Orcades, le phoque gris se reproduit en octobre et novembre mais la date du pic de naissances est

assez différente entre îles parfois proches, et dans certaines d'entre elles où le nombre de jeunes produits n'est pas stable, le pic des naissances tend à se décaler régulièrement dans le temps (HIBY *et al.*, 1992). Ces colonies de reproduction n'ont été le cadre que de quelques études (par exemple FODGEN, 1971).



**Fig. 4.** Profil asymétrique typique des îles des Orcades.  
*Asymmetric profile of an Orkney island.*

Les Cornouailles anglaises forment une vaste pointe qui s'avance au sud-ouest vers les Îles Scilly et l'Atlantique. Des sites de reproduction du phoque gris s'observent au Pays de Galles mais également sur l'île de Lundy et tout le long des côtes de Cornouailles, de la limite avec le Devon au nord, jusqu'à Lizard Point au sud. Cette population se caractérise par la formation de colonies réunissant de très petits nombres d'individus. Néanmoins, la population semble stable depuis de nombreuses années, estimée entre 250 et 350 individus produisant annuellement 30 à 130 petits (DAVIES, 1953 ; SUMMERS, 1974 ; WESTCOTT, 1997). Si le nombre exact de phoques gris se reproduisant en Cornouailles n'a jamais été déterminé avec précision, c'est que la localisation des sites de mise bas et leur accessibilité ne sont pas aisées : ces sites sont le plus souvent des petites plages de galets ou de sable bordant le pied des falaises, le fond de criques étroites ou de failles dans la roche granitique. Les recensements nécessitent notamment d'entrer à la nage dans de nombreuses grottes. De plus, les échanges avec les phoques gris des Îles Scilly et du Pays de Galles semblent fréquents, ce qui ne simplifie pas les estimations de population. L'existence de ces petites colonies peu accessibles, typiques du sud-ouest de l'Angleterre, est rapportée depuis les années 50 et imputée essentiellement aux dérangements par l'homme (DAVIES, 1953 ; SMITH, 1966 ; BAINES, 1994). Des abattages de phoques gris ont en effet été effectués en Cornouailles dans les années 30 par les comités de pêche ; ils ont définitivement cessé aux environs de 1950 tandis que croissait l'intérêt touristique pour la région (SMITH, 1966). Les Cornouailles sont aujourd'hui l'une des principales régions touristiques d'Angleterre et les falaises sont très fréquentées. Les naissances de phoques gris y sont observées de juin jusqu'en décembre, la reproduction en petits groupes étant nettement moins synchronisée que dans les grandes colonies (DAVIES, 1953 ; HEWER, 1957 ; BAINES, 1994 ; BAINES *et al.*, 1995 ; WESTCOTT, 1997).



**Photo 3.** Phoque gris mâle nageant.  
*Male grey seal swimming.*

# Matériel et Méthodes





# I. Observations comportementales

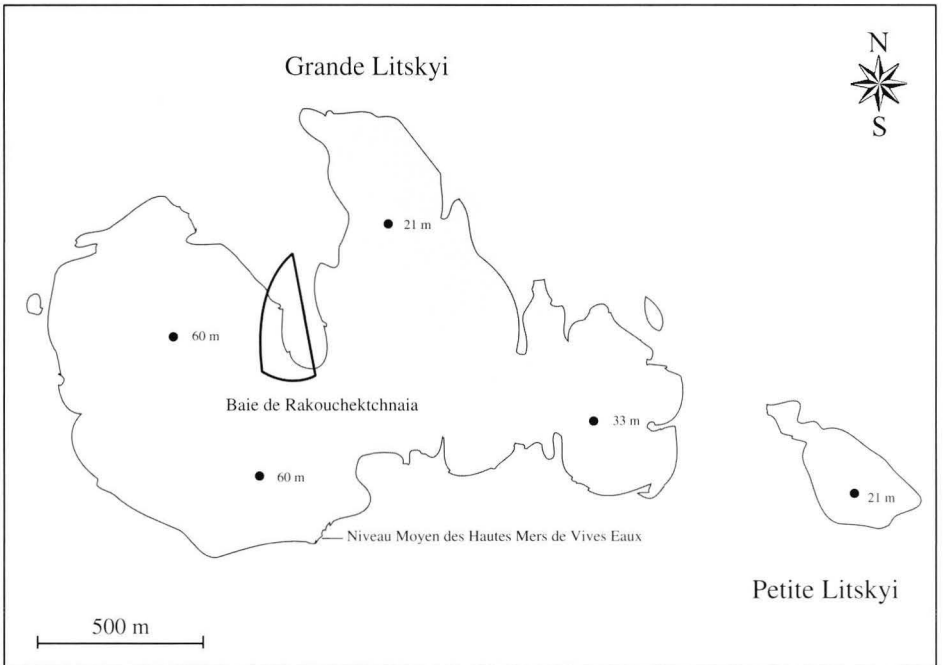
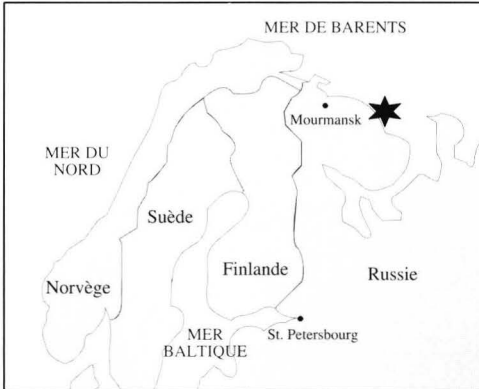
## I.1. Budgets d'activité

D'une manière générale, l'observation directe des activités spontanées des individus d'un groupe dans leur milieu naturel se base sur une procédure d'échantillonnage, car il est souvent impossible d'enregistrer tous les comportements de tous les individus en continu. Dans l'établissement du plan d'une recherche, on vise à optimiser la validité des conclusions que l'on pourra tirer, donc à limiter les hypothèses alternatives plausibles. Le travail de terrain, par opposition au travail en milieu confiné, présente une validité « externe » élevée (l'échantillon se trouve dans de bonnes conditions : les sujets ne sont pas manipulés, le milieu est naturel, les comportements sont spontanés) mais une validité « interne » faible (l'échantillon est mal contrôlé : il est difficile d'identifier tous les individus, certains individus quittent l'aire d'étude, des individus extérieurs interfèrent). En utilisant une tactique d'échantillonnage adéquate et rigoureuse, on tente d'augmenter cette validité interne par un meilleur contrôle de certains facteurs par exemple dans la détermination d'un nombre de sujets adapté, d'un rythme d'échantillonnage réaliste, d'une aire d'étude naturellement délimitée (BEKOFF, 1972 ; ALTMANN, 1974).

Lors de l'échantillonnage d'activités, un comportement peut être considéré soit comme un événement instantané, soit comme un état d'une durée déterminée. Pour répondre aux questions concernant la proportion de temps passé à une activité, on s'intéresse aux comportements en tant qu'états. L'échantillonnage instantané par balayages ou *scan sampling* est largement utilisé pour établir le budget d'activité d'un individu ou d'un groupe d'individus, c'est-à-dire pour déterminer le temps consacré par le(s) sujet(s) à différents comportements : l'observateur enregistre le comportement du(des) sujet(s) à des moments pré-définis. On peut observer un grand nombre d'individus, chacun à leur tour mais les données doivent être récoltées sur un temps très bref afin d'approcher l'instantanéité. Tout budget d'activité se rapporte à une population bien précise, à un moment donné et à un endroit déterminé (ALTMANN, 1974 ; DUNBAR, 1975 ; MARTIN & BATESON, 1993).

Parmi les très nombreuses études où l'échantillonnage instantané a été utilisé pour établir le budget d'activité de groupes de pinnipèdes, certaines se basent sur une reconnaissance individuelle : la proportion de balayages au cours desquels un individu est observé dans tel état est directement utilisée pour estimer le temps consacré par cet individu à ce comportement (voir par exemple McCANN, 1983 ; BONESS, 1984, ou BONESS *et al.*, 1995) ; dans d'autres études, les sujets du groupe ne sont pas individuellement identifiables et le pourcentage d'animaux engagés dans un comportement particulier est utilisé comme estimation du temps passé à cette activité par un individu en général (voir par exemple SALTER, 1979, ou BESTER & ROSSOUW, 1994).





**Fig. 5.** Ile de Litskyi, Archipel des Sept Iles, Péninsule de Kola, Russie. L'aire d'étude est indiquée par la zone triangulaire dans la baie de Rakouchektchnaia.  
*Litskyi island, Seven Islands, Kola Peninsula, Russia. The study area is shown by the triangular zone in Rakouchektchnaia bay.*

Nous avons donc utilisé l'échantillonnage instantané afin d'établir les budgets d'activité des phoques dans les colonies étudiées, hormis en Cornouailles, où la très faible densité d'individus nous a permis d'effectuer des observations en continu dans une aire bien délimitée. Dans ce cas particulier, toutes les apparitions des individus étaient relevées, cartographiées et chronométrées.

Dans les autres colonies, nous avons défini les conditions de notre échantillonnage de la manière suivante :

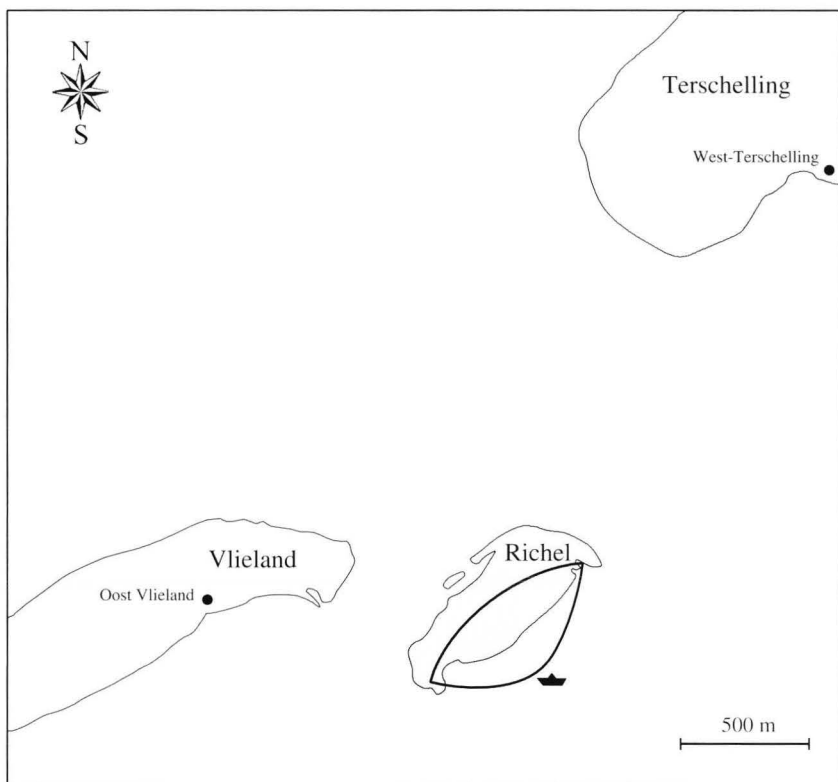
### **I.1.A. Aires et sujets d'étude**

L'ensemble de nos observations ont été réalisées aux jumelles 8 X 30 (Swarovski) sur des sites de reproduction du phoque gris. Le choix des aires d'étude s'est effectué notamment sur base de la présence d'un point d'observation relativement protégé offrant à la fois un accès discret et une bonne vision d'une zone suffisamment vaste et des points de passage par lesquels les phoques vont à la mer et en reviennent. Nous avons également tenu compte des points à partir desquels des observations avaient été effectuées au cours d'études précédant la nôtre (Ile de May).

#### **Litskyi, Russie**

Litskyi (68°43'N - 37°45'E) se trouve à un km de la côte de Mourman (**fig. 5**). Elle mesure environ deux km de long sur un km de large, s'allonge d'est en ouest, et présente un périmètre rocheux dont un bon tiers (façades ouest et sud-ouest) est abrupt (altitude maximale de 60 m) et inaccessible pour les phoques, hormis une plate-forme rocheuse parfois présente au ras de l'eau et au pied des escarpements. Le reste du contour offre aux phoques des baies qui rentrent vers l'intérieur de l'île, avec une zone littorale rocheuse large et des pentes douces (strates relativement horizontales). La saison de reproduction du phoque gris s'étale de novembre à décembre et la production de l'île est estimée entre 350 et 400 jeunes/an à la fin des années 80 (VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990 ; HAUG *et al.*, 1991).

Nos observations ont été effectuées dans la baie de Rakouchektchnaia, large d'une centaine de mètres et s'enfonçant vers le centre de l'île. L'aire d'observation fut restreinte à la moitié ouest de la baie, délimitée au nord par la mer, à l'ouest et au sud par une pente forte où les animaux ne s'aventurent pas, et à l'est par une limite fictive au niveau d'une grosse bobine en bois échouée. Bien que cette frontière arbitraire soit traversée par des animaux, les échanges ont pu être contrôlés puisque les deux parties étaient dans notre champ de vision. Les individus n'ont pas été reconnus individuellement (pas de marquage artificiel pour limiter les dérangements de ces phoques peu habitués à la présence humaine et visibilité réduite à cause, d'une part, de la distance d'observation élevée, toujours dans le but de limiter les dérangements, et d'autre part des conditions météorologiques difficiles). Le comportement de l'ensemble des



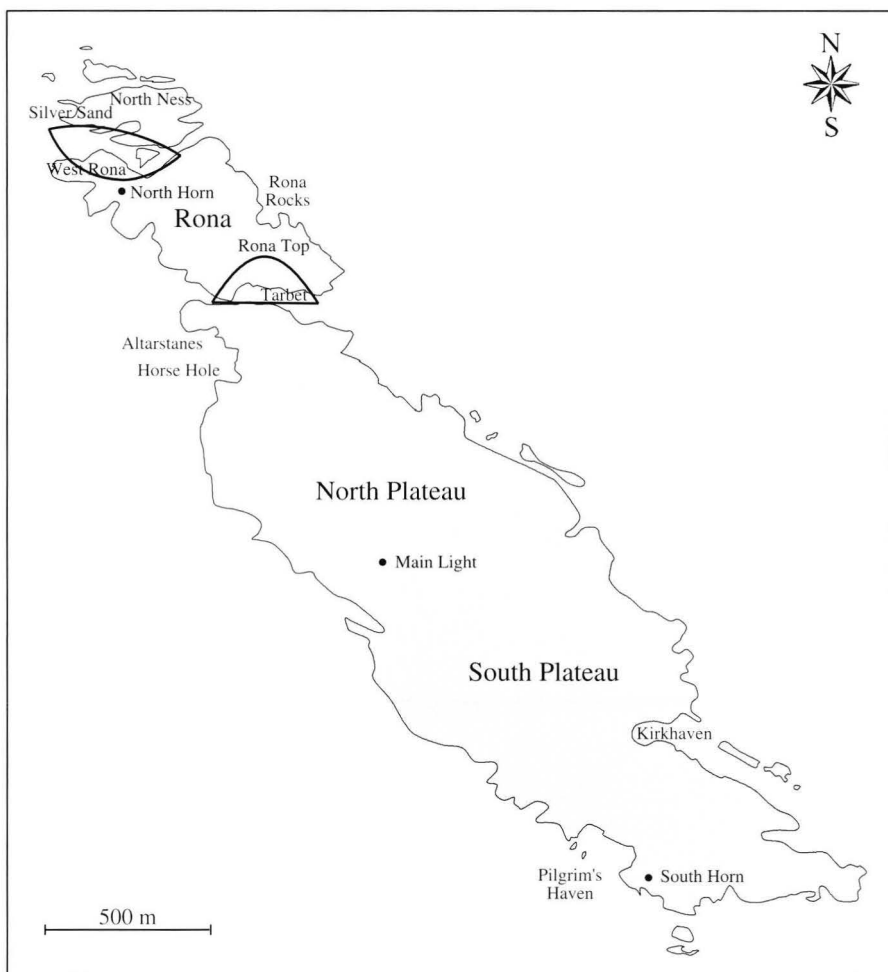
**Fig. 6.** Richel, Mer de Wadden, Pays-Bas (1994). L'aire d'étude est indiquée par la zone triangulaire à partir du bateau.  
*Richel, Wadden Sea, Netherlands (1994). The study area is shown by the triangular zone from the observation boat.*

individus présents dans l'aire d'étude a été relevé à chaque balayage. Le nombre maximum d'animaux suivis correspond au nombre maximum d'individus dans l'aire d'étude, soit 20 par balayage. Outre les observations préliminaires et le temps dévolu aux enregistrements des vocalisations aériennes (voir plus loin), environ 30 heures ont été consacrées à l'échantillonnage instantané à la base des budgets d'activité. Toutes nos observations ont été effectuées entre le 6 et le 22 novembre 1992 et étaient limitées par la durée du jour très courte sous ces latitudes à cette période de l'année.

### **Richel, Mer de Wadden**

En Mer de Wadden néerlandaise, le banc de sable de Richel mesure environ un km de long sur 400 m de large (53°18'N - 05°07'E), allongé selon un axe sud-ouest/nord-est entre les îles frisonnes de Terschelling et de Vlieland (à environ 600 m de Vlieland, **fig. 6**). Il s'agit d'une réserve naturelle protégée, zone de repos et de reproduction pour les phoques et les oiseaux. Sans végétation, son altitude au-dessus du niveau de la mer est très faible, et en cas de gros temps, ses contours non stabilisés varient sous l'action des vagues. Outre les nombreux bateaux de pêche et de plaisance croisant aux alentours, les ferries reliant l'île de Terschelling au port de Harlingen passent toutes les demi-heures à quelques centaines de mètres à l'est de Richel. Les phoques gris utilisent la pointe sud du banc de sable pour se reproduire en décembre, janvier et février (VEDDER *et al.*, 1992). La production actuelle est de l'ordre de 35 petits/an (DE BOER, 1996, *comm. pers.*).

Les observations ont été effectuées à partir du bateau PHOCA (Ministère néerlandais de l'agriculture, de la gestion des ressources naturelles et des pêches) au mouillage à une centaine de mètres au sud de Richel. En effet, l'absence de relief empêche une approche discrète des animaux. L'aire d'étude n'était pas délimitée (absence de repères fixes) et l'ensemble des individus visibles ont été intégrés dans l'échantillonnage instantané. Quelques animaux pouvaient se trouver plus loin, invisibles derrière un renforcement de terrain et séparés du reste du groupe par des distances de plusieurs dizaines de mètres. Seuls quelques individus étaient reconnaissables tout au long des observations, ce qui nous a notamment permis de mesurer le temps passé dans l'eau. Le nombre maximum d'animaux suivis par balayage correspond au nombre maximum sur le site soit 49 individus. Le temps d'échantillonnage effectif s'élève à une dizaine d'heures. Les observations n'ont couvert que trois journées : le 03, 04 et 16 janvier 1995, de sévères restrictions étant imposées par la disponibilité du bateau, les conditions atmosphériques, l'état de la mer et la visibilité dans cette région en hiver. Néanmoins, l'originalité de ces observations justifie leur traitement.



**Fig. 7.** Ile de May, Ecosse. Les aires d'étude sont indiquées par des zones triangulaires à West Rona et à Tarbet.

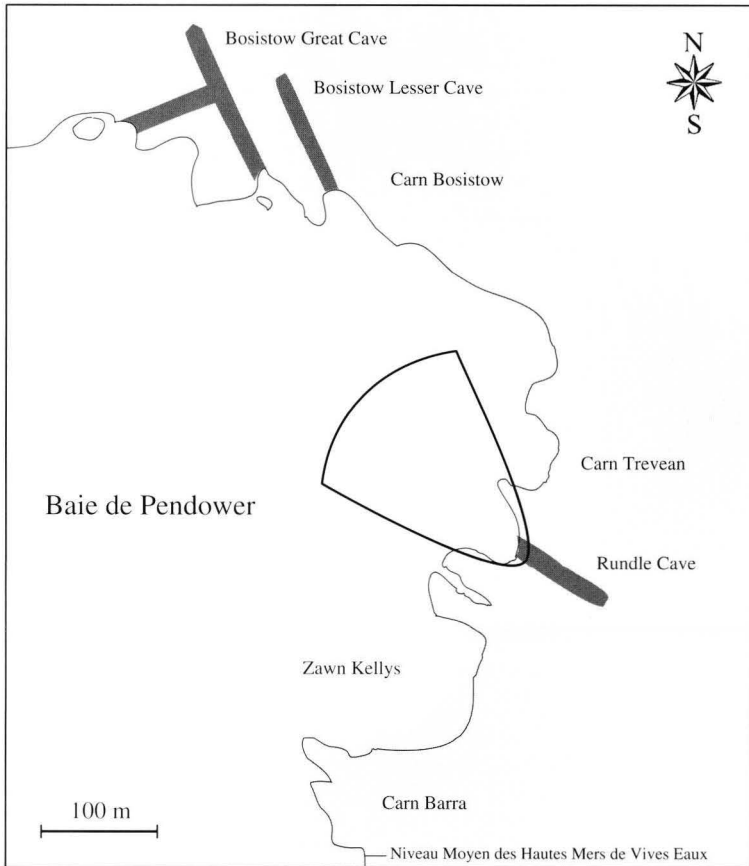
*Isle of May, Scotland. Study areas are shown by triangular zones at West Rona and Tarbet.*

## Ile de May, Ecosse

L'Ile de May (56°11'N - 02°33'O) est située dans le Firth of Forth, à 43 km en aval d'Edinburgh et à environ 9 km de la côte du Fife. Réserve ornithologique gérée par le Scottish Natural Heritage, elle fait deux km de long sur un demi km de large au maximum et s'allonge selon un axe nord-ouest/sud-est (fig. 7). Elle est rocheuse (volcanique) avec un plateau recouvert de végétation rase. Ses façades sud et ouest sont bordées de hautes falaises verticales (jusqu'à 40 m de haut) tandis que la côte est est en pente assez forte. Les phoques fréquentent donc essentiellement les îlots nord (North Ness et Rona offrant la seule plage de sable de l'île) ainsi que les rives de Tarbet, un goulot est-ouest séparant Rona du sud de l'île. Sur l'île principale, quelques groupes de reproduction s'observent notamment sur plage de galets de Pilgrim's Haven, dans l'étroit goulot en face de Pilgrim's Haven ou au niveau de l'atterrissage de Kirkhaven. Les vents et courants dominants viennent du sud-ouest. La production annuelle est estimée à de plus de 1300 petits en 1995 (HIBY, données non publ., 1997).

Nous avons effectué nos observations en deux zones d'étude différentes : Tarbet et West Rona. Les caches ont été installées aux mêmes emplacements en 1994, 1995 et 1996. Tarbet, goulot de 10 à 15 m de large, présente des rives rocheuses et escarpées. Les observations ont été effectuées de la rive sud et l'aire d'étude a été délimitée à l'ouest par le petit pont reliant la partie principale de l'île à l'îlot de Rona, au nord par la fin de la pente et le début du plateau herbeux, à l'est par la limite de visibilité imposée par la position de la cache et au sud par la cache elle-même. West Rona est une zone au relief moins marqué, couverte de végétation rase et dont la périphérie est rocheuse. L'aire d'étude y était délimitée à l'ouest par la limite de visibilité imposée par la position de la cache, au nord par un pli de terrain, à l'est par la cuvette d'accès et au sud par la cache. Dans les deux aires, les phoques accèdent au site par une cuvette, elle même en communication avec la mer à marée haute par un chenal de 5 à 6 m de large aux bords rocheux abrupts. Au sein des aires d'étude, le choix des sujets suivis s'est fait, pour les femelles, sur des critères de visibilité, d'âge du petit (dans le but de suivre la plus grande partie de la période de lactation de chaque femelle et de suivre à chaque instant des femelles représentant les différents stades de la lactation), de répartition (dans le but de suivre des femelles installées en différents points de l'aire d'étude) et de possibilité d'identification. Les mâles ont été choisis essentiellement sur base de leur visibilité et des possibilités d'identification. L'ensemble des phoques que nous avons étudiés à l'Ile de May ont été identifiés grâce à trois types de marques :

1. un marquage au fer comportant deux caractères (une lettre et un chiffre) repris sur les flancs d'environ 50 phoques et réalisé il y a plusieurs années par le SMRU. Ce marquage permanent nous a permis de reconnaître un certain nombre d'animaux d'une année à l'autre.
2. un marquage non permanent à l'aide de taches de peinture sur le pelage effectué à l'aide d'un pinceau monté sur une perche ; ce marquage se maintenant près d'une quinzaine de jours nous a permis de suivre la période de lactation des femelles,



**Fig. 8.** Baie de Pendower, Cornouailles, Angleterre. L'aire d'étude est indiquée par la zone triangulaire à l'entrée de la grotte de Rundle Cave.  
*The bay of Pendower, Cornwall, England. The study area is shown by the triangular zone at the entrance of Rundle Cave.*



3. le marquage naturel du pelage, variant largement entre individus ; des particularités comme des cicatrices récentes ou anciennes (repousse des poils blancs), l'opacité de la cornée d'un ou des deux yeux, une ou plusieurs griffes anormalement longues nous ont également aidé à identifier un certain nombre d'animaux.

Le nombre maximum d'individus suivis par balayage à l'Île de May est de 25 en 1994 et de 12 individus (avec leur petit) en 1995 et 1996. Outre les observations préliminaires et complémentaires, le temps d'échantillonnage effectif pour l'établissement des budgets d'activité s'élève à environ 60 heures en 1994, à 240 heures en 1995 et à 370 heures en 1996, réparties entre les deux aires d'étude (un total de 50 jours d'observation concernent West Rona et 52 concernent Tarbet). Le comportement des petits a été échantillonné en 1995 et 1996. Toutes les observations ont été effectuées entre le 23 octobre et le 28 novembre.

### Baie de Pendower, Cornouailles

Land's End est le point le plus à l'ouest de l'Angleterre. Au sud-est de ce site, la baie de Pendower (50°03'N - 05°42'O) s'ouvre sur environ 500 m de large, bordée par des falaises qui culminent à 60 m au dessus du niveau de la mer (**fig. 8**). Trois grottes indépendantes se sont creusées parallèlement à des strates de moindre résistance presque verticales, Bosistow Great Cave, Bosistow Lesser Cave et Rundle Cave. Leurs entrées sont encombrées de larges blocs éboulés. Elles s'enfoncent dans la falaise sur une centaine de mètres et présentent au fond une plage de sable de configuration variable suivant la marée (pour une description détaillée de la structure des grottes, voir WESTCOTT, 1997). Elles sont variablement fréquentées par les phoques gris pendant et en dehors de la période de reproduction (juin-décembre). Quinze à vingt petits naissent chaque année dans la baie (WESTCOTT, 1997).

Nous avons effectué une série d'observations à marée basse à l'intérieur de la grotte de B. Lesser Cave, profitant d'une importante roche centrale pour approcher discrètement les animaux et prendre de la hauteur. La visibilité était facilitée par l'usage de bâtons luminescents (Cyalumes Lightsticks, Omniglow Corporation, Portsmouth). Mais la majeure partie des observations concernent l'entrée de la grotte de Rundle Cave et ont été effectuées à partir de la falaise. L'aire d'étude définie à partir de ce point couvrait une partie de la grotte et son accès, s'étendant en arc de cercle à partir du point d'observation ; elle était limitée par la visibilité vers l'intérieur de la grotte, par les parois à pic de la faille et jusqu'à une distance de 150 m vers le large. Sur six ou sept individus fréquentant l'aire d'étude, cinq ont été suivis, individuellement identifiés sur base de marques naturelles. Outre les observations préliminaires et complémentaires, environ 70 heures ont été consacrées à l'échantillonnage à la base des budgets d'activité, dont une petite dizaine d'heures à l'intérieur de la grotte de B. Lesser Cave et le reste à l'extérieur de la grotte de Rundle Cave. Toutes les observations y ont été effectuées entre le premier et le 30 septembre 1995.

### **I.1.B. Période, durée et rythme d'échantillonnage**

L'ensemble des données à la base de ce travail ont été récoltées entre 9:00 et 19:00 GMT, pendant la période de reproduction du phoque gris. Une étude de l'activité de phoques gris mâles en période de reproduction aux îles Farne ne montre pas de différence significative entre l'activité diurne et nocturne, en accord avec l'hypothèse d'optimisation du temps passé à terre (ANDERSON, 1978) ; dans ce cadre, l'activité nocturne des animaux peut être estimée à partir d'observations diurnes. Rien ne prouve que ce soit le cas dans d'autres sites, ni pour le comportement des femelles, même si quelques observations de FODGEN (1971) tendent à montrer que le comportement de lactation des femelles est semblable de jour comme de nuit. Des visites nocturnes sur nos aires d'études (Litskyi, Ile de May), nous ont permis de constater une ambiance sonore tout à fait comparable à celle du jour (vocalisations et déplacements des individus). Néanmoins, en l'absence d'une comparaison spécifique, nos données concernent essentiellement l'activité diurne des phoques relevée au cours de périodes quotidiennes de 4 à 7 heures d'observation.

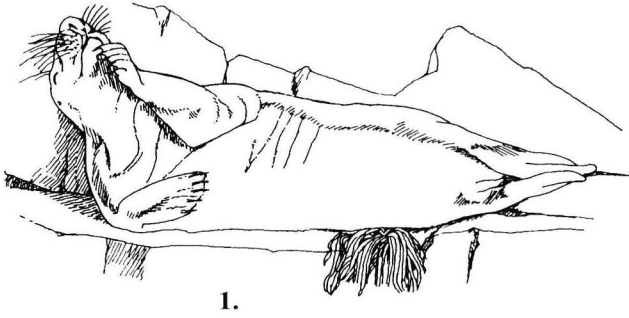
L'intervalle de temps entre balayages instantanés est généralement déterminé en fonction de la durée moyenne des comportements que l'on étudie et de leur vitesse de succession, mais le rythme de travail choisi doit aussi prendre en compte des facteurs tels que le nombre d'animaux suivis, leur facilité d'identification ou leur déplacement dans l'aire d'étude. Dans le cadre de cette étude, nous avons échantillonné avec un intervalle pré-défini de dix minutes, qui convient bien au comportement des phoques gris en période de reproduction (ANDERSON & HARWOOD, 1985), tout au long des périodes d'observation quotidiennes à Litskyi ainsi qu'à l'Ile de May en 1994. A Richel, l'intervalle entre balayages était de 5 minutes, en vue de mieux rentabiliser le temps passé sur place. Par la suite (Ile de May 1995 et 1996), le rythme d'échantillonnage a été modifié : nous avons préféré alterner des périodes d'une demi-heure de balayages toutes les deux minutes avec des périodes d'une demi-heure consacrées à des observations complémentaires (suivant KOVACS, 1987). Tout en gardant un intervalle entre balayages de l'ordre de la minute, ce rythme de travail nous permettait d'effectuer un plus grand nombre de balayage par individu et par jour mais aussi d'avoir un horaire plus souple quant à la récolte de données complémentaires, notamment pour décrire les sujets suivis (position de référence dans l'aire d'étude, âge du petit), cartographier et compter les animaux, décrire des comportements particuliers (interactions agonistiques, mises bas) ou effectuer des prises de vue photographiques ou vidéo.

En 1996, le temps minimum mis pour effectuer un balayage est d'environ 10 sec par paire femelle-petit ; sont inclus la localisation et l'identification de la femelle, le relevé de son comportement et de son substrat, le relevé du comportement et du substrat de son petit et l'estimation de la distance le séparant.

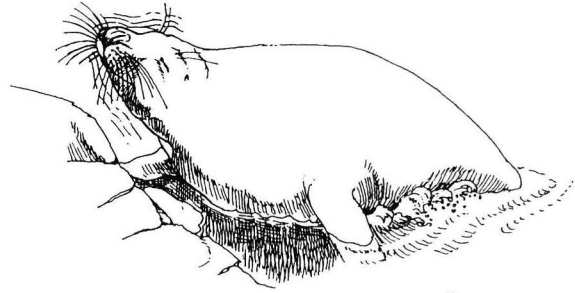
### 1.1.C. Catégories comportementales

Lors de chaque balayage, chaque individu est classé dans une catégorie comportementale. Dans le cadre de notre étude, les catégories choisies pour décrire l'activité des phoques gris en période de reproduction sont mutuellement exclusives (un individu ne peut être que dans un seul état) et exhaustives (tous les états observés doivent correspondre à une catégorie). Nous avons classé le comportement des adultes en six catégories pour les femelles et cinq pour les mâles (idem femelles à l'exclusion des interactions avec le petit) définies sur base de leur variation possible en fonction des caractéristiques de l'environnement de reproduction, de leurs interprétations énergétiques, de leur facilité d'utilisation et comparables avec les données de la littérature (**fig. 9**) :

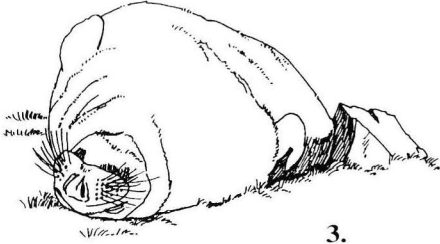
1. **Repos** (immobilité, tête appuyée sur le sol ou sur un support, yeux ouverts ou clos, flotter à la surface de l'eau ou entre deux eaux sans déplacement, ou bien faire le bouchon verticalement dans l'eau, *bottle* en anglais) **et comportements non sociaux de faible intensité** autre que l'alerte et ne faisant pas intervenir de déplacement (mouvements de confort, changements de position, bâillement, grattage, étirement, frottement du museau). Ces comportements peuvent être associés à une notion de dépense énergétique faible ou nulle, à l'exception de la dépense métabolique de base ;
2. **Alerte** de faible intensité (l'individu cesse son activité pour scruter les alentours) ou de forte intensité (l'individu se redresse, élève la tête en étirant le cou pour avoir une bonne vision d'un événement qui attire son attention tel que l'approche d'un intrus, une interaction agonistique faisant intervenir d'autres individus ou un dérangement par l'homme). Ce comportement est associé aux notions de stress et de dérangement ;
3. **Interactions agonistiques** de faible ou de forte intensité, de la menace basse (position basse sur le sol, bouche ouverte orientée vers l'objet de la menace, grognement ou vocalisation sourde) à la menace élevée (position redressée sur les membres antérieurs, bouche ouverte orientée vers l'objet de la menace, grognement, vocalisation sourde ou plainte de fréquence plus élevée, mouvements de morsure stéréotypés, mouvements de grattage d'un membre antérieur) jusqu'au combat (contact physique entre les individus, morsures et secouement, utilisation des griffes des membres antérieurs, utilisation du poids du corps pour restreindre et faire reculer le partenaire). Parfois aussi, des morsures rapides sont données ou les griffes sont utilisées avec contact physique en dehors des combats. Tout combat entre un mâle et une femelle adultes faisant intervenir des mouvements de monte de la femelle par le mâle sont classés dans les interactions sexuelles (ci-dessous) ;



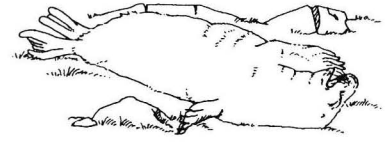
1.



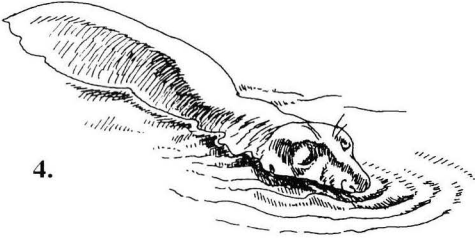
2.



3.

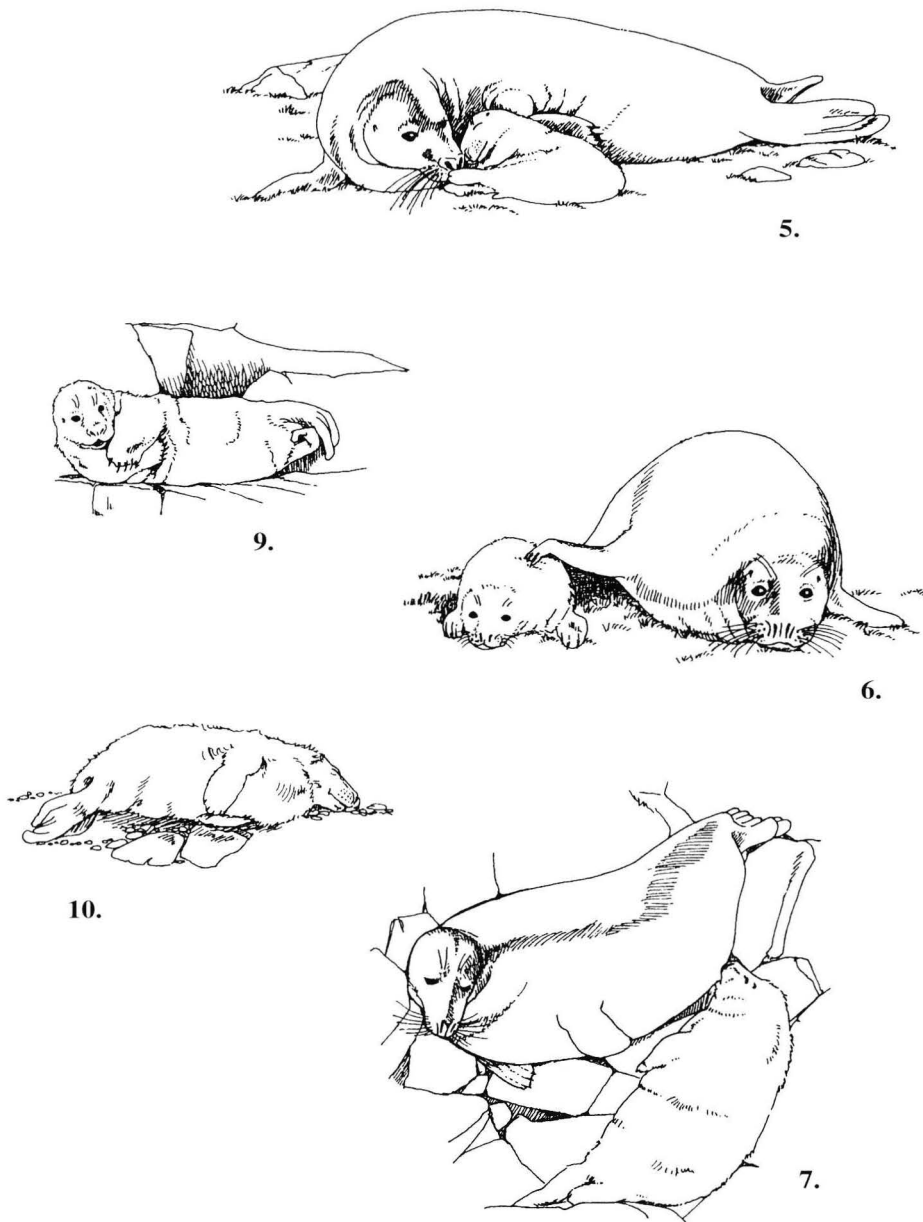


8.

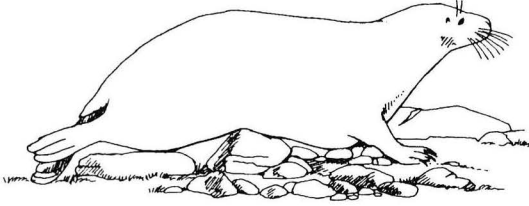


4.

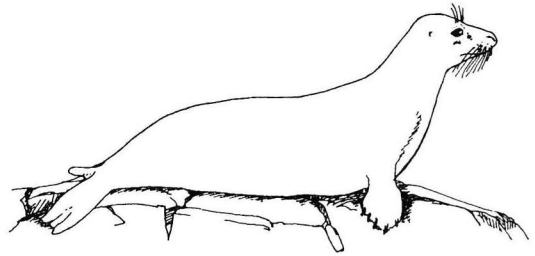
**Fig. 9. A. Comportement du phoque gris : repos et comportements non sociaux de faible intensité : 1. soin à la fourrure, 2. secouement, 3. repos hors de l'eau, 4. repos dans l'eau ; interactions mère-petit : 5. contact nasal, 6. grattage du petit, 7. allaitement. Comportement du petit : activité : 8. jeu solitaire, 9. soin à la fourrure, 10. repos.**



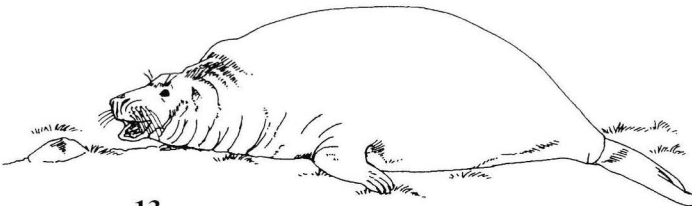
**Fig. 9. A. Grey seal behaviour : resting and low active non social behaviours : 1. grooming, 2. shaking, 3. resting out of water, 4. resting in the water ; mother-pup interactions : 5. nosing, 6. flippering, 7. feeding. Pup behaviour : activity : 8. solitary play, 9. grooming, 10. resting.**



11.

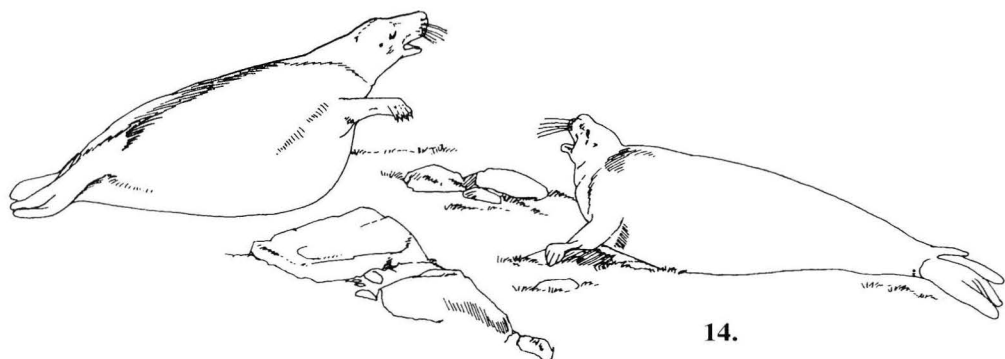


12.



13.

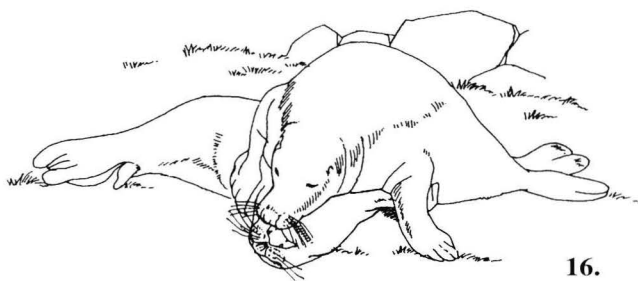
**Fig. 9. B.** Comportement du phoque gris : **11. locomotion**, **12. alerte** ; **interactions agonistiques** : **13. menace basse bouche ouverte d'un mâle**, **14. menace haute bouche ouverte avec mouvements de grattage entre femelles**, **15. combat entre mâles** ; **interactions sexuelles** : **16. tentative d'accouplement**.



14.



15.



16.

*Fig. 9. B. Grey seal behaviour : 11. locomotion, 12. alert ; agonistic interactions : 13. low open-mouth threat by a male, 14. high open-mouth threat with flipping between females, 15. fight between males ; sexual interactions : 16. attempted copulation.*



4. **Interactions mère-petit** consistant essentiellement en l'allaitement (la bouche du petit est en contact avec une mamelle de la femelle, souvent des traces de lait ou un fort bruit de succion confirment l'allaitement) mais aussi la présentation ostensible des mamelles au petit par un positionnement latéral de la femelle, la stimulation du petit par grattage avec un membre antérieur, sentir le petit par un contact nasal en n'importe quel endroit de son corps, le jeu mère-petit avec mordillements et mouvements de morsures stéréotypées, roulement l'un sur l'autre au sol ou dans l'eau, avec utilisation des membres antérieurs ;
5. **Locomotion**, changement de position avec déplacement effectif, de la marche (progression sur le ventre par mouvements du corps dans un plan vertical parfois aidé des membres antérieurs et notamment des griffes lors de l'escalade d'escarpements) au galop (rapides mouvements du corps sans intervention des membres). Dans l'eau, la locomotion correspond à la nage avec déplacement effectif de l'individu sur le plan d'eau ;
6. **Interactions sexuelles** faisant intervenir une paire mâle-femelle ; il s'agit soit de tentatives d'accouplement (pas de pénétration) soit d'accouplements réussis.

Le comportement des petits a été classé en trois catégories essentiellement fondées sur des concepts énergétiques :

1. **Repos** : le petit est immobile, comportement associé à une notion de dépense énergétique faible ou nulle ;
2. **Activité** correspondant à tout mouvement de faible ou de forte intensité (mouvements de confort, déplacements terrestres ou nage, alerte, jeu, recherche de la mamelle de la femelle, sentir la femelle), associé une notion de dépense d'énergie ;
3. **Allaitement**, associé à un gain d'énergie.

Le comportement du phoque gris a été largement étudié. Pour une description plus précise des interactions agonistiques et sexuelles des adultes voir notamment HEWER (1957), HEWER & BACKHOUSE (1960), ANDERSON *et al.* (1975), ANDERSON (1978), BONESS & JAMES (1979) et BONESS *et al.* (1982). Le comportement des petits et les interactions mère-petit ont été décrits entre autres par DAVIES (1949), FODGEN (1971) et KOVACS (1987).

En outre, au cours du même échantillonnage instantané, nous avons enregistré et classé en catégories exclusives la localisation des individus observés sur base du substrat fréquenté :

- Sur une aire **terreuse**, éventuellement recouverte de **végétation** ou de **neige** (à Litskyi) ;
- Sur le **sable** (à Richel) ;
- Sur les **rochers** ;
- Dans la **mer** ou dans la **cuvette d'accès** (vaste cuvette en communication avec la mer à marée haute) ;
- Dans une **cuvette secondaire** (mare d'eau stagnante de forme, de taille et de profondeur variables formée par accumulation d'eau de pluie et d'embruns ; ces mares situées au dessus du niveau des marées hautes sont souvent contaminées par les fèces ou même des cadavres de phoques et d'oiseaux, BAKER & BAKER, 1988).

Parallèlement, pour les individus identifiés, une appréciation de la distance entre mères et petits a été relevée lors de chaque balayage. Cette distance a été estimée en unité de longueur de corps d'une femelle adulte (de l'ordre de 1,5 m).

Les budgets d'activité des individus identifiés (c'est-à-dire de tous les sujets observés à l'Ile de May et de quelques uns à Richel) sont exprimés en pourcentage des balayages pour lesquels le comportement de l'individu a pu être clairement observé et noté. Il en est de même pour le pourcentage de temps passé sur les substrats. Les balayages pour lesquels le comportement ou le substrat d'un individu n'ont pu être relevés (par exemple lors du déplacement de l'individu hors de vue) ont été ignorés. Seules ont été retenus les observations pour lesquelles un individu a été observé au moins 2 heures d'affilée sur la journée. En Russie, toutes les observations effectuées lors des balayages pour lesquelles le comportement d'un individu en général a pu être clairement observé et noté ont été incorporées dans les budgets d'activité. A Pendower, les budgets d'activité sont établis à partir de toutes les observations d'individus connus, sans balayage à des moments prédéfinis. En ce qui concerne le temps passé dans les différentes parties de l'aire d'étude (notamment dans et hors de la grotte), il est exprimé en pourcentage du temps pour lequel la position de l'individu est connue.

Une partie des échantillonnages instantanés (Ile de May 1994, Richel) ont été directement enregistrés de manière informatisée grâce à un ordinateur de terrain de petite taille résistant aux chocs et à l'humidité (Psion HC 100, 20x8x3,5 cm). Lors de chaque balayage, quatre codes à un ou deux caractère(s) étaient introduits dans l'ordinateur : l'identité de l'individu, son comportement, l'individu cible (dans le cas d'une interaction) et le substrat fréquenté. Les données étaient ensuite transférées sur un ordinateur compatible IBM dans un programme de type tableur. Cet outil performant nous a permis de gagner un temps précieux lors de l'analyse des résultats. Néanmoins, lorsque nous avons ajouté aux informations enregistrées lors de chaque balayage le comportement et la

position du petit ainsi que l'estimation de la distance mère-petit, l'encodage devenait laborieux et le temps mis pour faire d'éventuelles corrections était trop long. L'utilisation de feuilles d'encodage classiques (papier et crayon) s'est imposée comme plus efficace dans le cas bien précis du rythme d'échantillonnage que nous avons choisi. Il faut noter que l'ordinateur reste un moyen très avantageux d'enregistrer directement des données sur le terrain lorsque le temps d'échantillonnage n'est pas pré-défini, car la machine, munie d'une horloge interne précise, permet d'éviter le relevé sur chronomètre et l'encodage systématique de l'heure.

En outre, l'utilisation de la vidéo légère (caméscope HI-8 Hitachi sur pied) nous a aidé lors de la définition des conditions d'échantillonnage (rythme des balayages, catégories comportementales et substrats) ainsi que de l'homogénéisation du travail des différents observateurs.

Outre moi-même, les observateurs suivants ont participé aux observations : en Russie, j'alternais toutes les heures avec les chercheurs du MMBI, S. SIRYANOV un jour et A. KONDAKOV le lendemain ; l'observateur inoccupé se réchauffait pendant une heure. En Ecosse, j'alternais entre les deux aires d'étude avec les chercheurs ou assistants du SMRU : en 1995, pour les trois premières semaines, j'alternais tous les deux ou trois jours, en complémentarité avec C. BRADSHAW et parfois avec P. POMEROY ; en 1996, j'alternais tous les jours, en complémentarité avec E. WITTINGHAM. Tous ces observateurs sont biologistes de formation et rodés aux observations comportementales des phoques gris en milieu naturel.

## 1.2. Interactions agonistiques et observations complémentaires

D'une manière complémentaire à l'échantillonnage instantané, des observations *ad libitum* (*sensu* ALTMANN, 1974) ont été effectuées en chacune des colonies visitées. Ces notes de terrain typiques (l'observateur enregistre ce qu'il voit quand cela se produit), sont utiles en tant que matériel descriptif d'événements rares, mais significatifs, qui peuvent se produire en dehors de la période d'échantillonnage ou en dehors de l'aire d'étude.

En complément des interactions agonistiques relevées lors des balayages, un maximum des rencontres agonistiques observées à n'importe quel moment de la journée ont été décrites par leur type, le sexe (et la classe d'âge) de l'individu entamant l'interaction et celui du destinataire. Ici, nous avons retenu les types d'interactions suivants : **menaces** (interaction agressive ne faisant pas intervenir de contact physique entre les protagonistes), **combats** (interaction agonistique avec contact physique entre les protagonistes), **poursuites** (un ou plusieurs individus en poursuivent un ou plusieurs autres, sans contact physique entre eux), **interactions sexuelles** (échanges agressifs accompagnant les accouplements et tentatives d'accouplement, avec contact physique entre partenaires).

En outre, pour toute femelle observée, son état présumé gravide a été relevé ou le développement de son petit a été estimé de manière ordinale par l'une des trois catégories suivantes définies par des caractéristiques morphologiques et comportementales ainsi que par la qualité du lanugo :

**femelle gravide** : forme rebondie du corps et particularités comportementales comme notamment l'absence d'interaction avec un petit, la recherche active d'un site de mise bas, des périodes de repos particulièrement longues ou le travail musculaire pré-parturition ;

**Stade 1 : nouveau-né** au pelage jaunâtre taché par les liquides prénatals avec replis de peau, griffes blanches, nature docile, mauvaise coordination motrice ; le cou, les hanches et les côtes clairement visibles, un reste frais du cordon ombilical est présent (rose vif) ; correspond au stade I de RADFORD *et al.*, 1978, et de KOVACS & LAVIGNE, 1986a ; âge estimé de 0 à 2 jours ;

**Stade 2 : intermédiaire** au pelage blanc à gris clair, meilleure coordination motrice, absence de replis de peau, lignes plus arrondies : la couverture grasseuse s'étend peu à peu à partir du cou jusqu'aux hanches puis le corps prend nettement une forme de tonnelet, griffes noires, reste du cordon ombilical desséché ou absent, comportement le plus souvent agressif à l'approche d'un autre petit ; correspond aux stades II et III de RADFORD *et al.*, 1978, et de KOVACS & LAVIGNE, 1986a ; âge estimé de 3 à 14 jours ;

**Stade 3 : en mue** avec le lanugo partiellement ou entièrement mué, exposant le pelage juvénile (poils ras pouvant prendre toutes les nuances de gris, du très clair au très foncé, variablement tacheté de foncé, ou bien noir uni), proches du sevrage ; correspond aux stades IV et V de RADFORD *et al.*, 1978, et de KOVACS & LAVIGNE, 1986a ; âge estimé de 14 à 21 jours. Bien que le stade V défini par ces auteurs se poursuive après le sevrage, nous n'avons suivi les petits que dans le cadre de la période d'allaitement (interactions régulières avec la mère).

La quantité des observations récoltées à l'île de May nous a en outre permis d'effectuer une analyse poussée de l'effet de toute une série de variables codées sous la forme de deux à six catégories mutuellement exclusives :

La date de mise bas de la femelle : sur base de la courbe du nombre de petits comptés quotidiennement sur chaque aire d'étude, nous avons défini trois catégories de femelles (suivant HALLER *et al.*, 1996) :

- 1 : mise bas tôt dans la saison, avant d'atteindre 25 % du nombre maximum de petits dans l'aire d'étude,
- 2 : mise bas intermédiaire, entre les dates correspondant à 25 % et à 75 % du nombre maximum de petits dans l'aire d'étude,
- 3 : mise bas tardive, après avoir atteint 75 % du nombre maximum de petits dans l'aire d'étude.

L'aire d'étude a été codée en

- 1 : West Rona,
- 2 : Tarbet.

L'âge des femelles : profitant de l'information concernant l'âge de quelques femelles étudiées (définis par le SMRU, dans le cadre d'autres études, par l'analyse d'une coupe transversale dans une dent prélevée sur les femelles anesthésiées, BERNT *et al.*, 1996), nous avons codé les femelles en

- 1** : âge inconnu,
- 2** : entre 9 et 18 ans inclus,
- 3** : entre 19 et 28 ans inclus.

L'année a été codée **1** pour 1994, **2** pour 1995 ou **3** pour 1996.

Le marquage : en cas d'effet de cette variable (les femelles marquées ont toutes plus de 8 ans et sont plus sujettes à des dérangements en dehors du déroulement de nos observations comportementales car elles font l'objet d'études notamment génétiques et énergétiques nécessitant leur capture deux à trois fois au cours de leur période de lactation) ; les femelles non marquées ont été codées par **1** et les femelles marquées par **2**.

Le dérangement : les dérangements sur les sites d'observation ont été limités au strict minimum. Néanmoins, certains jours ont été consacrés à la capture d'animaux (dans le cadre d'autres recherches) ou à leur marquage au sein des aires d'études. Dans ce cas, aucune observation comportementale n'a été effectuée. En outre, des dérangements imprévus à la périphérie des aires d'étude (activités militaires, touristes, déplacement des chercheurs) se sont produits au cours desquels les observations ont été poursuivies afin de mesurer l'effet sur l'activité des animaux. Ont été considérés comme dérangés les jours d'observation où ces perturbations périphériques ont provoqué au moins une panique avec fuite en masse des animaux vers la cuvette d'accès. Chaque jour d'observation a été codé par **1** (sans dérangement) ou **2** (avec dérangement).

L'observateur : l'effet de l'observateur est généralement neutralisé, par exemple lors d'études en psychologie humaine, par l'intervention soit d'un seul observateur, soit d'un grand nombre d'observateurs dont on ignore les éventuels effets censés se compenser sous forme d'un « bruit de fond ». Dans notre étude à l'Île de May, avec une moyenne de deux observateurs par an, un effet possible ne pouvait être négligé. A. CAUDRON a été codée **1**, C. BRADSHAW et P. POMEROY **2** (CB a été formée par PP) et E. WITTINGHAM **3**.

### 1.3. Recensements

Au moins une fois par jour, les nombres de mâles, femelles et petits vivants ont été relevés au niveau des différentes aires d'études. En outre, plusieurs comptages quotidiens ont été effectués afin d'étudier l'effet de la marée sur le nombre d'individus présents dans l'aire d'étude à Litskyi, en Cornouailles et à l'Île de May en 1996. La marée a été estimée par la hauteur d'eau au dessus du zéro des cartes calculée à partir de la table des marées locale et sur base de la règle des douzièmes (BOND, 1985 ; LES GLÉNANS, 1990). Le niveau d'eau pouvait néanmoins différer légèrement suite à l'action des vents et de la houle.

## II. Vocalisations des petits

### II.1. Enregistrement

A Litskyi, nous avons enregistré les vocalisations aériennes de petits de stades nouveau-né et intermédiaire, à l'aide d'un microphone ultra-directionnel Sennheiser ME88 (fréquence de réponse 50-15000 Hz  $\pm$  5 dB), protégé par un coupe-vent (coque Sennheiser) et une fourrure anti-vent (Rycotte), et d'un enregistreur à cassettes professionnel Sony WM-D6C (fréquence de réponse 40-15000 Hz  $\pm$  3 dB) sur des cassettes de qualité métal Sony. Du matériel semblable a été utilisé pour enregistrer des vocalisations aériennes et sous-marines (avec hydrophone) de pinnipèdes notamment par ROUX & JOUVENTIN (1987), TERHUNE *et al.* (1994), JOB *et al.* (1995) et ROGERS *et al.* (1996).

Nous avons également utilisé les vocalisations d'un petit phoque gris en période d'allaitement né en captivité (le 17 janvier 1992) au parc de mammifères marins de Harderwijk, Pays-Bas, et enregistrées par l'équipe de R. KASTELEIN à l'aide d'un microphone Marantz EC-7 et d'un enregistreur à cassettes Marantz PMD 420.

### II.2. Analyse sonore

Après un tri basé sur la qualité et les conditions d'enregistrement (ont notamment été retenus les enregistrements effectués à une distance de deux à dix mètres de l'individu émetteur, et dans un angle de 180° centré sur l'avant de celui-ci, à son insu et sans interaction avec lui), les vocalisations de neuf petits de Litskyi et celles du petit en captivité (issu de parents récupérés sur la côte belge) ont été analysées à l'aide du programme informatique SOUND-EDIT (SOUNDEDIT, 1990).

Neuf à vingt cris émis par chaque individu ont été échantillonnés à 22 KHz : pour travailler sur support informatique, le son analogique est digitalisé ; entré dans l'ordinateur au niveau du port micro, le son est échantillonné à intervalles de temps réguliers ; le programme utilise ces échantillons afin de reconstruire une onde digitale approximée (spectre) sur base d'une transformation rapide de Fourier de 512 points (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984b). L'intensité relative du signal est normalisée par le programme de sorte qu'un décibel corresponde à un volt. Pour chaque cri, nous avons produit des représentations graphiques de type sonogramme (fréquence en fonction du temps, analyse de la courbe dynamique du son) et spectrogramme (intensité en fonction de la fréquence, analyse de la courbe spectrale) au niveau desquelles sept caractéristiques physiques ont été mesurées :

- I. la durée totale (ms) (à 10 ms près),
- II. la fréquence fondamentale (Hz) (résolution de 43 Hz),
- III. la modulation de fréquence de la fondamentale ou de la première harmonique lorsque la fondamentale ne présente pas de modulation (Hz),
- IV. la position du maximum d'énergie, c'est-à-dire l'harmonique d'intensité maximale,
- V. l'intensité maximale du signal (dB),
- VI. le nombre de bandes harmoniques,
- VII. l'intensité de la fondamentale (dB).

L'analyse sonore informatisée, bien qu'un peu moins fine au niveau de la réalisation des graphes que le classique Sona-graph Kay, présente les avantages d'être beaucoup plus souple concernant la durée des fragments analysés, plus rapide et permet de garder en mémoire aussi bien un son que ses représentations graphiques.



**Photo 4.** Phoque gris nouveau-né sur un substrat sableux.  
*New-born grey seal pup on a sandy substrate.*

### III. Evolution des colonies

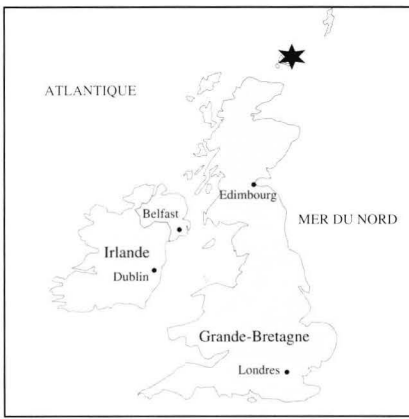
Depuis 1967, le SMRU utilise la photographie aérienne à basse altitude (400 m) pour effectuer des comptages de petits à partir desquels sont estimées la production annuelle de jeunes et la population totale des principales colonies britanniques du phoque gris. Les sites de reproduction sont couverts par des séries de clichés espacées d'une dizaine de jours pendant toute la saison de reproduction (septembre-novembre) à partir d'un avion du Natural Environment Research Council (Piper Navajo) portant deux appareils photographiques 5-pouces montés sur un système limitant les vibrations et compensant partiellement le déplacement de l'avion. Ces photographies en couleurs de haute résolution sont développées sur support transparent dans un format de 12/9,5 cm (film Agfa Avichrome 200 ASA couleur reverse) (WARD *et al.*, 1987 ; HIBY *et al.*, 1987 et 1988). Les clichés se superposant partiellement sont alignés sur base de points de repère communs afin de fournir une couverture complète des zones occupées par les phoques le jour du survol (SMRU 1992 ; HIBY *et al.*, 1993).

Nous avons étudié la formation des colonies (entamée par les femelles) à partir de vues aériennes de cinq îles de l'archipel des Orcades, à l'extrême nord de l'Ecosse : Faray (59°13'N - 2°49'O, population en augmentation), Holm of Faray (59°14'N - 2°50'O, population en augmentation) et Ruskholm (59°12'30"N - 2°51'O, population en diminution) dans le Westray Firth<sup>11</sup>, et deux îles appartenant à des régions relativement différentes : Muckle Greenholm (59°07'45"N - 2°49'30"O, population stable) dans la région de Greenholms et Lingaholm (59°08'N - 2°41'30"O, population en augmentation) dans le Spurness (**fig. 10**).

La côte de ces îles est en général rocheuse, avec des portions de falaises de différentes hauteurs, des plates-formes rocheuses s'enfonçant dans l'eau en pente douce, des plages au fond de baies étroites entourées de falaises (criques ou *geo*) ou de longues plages ouvertes. La partie centrale est couverte de végétation rase et comporte des zones humides (mares, marécages, rus, drains, réservoirs d'eau douce). Faray est formée d'un plateau relativement plat à environ 25 m au-dessus du niveau de la mer tandis que Lingaholm et Ruskholm sont caractérisées par une altitude très basse (pas ou peu de falaises). Inhabitées, les îles étudiées présentent une fréquentation humaine sporadique essentiellement liée à l'élevage de moutons, nombreux sur chacune d'entre elles, et à l'exploitation du kelp (*Fucus*). Muckle Greenholm est la seule île à subir une relative pression touristique en été.

<sup>11</sup> On notera qu'une faible distance (environ 350 m) sépare la pointe sud de Holm of Faray de la pointe nord de Faray.





**Fig. 10.** Archipel des Orcades, Ecosse. Les îles étudiées (noms en majuscules) sont indiquées par une flèche.

*Orkneys, Scotland. The investigated islands (names in capitals) are shown by an arrow.*

La production de phoques gris sur ces îles est estimée en 1992 à 1824 petits sur Faray, 1221 sur Holm of Faray, 1149 sur Lingaholm, 496 sur Muckle Greenholm et 196 sur Ruskholm (HIBY *et al.*, 1992). Les pics de reproduction sont estimés à la première semaine d'octobre sur Holm of Faray, à la deuxième semaine d'octobre sur Faray, sur Muckle Greenholm et sur Ruskholm et à la troisième semaine d'octobre sur Lingaholm.

Nous avons utilisé la localisation des petits non mués, considérés comme sédentaires pendant la période d'allaitement, en tant qu'indicateurs des sites de mise bas choisis par les femelles. La répartition des blanchons a été étudiée sur les photographies aériennes effectués au cours de deux à trois relevés par saison en 1986, 1989 et 1991 pour les cinq îles, soit environ 45 relevés composés d'une moyenne de dix photos chacun. Cette sélection de clichés nous a permis de réaliser à la fois une étude évolutive au cours de la saison de reproduction en chaque île, une étude évolutive sur six ans et une étude comparative entre cinq îles différentes.

A l'aide d'un lecteur microfiche à grand écran (Océ 3522), nous avons relevé sur les clichés la position de tous les blanchons, ainsi que le contour de la côte et des différents substrats de la zone littorale sur des transparents superposés à l'écran (REMILLARD & WELCH, 1992 ; SMRU, 1992). Après avoir reconstitué les îles complètes à partir des séries de photos, nous avons digitalisé les positions des blanchons et les contours des côtes et de leurs substrats constitutifs à l'aide d'une table à digitaliser et d'un programme de dessin vectoriel. A partir de ces cartes, nous avons entrepris de décrire, dans un premier temps, les îles étudiées, et dans un second temps, la répartition des petits sur ces îles.

La description des îles est orientée vers la mise en évidence des possibilités offertes par chacune d'entre elles à l'atterrissage des phoques gris femelles qui arrivent de la mer pour mettre bas. Au niveau du logiciel de dessin, nous avons effectué une mesure des surfaces et des longueurs de côte occupées par les substrats de la zone littorale, et ce à partir des relevés caractérisés par le niveau de la mer le plus haut, afin d'estimer les aires minimales encore disponibles pour les phoques à marée haute. Nous avons classé les substrats utilisés par le phoque gris sur ces îles en quatre principaux types, les deux premiers s'observent le long du littoral, les deux suivants à l'intérieur des terres :

- des **zones rocheuses** dont l'accessibilité, des falaises aux larges plates-formes presque horizontales au ras de l'eau, dépend de leur orientation et ne peut être déterminée facilement sur les vues aériennes ;
- des **zones sédimentaires** correspondant aux aires de galets, de graviers grossiers ou fins, aux plages de sable et aux laisses de marée constituées de dépôts s'effectuant dans les zones de sédimentation de pente faible et donc facilement accessibles ;

- des **zones d'eau douce** stagnante ou marécageuses (correspondant aux cuvettes secondaires dans d'autres parties de ce travail) ; on observe également sur les îles étudiées de nombreux drains destinés à guider l'eau de pluie vers la mer et parfois des réservoirs d'eau douce plus importants (comme à Lingaholm) ;
- des **zones de végétation** basse (pas d'arbres ni de buissons) qui occupent le centre des îles étudiées et des portions de côte élevées par rapport au niveau de la mer c'est-à-dire au sommet de falaises.

La description de la répartition des blanchons (des sites de mise bas) dans un espace à deux dimensions a été abordée par la superposition d'une grille à la surface étudiée, où chaque cellule (quadrat) prend une valeur correspondant au nombre d'individus s'y trouvant. Le transfert des cartes dans le programme de cartographie IDRISI (IDRISI, 1993) nous a permis de préparer une grille par île et par relevé et de définir la répartition des blanchons au niveau de chaque grille par la surface utilisée (estimée par le nombre de quadrats occupés), la densité moyenne des blanchons dans les aires occupées et le nombre de blanchons présents sur les différents substrats. Cette analyse a été complétée par la réalisation, pour chaque relevé, d'une carte de densité de blanchons (isolignes) à l'aide du programme SURFER (SURFER, 1995).

Dans l'étude des structures spatiales par superposition d'une grille, les règles justifiant le choix de la taille des quadrats varient suivant les disciplines. LLOYD (1967, écologie) propose que la maille soit choisie de manière intuitive en respectant les critères suivants : une petite maille rend les comptages laborieux ; néanmoins, la maille doit être d'une échelle comparable ou inférieure à celle des agrégats potentiels d'individus ; elle doit être la plus petite possible pour se rapprocher de la notion de « cercle vital » d'un individu de l'espèce étudiée, mais rester assez grande pour que le corps de l'animal soit négligeable dans sa surface. Dans ce travail, pour que la position d'un blanchon garde un sens en tant qu'indication de l'emplacement choisi par la femelle pour le mettre au monde, il faut que la maille soit suffisamment grande pour englober les déplacements éventuels qu'un jeune peut effectuer entre sa naissance et sa mue. Sur base de ces différents éléments, nous avons utilisé une maille de 20 m sur 20 m.

## IV. Traitements statistiques

### IV.1. Modèles log-linéaires, régressions logistique et de POISSON

Pour tenter de cerner les influences déterminant le comportement des femelles observées dans la colonie de référence, l'Ile de May, nous avons relevé un certain nombre de variables caractérisant chaque échantillon instantané : la date de l'observation, la date de mise bas de la femelle observée, l'âge de cette femelle, l'âge de son petit, la tactique maternelle adoptée (déterminée sur base des premières observations : voir Résultats & Discussion), l'aire d'étude, l'éventuel dérangement sur la journée, l'éventuel marquage de la femelle, l'année et l'observateur effectuant l'échantillonnage. Pour tester le rôle joué par chacune de ces variables explicatives potentielles sur les variables réponses (c'est-à-dire sur le comportement et sur la fréquentation des substrats par les mères et par leur petit), nous avons effectué une approche par modélisation log-linéaire. En effet, la plupart des variables envisagées sont de nature qualitative, leur valeur correspondant à une catégorie et non pas à une grandeur. Chacun des balayages effectués peut donc être décrit par une combinaison bien précise de catégories : une catégorie pour chacune des variables explicatives envisagées et une catégorie pour la variable réponse qui sera, dans un premier cas, le comportement de la femelle, dans un second, le substrat sur lequel elle se trouve, dans un troisième, le comportement de son petit, et dans un quatrième cas, le substrat sur lequel le petit se trouve. De cette manière, il est possible d'imaginer un tableau de contingence à plusieurs dimensions dont chaque cellule représente une combinaison possible des variables et contient la fréquence des balayages caractérisés par cette combinaison. A partir de ce type de tableau de contingence, on peut étudier la dépendance de la variable réponse par rapport aux différentes variables explicatives au sein de modèles log-linéaires.

L'utilisation, dans le cadre de cette étude, de méthodes d'analyse mathématiques telles que les analyses de variance paramétriques (ANOVAs) ou non paramétriques (KRUSKAL-WALLIS) était peu judicieuse car même si l'on peut contourner le problème de la nature qualitative des réponses en travaillant à partir de pourcentages quotidiens auxquels on applique une transformation de type arcsinus (SOKAL & ROHLF, 1981 ; KOVACS, 1987), la distribution de ces variables diffère significativement de la normalité, les conditions d'homoscédasticité entre groupes comparés ne sont pas respectées (que nous avons vérifiées à l'aide des test de BARTLETT et test F-max de HARTLEY, SOKAL & ROHLF, 1981) et les possibilités offertes par ces tests de contrôler l'effet des autres variables explicatives que celle étudiée sont fortement limitées. Quant aux analyses multivariées, elles ont pour but général de réduire un grand nombre de variables explicatives à un plus petit nombre, et de définir de nouvelles variables par des combinaisons des variables explicatives d'origine, ce qui ne correspond pas aux besoins de notre étude.

La construction d'un modèle consiste à mettre en équation la variabilité d'un échantillon comme approximation de la réalité, les modèles étant une des manières de répondre aux questions suivantes : est-ce qu'une variable réponse est indépendante d'un certain nombre de variables explicatives envisagées ? Si non, lesquelles de ces variables explicatives jouent un rôle et dans quelle mesure ?

Les modèles log-linéaires sont constitués par autant d'équations qu'il y a de variables explicatives, chacune composée d'autant de paramètres qu'il y a de catégories possibles pour la variable explicative considérée. Ils sont sans condition quant à la distribution des variables et mesurent la dépendance entre ces variables à l'aide du logarithme du rapport de cote (logarithme du rapport des fréquences relatives pour les différentes catégories<sup>12</sup>, LINDSEY, 1995). Cette quantité peut prendre toute valeur réelle et est symétrique de part et d'autre de la valeur zéro indiquant l'indépendance des variables étudiées (une valeur supérieure à zéro indique une dépendance positive, une valeur inférieure à zéro indique une dépendance négative). Les modèles log-linéaires construits dans notre travail se basent sur une contrainte de référence : pour mettre en évidence les différences entre catégories d'une variable explicative, on prend une catégorie comme référence et on fixe à zéro le paramètre de l'équation qui est spécifique à cette catégorie de la variable explicative ; les paramètres des autres catégories seront comparés à cette référence ; c'est pourquoi, dans les tableaux de résultats, l'estimation du logarithme du rapport de cote pour la première catégorie de toutes les variables explicatives envisagées est égal à zéro. En outre, le programme de modélisation utilisé, GLIM (GLIM, 1993), fournit des valeurs du logarithme du rapport de cote par rapport à une catégorie de la variable explicative ET par rapport à une catégorie de la variable réponse. Afin de faciliter l'interprétation, nous avons standardisé ces valeurs de sorte que la somme de chacune des lignes des tableaux de résultats vale zéro (pour ce faire, il suffit de soustraire à chaque valeur du log du rapport de cote la moyenne de la ligne où

<sup>12</sup> Dans un tableau de contingence résumant trois événements (par exemple trois comportements *A*, *B* et *C*) sous deux conditions (par exemple l'âge d'un individu : jeune *J* ou vieux *V*), les six cellules du tableau reprennent respectivement les fréquences d'occurrence des comportements *A*, *B* et *C* pour les individus *J* et les fréquences d'occurrence des comportements *A*, *B* et *C* pour les individus *V*. La « cote » que le comportement *A* soit observé plutôt que les comportements *B* ou *C* sous une même condition d'âge des individus correspond au rapport des fréquences pour une des catégories d'individus : fréquence de *A* pour individus *J* / fréquence de *B* ou *C* pour individus *J*. Le rapport de cote (ou rapport du produit croisé) qui peut être calculé pour chaque cellule d'un tableau de contingence vaut, pour la cellule *AJ*,  $[f_{AJ} / (f_{BJ} + f_{CJ})] [(f_{BV} + f_{CV}) / f_{AV}]$ . Le logarithme népérien de ce rapport de cote est une valeur statistique qui permet d'étudier la dépendance d'une réponse (ici le comportement) par rapport à certaines conditions (ici l'âge d'un individu). Si, pour la cellule *AJ*, cette valeur est égale à zéro (donc si le rapport de cote vaut 1), les individus *J* n'effectuent pas plus le comportement *A* que les autres comportements ; si cette valeur est positive (négative), le comportement *A* se produit significativement plus (moins) chez les individus *J* que les comportements *B* et *C*.

elle se trouve) ce qui permet d'analyser l'effet d'une catégorie d'une variable explicative par rapport à la catégorie de référence (c'est-à-dire par rapport à la première ligne du tableau) uniquement.

Quatre modèles généraux faisant intervenir l'ensemble des dix variables explicatives envisagées ont donc été élaborés par le Professeur LINDSEY (Statistiques appliquées, ULg/Limburgs Universitaire Centrum) à l'aide du programme GLIM afin de décrire les variabilités respectives du comportement des femelles de l'Île de May (en 1994, 1995 et 1996), du substrat qu'elles fréquentent (en 1994, 1995 et 1996), du comportement de leur petit (en 1995 et 1996) et du substrat qu'ils fréquentent (en 1995 et 1996). La qualité d'un modèle, c'est-à-dire sa capacité à expliquer la réponse, a été estimée à l'aide du calcul de la déviance<sup>13</sup> (*likelihood ratio statistics*) (LINDSEY, 1995, exemple d'application in CLUTTON-BROCK *et al.*, 1996). La contribution de chacune des variables explicatives au sein des quatre modèles a été mesurée en retirant tour à tour du modèle la variable concernée et en mesurant la perte de « qualité » engendrée par ce retrait<sup>13</sup>. Au sein même d'une variable explicative, l'effet sur la réponse est donné pour chacune des catégories par une estimation du log du rapport de cote. Le signe de cette estimation indique la différence par rapport à la catégorie de référence (LINDSEY, 1995, exemple d'application in ALLEN *et al.*, 1984).

<sup>13</sup> Pour tout modèle, on peut calculer une valeur appelée déviance qui vaut la négative du double du logarithme de la vraisemblance normée ; la vraisemblance normée est le rapport entre la probabilité d'obtenir notre échantillon par le modèle étudié et la probabilité de l'obtenir par le modèle avec l'estimation de vraisemblance maximale ou modèle saturé c'est-à-dire pour lequel les valeurs des paramètres des équations rendent l'échantillon le plus probable. Entre l'échantillon brut (dont la déviance est maximale) et le modèle saturé représentant parfaitement cet échantillon (dont la déviance est égale à zéro), il est possible de construire toute une série de modèles plus ou moins représentatifs de la variabilité des données (avec des déviations intermédiaires). La « qualité » d'un modèle s'évalue par l'importance de la diminution de déviance qu'il offre par rapport à l'échantillon brut ; cette diminution de déviance permet de comparer entre eux différents modèles élaborés à partir d'un même ensemble de données. En retirant une variable explicative d'un modèle et en mesurant l'accroissement de déviance engendré par ce retrait, on peut mesurer le rôle que cette variable bien précise joue dans le modèle où elle est intégrée. La probabilité associée à une variation de déviance se trouve dans une table de Chi carré (distribution de probabilité qui ne dépend que du nombre de degrés de liberté). Une autre mesure possible de la qualité d'un modèle est le Critère d'Information d'Akaike, ou AIC, qui est égal à la déviance ajoutée au double du nombre de paramètres de l'équation du modèle. Le meilleur modèle est celui qui présentera le plus petit AIC ; néanmoins, tout modèle est un compromis entre la bonne représentativité de l'échantillon analysé et une certaine complexité : plus le nombre de variables intervenant dans un modèle est important, plus on peut approcher la réalité de cet échantillon mais moins ce modèle devient interprétable et moins il a de chance de représenter un autre échantillon extrait de la même population.

La date d'observation (variable quantitative) a été introduite dans les modèles sous la forme d'une équation de régression log-linéaire. En effet, dans le cas d'une variable explicative quantitative, le modèle log-linéaire se simplifie par le postulat d'un logarithme du rapport de cote linéaire de la forme  $y = ax + b$ . Une estimation de la diminution de la déviance suite à l'introduction de cette variable dans le modèle est également fournie par GLIM et les valeurs reprises dans les tableaux de résultats correspondent, pour cette variable précise, à l'estimation de la pente de régression pour chaque catégorie de la réponse (LINDSEY, 1995, exemple d'application *in* SYDEMAN *et al.*, 1991).

Pour étudier la variabilité des distances entre mère et petit, qui constituent également des variables réponses quantitatives, on peut aussi utiliser un modèle de type régression, plus simple que le modèle log-linéaire. GLIM permet de rechercher, parmi les dix variables explicatives envisagées, et parmi les nombreuses équations de distribution connues (normale, Gamma, de POISSON, ...), quelle est la combinaison qui représente le mieux les données. Dans ce cas, l'utilisation du Critère d'Information d'Akaike<sup>13</sup> (voir page précédente) se révèle plus aisée que le calcul de la déviance pour sélectionner le modèle le plus approprié (LINDSEY, 1995, exemple d'application *in* BURNHAM *et al.*, 1995).

Enfin, les techniques de modélisation apparaissent encore dans notre travail lorsque des courbes sont ajustées sur certaines figures pour représenter la tendance générale de nuages de points autrement confus (**fig. 11, 12, 15, 17 et 18**). Ajustées par M. COMBLAIN (Statistiques appliquées, ULg), ces courbes sont obtenues par des méthodes de régression qui tiennent compte de la nature des observations (du type de distribution attendue). La régression de POISSON<sup>14</sup> convient aux données de type comptage (repris sous le terme de fréquence en statistique), par exemple du nombre d'individus quotidiennement observés sur un site. La régression logistique<sup>15</sup> s'applique lorsque la variable réponse est de type binaire, par exemple lorsque les individus observés quotidiennement sont soit dans, soit hors de l'eau. Le fait que ces régressions tenant compte de la distribution des données représentent mieux les observations que les régressions linéaires classiquement proposées par les tableurs et programmes de graphique (sous-entendant une distribution normale des données) est directement mesurable en comparant la déviance ou l'AIC de ces différents modèles.

<sup>14</sup> La régression de Poisson correspond à une équation de la forme suivante :  
 régression d'ordre 1 (ou linéaire) :  $\log(y) = ax + b$   
 régression d'ordre 2 (ou quadratique) :  $\log(y) = ax + bx^2 + c$   
 régression d'ordre 3 (ou cubique) :  $\log(y) = ax + bx^2 + cx^3 + d$   
 et ainsi de suite.

<sup>15</sup> La régression logistique correspond à une équation de la forme suivante :  
 $\log(\text{nombre d'ind. dans la condition 1} / \text{nombre d'ind. dans la condition 1}) = ax + b$   
 où le nombre d'individus dans la condition 1 correspond par exemple au nombre d'individus hors de l'eau.

## IV.2. Autres tests

Les conditions d'application des tests paramétriques n'étant pas rencontrées (distribution non normale, hétéroscédasticité), nous avons essentiellement utilisé des tests non paramétriques sans condition quant à la distribution des échantillons analysés. Pour tester si deux échantillons appartiennent à une même population ou à des populations significativement différentes, nous avons utilisé le test U de MANN & WHITNEY. Pour tester les relations de dépendance entre variables qualitatives, lorsque l'on cherchait à savoir si la distribution de fréquence d'une variable était la même dans différents groupes formés sur base d'une seconde variable, nous avons appliqué le test du Chi carré de PEARSON. Pour comparer les moyennes d'une variable quantitative entre plus de deux groupes formés sur base d'une variable qualitative, nous avons utilisé l'analyse de variance non paramétrique de KRUSKAL-WALLIS. Pour tester la corrélation entre deux variables, nous avons utilisé le coefficient de corrélation de rang de SPEARMAN. Ces tests sont décrits par SOKAL & ROHLF (1981). Dans tous les cas, nous avons utilisé le programme SYSTAT (SYSTAT, 1992). Sauf mention spéciale, les hypothèses nulles testées ont été rejetées lorsque  $P < 0,05$ .

Dans le cadre de l'analyse de la variation individuelle des vocalisations des petits phoques gris, les tests de KRUSKAL-WALLIS suggérant une hétérogénéité entre groupes ont été complétés par un test *post-hoc* non-paramétrique de comparaison multiple pour échantillons de tailles inégales<sup>16</sup> (NOETHER, 1976 ;

<sup>16</sup> Lorsque le test de KRUSKAL-WALLIS mène au rejet de l'hypothèse nulle d'égalité des sommes des rangs des groupes comparés, l'hypothèse alternative est qu'il existe une hétérogénéité entre ces sommes. Un test *post-hoc* de comparaison multiple non-paramétrique permet de chercher quels sont les groupes qui diffèrent significativement les uns des autres. Comparable au test *post-hoc* paramétrique de STUDENT-NEWMAN-KEULS ou SNK, il s'agit d'une méthode pas-à-pas où l'on compare la moyenne des rangs pour chaque groupe. Les moyennes des rangs pour chacun des groupes comparés sont ordonnées par ordre croissant et on effectue une série de comparaisons binaires (à l'aide du test de l'étendue de STUDENT, voir ci-dessous) : on commence par tester si la différence entre les deux groupes présentant les moyennes des rangs les plus différentes est significative ; si c'est le cas, on recommence en supprimant de l'analyse les deux groupes précédemment comparés qui présentaient respectivement la plus grande et la plus petite moyenne des rangs ; au deuxième pas, on compare à nouveau, parmi les groupes restants, les deux groupes qui présentent les moyennes des rangs les plus différentes ; on continue ce processus jusqu'au pas où tous les écarts sont non significatifs.

Le test de l'étendue de STUDENT consiste à tester l'hypothèse d'égalité de la plus grande et de la plus petite des moyennes de  $k$  échantillons ; si l'hypothèse nulle est acceptée, la variable  $Z$  obéit à la loi de l'étendue de STUDENT et la valeur calculée de  $Z$  a une probabilité  $\alpha'$  d'être égale ou supérieure à  $Z$  théorique (repris dans une table) :

$Z \text{ calculé} = R1 - R2 / \sigma$  où  $R1$  ( $R2$ ) correspond à la moyenne des rangs des observations du groupe 1 (2) et où  $\sigma = \sqrt{[n(n+1)/12](1/n1 + 1/n2)}$

où  $n$  correspond à l'effectif total et  $n1$  ( $n2$ ) à l'effectif du groupe 1 (2) et où 12 est une constante (SOKAL & ROHLF, 1981), avec  $\alpha' = \alpha / k(k-1)$

où  $\alpha = 0,05$  et  $k$  le nombre de groupes comparés dans le KRUSKAL-WALLIS d'origine.



SCHERRER, 1984) afin de vérifier combien de paires comparées étaient significativement différentes et donc à l'origine de l'hétérogénéité. Le coefficient de variation ( $CV = \text{écart-type/moyenne}$ ) a été utilisé pour comparer la variation inter- et intra-individuelle des différentes caractéristiques acoustiques étudiées : la moyenne des CV associés aux moyennes individuelles d'une variable physique du cri permet d'estimer la variation intra-individuelle tandis que le CV associé à la moyenne des moyennes individuelles pour la même caractéristique physique donne une information sur la variabilité entre individus (JOUVENTIN *et al.*, 1981 ; INSLEY, 1992).

## Résultats et Discussion



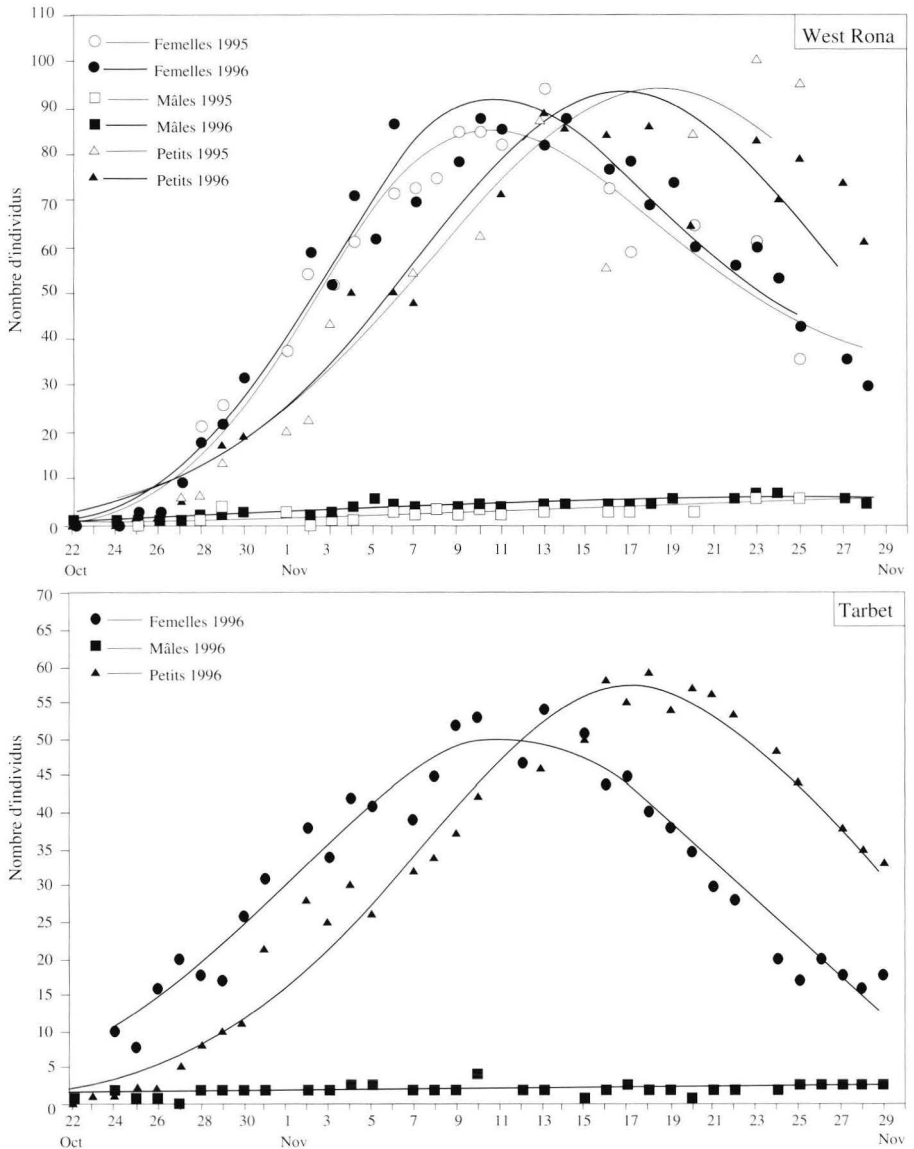


# I. Recensements

## I.1. Déroulement de la saison de reproduction

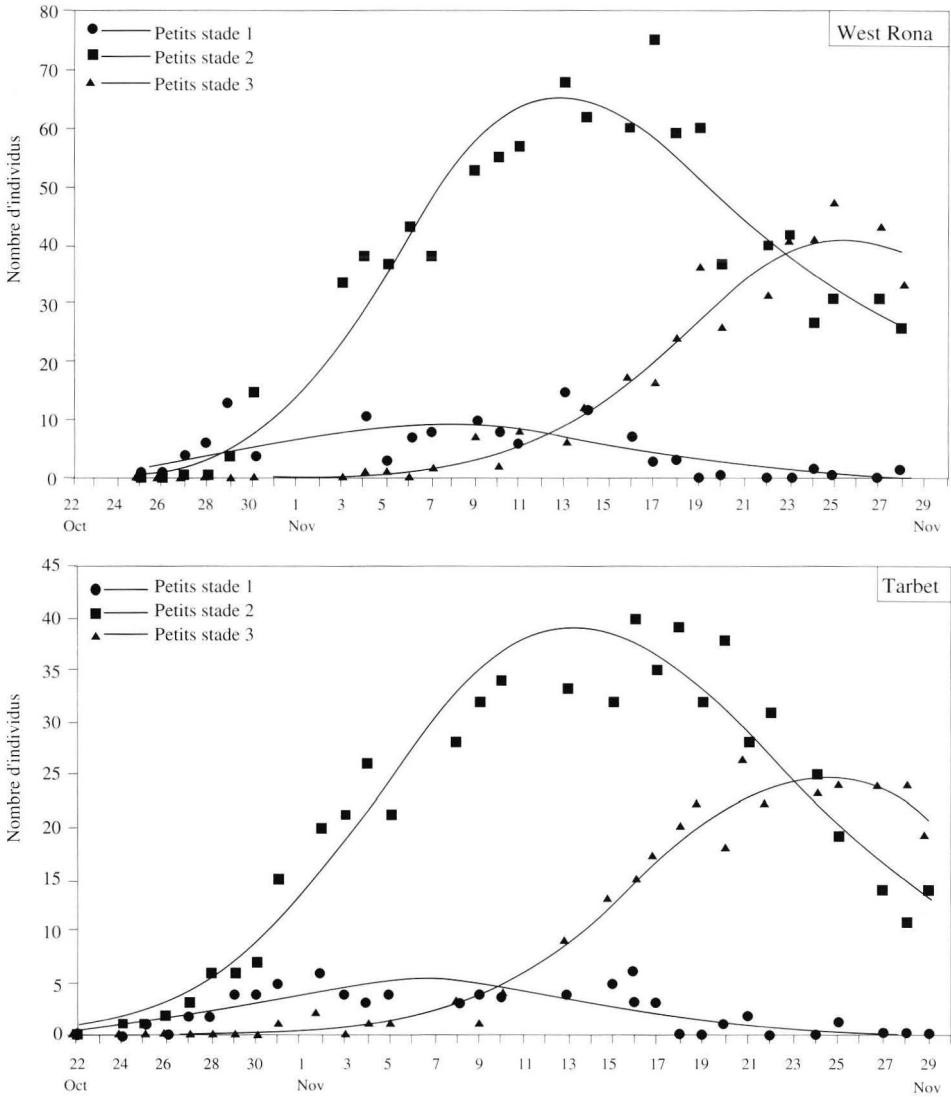
Les observations réalisées à l'île de May illustrent le déroulement de la saison de reproduction du phoque gris dans une grande colonie terrestre est-atlantique (**fig. 11**). Le nombre de femelles sur les sites de reproduction augmente rapidement de même que celui des petits (courbe cumulative des naissances). Peu à peu, un décalage de quelques jours s'installe entre ces deux courbes. La polygynie est mise en évidence par le contraste marqué entre les comptages de mâles et de femelles. Le nombre de mâles augmente très progressivement. Quelques uns sont observés sur les sites avant l'arrivée des premières femelles puis l'installation des adultes des deux sexes se poursuit de concert, mais le nombre maximum de mâles reste très réduit comparé au nombre de femelles. Quelques jours après avoir dépassé le seuil de 75 % des naissances dans les aires d'étude<sup>17</sup>, le nombre de femelles commence à diminuer, formant un pic situé aux alentours du 12 novembre. Peu après, le nombre de petits dépasse progressivement le nombre des femelles, une proportion croissante d'entre eux étant sevrés par le départ de leur mère. Environ une semaine plus tard, le nombre de petits présents sur les sites commence également à diminuer, traduisant la dispersion des jeunes sevrés sur l'ensemble de l'île et donc la diminution de leur nombre dans les aires d'étude. Le nombre de mâles recensés ne diminue pas avant la fin des observations (fin novembre). Présents en petit nombre dans les aires d'étude (maximum sur toutes les observations quotidiennes inférieur à 10 individus), leurs chances de s'accoupler avec les femelles terminant leur lactation augmentent comme la saison avance et leur pic d'activité reproductrice est globalement postérieur à celui des femelles. L'évolution du nombre d'individus (mâles, femelles et petits) est comparable d'une année à l'autre dans une même aire d'étude (à West Rona) ainsi qu'entre aires d'études différentes au sein de la colonie de l'île de May (West Rona et Tarbet). De même, le détail de l'évolution du nombre des petits des différentes classes d'âge pour la saison 1996 est très semblable dans les deux aires d'étude (**fig. 12**).

<sup>17</sup> A l'échelle d'une colonie, les naissances des phoques gris s'étalent sur une période supérieure à la durée de la période de lactation ajoutée à la durée du jeûne post-sevrage ; les petits vont donc naître et quitter la colonie de manière progressive de sorte qu'à aucun moment on ne peut compter simultanément l'ensemble des jeunes nés au cours d'une saison (HIBY *et al.*, 1993). Cependant, à l'échelle d'un site bien précis dans la colonie, les activités reproductrices sont nettement plus synchronisées et, si le pic du nombre de petits est effectivement observé, on peut estimer que ce pic correspond approximativement au nombre total des petits nés sur ce site au cours de la saison. Les seuils de 25 et 75 % des naissances correspondent à 25 et 75 % du nombre maximum de petits comptés au cours de nos observations.



**Fig. 11.** Evolution du nombre d'individus (mâles, femelles et petits) comptés dans les aires d'étude de West Rona et de Tarbet, Ile de May, Ecosse, en 1995 et 96. Les courbes ajustées sont des régressions de POISSON linéaires, quadratiques ou cubiques choisies en vue de minimiser l'AIC (voir Matériel et Méthodes pour la définition de l'AIC et la forme des équations de régression de POISSON).

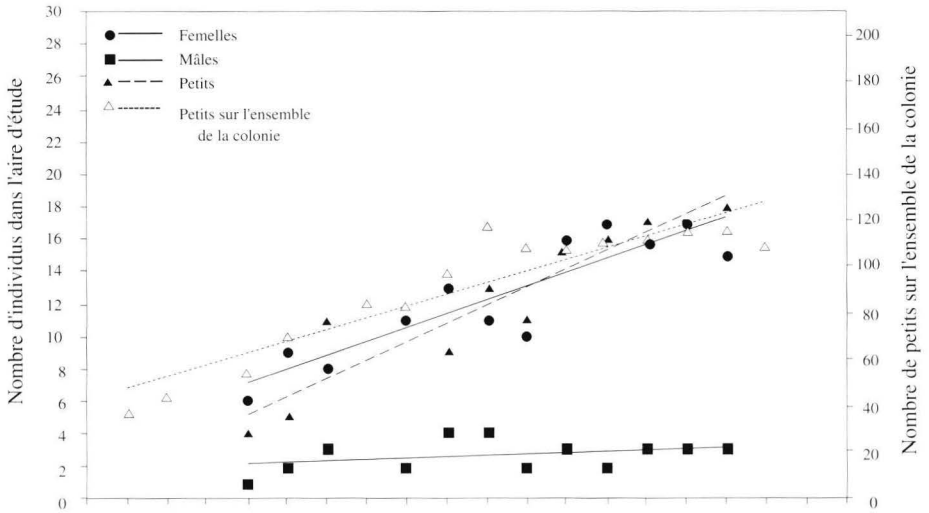
*Evolution of the number of individual seals observed in West Rona and Tarbet study areas, Isle of May, Scotland, in 1995 and 96. Fitted curves are linear, quadratic or cubic POISSON regressions chosen on the basis of the lower AIC (the definition of the AIC and the form of the POISSON regression equation can be found in the Methods chapter).*



**Fig. 12.** Evolution du nombre de petits des stades 1 (nouveau-nés, généralement âgés de moins de 3 jours), 2 (intermédiaires) et 3 (mue entamée, généralement âgés de plus de 15 jours) comptés dans les aires d'étude de West Rona et de Tarbet, Ile de May, Ecosse, en 1996. Les courbes ajustées sont des régressions de POISSON quadratiques ou cubiques choisies en vue de minimiser l'AIC (voir Matériel et Méthodes pour la définition des stades des petits, de l'AIC et la forme des équations de régression de POISSON).

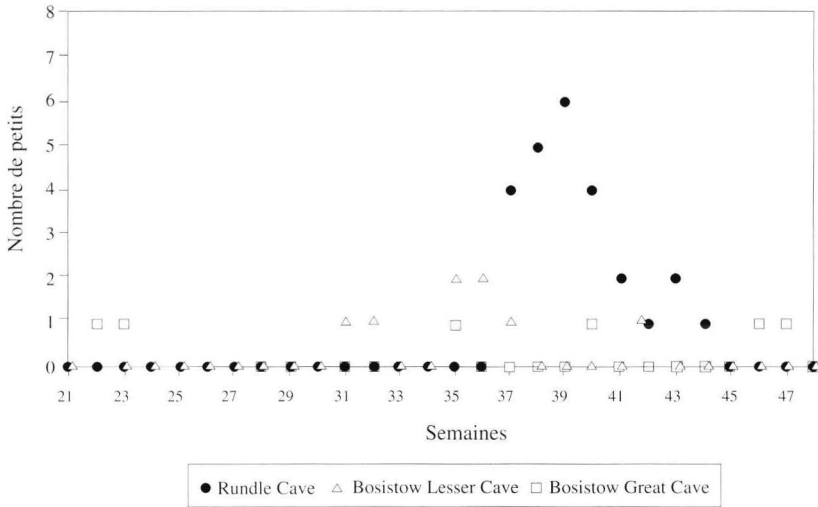
*Evolution of the number of pups stage 1 (new-born pups, usually less than 3 days old), 2 (mid-age pups) and 3 (molting pups, usually more than 15 days old) observed in West Rona and Tarbet study areas, Isle of May, Scotland, in 1996. Fitted curves are linear, quadratic or cubic POISSON regressions chosen on the basis of the lower AIC (the definition of pup stages, of the AIC and the form of the POISSON regression equation can be found in the Methods chapter).*

Pour le site étudié à Litskyi, Russie, le recensement des individus dans notre aire d'étude est repris à la **fig. 13**, ainsi que celui des petits sur l'ensemble de l'île effectué par KONDAKOV. Le déroulement de la saison de reproduction ne peut être mis en évidence à Richel à cause du nombre restreint de journées d'observation. Dans les grottes de Pendower, le déroulement de la saison 1995 est illustré par les comptages de petits effectués chaque semaine par WESTCOTT (**fig. 14**).



**Fig. 13.** Evolution du nombre d'individus (mâles, femelles et petits) comptés dans l'aire d'étude de Litskyi ainsi que du nombre de petits comptés sur l'ensemble de l'île, Péninsule de Kola, Russie, 1992 (les recensements sur l'ensemble de l'île ont été effectués par A. KONDAKOV). Vu la taille réduite des échantillons, des régressions linéaires simples ont été ajustées pour montrer les tendances.

*Evolution of the number of individual seals (males, females and pups) observed in Litskyi study area and of the number of pups for the whole island, Kola Peninsula, Russia, 1992 (counts for the whole island were done by A. KONDAKOV). Considering the small sample sizes simple linear regressions were fitted to show the trends.*



**Fig. 14.** Recensements hebdomadaires des blanchons dans les trois grottes de la baie de Penderow, Cornouailles, en 1995 (d'après WESTCOTT, 1997).  
*Weekly censuses of white pups in the three caves of Penderow bay, Cornwall, in 1995 (from WESTCOTT, 1997).*

L'évolution du nombre d'individus comptés à l'Île de May est en accord avec celle décrite dès 1975 par ANDERSON *et al.* pour une aire d'étude choisie au sein d'une autre colonie écossaise : North Rona. Les premières naissances ont lieu dès la première semaine d'arrivée des femelles ; le nombre des femelles atteint son maximum lors de la troisième semaine tandis que le nombre de mâles continue à augmenter faiblement ; au cours de la quatrième semaine, le nombre de femelles commence à diminuer alors que le nombre de mâles n'atteindra son pic que durant la sixième semaine (au-delà de nos séjours à l'Île de May). Les irrégularités dans le nombre de phoques recensés sur les sites de reproduction, qui justifient leur approximation sous la forme d'une courbe, sont fréquentes et notamment associées à des facteurs météorologiques ou à des dérangements modifiant l'arrivée des femelles, leur date de mise bas ou la dispersion des animaux à terre (ANDERSON *et al.*, 1975 ; SUMMERS *et al.*, 1975 ; TROAKE, 1995). Dans la petite colonie d'Amet Island, HALLER *et al.* (1996) notent un décalage de 10 jours dans le pic du nombre de femelles entre deux années à cause de la formation variable du substrat de glace.



Une autre source de variation est le décalage entre sites. Nous n'avons observé qu'une différence négligeable entre la date des premières naissances à Tarbet et à West Rona. Cependant, tous les sites de reproduction d'une colonie ne sont pas toujours synchronisés. A North Rona par exemple, le pic des naissances présente un décalage de 10 à 12 jours entre deux sous-régions de l'île distantes de seulement 500 m (POMEROY *et al.*, 1994, déjà mentionné par SUMMERS *et al.*, 1975). De même à l'Île de May, les aires de Silver Sands ou de Rona Top sont nettement en avance sur le reste de l'île (voir plus loin). Il est donc important de vérifier dans quelle mesure un site d'étude est représentatif de la colonie dans son ensemble, ce qui n'apparaît pas souvent dans la littérature. Dans le cas d'un décalage chronologique entre sites, on trouvera mention d'un étalement des naissances pour une colonie nettement supérieur à celui observé dans ses différentes sous-unités. Dans le cadre de nos observations à l'Île de May, la modélisation établie sur base du nombre de petits comptés sur photographies aériennes (HIBY et SMRU, *données non publ.*, 1997) permet de situer West Rona et Tarbet par rapport à l'ensemble de la colonie. Ce modèle produit une courbe des naissances s'étalant sur 8 semaines (entre le 8 octobre et le 4 décembre en 1994 et 1995) étirée vers la fin de la saison (comme décrit aux îles Farne par COULSON & HICKLING, 1964 et à North Rona par SUMMERS *et al.*, 1975). Un maximum de blanchons (équivalents à nos petits de stades 1, 2 et une partie du stade 3) est prévu aux alentours du 10 novembre, et un maximum de petits complètement mués, vers le 25 novembre. Le pic du nombre total de petits se situe donc vers le 18 novembre, ce qui correspond aux comptages effectués dans nos aires d'étude. Sans présenter l'étalement dans le temps observé à l'échelle de l'île, les événements reproducteurs étudiés à West Rona et Tarbet sont donc chronologiquement centrés sur ceux estimés pour l'ensemble de la colonie.

Les naissances dans les grandes colonies installées depuis plusieurs dizaines d'années se produisent sur une période de 4 à 9 semaines (HEWER, 1957 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS *et al.*, 1995 ; Troake, 1994 et 1995). A Donna Nook (côte est de l'Angleterre, production supérieure à 330 petits en 1995), le pic du nombre d'individus sur un site de la colonie s'observe entre la quatrième et la cinquième semaine après les premières naissances (TROAKE, 1994 et 1995). A Sable Island, le pic du nombre d'adultes des deux sexes sur un site de la colonie est également atteint lors de la quatrième semaine après les premières naissances (BONESS & JAMES, 1979). A Litskyi, VISHNEVSKAIA *et al.* (1990) estiment, sur base de plusieurs visites de l'île, que les premières naissances ont lieu aux alentours du 4 novembre et le pic des naissances vers le 4 décembre suggérant une évolution semblable aux sites précités. Nos observations sur Litskyi concernent la principale baie fréquentée par les phoques gris pour se reproduire, les autres aires utilisées étant très peu développées. On peut donc considérer que notre aire d'observation suit une séquence chronologique parallèle à celle de l'île dans son ensemble : nos données concernent alors la première, la seconde et le début de la troisième semaine des naissances de la saison 1992.

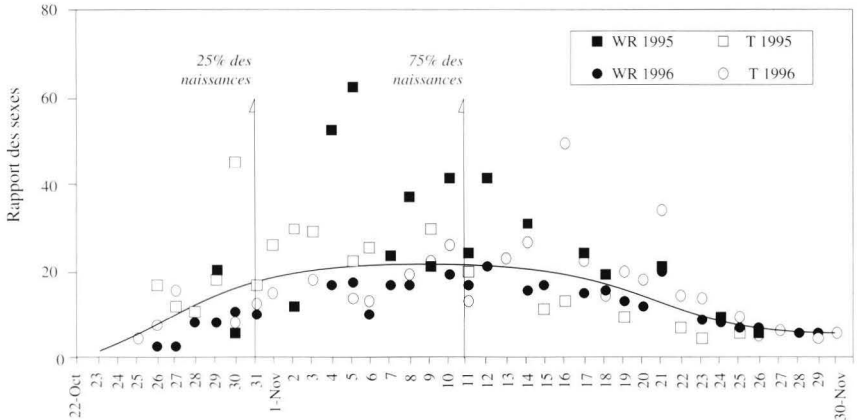
Au sud-ouest de l'Angleterre, l'étalement typique des naissances contraste avec les colonies précédentes (DAVIES, 1953 ; HEWER, 1957 ; BAINES, 1994 ; BAINES *et al.*, 1995). En Cornouailles, des petits sont observés de juin à décembre : en 1995, autour de Land's End, 18 petits vont naître en 4 sites entre le 3 juin et le 14 novembre ; en 1994, au moins 21 petits viennent au monde en 3 sites différents entre le 28 août et le 17 octobre (WESTCOTT, 1997). Les observations que nous avons effectuées dans la baie de Pendower couvrent tout le mois de septembre au cours duquel se produit une majorité des mises bas dans la grotte principalement étudiée, Rundle Cave (**fig. 14**).

En ce qui concerne le groupe de phoques gris de Richel, les naissances observées depuis 1987 se produisent entre décembre et février mais se décalent apparemment de manière progressive de février vers décembre, peut-être en rapport avec le fait que les femelles primipares mettent bas tard dans la saison, puis de plus en plus tôt en prenant de l'âge (VEDDER *et al.*, 1992). Les observations que nous avons effectuées à Richel — où les phoques ne se reproduisent qu'en un seul site — au début du mois de janvier constituent une mesure ponctuelle au milieu de la saison de reproduction 1995.

## 1.2. Rapport des sexes

Puisque les nombres de femelles et de mâles évoluent très différemment, le rapport des sexes dans les colonies se modifie au cours de la saison de reproduction. En combinant l'ensemble des recensements effectués dans les aires d'étude de l'Île de May en 1995 et 1996 (comptages comparables entre sites et années, voir **fig. 11**), il est possible de schématiser l'évolution du rapport des sexes (**fig. 15**). On constate que toute estimation indirecte du degré de polygynie par le rapport femelles/mâle est largement dépendante du moment de la saison de reproduction auquel on effectue ces comptages. Avant 25 % des naissances dans les aires d'étude, le rapport des sexes augmente suite à l'arrivée massive des femelles. En milieu de saison, ce rapport se stabilise avec une valeur moyenne d'environ 20 femelles pour un mâle ; à ce moment, le déséquilibre entre le grand nombre de femelles et le petit nombre de mâles présents sur les sites entraîne une grande variabilité du rapport des sexes (l'absence d'un ou deux mâles dans une aire n'en comptant que quatre ou cinq se marque par une valeur excessive du rapport des sexes). Quelques jours après avoir atteint le seuil de 75 % des naissances dans l'aire d'étude, le départ des femelles se répercute sur la composition de la colonie en provoquant une diminution progressive du rapport des sexes qui revient à une valeur de l'ordre de 5 femelles pour un mâle, comme au début des naissances. Le rapport femelle/mâles observé à West Rona et à Tarbet est toujours maximal en milieu de saison (**tableau II**) ; la différence de ce rapport entre les deux aires n'est pas significative (test de MANN & WHITNEY,  $U = 1156$ ,  $P = 0,82$ , moyenne = 18,4 femelles/mâle, erreur standard = 1,9, 45 journées d'observation à West Rona et moyenne = 17,2 femelles/mâle, erreur standard = 1,4, 51 journées d'observation à Tarbet en 1994, 1995 et 1996) bien que TWISS relève un rapport

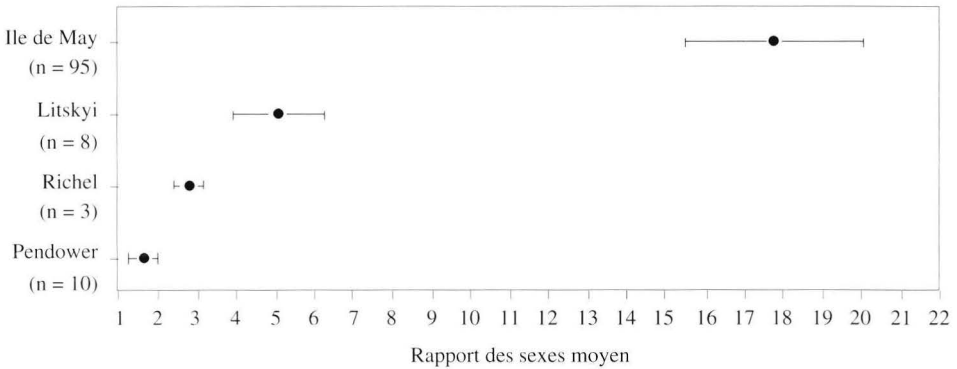
des sexes un peu plus élevé à West Rona qu'à Tarbet (sur base de comptages sur photographies aériennes de zones d'étude étendues par rapport aux nôtres mais centrées sur celles-ci, 4 journées en 1994 ; Twiss *et al.*, 1997).



**Fig. 15.** Evolution du rapport des sexes (nombre de femelles/mâle) des adultes dans les aires d'étude de West Rona et de Tarbet, Ile de May, Ecosse, au cours des saisons 1995 et 96. La courbe ajustée est une régression de POISSON d'ordre 5 qui minimise l'AIC et représente la tendance générale dans les deux aires d'étude et pour les deux années (voir Matériel et Méthodes et pour la définition de l'AIC et la forme des équations de régression de POISSON).

*Evolution of the adult sex-ratio (number of females/male) in the study areas of West Rona and Tarbet, Isle of May, Scotland, during 1995 and 96 breeding seasons. The fitted curve is a POISSON regression of the 5th order that minimises the AIC and represents the general evolution of sex-ratio in both study areas and for both years (the definition of the AIC and the form of the POISSON regression equation can be found in the Methods chapter).*

Malgré ces variations au sein des sites, la comparaison entre colonies étudiées permet de mettre en évidence des différences nettes du nombre moyen de femelles par mâle. Si l'on compare la moyenne correspondant au milieu des naissances (fig. 16), le degré de polygynie apparent à l'Ile de May est nettement supérieur à celui observé dans les autres colonies. Nous avons donc étudié quatre colonies du phoque gris présentant entre elles une gradation nette du rapport des sexes susceptible d'induire une variation importante du comportement des individus reproducteurs.



**Fig. 16.** Rapport des sexes moyen (nombre de femelles/mâle) des adultes pour la période s'étalant entre 25 % et 75 % des naissances dans les différentes colonies du phoque gris étudiées ; n = nombre de journées d'observation ; les barres d'erreurs correspondent à  $\pm 2$  erreurs standard de la moyenne soit à un intervalle de confiance de 95 %.

*Mean adult sex-ratio (number of females/male) in the investigated grey seal colonies at mid-pupping (between 25 % and 75 % of births) ; n = number of observation day ; error bars are  $\pm 2$  standard errors of the mean to represent a 95 % confidence interval.*

L'évolution du nombre de femelles par mâle au cours de la saison à l'Ile de May est en accord avec celle observée dans un site de North Rona par ANDERSON *et al.* (1975). Néanmoins, ces auteurs observent des maxima de l'ordre de 22 femelles par mâle. Alors que le rapport des sexes moyen observé dans nos aires d'étude correspond à cette estimation, nous observons des valeurs maximales nettement plus élevées (jusqu'à 60 femelles pour un mâle). Ceci s'explique en partie par le fait que nos sites correspondent à des régions de la colonie où la densité des femelles est particulièrement élevée. TWISS *et al.* (1994) étudiant la répartition des adultes à North Rona ont montré une tendance au rejet des mâles par l'agressivité élevée des femelles au sein des noyaux les plus denses des groupes de reproduction. Néanmoins, le rapport des sexes estimé par TWISS *et al.* (1997) à partir de comptages sur photographies aériennes de zones centrées sur West Rona et Tarbet, mais dépassant les limites des noyaux de femelles, peut atteindre 38 femelles/mâle, ce qui reste particulièrement élevé. Les toutes premières comparaisons entre colonies du phoque gris ont mis en évidence des différences nettes du rapport des sexes. Ces différences ont été associées à l'accessibilité des sites à partir de la mer, à ses conséquences sur les possibilités de défense des aires de reproduction par les mâles et donc sur leurs chances d'évincer leurs concurrents (ANDERSON & HARWOOD, 1985).

A North Rona, l'accès au site est restreint à quelques goulots venant de la mer et donc contrôlable par les mâles ; le rapport des sexes est de l'ordre de 8 femelles/mâle à la fin de la quatrième semaine après les premières naissances (ANDERSON *et al.*, 1975). A l'Île de May, où les accès sont plus nombreux, nous observons au même stade de la saison (20-21 novembre 1995 et 1996) un rapport moyen comparable de 10,2 femelles par mâle (erreur standard = 1,9, 5 journées d'observation). Si ces deux colonies terrestres écossaises établies depuis plusieurs dizaines d'années présentent un degré de polygynie apparent élevé, il est difficile d'expliquer le rapport des sexes légèrement supérieur à l'Île de May. Outre les influences topographiques, il semble néanmoins que la densité des femelles soit primordiale dans la détermination du rapport des sexes, l'agressivité des mères limitant l'installation des mâles (en accord avec TWISS *et al.*, 1994).

**Tableau II.** Rapport des sexes (femelles/mâles) des adultes dans les aires d'études. Les valeurs sont les moyennes sur n journées d'observation  $\pm$  l'erreur standard de la moyenne. La saison de reproduction est divisée en début des naissances (avant 25 % des naissances dans les aires d'étude), fin des naissances (après 75 % des naissances dans les aires d'étude) et milieu des naissances (entre ces dates).

*Sex-ratio (females/males) of adults in study areas. Values are mean for n days of observation  $\pm$  the standard error of the mean. The breeding season was divided into early pupping (before 25 % of births in study areas), late pupping (after 75 % of births in study areas), and mid-pupping (between these dates).*

	<b>Début des naissances</b>	<b>Milieu des naissances</b>	<b>Fin des naissances</b>
<b>West Rona, Ile de May, Ecosse, 1994</b>			9,4 $\pm$ 1,2 (n = 6 jours)
<b>West Rona, 1995</b>	13,7 $\pm$ 7,2 (n = 2 jours)	34,5 $\pm$ 6,0 (n = 8 jours)	22,12 $\pm$ 4,6 (n = 7 jours)
<b>West Rona, 1996</b>	7,6 $\pm$ 1,5 (n = 6 jours)	18,4 $\pm$ 1,8 (n = 8 jours)	12,7 $\pm$ 1,4 (n = 14 jours)
<b>Tarbet, Ile de May, Ecosse, 1994</b>			13,0 $\pm$ 3,1 (n = 5 jours)
<b>Tarbet, 1995</b>	21,1 $\pm$ 4,5 (n = 7 jours)	26,4 $\pm$ 1,8 (n = 6 jours)	8,9 $\pm$ 1,3 (n = 6 jours)
<b>Tarbet, 1996</b>	10,7 $\pm$ 1,9 (n = 7 jours)	18,2 $\pm$ 1,6 (n = 8 jours)	17,5 $\pm$ 3,1 (n = 16 jours)
<b>Litskyi, Russie, 1992</b>	4,6 $\pm$ 0,7 (n = 4 jours)	5,1 $\pm$ 0,6 (n = 8 jours)	
<b>Pendower, Cornouailles, 1995</b>		1,6 $\pm$ 0,2 (n = 10 jours)	
<b>Richel, Mer de Wadden, 1995</b>		2,8 $\pm$ 0,2 (n = 3 jours)	

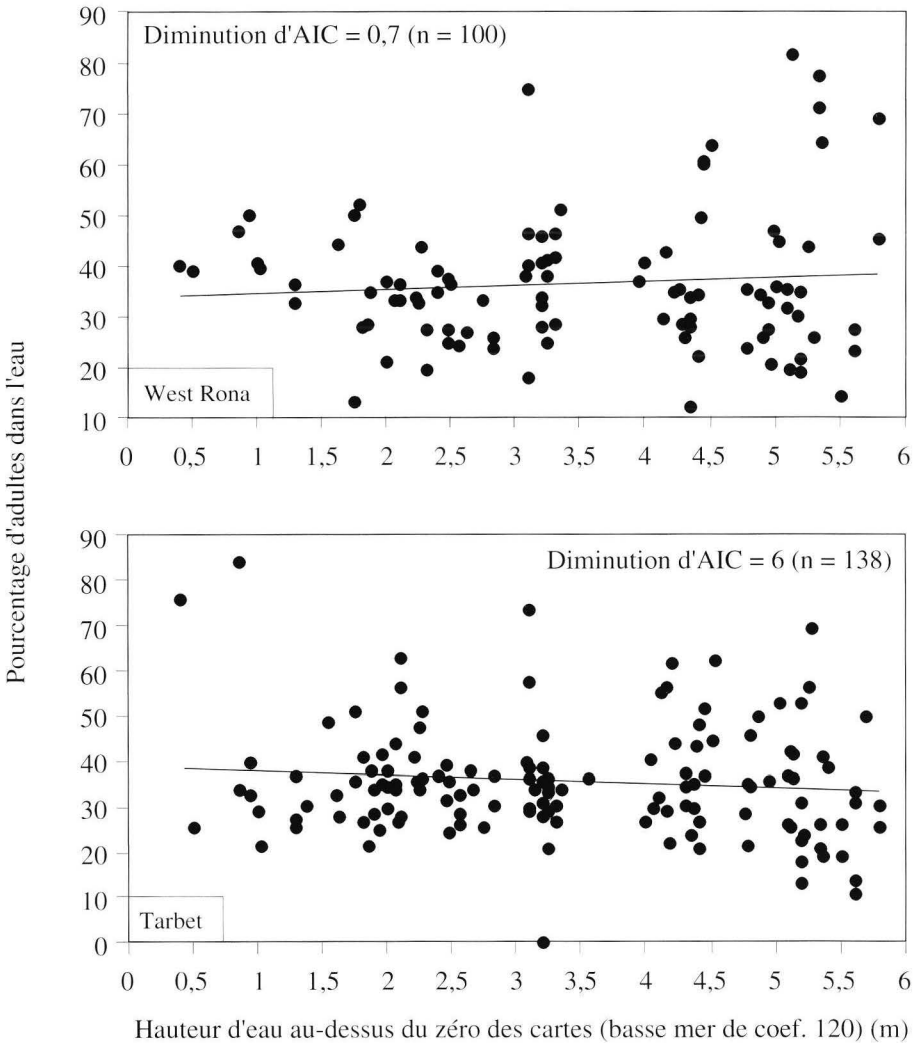
Avec un rapport des sexes de l'ordre de 5 femelles par mâle en milieu de saison, le site d'étude de l'île de Litskyi présente un degré de polygynie apparent inférieur aux colonies précédentes, en accord avec la nature ouverte du site et la densité limitée du groupe (voir plus loin, formation des colonies) : une très large baie descendant en pente douce vers la mer et dont les mâles contrôlent difficilement l'accès. Ce rapport des sexes est identique à celui des îles Monachs, où les phoques gris se reproduisent sur une plage bordée à l'arrière de hautes dunes (ANDERSON & HARWOOD, 1985). A Sable Island, où l'accès est également très ouvert (long et large banc de sable où les animaux peuvent arriver de toutes les directions), le rapport des sexes est encore plus faible : il diminue de 2 à 4 femelles par mâle au début des naissances à moins d'une femelle par mâle à la fin des naissances ; ici, les caractéristiques topographiques semblent primer car la forte densité des mères n'empêche pas l'installation des mâles (BONESS & JAMES, 1979 ; GODSELL, 1991 ; BONESS *et al.*, 1995). Un des sites de reproduction de la colonie de Donna Nook est également une large zone sableuse. De manière comparable à Sable Island, les mâles ne peuvent aisément en évincer leurs concurrents car il n'existe pas de passages-clés permettant de contrôler l'accès : dans l'aire de Stonebridge, le rapport des sexes varie de 1,4 femelles par mâle au début des naissances à un peu plus de 3 femelles par mâle au pic du nombre d'adultes, pour retomber à des valeurs inférieures à 1 femelle par mâle à la fin de la saison (TROAKE, 1994 ; LIDGARD, 1996). A Richel, nos observations ponctuelles effectuées en milieu de saison présentent un rapport des sexes moyen de 2,8 femelles par mâle (à l'exception d'un noyau dense d'immatures dont le sexe n'a pu être déterminé), comparable à celui observé dans les colonies à substrat sableux et topographie ouverte mentionnées plus haut. Sur l'îlot d'Amet, la glace s'accroche aux rochers pour former un substrat très peu stable et dont le degré d'accessibilité est variable et surtout peu prévisible. Ces conditions favorisent une densité de femelles faible et limitent le degré de polygynie : le rapport des sexes pour l'ensemble de la saison est de l'ordre de 1,6 à 1,9 femelles par mâle (TINKER *et al.*, 1995). Le rapport des sexes moyen dans la baie de Pendower est du même ordre de grandeur que celui d'Amet Island : 1,6 femelles par mâle au milieu des naissances. Tout comme celui d'Amet, ce groupe est formé d'un petit nombre d'animaux (inférieur à celui observé dans l'ensemble des sites de reproduction mentionnés plus haut) et présente une particularité topographique notable : l'utilisation, pour mettre bas, d'une petite plage située au fond d'une grotte longue et étroite (Rundle Cave mesure de 2 à 7,5 m de large). Dans ce cas, la structure du groupe est influencée par les interactions agressives entre mères qui limitent leur densité sur une petite plage dont la surface se réduit fortement à marée haute.

Nos observations s'inscrivent donc dans la continuité des relations suggérées entre le degré de polygynie apparent des groupes de phoques gris et la topographie du lieu de reproduction : suivant les possibilités de contrôle de l'accès au site, les mâles vont influencer sur le nombre de leurs concurrents. Par ailleurs, nous observons que les variations du rapport des sexes au sein de cette espèce ne sont pas uniquement liées aux interactions entre mâles, mais qu'elles sont aussi largement associées à des variations du comportement des femelles. D'une part, la densité des mères, via l'agressivité femelle-mâle, peut limiter le nombre de mâles sur le site. D'autre part, la surface de l'aire de mise bas à proprement parler peut limiter le nombre de femelles d'un groupe via l'agressivité entre mères.

*Our observations confirm the correlation previously suggested between the apparent degree of polygyny in grey seal groups and the topography of the breeding site. Males can influence the number of their competitors by controlling access to the site. Moreover, we note that the variation in the sex-ratio is not only due to male-male interactions but also largely associated with variation in females behaviour. Firstly, female density, through intersexual aggression, may limit the number of males on the site. Secondly, the size of the pupping area may limit the number of females in a group through intrasexual aggression.*

### 1.3. Influence de la marée

La composition du groupe de reproducteurs varie donc de manière importante suivant la colonie et, au sein d'un même site, suivant l'avancement de la saison. On considère généralement que le nyctémère (l'alternance jour-nuit) influence très peu le comportement des phoques gris en période de reproduction mais qu'en est-il de la marée qui peut modifier considérablement les caractéristiques des aires de mise bas ? A partir des tables de marées, il est possible d'estimer la hauteur du niveau de la mer par rapport au zéro des cartes. A l'île de May, la proportion des adultes se trouvant dans l'eau à West Rona et à Tarbet ne dépend pas de manière significative de la hauteur de la marée (compte tenu du nombre de données, la régression logistique n'apporte qu'une diminution d'AIC très minime, **fig. 17**). Le balancement des marées est nettement perceptible et le marnage dans les cuvettes d'accès des deux aires d'étude peut atteindre plusieurs mètres. Néanmoins, le niveau des cuvettes ne diminue jamais autant que la hauteur de la marée basse car des éboulis rocheux permettent de conserver toujours, même aux marées basses de vives-eaux, une mare résiduelle au-dessus du niveau de la mer. A Litskyi également, une mare résiduelle au centre de la baie conserve à marée basse un niveau supérieur à celui de la mer. Ici, le nombre de phoques gris émergés diminue de manière modérée avec la hauteur de la marée (la régression logistique représente une diminution



**Fig. 17.** Relation entre le pourcentage d'individus adultes dans l'eau et la marée à West Rona et à Tarbet, Ile de May, 1996. Le nombre d'adultes dans l'eau est rapporté au nombre maximum d'adultes observés dans l'aire au cours de la journée. Les courbes ajustées sont des régressions logistiques ; les diminutions d'AIC par rapport aux modèles nuls (modèles dans lesquels il n'y a aucun effet de la marée sur le nombre d'individus présents) sont minimales (voir Matériel et Méthodes pour la définition de l'AIC et l'équation de la régression logistique).

*Percentage of adult grey seals in the water in function of tide in West Rona and in Tarbet, Isle of May, Scotland, 1996. For each count, the number of adults in the water was divided by the maximum number of adults observed in area for that day. Fitted curves are logistic regressions ; the AIC decreases compared to the null models (models with no effect of tide on the number of seals) are minor (the definition of the AIC and the logistic regression equation can be found in the Methods chapter).*

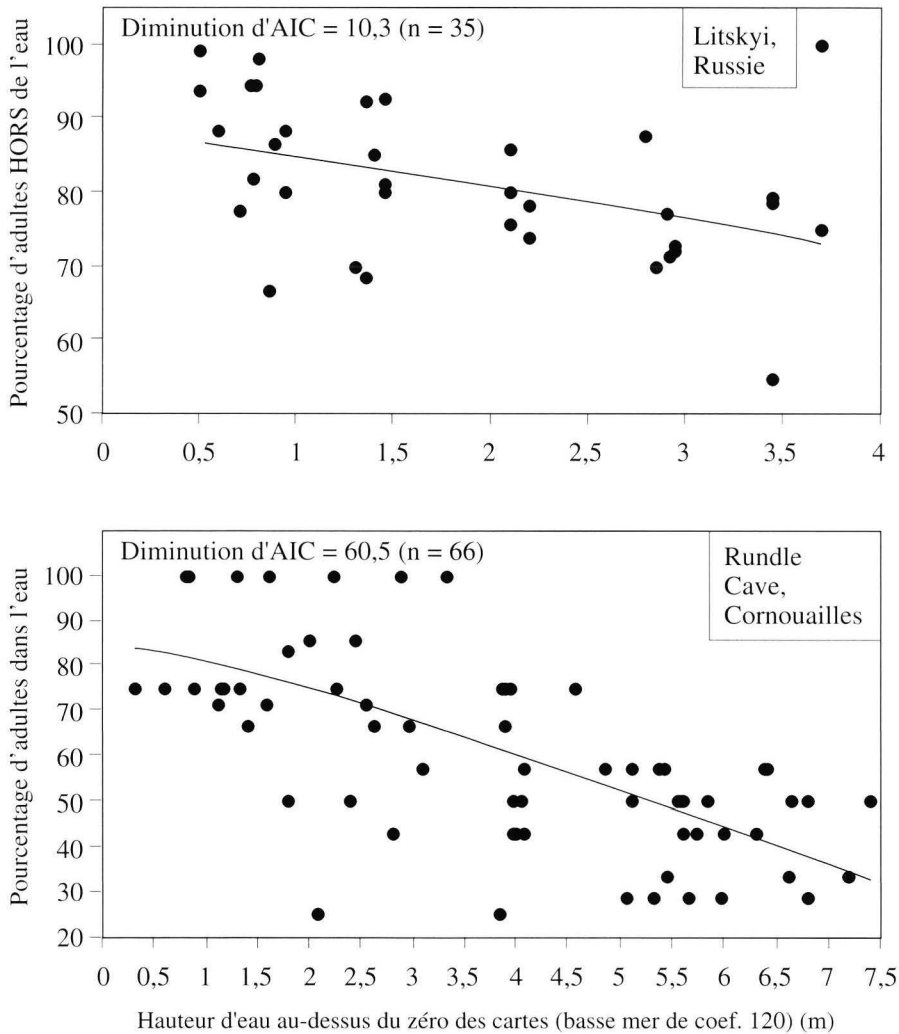


d'AIC notable, **fig. 18**). Un effet exactement opposé s'observe dans la baie de Pendower où c'est le nombre de phoques dans l'eau, à l'entrée de la grotte de Rundle Cave, qui diminue de manière substantielle avec la hauteur de la marée (la régression logistique représente une diminution d'AIC notable, **fig. 18**). Cette relation est en accord avec les observations comportementales des femelles qui, à marée haute, entrent en groupe dans la grotte.

De nombreuses observations soutiennent l'hypothèse de l'optimisation du temps passé à terre par les phoques en période de reproduction et donc d'un rôle réduit du nyctémère sur leur comportement (chez le phoque gris : CAMERON, 1970 ; FODGEN, 1971 ; ANDERSON, 1978 ; BONESS, 1984 ; KASTELEIN & WIEPKEMA, 1988 ; TWISS, 1991 ; chez l'éléphant de mer : MCCANN, 1983 ; DEUTSCH, 1991). Ce n'est pas le cas pour les pinnipèdes s'alimentant pendant la période de reproduction : chez les espèces consommant du krill par exemple, les plongées alimentaires sont essentiellement nocturnes, quand les crustacés rallient la colonne d'eau à partir des eaux profondes ou de sous la banquise (chez le phoque crabier : BENGTSON & STEWART, 1992, l'otarie à fourrure des Kerguelen : BOVENG *et al.*, 1991, BOYD *et al.*, 1991, ou l'otarie à fourrure de Nouvelle-Zélande *Arctocephalus forsteri* : STIRLING, 1968 ; HARCOURT *et al.*, 1995). De même, les phoques gris femelles se reproduisant sur la glace hivernale du St.-Laurent semblent passer significativement plus de temps émergées de nuit que pendant la journée (LYDERSEN *et al.*, 1994a) ce qui pourrait être lié à l'alimentation complémentaire de ces femelles pendant la lactation et donc au comportement de leurs proies.

En comparaison, le cycle des marées peut provoquer des transformations considérables de la topographie d'un site de reproduction. Les variations du niveau de la mer, qui peuvent dépasser 6 mètres, entraînent souvent une modification des accès à l'eau. Les conséquences sont importantes sur les déplacements des phoques et donc sur leur bilan énergétique, sur leur sécurité (en cas de danger, les adultes fuient toujours vers la mer), sur leur présence et leurs soins auprès du petit (pour les mères) et peut-être aussi sur leur thermorégulation, l'accès à l'eau pouvant être nécessaire quand la température de l'air devient trop élevée. En outre, la surface des aires de reproduction peut fortement varier en fonction de la marée provoquant des modifications importantes de la densité des individus à l'origine de conséquences comportementales (basées essentiellement sur une augmentation de l'agressivité). Enfin, la mortalité par noyade des petits dépend de leur localisation par rapport à la zone d'action des vagues qui peut varier de manière notable avec la marée (ANDERSON *et al.*, 1979 ; BAKER, 1984 ; VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990).

Nos observations montrent que ce facteur fondamental que constitue le balancement des marées présente un effet variable. A l'Ile de May, le déplacement de la ligne de marée ne provoque pas de modification importante de l'accessibilité des sites. En effet, les endroits de passage où les phoques entrent et sortent des cuvettes d'accès restent relativement semblables en nombre, pente et substrat (rochers). Malgré le fait que les cuvettes de West Rona et de



**Fig. 18.** Relation entre le pourcentage d'individus adultes dans les aires d'étude et la marée : proportion d'adultes HORS de l'eau à Litskyi, Russie, 1992, et proportion d'adultes dans l'eau à l'entrée de la grotte de Rundle Cave, Cornouailles, 1995. Le nombre d'adultes dans l'aire d'étude est rapporté au nombre maximum d'adultes observés dans l'aire au cours de la journée. les courbes ajustées sont des régressions logistiques apportant une nette diminution de l'AIC par rapport aux modèles nuls (modèles dans lesquels il n'y a aucun effet de la marée sur le nombre d'individus présents) (voir Matériel et Méthodes pour la définition de l'AIC et l'équation de la régression logistique).

*Percentage of adult grey seals in study areas in function of tide : proportion of adults OUT of the water at Litskyi, Russia, 1992, and proportion of individuals in the water at the entrance of Rundle Cave, Cornwall, 1995. For each count, the number of adults in study area was divided by the maximum number of adults observed in area for that day. Fitted curves are logistic regressions that give a clearly lower AIC than the nul models (models with no effect of tide on the number of seals) (the definition of the AIC and the equation of the logistic regression can be found in the Methods chapter).*

Tarbet soient coupées de la mer à marée basse, il reste toujours un plan d'eau suffisamment vaste pour jouer un rôle efficace en ce qui concerne la fuite des animaux ou une possible thermorégulation. A Litskyi, la pente de la baie étudiée est très douce et le balancement des marées se traduit surtout par une modification considérable de la distance à parcourir entre la mer (ou éventuellement la cuvette résiduelle) et les emplacements des individus à terre. Sur ce site, il est logique d'observer que les phoques effectuent les trajets vers l'eau à marée haute, alors que la distance à parcourir est moindre (comme suggéré chez le lion de mer de Steller par KASTELEIN & WELTZ, 1990, ou chez les femelles de l'éléphant de mer boréal quittant la colonie par MESNICK & LE BOEUF, 1991). A l'entrée de la grotte de Rundle Cave, en Cornouailles, la problématique est inverse : au lieu de passer la majorité du temps à terre en effectuant parfois des trajets vers l'eau, ces phoques séjournent le plus souvent dans l'eau et se rendent de temps à autre à l'intérieur de la grotte (périodes au cours desquelles les femelles allaitent leur petit). A nouveau, la marée basse rend les trajets des phoques difficiles : lorsque le niveau de l'eau diminue, un éboulement rocheux émerge qui sépare la mer et la cuvette intérieure de la grotte par un passage à sec obligé. A marée haute, par contre, les phoques pourront entrer et sortir de la grotte en nageant, mode de locomotion énergétiquement moins coûteux, plus rapide et plus sécurisant que la locomotion terrestre. Comme à Litskyi, on observe que les déplacements — ici entre l'extérieur et la grotte — se font essentiellement à marée haute, se traduisant par une diminution du nombre d'individus observés dans l'eau à l'entrée de la grotte.

L'influence de la marée sur le comportement de reproduction des phoques gris est peu étudiée. De nombreux chercheurs travaillant notamment au recensement des pinnipèdes en période de reproduction notent que le plus grand nombre d'individus émergés (ou que la proportion maximum de temps passée par les individus hors de l'eau) s'observe généralement à marée basse (chez le phoque gris : COULSON & HICKLING, 1964 ; BEURIER, 1989 ; chez le phoque commun : THOMPSON *et al.*, 1989 ; chez le lion de mer de Steller : KASTELEIN & WELTZ, 1990). Néanmoins, chez le phoque commun par exemple, les effets de la marée sont modulés par le nyctémère : le comportement d'émergence des mâles et des femelles diffère suivant l'heure de la journée à laquelle tombe la marée basse, apparemment en relation avec la disponibilité des aires de repos terrestres et des ressources alimentaires (ALLEN *et al.*, 1984 ; PAULI & TERHUNE, 1987a ; THOMPSON *et al.*, 1989 ; THOMPSON P. *et al.*, 1991 ; WATTS, 1992). A Basque Islands, CAMERON (1970) note que les phoques gris femelles en période de reproduction vont en mer avec la marée descendante et reviennent à terre avec la marée montante. L'effet de la marée varie apparemment suivant le sexe des individus (dans le cadre de nos observations, il concerne essentiellement les femelles, majoritaires dans toutes nos aires d'étude). Aux îles Farne, ANDERSON (1978) ne note pas de relation entre l'activité des mâles et l'état de la marée. Chez les femelles par contre, HEWER (1957) et FODGEN (1971) notent que, dans des sites d'accès limité où les femelles passent le plus clair de leur temps dans l'eau, le comportement d'allaitement augmente nettement à marée haute. C'est également le cas des femelles observées

aux îles Scilly (WESTCOTT, 1997) et dans la baie de Pendower (cette étude, WESTCOTT, 1997) où l'accessibilité aux sites de mise bas est grandement facilitée à marée haute.

Enfin, il est intéressant de noter le cas de sites particuliers où la marée joue un rôle considérable sur la reproduction des phoques gris : à Stonebridge, Donna Nook, les femelles ne peuvent accéder aux aires de reproduction que lors des marées de vives eaux. En effet, la topographie étant particulièrement plane, la ligne de marée avance alors de plus d'un kilomètre vers l'intérieur des terres sur une vaste étendue sableuse diminuant considérablement la distance à parcourir à sec par les phoques rejoignant les emplacements de reproduction. La mer se retirant et l'amplitude de la marée diminuant, l'aire de reproduction va alors rester coupée de la mer par une largeur de plage telle que les phoques ne tentent pas de la traverser. Il s'agit probablement du seul site de reproduction du phoque gris où les adultes ne peuvent fuir vers la mer en cas de danger. En dépit de ces particularités, cette colonie est florissante (plus de 300 petits/an, TROAKE, 1994 et 1995). Un deuxième cas particulier est celui d'Amet Island où la marée montante peut modifier fortement la topographie du site et ses accès à l'eau en disloquant la glace. Ici, les femelles passent une plus grande proportion de leur temps dans l'eau à marée haute qu'à marée basse (TINKER *et al.*, 1995).

L'effet du cycle des marées sur les groupes de reproduction du phoque gris est donc extrêmement variable d'un site à l'autre et semble pouvoir s'expliquer par les modifications topographiques engendrées (surface, accès, distance à l'eau). Lorsque ces modifications sont importantes, il paraît judicieux de prendre ce facteur en compte lors des analyses comportementales (voir budget d'activité en Cornouailles).

*The effect of tide on grey seal breeding groups largely varies between sites and may be explained by the topographical changes induced by the tide (area, access, distance to the water). When these changes are large, it seems important to account for tide when studying behaviour (see activity budget in Cornwall).*



**Fig. 19.** A. 1. Aire d'étude de West Rona, Ile de May, vue du point d'observation (étoile).  
 A. 2. Occupation de l'aire d'étude par les phoques au milieu de la saison de reproduction. Les étoiles représentent les petits, les cercles les femelles et les triangles les mâles.

*A. 1. West Rona study area, Isle of May, from the observation point (star).  
 A. 2. Seals distribution in the study area by mid-season. Stars are pups, circles are females, triangles are males.*

## II. Comportement général des individus

### II.1. Ile de May, Ecosse

Utilisant cette colonie comme site de référence, nous y avons approfondi l'observation de l'activité des individus reproducteurs ainsi que l'étude de sa variabilité. Le comportement des phoques gris dans différents types de colonies de reproduction a notamment été décrit par HEWER en 1957 et 1960, HEWER & BACKHOUSE en 1960, BOYD & CAMPBELL en 1971, ANDERSON *et al.* en 1975 et SUMMERS *et al.* en 1975 (colonies terrestres, Hébrides), par COULSON & HICKLING en 1964 (colonies terrestres, Angleterre), par BONESS & JAMES en 1979 (colonie terrestre, Canada) ainsi que par TINKER *et al.* en 1995 et HALLER *et al.* en 1996 (colonies sur glace, Canada). Seules sont reprises ici les observations qui permettent de situer nos sites d'étude par rapport aux informations de la littérature, apportent, soutiennent ou nuancent des éléments de discussion.

#### II.1.A. Installation sur les sites de mise bas

Localement, le processus de réoccupation des sites de reproduction à l'Ile de May débute par l'arrivée de mâles et femelles qui visitent un ou plusieurs endroits avant de s'installer (**fig. 19. A et B**). Les observations d'individus marqués de manière permanente permettent d'illustrer ces comportements de visite.

Cas de P0, reproducteur installé à Tarbet en 1994, 1995 et 1996 : dès le 21 octobre 1996, P0 est installé au niveau d'une petite cuvette d'eau stagnante, exactement au même emplacement que les années précédentes. Le lendemain, P0 est absent du site. Le 26 octobre, il apparaît à West Rona, à plusieurs centaines de mètres de Tarbet. P0 a apparemment rejoint West Rona par la mer et non par l'intérieur des terres. Il se déplace lentement vers la cuvette d'accès où se trouve un autre mâle installé. Après un quart d'heure, ce mâle le repère et le prend en chasse d'une certaine distance. P0 ne résiste pas du tout, il s'éloigne chaque fois que l'autre mâle avance puis s'arrête quand l'autre s'arrête. Plus tard, un troisième mâle de taille inférieure approche P0 qui recule un peu : ils se menacent à 2 m l'un de l'autre. Bien que très proches, aucun des deux ne semble motivé pour entamer un combat. Le 28 octobre, P0 réintègre l'aire d'étude de Tarbet, par l'intérieur de l'île cette fois. Il est attaqué par surprise par un mâle dans la pente de Tarbet et se sauve vers son emplacement habituel. Il y restera comme mâle installé pendant la majeure partie de la saison de reproduction 1996. Vers la mi-novembre, on note que l'emplacement de P0 a légèrement changé (de 5 à 7 m) : il séjourne maintenant plus haut sur la pente et défend cette position centrale contre les autres mâles.



**Fig. 19. B. 1.** Aire d'étude de Tarbet, Ile de May, vue du point d'observation (étoile).  
**B. 2.** Occupation de l'aire d'étude par les phoques au milieu de la saison de reproduction. Les étoiles représentent les petits, les cercles les femelles et les triangles les mâles.  
*B. 1. Tarbet study area, Isle of May, from the observation point (star).*  
*B. 2. Seals distribution in the study area by mid-season. Stars are pups, circles are females, triangles are males.*

Chez les femelles, les observations illustrent la variabilité individuelle dans les déplacements effectués avant la sélection d'un emplacement de mise bas.

Au jour J-10, la femelle H8 est observée dans le chenal d'East Tarbet et aux jours J-4 et J-3, dans la cuvette d'accès de Tarbet ; elle mettra bas dans cette aire d'étude au jour J. La femelle D9 qui mettra bas au jour J à West Rona est observée les jours J-10 et J-9 à Rona Sound (un chenal derrière West Rona) puis elle est vue le jour J-2 à Horse Hole (un goulot accessible uniquement de la mer et situé à plusieurs centaines de mètres de West Rona) ; au jour J-1, elle est de retour dans la cuvette d'accès de West Rona dont elle sort deux fois pour une ou deux heures avant de retourner dans l'eau ; une de ces visites à terre concerne le futur emplacement de mise bas de cette femelle. La femelle 9H est vue au jour J-5 dans la cuvette de Tarbet, au jour J-4 dans celle de West Rona, au jour J-3 dans celle de Rona Sound puis, aux jours J-2 et J-1, elle est de retour dans la cuvette de West Rona ; elle mettra bas dans cette aire. Au jour J-2, la femelle H6 est déjà installée à l'emplacement précis où elle mettra bas.

Au niveau de Tarbet, le premier petit vivant de la saison 1996 naît le 23 octobre, sa mère est la première femelle à s'installer dans l'aire d'étude. Deux jours auparavant, on observe déjà deux petits morts dans cette aire mais aucune trace de leurs mères ; quatre mères sont installées avec leur petit au sommet de la pente (Rona Top) mais aucune encore dans l'aire d'étude. A marée haute, des femelles gravides visitent la cuvette d'accès. Le jour précédant la première naissance, plusieurs femelles arrivent dans la cuvette d'accès à marée haute dont quelques unes atterrissent, se déplacent sur la pente puis retournent dans l'eau. Un grand mâle est installé dans la cuvette d'accès où il patrouille, alerte, décrivant des cercles jusque dans le chenal menant à la mer, en escortant les femelles. Le jour de la première naissance dans l'aire d'étude, bien que les arrivées de femelles soient fréquentes à marée montante, on note aussi des arrivages de femelles alors que la marée descend. Dans l'eau, le mâle de la cuvette les accompagne, parfois de trop près, ce qui provoque quelques altercations (menaces vocales et usage des griffes des membres antérieurs de la part des femelles). Seules certaines femelles sortent de l'eau mais la plupart d'entre elles restent dans la cuvette pour plusieurs heures en scrutant les environs. Les femelles qui sortent de l'eau le font quasiment toujours au même endroit de passage, bien que d'autres points soient accessibles. Certaines femelles restent quelque temps dans la cuvette d'accès puis disparaissent vers la mer et reviennent plusieurs heures plus tard.

Dans l'aire d'étude de West Rona, le premier petit de la saison 1996 naît le 25 octobre. Quatre jours et deux jours avant la première naissance, les seuls individus présents sur le site sont un grand mâle installé dans la cuvette d'accès et des femelles visitant temporairement cette cuvette. Le jour de la première naissance, on note entre mâles présents un niveau d'interactions agonistiques violentes assez élevé.



Ces séquences d'événements sont décrites dans la littérature, il est cependant intéressant de rappeler ou de nuancer un certain nombre de faits :

- le phoque gris est considéré comme le seul pinnipède à reproduction terrestre dont la majorité des mâles ne s'installent pas sur les aires de reproduction avant le début des naissances (HEWER, 1957 et 1960 ; CAMERON, 1970 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; BONESS & JAMES, 1979 ; ANDERSON & FEDAK, 1985 ; TWISS *et al.*, 1994). Néanmoins, on observe certains mâles qui visitent préalablement (plus d'une semaine avant les premières naissances) le site qu'ils défendront au cours de la saison (BONESS & JAMES, 1979, cette étude) ;
- le statut de dominance d'un mâle installé semble strictement limité à son emplacement attribué dans la colonie. Lorsqu'il quitte cet emplacement, un mâle installé se comporte de manière soumise vis-à-vis des autres mâles rencontrés ;
- bien que relativement sédentaires, des mâles installés abandonnent parfois leur emplacement pour aller visiter une aire éloignée de la colonie où ils se trouvent donc en position très subordonnée (TWISS *et al.*, 1994, cette étude). A Sable Island, le début de la saison se caractérise par un taux de remplacement important des mâles installés (BONESS & JAMES, 1979) ;
- l'emplacement ponctuel d'un mâle installé se modifie au cours de la saison, soit de manière nette, à l'issue d'une altercation avec un autre mâle, soit de manière progressive, au fur et à mesure que la répartition des femelles et des autres mâles évolue sur le site ;
- les femelles peuvent être observées sur les sites de reproduction plus de 10 jours avant de donner naissance à leur petit (1 ou 2 jours aux Orcades *in* FODGEN, 1971, 1 semaine à Sable Island *in* BONESS & JAMES, 1979, jusqu'à 14 jours à North Rona, avec une moyenne de 3,2 jours,  $n = 46$  femelles, *in* POMEROY *et al.*, 1994) ;
- les variations individuelles dans le comportement d'installation des femelles sont importantes, certaines n'étant observées qu'à faible distance de leur futur site de mise bas et d'autres visitant successivement des sites éloignés de la colonie (cette étude). A North Rona, POMEROY *et al.* (1994) observent également que si 82 % de 46 femelles sont vues pour la première fois à proximité immédiate de leur futur emplacement de mise bas, quelques unes sont par contre rencontrées à plus de 500 m de distance, dans une autre région de l'île. Ces auteurs remarquent également la visite de femelles non gravides mais ayant déjà mis bas sur l'île au cours des années précédentes. De nombreuses femelles ont déjà un emplacement terrestre fixe plusieurs jours avant la naissance de leur petit (à Oronsay, Hébrides, *in* HEWER & BACKHOUSE 1960, à l'île de May dans notre travail). En outre, HEWER & BACKHOUSE (1960) précisent que sur les côtes battues, le moment de l'atterrissage des femelles semble dépendre de la direction du vent dominant ;

- dans nos deux aires d'étude de l'Île de May, les grands mâles installés avant les premières naissances patrouillent dans la cuvette d'accès (établissement d'une aire d'influence aquatique). Le niveau d'agressivité apparent entre mâles semble confirmer qu'ils établissent des éléments de hiérarchie avant l'installation des femelles (ANDERSON & FEDAK, 1985) ;
- l'occupation des sites par les femelles est progressive dans le sens où elles vont d'abord être de plus en plus nombreuses à visiter la cuvette d'accès, puis à sortir de l'eau, puis à s'installer sur la terre ferme. Dans le cadre de nos observations, ces étapes sont plus souvent accomplies par des « vagues » de 4 à 6 femelles qu'individuellement. ANDERSON *et al.* (1975) décrivent le comportement typique de visite des femelles qu'ils voient atterrir, seules ou en groupe, et s'arrêter la tête haute pour scruter les alentours, les narines dilatées, à la recherche d'un site propice ;
- contrairement à l'idée généralement acceptée que les zones les plus proches de l'eau sont utilisées en premier lieu avant que les phoques gris ne s'enfoncent vers l'intérieur des terres (HEWER, 1957 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; BONESS & JAMES, 1979), à l'Île de May, le plateau de Rona Top, éloigné du rivage, est réoccupé plusieurs jours avant Tarbet. Les premières femelles mettant bas sur ce plateau traversent notre aire d'étude et la laisse inoccupée ; les premières naissances n'ont lieu à Tarbet que quelques jours plus tard. Rona Top, où les phoques fréquentent une mare d'eau stagnante, est peut-être réoccupé avant que son accès ne devienne trop difficile en raison de l'encombrement des pentes de Tarbet au sud, et du « cirque » de Rona Rocks au nord.

L'installation des femelles se poursuivant, les naissances des petits (par la tête ou par le siège) sont régulièrement observées dans nos aires d'études de l'Île de May aux différentes heures de la journée. Contrairement à l'ensemble des données de la littérature, nous avons noté, pour trois mises bas observées, un travail long d'au moins une heure avant la délivrance, la femelle présentant de fortes contractions régulières et nettement visibles. Par contre, la délivrance à proprement parler est rapide (entre 5 et 10 minutes). Le 26 octobre à West Rona, une femelle accouche dont le petit se présente par le siège et reste coincé pendant plus de 30 minutes ; il est mort-né ou meurt pendant cet accouchement d'une durée excessive. Dans le cadre de nos observations, l'intervalle entre mises bas des femelles marquées est compris entre 1 an et 1 an  $\pm$  10 jours (moyenne = 1 an  $\pm$  3 jours, 17 observations) ; la proportion de mises bas se produisant quelques jours plus tôt que la mise bas de l'année précédente est équivalente à la proportion de mises bas se produisant quelques jours plus tard.

L'arrivée progressive des femelles gravides se poursuit sur les sites provoquant çà et là des interactions agonistiques violentes associées d'une part à l'arrivée des nouvelles venues avec lesquelles les femelles déjà installées doivent faire connaissance (ou éventuellement reconnaître) (en accord avec FODGEN, 1971) et d'autre part à l'augmentation générale de la densité. Le niveau d'activité quotidien des mâles semble également très variable ; calmes à

ce moment de la saison, ils peuvent néanmoins s'agiter dès que des tentatives d'intrusion sont effectuées par des mâles étrangers au site. Les altercations et poursuites entre mâles causent des dérangements à l'origine d'une importante proportion d'autres interactions agonistiques entre adultes des deux sexes. En milieu de saison, alors que les arrivées de femelles s'espacent et que chacun s'habitue à ses voisins, les petits les plus âgés se déplacent activement, notamment dans les cuvettes d'accès ; lorsqu'ils sont suivis par une mère attentive, ils provoquent également des interactions agonistiques en chaîne qui peuvent mêler plus de dix intervenants.

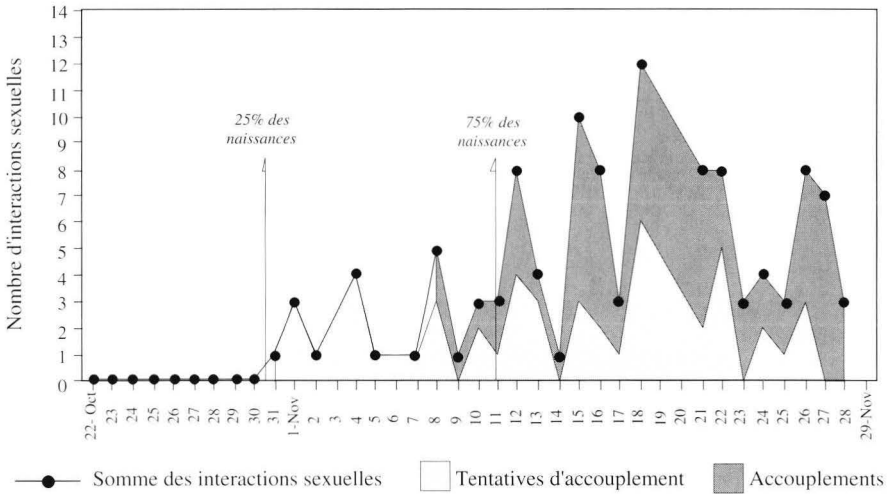
### II.1.B. Accouplements

Les premières tentatives d'accouplement dans nos aires d'étude correspondent au seuil de 25 % des naissances (**fig. 20**). Peu après avoir atteint le seuil de 75 % des naissances dans les aires d'étude, les mâles installés deviennent sexuellement actifs au point de laisser un certain nombre de mâles intrus (soit des voisins installés, soit des mâles périphériques) fréquenter les aires d'étude et tenter de s'y accoupler. A North Rona, le pic des accouplements se produit parallèlement au pic du nombre de mâles sur les sites, soit au cours de la sixième semaine après les premières naissances (ANDERSON *et al.*, 1975). A l'île de May, après la date correspondant au nombre maximum de petits, les positions défendues par les mâles installés ne sont plus constantes d'un jour à l'autre ; ils deviennent nettement plus mobiles (en accord avec ANDERSON & FEDAK, 1985) et leur degré de tolérance réciproque semble augmenter avec leur activité reproductrice. Plutôt que de défendre une position, certains mâles de petite taille tiennent compagnie à une femelle en particulier, malgré les menaces qu'elle peut proférer à leur approche, essayant de se faire progressivement accepter par elle.

En 1996 à West Rona, à partir du 5 novembre, un mâle de petite taille s'impose comme compagnon de la femelle D9. Persistant dans sa position, résistant aux menaces de cette femelle et particulièrement discret vis-à-vis des gros mâles installés dans l'aire d'étude, il s'accouplera avec D9 à plusieurs reprises, notamment le 9 et le 10 novembre.

Les accouplements observés dans le cadre de notre étude sont décomposés en une tentative d'accouplement qui dure de quelques secondes à 36 minutes (moyenne = 12,5 minutes, erreur standard = 4,2 minutes, 7 observations) suivie d'une intromission d'une durée de 9 à 46 minutes (moyenne = 24,1 minutes, erreur standard = 2,0 minutes, 28 observations). Cependant, même après la fin de la pénétration, les deux partenaires peuvent encore rester l'un contre l'autre pendant plusieurs minutes.

En 1996, la femelle EXC s'accouple pendant 44 minutes mais le mâle reste sur elle et la maintient en place pendant encore 1 h 22 min.



**Fig. 20.** Evolution du nombre d'interactions sexuelles (tentatives d'accouplement et accouplements) observées dans les aires d'études de l'île de May (somme pour West Rona et Tarbet), Ecosse, 1996.

*Evolution of the number of sexual interactions (attempted copulations and copulations) in the study areas of the Isle of May (sum for West Rona and Tarbet), Scotland, 1996.*

En outre, en 1996 à West Rona est observé un accouplement « externe » où le mâle « rate » sa pénétration mais ne semble pas s'en rendre compte et se comporte de manière tout à fait similaire à un accouplement réussi. Cette observation permet de noter que les éjaculats sont importants mais intermittents, tout au long d'un « accouplement » de 46 min.

Le comportement postcopulatoire (après que le mâle quitte la position de monte) est variable. Nous avons relevé des cas où

- les partenaires se séparent sans interagir ;
- les partenaires interagissent de manière agonistique : menaces et/ou coups de griffes, le mâle poursuit la femelle qui s'enfuit ;
- les partenaires interagissent de manière non agressive, ce qui est particulièrement rare entre phoques gris adultes.

En 1994, le mâle 7X reste près de sa partenaire après l'accouplement pendant plusieurs minutes, interagissant de manière calme et douce (mordillements, contacts nasaux, utilisation des membres antérieurs pour maintenir la proximité de l'autre) puis ils entament une nouvelle tentative d'accouplement, interagissent encore et s'accouplent à nouveau. En 1996, la femelle MOS s'accouple pendant 18 minutes et présente ensuite un comportement exceptionnel en tenant le mâle dans ses membres antérieurs pendant plus de 10 minutes ; le mâle se laisse faire sans aucune agressivité ; quand MOS relâche son étreinte, les partenaires restent à moins de 1 m l'un de l'autre ; pendant près de 55 minutes, ils restent physiquement très proches dans la cuvette, se sentant parfois le museau, puis ils s'accouplent à nouveau.

- Parmi les accouplements observés, la femelle est couverte  
— soit à proximité de son site d'allaitement ;

En 1996 à West Rona, les femelles SPL et YEL s'accouplent à l'emplacement approximatif de leur petit pendant la lactation. La femelle P s'accouple à environ 9 m de son emplacement moyen de lactation.

- soit dans la cuvette d'accès ;

En 1996, à Tarbet, H8 s'accouple dans la cuvette d'accès. La femelle GIN s'accouple dans l'eau, entre la cuvette d'accès et le chenal menant à la mer.

- soit à une grande distance de l'aire où elle a allaité son petit.

En 1996, la femelle F3 s'accouple à North Ness, à plusieurs centaines de mètres de son emplacement d'allaitement (premier goulot de West Rona).

Chez d'autres pinnipèdes également, les femelles peuvent s'accoupler loin de leur emplacement de mise bas (otarie à fourrure de Juan Fernández : FRANCIS & BONESS, 1991), ce qui minimise l'intérêt pour ces mâles de défendre un territoire fixe puisque les femelles n'y sont pas forcément fidèles.

Parmi les accouplements observés à l'île de May, la femelle est couverte pour la première fois 5 à 18 jours après sa mise bas (moyenne = 14 jours, erreur standard = 0,7 jours, 17 observations) mais des accouplements antérieurs peuvent bien sûr avoir lieu en dehors des périodes d'observation (de nuit par exemple). Les femelles quittent le site de reproduction en sevrant leur petit 16 à 20 jours après l'avoir mis au monde (moyenne = 18 jours, erreur standard = 0,6 jours, 10 observations) et 0 à 6 jours après avoir été vue pour la première fois s'accouplant (moyenne = 3 jours, erreur standard = 0,8 jours, 8 observations). Ce départ est soit soudain soit annoncé dans les jours ou les heures qui précèdent par des visites fréquentes de la femelle dans la cuvette d'accès qui se prolongent vers les chenaux et la mer. Les petits sevrés restent 2 ou 3 jours à l'emplacement moyen où ils ont été allaités avant de commencer leurs déplacements erratiques sur la colonie. COULSON & HICKLING (1964) notent que les petits sevrés s'écartent des zones les plus peuplées comme le rivage et rentrent à l'intérieur des terres. Souvent (8 cas), nous observons des femelles s'accouplant plusieurs fois au cours de journées successives, soit avec un même mâle (4 observations), soit avec des mâles différents. En outre, deux voire trois accouplements successifs peuvent être observés entre les mêmes partenaires à des intervalles de quelques minutes à quelques heures (6 observations, voir notamment les cas de 7X et de MOS plus haut).

D'une manière générale, ces observations descriptives sont en accord avec la littérature. Nous notons en outre que plusieurs éléments convergent pour supporter l'hypothèse d'une compétition postcopulatoire entre phoques gris mâles :

- les femelles sont couvertes plusieurs fois ;
- les mâles terminent souvent les accouplements en maintenant la femelle

pendant encore plusieurs minutes, la rendant indisponible pour les autres mâles qui pourraient la féconder ultérieurement ;

- les mâles effectuent souvent des accouplement successifs avec la même femelle ce qui augmente probablement leurs chances d'être le mâle fécondant ;
- les accouplements semblent caractérisés par l'échange d'une quantité importante de sperme.

D'une manière générale, plus un accouplement sera proche du moment de l'ovulation de la femelle, plus il aura de chance d'être fécondant. Lorsque la reproduction a lieu en colonie, où de nombreux mâles sont présents (dans le groupe et surtout à sa périphérie) et que les femelles présentent un oestrus bref et peu détectable, les mâles ont intérêt à multiplier le nombre de leurs accouplements pour augmenter leurs chances de paternité. En outre, les spermatozoïdes vivants pouvant séjourner plusieurs heures dans le tractus génital femelle, d'autres facteurs interviennent comme la qualité et la quantité du sperme. Par exemple, des spermatozoïdes inséminés au moment de l'ovulation de la femelle mais d'une mobilité médiocre pourront être dépassés par des spermatozoïdes issus d'un accouplement plus tardif, mais de meilleure qualité ou simplement plus nombreux. On note en effet que, chez les oiseaux et les mammifères, les chances d'un mâle de féconder une femelle sont proportionnelles à la quantité relative de sperme inséminée (MARTIN *et al.*, 1974, *in* MØLLER, 1991). Lorsqu'une compétition postcopulatoire entre mâles est possible, la sélection devrait donc favoriser la production d'une grande quantité de sperme (augmentation du volume et de la fréquence des éjaculats) grâce à un accroissement de la taille relative des testicules (MØLLER, 1991).

Cette compétition postcopulatoire, observée dans de nombreux taxons, aurait évolué suite au coût énergétique élevé du comportement de reproduction mâle de certaines espèces. Chez le phoque gris, la compétition postcopulatoire pourrait notamment expliquer une partie du succès des mâles périphériques qui adoptent une stratégie alternative en parasitant le comportement reproducteur des mâles installés. Laissant la coûteuse défense des femelles et du site à ces derniers, les mâles périphériques peuvent en effet s'accoupler avec des partenaires déjà couvertes mais pas forcément déjà fécondées.

### II.1.C. Autres interactions

Outre les interactions agonistiques, les interactions sexuelles et les interactions mère-petit qui forment la majorité des échanges sociaux sur la colonie, nous avons également observé des comportements moins fréquents comme les épanchements d'agressivité des mâles adultes envers les petits : dans des cas évidents de frustration lors d'interactions agonistiques entre adultes, on peut voir un mâle mordre violemment le premier petit qui se trouve à sa portée, le secouer énergiquement et l'envoyer quelques mètres plus loin. Dans ce cadre, l'attention et l'agressivité des mères sont cruciales pour la défense des petits.

Exceptionnellement, nous avons aussi observé de longues interactions non agressives entre femelles adultes.

Le 14 novembre 1994, dans la cuvette d'accès de Tarbet, deux femelles jouent ensemble en roulant l'une sur l'autre, se sentant le museau et associant aussi des éléments du registre sexuel, l'une faisant mine de monter l'autre ; cette interaction dure plusieurs heures avec des interruptions. Le 19 novembre 1996, une interaction très comparable est à nouveau observée dans la même cuvette de Tarbet ; une des femelles de 1994 ne se retrouve pas dans la paire de 1996 et il est impossible d'identifier la seconde.

Ce type de comportement pourrait rentrer dans la catégorie du jeu dyadique mentionné par WILSON (1974) chez toutes les classes d'âge du phoque gris.

En outre, nous avons parfois observé des interactions entre adultes et juvéniles qui fréquentent la colonie de l'Île de May en petits nombres. Ces juvéniles, bien qu'ils semblent rechercher les contacts avec les adultes, suscitent peu d'intérêt de leur part et globalement, les adultes interagissent très peu avec eux. Quand elles sont observées, ces interactions sont essentiellement des menaces émises par les femelles adultes envers les juvéniles. Rarement (2 observations), nous avons observé des comportements sociaux non agressifs entre adultes et juvéniles qui consistent essentiellement en des contacts nasaux (identification par olfaction) parfois longs et répétés (entre individus connus ?). Des juvéniles sont occasionnellement observés dans les aires d'étude de l'Île de May tout au long de la saison de reproduction, bien que leur nombre semble plus important en début de saison ainsi qu'en 1996 par rapport aux autres années.

#### **II.1.D. Dérangements**

Pour compléter ce volet descriptif, il faut noter qu'à l'Île de May, des dérangements ponctuels des phoques dans les aires d'étude sont associées aux activités humaines (personnes se déplaçant dans ou aux alentours des sites, bateaux longeant la côte, survol d'avion ou d'hélicoptère à basse altitude). Lorsqu'un certain seuil d'alerte est atteint dans le groupe de phoques, on observe une fuite en masse vers la cuvette d'accès où les animaux s'arrêtent et prennent une posture d'alerte pour localiser et identifier la source de dérangement. Moins d'une heure après ce type de panique (décrite par FODGEN, 1971), les animaux ont généralement regagné leurs emplacements respectifs sur la terre ferme mais ils peuvent rester en alerte plusieurs heures durant. Dans le cadre de nos observations, les journées classées comme dérangées sont caractérisées par plusieurs fuites massives des phoques vers l'eau provoquées par des perturbations à la périphérie des aires d'étude.

Les sources de dérangement sont : la présence d'une équipe d'ornithologues sur le petit pont de Tarbet (26/10/95, 27/10/96), des manoeuvres militaires avec explosion d'une ancienne mine après mise en garde par haut-parleur (26/10/95), une équipe du Scottish Natural Heritage (gestion de l'île) effectuant des réparations



sur le pont (28/10/95), des touristes qui accostent sur l'île pour pique-niquer et visitent les lieux (29/10/95), une équipe de plongeurs qui accostent et visitent les lieux (4/11/95) ainsi que le travail de l'équipe scientifique à Rona Top et les traversées régulières du pont qui y sont associées (23/11/95, 4/11/96, 8/11/96, 19/11/96, 28/11/96).

Les perturbations, qu'elles soient d'origine humaine, dues aux altercations entre phoques ou associées aux tempêtes, entraînent à court terme une augmentation de la locomotion, de l'alerte et des interactions agonistiques. Lors des tempêtes, un certain nombre de femelles se déplacent avec leur petit plus haut sur les pentes. Il s'en suit généralement une grande confusion dans les groupes. En cas de tempête associée à une marée haute, des pertes de petits par leurs mères sont régulièrement observées (11/11/96, 25/11/96). Le dérangement provoqué par les goélands (*Larus marinus* essentiellement et *Larus argentatus* dans une moindre mesure) concerne les nouveau-nés : lors d'un certain nombre de naissances, des goélands sont attirés par l'expulsion du petit puis du placenta que la femelle ne consomme pas, contrairement à de nombreux autres mammifères. Les petits morts sont également démembrés par les goélands (déjà observé par BOYD & CAMPBELL, 1971, ou BURTON *et al.*, 1975, à North Rona). A l'île de May, nous avons souvent observé plusieurs goélands harassant une mère pour tenter d'attraper le placenta et de l'écartier des phoques pour le consommer. La femelle réagit en menaçant et en tentant de mordre les oiseaux, ce qu'elle réussit parfois : en une occasion nous avons observé une mère attrapant un goéland dans sa gueule et le secouant énergiquement avant de le relâcher. Ce genre d'interaction pourrait être à l'origine du pourcentage non négligeable de goélands à l'aile cassée observés sur les sites au milieu et à la fin de la saison (comme suggéré par BOYD & CAMPBELL, 1971). A l'île de May, il est extrêmement rare que les goélands s'enhardissent à attaquer à coups de bec un nouveau-né vivant, ce qui n'est pas le cas à North Rona. Dans cette colonie, tous les petits phoques gris en période de lactation subissent des attaques de la part des goélands, ce qui joue probablement un rôle important dans la mortalité juvénile (SEDDON *et al.*, 1998).

A long terme, les effets du dérangement d'origine humaine sur les colonies de phoques gris sont difficiles à mesurer. Dès 1971, BOYD & CAMPBELL mentionnent que les dérangements occasionnés par les biologistes (marquages, pesées, recensements, photographie, débarquement de matériel) peuvent provoquer notamment le déplacement des femelles gravides vers d'autres sites, le départ définitif de mères après la perte ou l'abandon du petit, l'écrasement de petits par la fuite d'adultes et l'empêchement ou l'interruption d'accouplements ; les petits pesés quotidiennement sont également moins lourds au sevrage que les petits non manipulés. Dans son étude des interactions mère-petit, FODGEN (1971) impute les problèmes observés au niveau de l'identification du petit et du rythme d'allaitement dans un site des Orcades aux dérangements. Néanmoins, ces différents auteurs s'accordent pour dire que des phénomènes d'habituation de la part des phoques s'observent assez rapidement en ce qui concerne les dérangements qui ne sont pas directement dirigés vers





**Fig. 21.** A. Aire d'étude de la baie de Rakouchektchnaia, île de Litskyi, vue du point d'observation (étoile).

B. Occupation de l'aire d'étude par les phoques au milieu de la saison de reproduction. Les étoiles représentent les petits, les cercles les femelles, les triangles les mâles et les carrés représentent les individus dont le sexe n'a pu être déterminé.

A. *Rakouchektchnaia study area, Litskyi, from the observation point (star).*

B. *Seals distribution in the study area by mid-season. Stars are pups, circles are females, triangles are males and squares are individuals for which sex could not be determined.*

eux (BOYD & CAMPBELL, 1971). A l'île de May, le dérangement poussé qui consiste à capturer les femelles en période de lactation (sous anesthésie légère, mères et petits sont pesés, mesurés et des échantillons sont prélevés à fin d'études génétiques, énergétiques, éco-toxicologiques ; des émetteurs VHF ou satellites peuvent être collés sur leur fourrure à des fins de radio-pistage) aboutit parfois à la perte ou à l'abandon de son petit par la femelle qui ne tarde pas à disparaître en mer.

## II.2. Litskyi, Russie

Les observations que nous avons effectuées en Russie couvrent approximativement le premier tiers de la saison de reproduction dans la baie de Rakouchektchnaia, principal site utilisé par les phoques gris sur l'île de Litskyi. Les particularités qui différencient ce site de la colonie de référence, l'île de May, sont les suivantes :

On a vu que cette grande baie d'accès facile se caractérise par une pente douce descendant vers une cuvette centrale en communication avec la mer à marée haute, que la valeur du rapport des sexes est en accord avec cette topographie ouverte et que les adultes se rendent régulièrement à l'eau en profitant de la marée haute pour écourter leur trajet terrestre (**fig. 21**). La densité du groupe est inférieure à celle de l'île de May (voir plus loin). En outre, l'ensemble de l'île bénéficie d'un niveau de dérangement d'origine humaine presque nul. Seuls les biologistes (3 personnes en 1992) sont à l'origine de perturbations ponctuelles et Litskyi est de loin la moins dérangée de toutes les colonies du phoque gris mentionnées dans ce travail.

Le principal substrat fréquenté par les phoques est ici la neige recouvrant la végétation. Cette couche de neige pourrait avoir des conséquences sur la thermorégulation des phoques mais peut-être aussi au niveau de l'apport complémentaire d'eau par ingestion de neige que nous avons fréquemment observée chez les femelles et les petits sevrés (également observé par VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990, en milieu naturel et en captivité). Une autre particularité concerne les oiseaux qui consomment placenta et cadavres de petits : les goélands sont peu nombreux et leur activité typique sur l'île de May est ici accomplie par des grands corbeaux, *Corvus corax*, qui fréquentent la baie en grand nombre et harassent les mères des phoques nouveau-nés (voir Résultats & Discussion, partie IV).

Les femelles que nous avons observées à Litskyi présentent, d'une manière générale, un pelage plus foncé que dans les autres colonies étudiées (Ecosse, Cornouailles, Mer de Wadden). De plus, les études menées par les chercheurs russes suggèrent un poids des petits à la naissance légèrement supérieur, une période de lactation légèrement plus courte (à Aynov : 14,5 jours, 41 femelles, VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990 et à Litskyi : 14 jours, 3 femelles, KONDAKOV, *données non publ.*, 1992) et un oestrus se produisant plus tôt après la mise bas (11,8 jours, 5 femelles, VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990) que dans

la plupart des colonies britanniques (à l'exception cependant de Donna Nook où les femelles ont tendance à mettre au monde des petits plus gros que la moyenne britannique et dont le taux de croissance est légèrement supérieur aux autres colonies du même stock, LIDGARD, 1996).

L'absence d'identification individuelle des phoques russes ne nous a pas permis de mesurer le temps passé dans l'eau. Selon VISHNEVSKAIA *et al.* (1990), environ deux tiers des femelles se reproduisant sur l'île d'Aynov (à l'ouest de Mourmansk) passent la plupart du temps avec leur jeune, ne se rendant que rarement à l'eau (mer ou cuvette de marée). Le reste des femelles séjournent en majorité dans l'eau et n'en sortent que pour allaiter leur petit. Ces auteurs rapportent un taux de mortalité des petits assez élevé pour l'ensemble de l'île de Litskyi (> 30 %) imputé aux tempêtes d'hiver qui balayent les petits dans les parties les plus exposées. La mortalité est moindre sur Aynov, de taille comparable mais de relief plus bas, permettant aux paires mère-petit de remonter vers l'intérieur de l'île pour échapper aux vagues en cas de gros temps. Néanmoins, la mortalité à Litskyi varie fortement suivant les secteurs et la baie de Rakouchekhtchnaia est l'aire la plus protégée avec la mortalité la plus faible.

Notre site d'étude russe présente donc des différences mineures par rapport aux aires étudiées à l'île de May. Bien que les phoques de Litskyi se reproduisent sur la neige, ils s'agit de reproducteurs terrestres car ils ne doivent pas s'adapter à une caractéristique majeure de la banquise : l'instabilité topographique. On n'observe pas à Litskyi d'indices d'une synchronisation accrue des naissances, d'un complément alimentaire des femelles pendant la lactation ou d'une proportion particulièrement élevée d'interactions mère-petit comme c'est le cas dans les groupes se reproduisant sur la banquise. Pourtant, des observations des chercheurs russes suggèrent que les groupes de la côte de Mourman, comme ceux du St.-Laurent (LYDERSEN *et al.*, 1994a ; BAKER S. *et al.*, 1995 ; HALLER *et al.*, 1996), pourraient présenter une période de lactation condensée par rapport aux grandes colonies terrestres écossaises. Si c'est le cas, ce phénomène pourrait être associé aux conditions climatiques très difficiles en hiver au Nord de la Russie.

*Our Russian study site shows only minor differences with the Isle of May study areas. Although Litskyi grey seals mainly breed on snow, they are land-breeders as they do not have to adapt to a major characteristic of ice : the topographical instability. On this Russian island, there is no evidence of a high breeding synchrony, of a fishing activity of mothers or of a particularly high level of mother-pup interactions as observed in ice-breeding colonies. However, observations by the Russian biologists suggest that the grey seals of the Murman coast, in common with these breeding in the St. Lawrence (LYDERSEN *et al.*, 1994a ; BAKER S. *et al.*, 1995 ; HALLER *et al.*, 1996), may show a condensed lactation period compared to the large land-breeding groups of Scotland. If this is the case, it could be associated to the difficult weather conditions in winter in the North of Russia.*

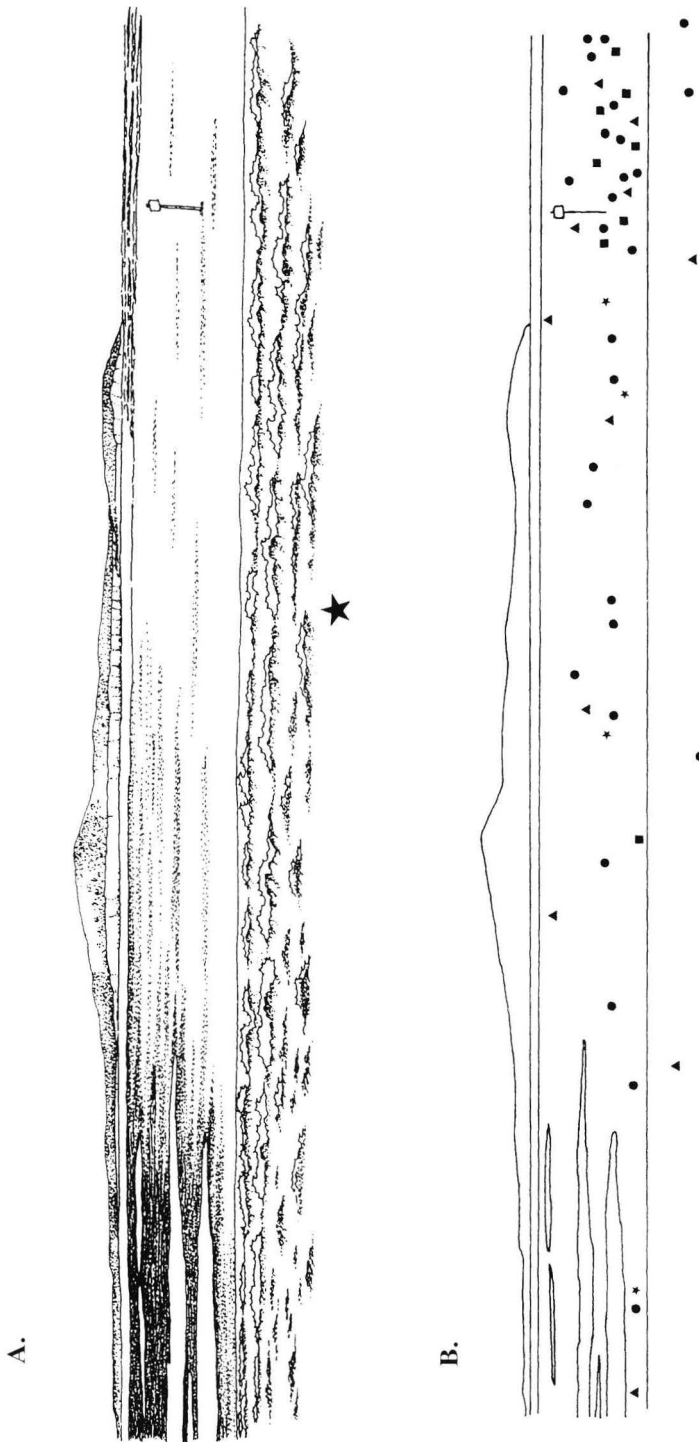
### II.3. Richel, Mer de Wadden

La colonie de Richel est plus particulière. Tout d'abord, elle rassemble un nombre réduit de phoques : nous avons relevé un total de 62 individus le 3 janvier, 64 individus le 4 janvier et 38 individus le 16 janvier 1995 dans la seule aire utilisée pour la reproduction (quelques animaux pouvaient échapper aux comptages, cachés par une ondulation de terrain, **fig. 22**). Lors de ces trois journées, environ un quart des phoques comptés se trouvent dans l'eau, quelques uns sont dispersés loin sur le banc de sable, mais la majorité des individus est installée sur le sable à quelques mètres de l'eau. Tout au long des observations, un noyau dense de 10 à 15 phoques est observé au centre du groupe, en bordure de l'eau. Ce noyau se caractérise par une distance inter-individuelle inférieure à toutes les distances que nous avons pu observer dans les autres colonies de reproduction du phoque gris (moins d' 1 m) et par une proportion élevée d'immatrices. En dehors de ce noyau, les phoques présents à Richel sont soit des adultes isolés (mâles ou femelles) soit des trios mère-petit accompagnés d'un gros mâle. Ils sont distants de 10 à 30 m les uns des autres. Seul un petit nombre de femelles sont accompagnées d'un petit (4 petits sont comptés lors de chaque visite) et chacune d'entre elles est apparemment gardée par un mâle qui se repose à quelques mètres et menace tout phoque approchant. Le 3 janvier 1995, nous relevons également la présence de deux phoques marqués : la femelle NO (née en 1988) qui interagit dans le noyau dense d'immatrices, et le mâle 6R (né en 1992) dans l'eau à proximité du groupe. Ces deux individus ont été récupérés au cours de leur première année par le centre de réhabilitation de Norden, en Mer de Wadden allemande. Ils ont été marqués puis relâchés sur Richel après sevrage (RABENSTEIN, 1996, *comm. pers.*). La femelle NO, déjà localisée dans la région de Richel avant nos observations, sera également revue dans les semaines qui suivent.

Dans ce groupe, mâles, femelles et immatures se rendent régulièrement à l'eau. L'accès est très ouvert (la topographie est quasi-plane), la densité d'individus est faible et la distance à parcourir sur le sable est réduite (puisque la plupart des animaux sont installés le long de l'eau). En outre, on relève un niveau d'influence humaine élevé : les ferries reliant le port de Harlingen à l'île de Terschelling longent régulièrement Richel. De plus, les tempêtes d'hiver balayent fréquemment du banc de sable les petits qui sont retrouvés par le public sur les plages de Mer de Wadden et dirigés vers les différents centres de réhabilitation.

Par exemple, le 3 janvier 1995, quelques jours après une tempête, il ne reste sur le site que 4 nouveau-nés (nés après la tempête). Plus aucun des 18 petits qui ont été comptés sur la colonie avant cette tempête n'est présent. Dans les jours qui suivront, 9 de ces petits seront récupérés par des centres de réhabilitation.

Pour finir, des avions militaires effectuent des entraînements à basse altitude à partir de Leeuwarden et survolent régulièrement Richel ; mais ce type de dérangement s'observe également à l'île de May (base aérienne de Leuchards, Fife) et provoque rarement des fuites en masse vers la mer.



**Fig. 22.** **A.** Partie centrale de l'aire d'étude de Richel, vue du point d'observation (étoile) c'est-à-dire du bateau au mouillage. **B.** Occupation de l'aire d'étude par les phoques au milieu de la saison de reproduction. Les étoiles représentent les petits, les cercles les femelles, les triangles les mâles et les carrés représentent les individus dont le sexe n'a pu être déterminé (immatures pour la plupart).  
**A.** Central part of Richel study area, from the observation point (star), the mooring boat. **B.** Seals distribution in the study area by mid-season. Stars are pups, circles are females, triangles are males and squares are individuals for which sex could not be determined (most of them being immatures).

Le site de Richel est fréquenté toute l'année par les phoques gris. Le nombre d'individus présente un pic systématique en avril (groupe de mue) et un pic nettement moindre en octobre. Nos comptages sont supérieurs aux nombres moyens de phoques recensés au mois de janvier entre 1985 et 1991 (de 20 à 40 individus, REIJNDERS *et al.*, 1995), seul un petit nombre d'individus ont donc probablement échappé à nos relevés. La saison de reproduction à Richel (décembre-février) est surprenante car les individus qui ont initialement colonisé ce site proviennent principalement des îles Farne, Angleterre, où la reproduction a lieu de la mi-octobre à la mi-décembre. En outre, dans la petite colonie d'Amrum (Mer de Wadden allemande, 30 à 40 phoques gris au total), plus ancienne que Richel, les naissances ont également lieu entre novembre et décembre (VOGEL & KOCH, 1992, *in* REIJNDERS *et al.*, 1995). Le fait que les petits naissent tard à Richel a été associé au jeune âge des femelles reproductrices dans cette colonie récente<sup>18</sup>. Le décalage progressif des naissances de février à janvier supporte cette hypothèse, les femelles se reproduisant plus tôt en prenant de l'âge (T'HART *et al.*, 1988 ; VEDDER *et al.*, 1992). De même, RADFORD *et al.* (1978) notent que, dans des groupes de reproduction récents des îles Orcades, la date moyenne des naissances se produit plus d'une semaine plus tard que dans des colonies voisines plus anciennes. Si cette hypothèse se vérifie, la saison des naissances à Richel devrait progressivement se stabiliser en automne, avec l'augmentation de la proportion des femelles multipares.

En ce qui concerne la présence de juvéniles, elle est souvent observée à la périphérie des groupes de reproduction. Un groupe dense formé de mâles immatures, de juvéniles et de femelles gravides est mentionné en début de saison dans une colonie des Hébrides intérieures par HEWER (1957). Quand la saison débute vraiment, la présence des juvéniles devient occasionnelle ; ils sont peu nombreux (le gros des juvéniles doit être ailleurs) et très mobiles d'un jour à l'autre ; ils jouent beaucoup entre eux ou tout seuls. A Sable Island, également, BONESS & JAMES (1979) observent des adultes et des juvéniles tout proches les uns des autres en périphérie de la colonie mais, sur le site de reproduction à proprement parler, les mâles gardent des distances inter-individuelles plus importantes. La faible densité des phoques à Richel et la formation récente du groupe de reproduction (premières naissances reportées en 1985, VEDDER *et al.*, 1992) pourraient expliquer la tolérance d'un noyau d'immatures à proximité immédiate des individus reproducteurs. Il faut toutefois noter qu'en Bretagne, dans le petit groupe de phoques gris se reproduisant à Molène, les juvéniles, autrement vus en compagnie des femelles adultes, sont exclus des rassemblements de reproduction qui se forment en septembre (BEURIER, 1989).

<sup>18</sup> Si l'on considère que l'immigration qui (a) contribué(e) à la formation de cette colonie concerne essentiellement des femelles primipares (voir Résultats & Discussion, partie VI) donc de quatre à six ans, les premières mères ayant donné naissance à un petit sur Richel en 1985 auraient au maximum 16 ans lors de nos observations (1995). Or les femelles de 16 ans et plus représentent une proportion non négligeable des reproductrices dans les colonies installées depuis plusieurs dizaines d'années. A l'île de May par exemple, sur les 22 femelles que nous avons étudiées dont l'âge est connu, 9 ont 16 ans ou plus (maximum : 28 ans).

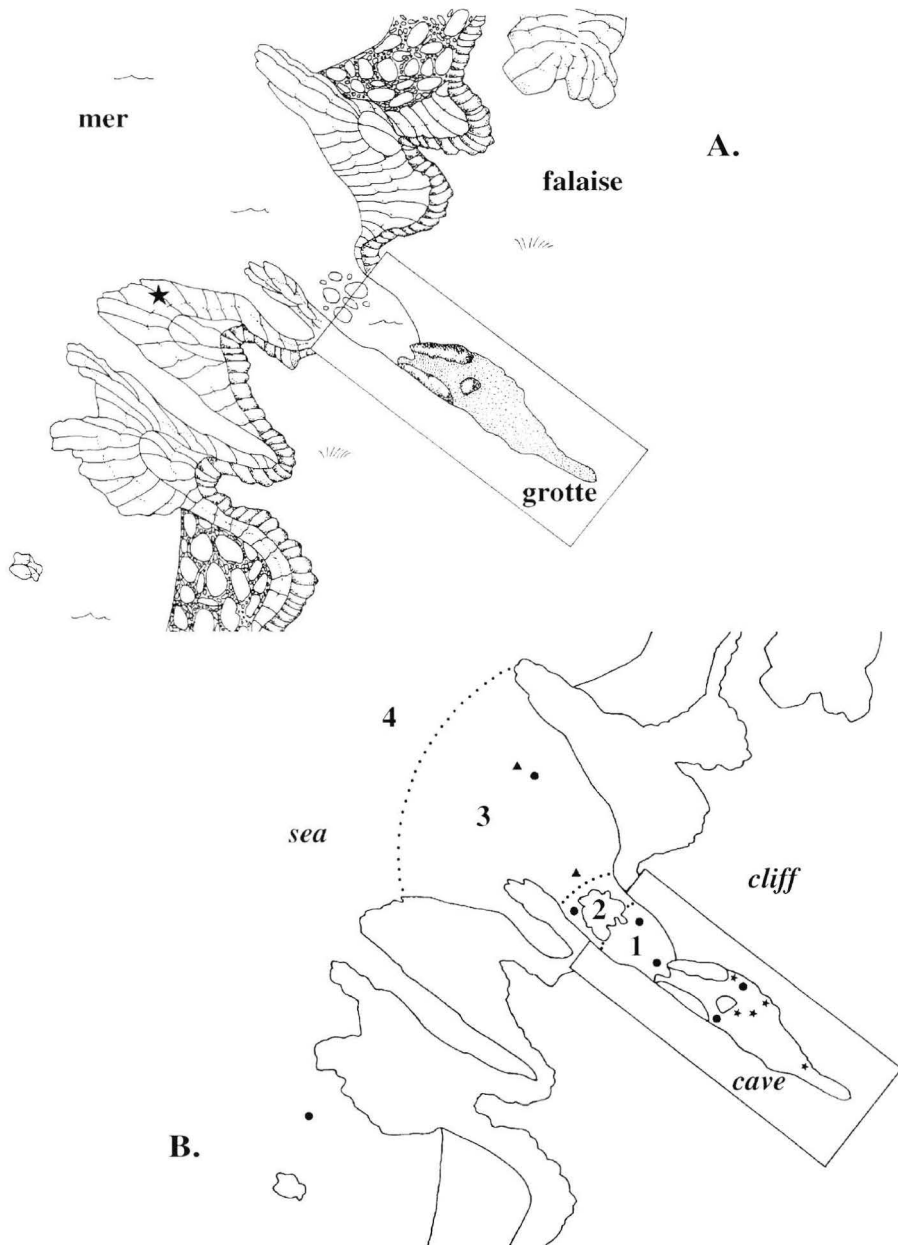
Malgré l'augmentation quasi-exponentielle du nombre d'individus comptés à Richel, il est clair que la nature du site convient peu au bon déroulement de la période des soins maternels des phoques gris en hiver. Depuis que la reproduction est y observée, les petits de Richel ont souffert du mauvais temps : en 1985, les deux premiers petits sont balayés par les vagues, un des deux sera sauvé par un centre de réhabilitation ; en 1986, les deux petits reportés sont également balayés par une tempête, un des deux sera retrouvé mort ; sur les cinq petits nés en 1987, deux seulement grandiront naturellement tandis que les trois autres ne survivront que grâce à l'intervention des centres (T'HART *et al.*, 1988). Outre ses caractéristiques actuelles, Richel présente des modifications morphodynamiques (sa hauteur diminue progressivement au cours des ans) qui peuvent influencer l'évolution de la colonie à long terme (REIJNDERS *et al.*, 1995). De même, SCHEIBEL & WEIDEL (1988) qualifient le banc de sable d'Amrum d'habitat peu favorable au phoque gris. Il a donc été suggéré de déplacer progressivement la colonie de Richel en relâchant systématiquement les jeunes réhabilités en Mer de Wadden en un site plus approprié. Néanmoins, un tel site est extrêmement difficile à choisir et une augmentation incontrôlée des populations de phoques gris en Mer de Wadden pourrait rapidement provoquer des conflits avec d'autres activités de la région (pêche notamment) (VAN BREE *et al.*, 1992 ; REIJNDERS *et al.*, 1995). La présence des phoques communs (dont les petits sont nettement plus « marins » que ceux du phoque gris et se révèlent d'excellents nageurs moins d'une heure après leur naissance) ne pose quant à elle pas de problème de compétition puisque les deux espèces occupent des niches alimentaires différentes : le gris se nourrit plus au large, à plus grande profondeur et d'autres proies que le commun (LAMOTTE, 1994).



En comparaison avec la colonie de l'Île de May, le groupe de Richel s'avère très exposé aux tempêtes, ce qui est peu favorable à la reproduction de l'espèce. La synchronisation des naissances y est faible comme l'indique l'observation, lors des visites ponctuelles, d'une proportion réduite de femelles accompagnées d'un petit. La densité du groupe est faible, le nombre relatif de mâles est élevé et les femelles accompagnées d'un petit sont gardées par un mâle. Un noyau dense d'immatures s'intègre au groupe de reproduction. Les interactions avec l'homme sont nombreuses qui influencent la démographie de ce groupe. L'homme module notamment la mortalité juvénile en sauvant une proportion élevée des petits séparés de leur mère lors des tempêtes. De même, la dispersion géographique des juvéniles est influencée par le lâcher systématique sur Richel des individus sortant des centres de réhabilitation. Des individus ayant séjourné dans ces centres peuvent être rencontrés sur le banc de sable plusieurs années après avoir été relâchés. Outre ces particularités, ce groupe présente des caractéristiques typiques d'une colonie récente comme le décalage progressif de la date des naissances ou la tolérance d'immatures sur le site de reproduction.

*Compared with the reference colony, the Isle of May, the breeding group on Richel is very exposed to storms which can affect pup survival. Births are not very synchronised, as suggested by the low proportion of adult females with a pup on each visit to the site. The group density is low, the proportion of males is high and each mother is apparently guarded by one male. A dense core-group of immature seals is observed within the breeding group. The interactions between these seals and man are frequent. Among other aspects of demography, man influences the pup mortality by rescuing a high proportion of pups separated from their mothers during storms. Also, the geographical dispersion of juveniles is influenced by the systematic release of rehabilitated pups on Richel. Individual seals that stayed for several months in rehabilitation centres may be found on Richel years after being released. Aside from these peculiarities, this group does show features typical of a recent colony, such as the trend for pupping earlier each year and the occurrence of immatures within the breeding group.*





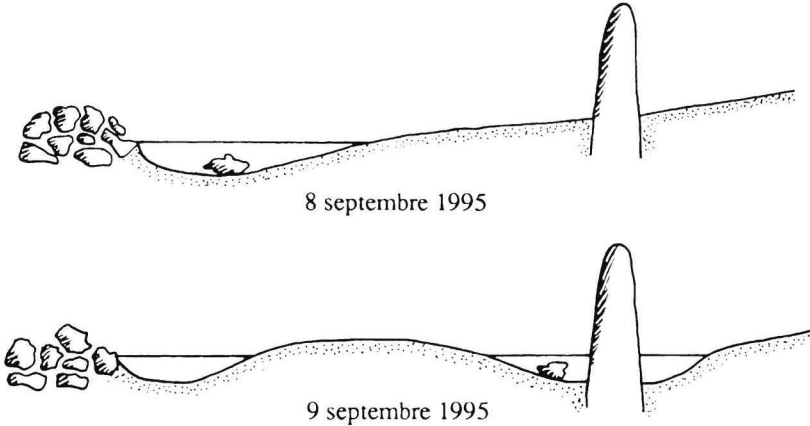
**Fig. 23.** **A.** Aire d'étude de Rundle Cave, Baie de Pendower, vue apicale. Le point d'observation est indiqué par une étoile. **B.** Occupation par les phoques en milieu de saison de reproduction et subdivisions de l'aire d'étude : **1.** cuvette, **2.** rochers, **3.** entrée, **4.** large. Les étoiles représentent les petits, les cercles les femelles et les triangles les mâles.







*A. Rundle Cave study area, Bay of Pendower, apical view. The observation point is indicated by a star. B. Seals distribution by mid-season and subdivisions of the study area : 1. pool, 2. rocks, 3. entrance, 4. offshore. Stars are pups, circles are females, triangles are males.*

## II.4. Baie de Pendower, Cornouailles

Dans les trois grottes fréquentées par les phoques gris en baie Pendower, les petits naissent sur une plage de sable fin située au fond d'une faille verticale qui s'enfonce dans la falaise sur plusieurs dizaines de mètres. La morphologie intérieure des grottes est sujette à d'importantes variations.

Par exemple, la nuit du 8 au 9 septembre 1995, la grotte de Bosistow Lesser Cave est complètement remodelée par une tempête (**fig. 24**). WESTCOTT (1997) mentionne également les changements de substrat au fond de la grotte de Rundle Cave suite aux tempêtes (entre galets, sable grossier et sable fin).



**Fig. 24.** Modification de la topographie de la grotte de B. Lesser Cave après une tempête (vue de profil ;  sable,  rochers,  cuvette).  
Modification of B. Lesser Cave's topography after a storm (profile view ;  sand,  rocks,  pool).

En 1995, les naissances ont d'abord lieu dans la grotte de B. Lesser Cave : quatre petits vont y naître dont deux mourront avant le sevrage (WESTCOTT, 1997). Cette grotte, située au fond de la baie, est relativement protégée et sa plage intérieure est de bonne taille. Comme dans les deux autres grottes, une cuvette d'eau résiduelle y subsiste à marée basse. Mais l'accès vers l'intérieur de la grotte est rendu très difficile par la présence d'une large zone d'éboulis rocheux où la locomotion des phoques est malaisée à marée basse. La grotte de Bosistow Great Cave qui présente deux entrées perpendiculaires est plus exposée à la houle du large et n'est pas plus propice aux mises bas que la précédente : cinq petits y naissent en 1995 dont deux sont retrouvés morts avant le sevrage (WESTCOTT, 1997). Dans la troisième grotte, Rundle Cave, le 9 et le 11 septembre il n'y a pas encore de petit mais des traces de passage d'adultes au niveau de la plage (**fig. 23**). Le 13 septembre un premier nouveau-né de quelques heures y est observé. Au total, huit petits vont naître dans cette grotte qui survivront tous jusqu'au sevrage (WESTCOTT, 1997). Les femelles identifiées dans le cadre de nos observations (5°, Y et P) ont toutes mis bas dans cette grotte entre le 13 et le 20 septembre (pendant la période d'observation, aucun de ces petits n'est encore sevré).

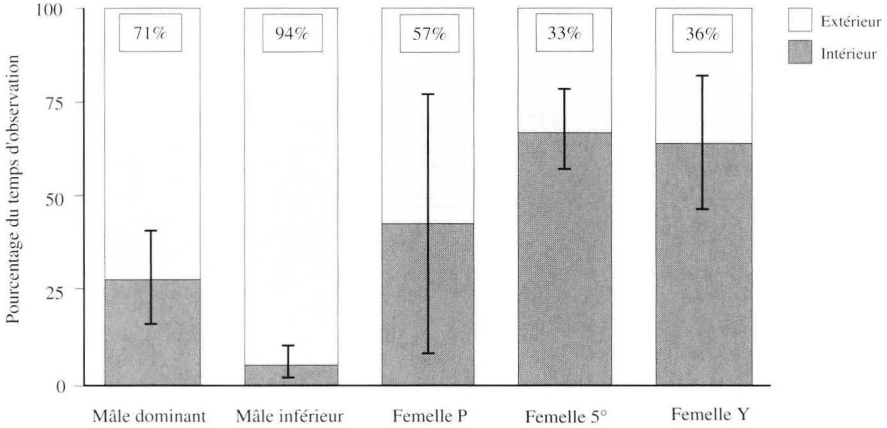
A l'extérieur des grottes, la baie de Pendower est essentiellement fréquentée par des phoques à l'entrée immédiate des failles ou se déplaçant entre ces entrées et le large. Au sud de la baie de Pendower, la crique de Zawn Kellys, abritée des vents dominants, est très fréquentée par les phoques. Cette aire dépourvue de grotte semble jouer les rôles de « salle d'attente » pour les femelles gravides, de site de détente (repos, jeux), de site de refuge pour les mâles périphériques, de zone de sécurité en cas de dérangement ou en cas de marée basse limitant les déplacements aquatiques à l'entrée de la grotte de Rundle Cave. Cette crique fait partie des aires de repos aquatiques (*inshore water resting places*) décrites par WESTCOTT (1997).

Chaque fois que l'intérieur de la grotte de Rundle Cave est visitée par les biologistes à des fins de recensement, les adultes fuient vers Zawn Kellys où ils peuvent être observés en position d'alerte. Ils reviennent dans la baie de Pendower quelques heures peu plus tard.

A l'entrée de la grotte de Rundle Cave, le nombre maximum de femelles différentes observées au cours d'une même journée est de cinq et le nombre maximum de mâles est de trois. Les observations des phoques identifiés au cours du mois de septembre ne sont pas réparties au hasard à l'entrée de la grotte. Outre l'effet de la marée et du sexe (voir plus loin), chaque individu semble fréquenter une aire préférentielle. En plus des trois femelles suivies, un mâle dominant<sup>19</sup> (foncé et de grande taille) et un mâle subordonné (plus clair et de taille comparable à une grosse femelle) gardent l'entrée de la grotte. Le mâle subordonné est très actif mais reste toujours quelques mètres en retrait du mâle dominant qui l'empêche d'entrer plus avant dans la grotte. Dès que le mâle dominant entre lui-même dans la grotte, le mâle subordonné se rapproche de l'entrée. Pour ce dernier, la limite à franchir très prudemment est la zone de rochers à l'entrée de la grotte tandis que le dominant visite régulièrement l'intérieur de la grotte. Le mâle subordonné visite plus souvent Zawn Kellys où il se réfugie quand il est chassé par le gros mâle. Pourtant, l'exclusion du mâle subordonné par le dominant n'est pas systématique et le gros mâle, parfois trop sûr de lui, suit certaines femelles jusqu'à Zawn Kellys au risque de laisser s'accomplir des accouplements par le subordonné extrêmement attentif aux femelles et à tous leurs déplacements. Ces deux mâles ont clairement des relations hiérarchisées mais ils se connaissent visiblement bien et se tolèrent dans le respect de la hiérarchie (très peu d'altercations agonistiques malgré une distance moyenne entre mâles réduite : 4 à 5 m). Quand un troisième mâle intrus apparaît, il est chassé par l'ensemble du groupe avec une agressivité nettement supérieure à celle qui s'observe entre les animaux résidents.

<sup>19</sup> Dans le cadre des observations en Cornouailles, les adjectifs dominant et subordonné ont été utilisés au lieu d'installé et périphérique car seulement deux mâles sont observés dans une aire spatiale réduite ; leurs relations hiérarchiques restent évidentes et stables durant toute la durée des observations.

Les observations effectuées nous permettent de décrire l'utilisation de la grotte de Rundle Cave en septembre 1995. Le pourcentage moyen de temps passé à l'intérieur de la grotte par les individus connus varie suivant le sexe (**fig. 25**) : les trois femelles passent significativement plus de temps à l'intérieur la grotte de Rundle Cave que les deux mâles (MANN & WHITNEY,  $U = 48$ ,  $P < 0,001$ ) (**tableau III**).



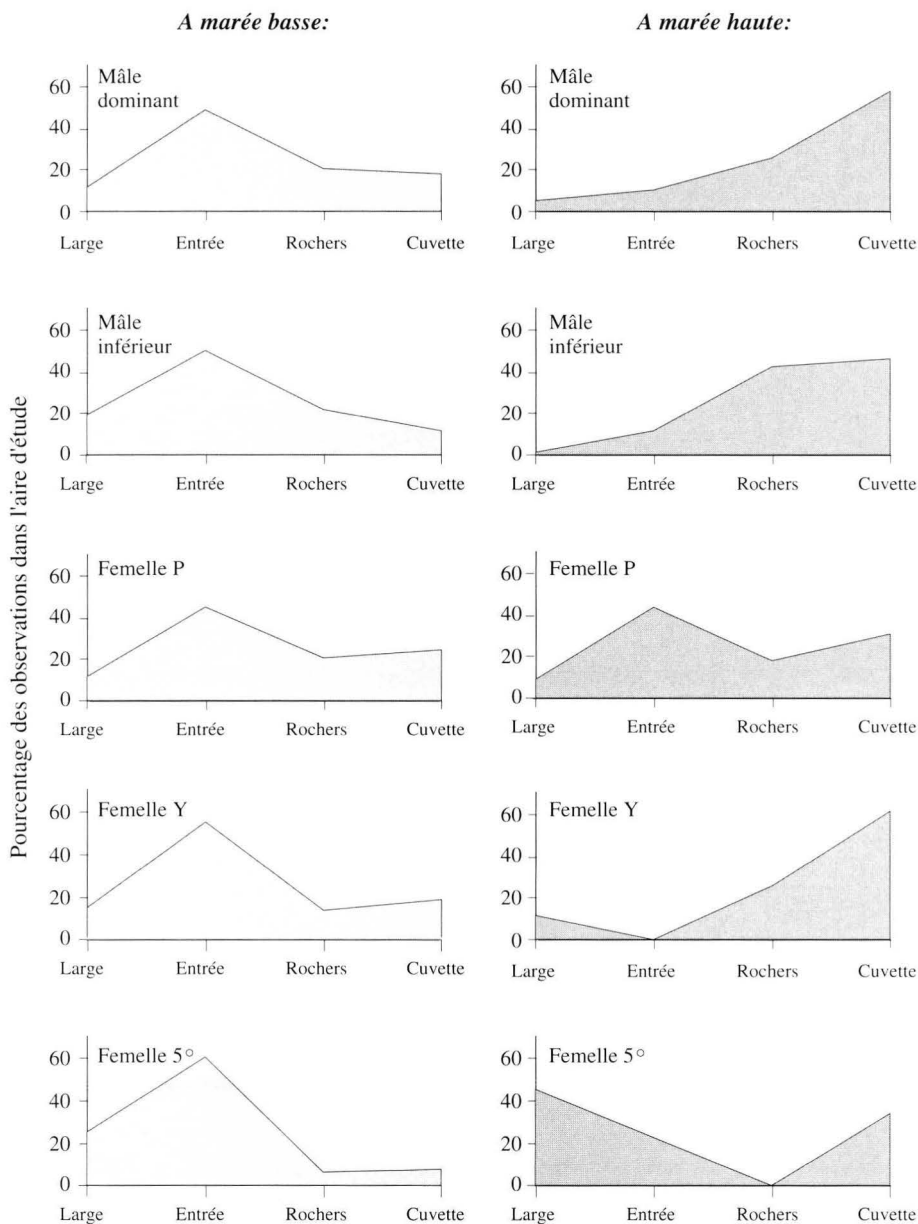
**Fig. 25.** Pourcentage moyen du temps d'observation passé à l'intérieur et à l'extérieur de la grotte de Rundle Cave par les individus identifiés, Cornouailles, 1995 (Mâle dominant,  $n = 9$  jours d'observation ; Mâle inférieur,  $n = 7$  jours ; Femelle P,  $n = 5$  jours ; Femelle 5°,  $n = 7$  jours ; Femelle Y,  $n = 10$  jours ; les barres d'erreur correspondent à  $\pm 2$  fois l'erreur standard soit à un intervalle de confiance de 95 %).

*Mean percentage of observation time spent inside and outside Rundle Cave by known seals, Cornwall, 1995 (Dominant male,  $n = 9$  observation days ; Subordinate male,  $n = 7$  days ; Female P,  $n = 5$  days ; Female 5°,  $n = 7$  days ; Female Y,  $n = 10$  days ; error bars correspond to  $\pm 2$  times the standard error to represent a 95 % confidence interval).*

**Tableau III.** Pourcentage du temps d'observation passé par les individus identifiés à l'intérieur de la grotte de Rundle Cave, Cornouailles, 1995 (moyennes  $\pm$  erreurs standard,  $n^1 = 16$  mâle-jours et  $n^2 = 22$  femelle-jours).

*Percentage of observation time spent by known seals inside Rundle Cave, Cornwall, 1995 (means  $\pm$  standard errors,  $n^1 = 16$  male-days and  $n^2 = 22$  female-days).*

	Intérieur
Mâles	19,6 $\pm$ 4,6
Femelles	59,9 $\pm$ 5,8



**Fig. 26.** Répartition spatiale des observations d'individus connus à l'entrée de la grotte de Rundle Cave, Cornouailles, 1995. L'aire d'étude est subdivisée en quatre zones, de l'extérieur vers l'intérieur de la grotte : le large, l'entrée, les rochers et la cuvette intérieure (voir fig. 23).

*Spatial distribution of the observations of known seals at the entrance of Rundle Cave, Cornwall, 1995. Study area was divided into four zones, from the outside to the inside of the cave : offshore, the entrance, the rocks and the inner pool (see fig. 23).*

Les observations de phoques se répartissent dans l'espace d'une manière différente à marée basse et à marée haute ainsi que suivant le sexe. Les différences de répartition entre observations de mâles et de femelles sont significatives à marée haute ( $\chi^2 = 29,8$ , dl = 3,  $P < 0,001$ ) mais pas à marée basse. Les différences de répartition des observations à marée haute et à marée basse sont significatives pour les mâles ( $\chi^2 = 116,1$ ,  $P < 0,001$ ) ainsi que pour les femelles ( $\chi^2 = 13,7$ ,  $P < 0,005$ ) (**tableau IV**).

**Tableau IV.** Répartition spatiale des observations de phoques mâles et femelles à marée haute et à marée basse à l'entrée de la grotte de Rundle Cave, Cornouailles, 1995, en pourcentage du nombre d'observations ( $n^1 = 428$  observations de mâles,  $n^2 = 332$  observations de femelles,  $n^3 = 218$  observations à marée haute,  $n^4 = 542$  observations à marée basse). L'aire d'étude est subdivisée en quatre zones, du large vers la cuvette intérieure (voir **fig. 23**). La marée a été considérée comme haute (basse) de deux heures avant jusqu'à deux heures après l'heure exacte de la marée haute (basse).

*Spatial distribution of observations of male and female seals at high and low tide at the entrance of Rundle Cave, Cornwall, 1995, in percentage of the number of observations ( $n^1 = 428$  observations of males,  $n^2 = 332$  observations of females,  $n^3 = 218$  observations at high tide,  $n^4 = 542$  observations at low tide). Study area was divided into four zones, from 'offshore' to inner pool (see **fig. 23**). Tide was considered as high (low) from two hours before until two hours after the time of high (low) tide.*

	Large	Entrée	Rochers	Cuvette
<b>Mâles à Marée haute</b>	2,4	11,3	35,7	50,6
<b>Mâles à Marée basse</b>	16,1	48,9	20,8	14,2
<b>Femelles à Marée haute</b>	16	32	16	36
<b>Femelles à Marée basse</b>	17	54,6	12,4	16

À marée haute, on note le retrait du mâle subordonné par rapport au mâle dominant et des différences marquées entre femelles (**fig. 26**). WESTCOTT (1997) remarque en outre que lorsque des mâles émergent au fond d'une grotte, ils se trouvent toujours le plus près possible de l'entrée dont ils régulent l'accès.

En ce qui concerne le comportement des individus connus dans notre aire d'étude (extérieur de la grotte), il varie significativement en fonction de la marée chez les mâles ( $\chi^2 = 61,4$ , dl = 3,  $P < 0,001$ ) ainsi que chez les femelles ( $\chi^2 = 10,5$ , dl = 3,  $P < 0,05$ ) : on observe à marée basse une diminution du repos et une augmentation des comportements actifs (alerte, interaction et locomotion).

Le comportement varie significativement entre les sexes à marée haute ( $\chi^2 = 38,1$ , dl = 3,  $P < 0,001$ ) ainsi qu'à marée basse ( $\chi^2 = 65,5$ ,  $P < 0,001$ ), les femelles étant plus actives que les mâles (moins de repos, plus d'alerte et plus de locomotion) sauf au point de vue du pourcentage d'interactions, toujours plus important pour les mâles (**tableau V**).

**Tableau V.** Comportement de cinq phoques identifiés, en pourcentage du nombre d'observations à l'entrée de la grotte de Rundle Cave, Cornouailles, 1995 ( $n^1 = 522$  observations de mâles,  $n^2 = 455$  observations de femelles,  $n^3 = 242$  observations à marée haute,  $n^4 = 735$  observations à marée basse). La marée a été considérée comme haute (basse) de deux heures avant jusqu'à deux heures après l'heure exacte de la marée haute (basse).

*Behaviour of five known seals as percentage of the number of observations at the entrance of Rundle Cave, Cornwall, 1995 ( $n^1 = 522$  observations of males,  $n^2 = 455$  observations of females,  $n^3 = 242$  observations at high tide,  $n^4 = 735$  observations at low tide). Tide was considered as high (low) from two hours before until two hours after the time of high (low) tide.*

	<b>Repos</b>	<b>Alerte</b>	<b>Interaction</b>	<b>Locomotion</b>
<b>Mâles à Marée haute</b>	63,4	3,8	4,4	28,4
<b>Mâles à Marée basse</b>	29,5	13,6	14,4	42,5
<b>Femelles à Marée haute</b>	30,5	28,8	3,4	37,3
<b>Femelles à Marée basse</b>	14,2	35,6	6,8	42,4

Quand ils sont au repos dans l'eau (position verticale en « bouteille », *bottle* en anglais, la tête légèrement en arrière, souvent les yeux clos) dans les zones de l'entrée ou du large, les phoques de Rundle Cave sont le plus souvent orientés vers la grotte (surveillance de l'entrée). De même, quand ils sont en alerte, c'est le plus souvent vers la grotte qu'ils regardent. Il faut également noter que, cas unique parmi les colonies étudiées dans notre travail, une proportion moyenne élevée des interactions entre adultes ne sont pas de nature agressive. Par exemple, on note à plusieurs reprises de longues périodes de jeu dans l'eau entre un mâle et une femelle au cours desquelles les partenaires se tiennent, se montent, battent la surface de l'eau de leurs membres et tournent en rond en émettant des bulles sonores. Des interactions non agressives sont plus rarement observées entre femelles.

Le 15 septembre notamment, la femelle Fons suit la femelle Y de très près durant plusieurs heures et la regarde constamment avec intérêt : Y l'ignore mais ne la repousse pas ; Y est une femelle active et nerveuse qui surveille beaucoup l'entrée de la grotte tandis que Fons est juste occupée à la suivre (distance inter-individuelle inférieure à une longueur de corps). Cette association entre ces deux femelles ne sera plus observée les jours suivants au cours desquels nous suivons Y mais Fons disparaît.

Dès 1949, DAVIES effectue quelques observations descriptives des phoques gris se reproduisant sur l'île de Ramsey (avec une population d'environ 600 individus, Ramsey est à ce moment la plus grosse colonie du Pays de Galles). Basés sur d'autres îles en petits groupes (maximum 15 individus d'âge variable et des deux sexes), les phoques commencent à arriver à Ramsey pour se reproduire dès la fin juillet. Les mâles arrivent en premier et attendent en moyenne une semaine avant que les premières femelles n'arrivent puis ils se mettent à défendre des aires aquatiques (août) où ils patrouillent sans quasiment

jamais sortir de l'eau. Les femelles sont vues dans l'aire de reproduction quelques jours à quelques semaines avant de mettre bas et prennent souvent l'initiative de jouer de manière sexuelle avec les mâles dans l'eau. La description de ces interactions correspond aux jeux que nous avons observés à l'entrée de la grotte de Rundle Cave.

DAVIES (1949) décrit trois criques, où respectivement 24, 12 et 17 femelles mettront bas et où 4, 3 et 1 mâle(s) (successifs) domineront sur une saison de reproduction de 10, 3 et 6 semaines. Quand il a lieu, le renouvellement des mâles en un site semble se faire sans quasiment aucun combat. En Cornouailles, WESTCOTT (*données non publ.*, 1995) décrit un séjour des mâles au niveau des grottes de maximum 8 semaines et mentionne également un renouvellement des mâles caractérisé par pas ou peu de rencontres agonistiques. Il faut noter que ces petits groupes de reproduction associés à une crique ou à une grotte ne sont pas forcément indépendants les uns des autres : certains petits âgés de plusieurs jours nagent parfois jusqu'à une autre plage où leur mère les suit et passe sous l'influence d'un autre mâle dominant (DAVIES, 1949 ; WESTCOTT, *données non publ.*, 1995).

DAVIES mentionne qu'au Pays de Galles l'accouplement des phoques gris est essentiellement aquatique. WATKINS (1990) observe des accouplements aquatiques un peu à l'écart d'une colonie des Orcades au cours desquels la femelle entame l'interaction et où des mouvements de type sexuel succèdent à des jeux et contacts nasaux entre partenaires. Les interactions aquatiques non agressives entre mâles et femelles à l'entrée de la grotte de Rundle Cave pourraient donc correspondre à des comportements pré- ou postcopulatoires. WESTCOTT (1997) décrit des « danses aquatiques » (*water dances*) entre adultes après l'accouplement (roulent dans l'eau, se mordillent, se poursuivent). Dans le budget d'activité (voir Résultats & Discussion, partie III), nous avons classé ces interactions dans une catégorie particulière (Autres interactions).

L'utilisation de grottes pour la reproduction des pinnipèdes est rare. Dans le sud-ouest anglais, les grottes sont le plus souvent formées le long de défauts verticaux de la roche ; une crique se forme lorsque le plafond érodé s'effondre (DAVIES, 1949). Sur 27 aires de mises bas reportées par DAVIES à Ramsey en 1947, un tiers sont des grottes où naissent 3 à 24 jeunes par an. La mortalité des petits en période d'allaitement est estimée à 15 % sur les plages et 20 % dans les grottes qui sont plus dangereuses (lors des marées hautes de vives eaux associées à du gros temps, les grottes sont souvent inondées et remaniées). En Cornouailles, SUMMERS (1974) n'observe aucune preuve de la reproduction du phoque gris dans les grottes, les plages lui semblant préférées. On sait aujourd'hui que l'espèce utilise effectivement les grottes pour se reproduire en Cornouailles (travaux de WESTCOTT ; obs. pers.), au Pays de Galles (DAVIES, 1949 ; BAINES, 1994), en Irlande (LIDGARD, 1997, *comm. pers.*) et probablement aussi sur certaines portions de la côte écossaise. En Cornouailles, WESTCOTT (1997) observe à tout moment un maximum de 6 petits par grotte ; en hiver, des rassemblements pouvant atteindre 40 adultes des deux sexes se



forment dans certaines de ces grottes, ainsi que dans d'autres cavités qui ne sont pas utilisées pour la reproduction. Chez le phoque moine de Méditerranée *Monachus monachus*, espèce proche de l'extinction dont il reste moins de 1000 individus, la reproduction a aujourd'hui lieu presque uniquement dans des grottes (MARCHESSAUX & PERGENT-MARTINI, 1991 ; SCULLOS *et al.* ; 1994). La dernière grande colonie de ce phocidé regroupant plusieurs centaines d'individus (mais partiellement décimée par un virus ou par une toxine d'origine algale au cours du printemps et de l'été 1997) utilise principalement les plages situées au fond de deux grottes à Cabo Blanco, Sahara Occidental, Mauritanie (GONZALEZ *et al.* 1994, GRAU *et al.*, 1994). Quelques otaries également peuvent mettre bas dans des grottes (otarie à fourrure de Guadalupe *Arctocephalus townsendi* : Peterson *et al.* 1968, otarie à fourrure de Nouvelle Zélande : CSORDAS & INGHAM, 1965 ; HARCOURT *et al.*, 1995) mais cette fréquentation est généralement occasionnelle par rapport à la majorité des femelles des colonies considérées. Chez l'otarie à fourrure de Guadalupe, par exemple, PETERSON *et al.* (1968) imputent l'utilisation de grottes pour la reproduction à la quasi-extinction de l'espèce dans les années '50 par l'industrie de la pelleterie. Les animaux tentant d'échapper à l'homme se seraient retranchés dans les endroits inaccessibles des îles tels que les grottes, ou alors l'élimination systématique des otaries installées sur les sites accessibles n'aurait laissé survivre que les individus qui utilisaient ces grottes. Chez cette otarie, installée parfois à plus de 25 m au fond d'une grotte, la thermorégulation (recherche de l'ombre) pourrait également jouer un rôle dans cette fréquentation.

Chez le phoque gris, les habitats choisis pour se reproduire dans le sud-ouest anglais semblent correspondre à un compromis entre les dangers de la mer et le dérangement humain. D'après BAINES (1994), l'utilisation de sites inaccessibles et plus particulièrement des grottes est clairement une réponse au dérangement par l'homme. En certains sites du Pays de Galles, bien que la production de petits augmente dans son ensemble, on observe une diminution des naissances en début de saison c'est-à-dire à la fin de l'été, période où la pression touristique est croissante : des petits bateaux emmènent les touristes visiter les sites et certains pénètrent à l'intérieur même des grottes plus de dix fois sur une journée ! BAINES observe également une diminution progressive de l'utilisation par les phoques des sites les plus dérangés au profit des sites inaccessibles. Plus localement, il note que lorsqu'ils se reproduisent sur les plages ouvertes, les phoques mettent bas en moyenne une semaine plus tard que dans les grottes. Ils préfèrent les plages de petite taille et s'installent systématiquement dans les recoins et à la périphérie plutôt qu'au centre de la plage (BAINES, 1994 ; BAINES *et al.*, 1995).

L'adoption d'un habitat aussi particulier que les grottes présente des conséquences importantes sur la vie sociale des pinnipèdes : chez l'otarie de Guadalupe comme chez le phoque gris, l'utilisation de grottes longues et étroites provoque la formation de groupes réduits, de l'ordre de 10 femelles gardées par un ou deux mâles (PETERSON *et al.*, 1968, cette étude). Tout comme chez les otaries de Guadalupe, les phoques gris mâles défendant une grotte ne

semblent pas se rencontrer souvent et les interactions agonistiques avec des mâles intrus sont rares. Chez le phoque moine par contre, l'entrée des grottes est large et la tolérance entre individus est nettement supérieure à celle observée chez le phoque gris (GRAU, 1997, *comm. pers.*). En conséquence, les groupes de reproduction de Cabo Blanco sont nettement plus denses et les grottes plus peuplées que celles de Cornouailles.

Le maintien à long terme de colonies de phoques gris réduites produisant un très faible nombre de petits et présentant généralement une mortalité juvénile importante pourrait être dû à une immigration ou en tout cas à des échanges régulateurs avec d'autres groupes. Ces petits ensembles de reproduction caractérisent le sud-ouest de l'Angleterre, le Pays de Galles et peut-être les côtes irlandaises mais aussi la Mer de Wadden allemande ainsi que la Bretagne. DAVIES (1953) reporte, au Pays de Galles, une colonie de 50 individus observée depuis 1916 bien qu'elle ne produise que 5 petits/an. Cet auteur mentionne que, tout comme chez les oiseaux, il pourrait exister un seuil numérique en deçà duquel la reproduction d'une colonie est erratique, peu fructueuse (mortalité élevée) ou n'a carrément pas lieu. En Mer d'Iroise, Bretagne, le groupe de phoques gris qui se reproduit à Molène depuis au moins 1973 est estimé à une cinquantaine d'individus (BEURIER, 1989) sans présenter d'accroissement net comme c'est par exemple le cas à Richel. En Cornouailles, les échanges qui permettent probablement le maintien des colonies se produisent notamment avec les phoques gris fréquentant les îles Scilly (BAINES, 1994 ; WESTCOTT, 1997). En Mauritanie, l'absence d'échange avec d'autres groupes de reproduction (la reproduction a lieu à échelle très réduite en Grèce et en Turquie, mais il n'y a probablement aucun transfert vers la colonie atlantique) explique en partie le pauvre développement des colonies du phoque moine à Cabo Blanco (en dehors du cadre de la mortalité de 1997).

Enfin, la saison de reproduction étalée des phoques gris du sud-ouest anglais (de juin jusqu'en décembre) est associée à des naissances sporadiques mais aussi à l'amalgame dans une même population d'un grand nombre de sites. Entre 1992 et 1994, BAINES *et al.* (1995) montrent qu'au Pays de Galles plus de 225 sites différents contribuent à la production annuelle d'environ 1300 petits. En Cornouailles, Westcott observe le phoque gris se reproduisant sur 8 plages et dans 50 grottes différentes, pour une production estimée à 130 petits en 1997 (WESTCOTT, 1997, *comm. pers.*). La cause de cette faible synchronisation des naissances reste inconnue. L'étalement des mises bas observé chez les pinnipèdes sous les latitudes tropicales, par exemple chez le phoque moine de Méditerranée dont les naissances peuvent être observées toute l'année (GONZALEZ *et al.*, 1994), est associé à la relative constance des conditions écologiques (surtout climat et ressources alimentaires). Bien qu'étant l'une des régions les plus douces de l'Angleterre au point de vue des températures, les Cornouailles présentent un balancement net des saisons qui ne justifie pas d'y considérer la régularité des conditions écologiques comme un facteur favorisant l'allongement de la saison de reproduction. Au contraire, la mortalité des blanchons y étant fortement corrélée au gros temps, l'étalement des nais-

sances permet indirectement d'éviter que toute la production d'une année ne soit noyée lors d'une période de tempête (WESTCOTT, 1997).

Bien que l'écologie de ces groupes fasse l'objet d'observations régulières, nous avons effectué la première description qualitative et quantitative de l'utilisation d'une grotte par le phoque gris en période de reproduction. D'une part, le comportement des individus y est fortement marqué par le rythme des marées : les adultes passent significativement plus de temps hors de la grotte et sont nettement plus actifs à marée basse. D'autre part, leur comportement est influencé par la topographie de la grotte qui limite la taille du groupe et lui impose une structure spatiale linéaire. Cette structure engendre une série de conséquences sociales telles que la limitation des interactions entre les femelles et le mâle subordonné suite à la position intercalée du mâle dominant. La probabilité élevée de reconnaissance inter-individuelle dans ce groupe très réduit permet d'expliquer la faible distance tolérée entre mâles résidents et les nombreuses interactions non agonistiques entre adultes des deux sexes.

*Although several studies focus(ed) on the ecology of these groups, we provide here the first quantitative description of the use of a cave by breeding grey seals. The behaviour of these seals is deeply influenced by the tidal cycle : adults spend significantly more time outside the cave and are far more active at low tide. Also, their behaviour is strongly influenced by the cave topography which limits the size and make-up of the group (linear spatial structure). One example of social consequence is the limitation of interactions between females and the subordinate male by the dominant male maintaining a central position. The high level of probability for an individual recognition in such a small group may explain the low inter-individual distance tolerated between resident males and the frequent non-agonistic interactions between adults of both sexes.*

### III. Budgets d'activité

En chacune des colonies étudiées, la situation de terrain a conditionné le protocole de prise de données à la base de l'établissement du budget d'activité des mâles et des femelles. Pour rappel, à l'Île de May, les données concernent des individus identifiés. A Litskyi et à Richel, la difficulté de reconnaître les phoques nous a amenée à établir le budget d'activité d'un mâle et d'une femelle en général. Le comportement des phoques dans ces trois colonies a été échantillonné par balayages instantanés. A Pendower, la taille réduite du groupe fréquentant la grotte nous a permis de relever en continu toutes les observations des individus identifiés. Le budget d'activité établi en Cornouailles constitue donc une mesure du comportement des phoques quand ils étaient présents à l'entrée de la grotte. Or les femelles atterrissent régulièrement à l'intérieur des grottes pour interagir avec leur petit. Pour prendre cette activité en compte, le budget de temps des femelles à l'entrée de la grotte de Rundle Cave a été nuancé par une série d'observations effectuées à l'intérieur de la grotte de B. Lesser Cave, plus accessible.

Dans tous les cas, nous avons évité de considérer comme unité statistique une petite portion de la journée (par exemple un bloc de balayages d'une demi-heure). En effet, bien que ce type de traitement s'observe dans la littérature (KOVACS, 1987 ; HALLER *et al.*, 1996), il nous a semblé indispensable de garder les journées comme des unités indivisibles. La durée de certains comportements tels que les sessions d'allaitement peuvent facilement dépasser la demi-heure ; dans ce cas, il paraît hasardeux de comparer un bloc de 30 minutes pendant la totalité duquel une femelle allaite avec un bloc de 30 minutes au cours duquel elle ne fait que dormir.

Tous ces budgets d'activité sont exprimés en pourcentage du temps d'observation. Nos journées d'observation durent au maximum 7 heures, 0,1 % correspond à un peu plus de 25 secondes. En outre, nos budgets d'activité sont exprimés en pourcentage du temps total, et non en pourcentage du seul temps passé à terre par les phoques, comme c'est le cas notamment pour les données présentées par ANDERSON & HARWOOD (1985). Ceci signifie qu'à l'Île de May et à Richel, où les individus suivis restent quasiment en permanence à portée de vue, les budgets d'activité représentent le comportement des animaux pendant toute la période d'observation, y compris lorsqu'ils sont dans l'eau. A Litskyi par contre, les animaux qui se rendent en mer (au-delà de la cuvette de marée centrale) sont rapidement perdus de vue car la distance est importante. Pour cette colonie, les proportions de temps consacrées aux différents comportements sont exprimées en pourcentage du temps passé par les phoques dans l'aire d'étude qui s'étend au maximum jusqu'à la cuvette. Le temps passé dans l'eau, et les comportements qui y sont effectués, sont donc sous-estimés.

**Tableau VI.** Budget d'activité des mâles. Les comportements et substrats sont définis au chapitre Matériel & Méthodes et exprimés en pourcentages moyens  $\pm$  l'erreur standard. La saison de reproduction est divisée en début des naissances (avant 25 % des naissances dans les aires d'étude), fin des naissances (après 75 % des naissances dans les aires d'étude) et milieu des naissances (entre ces dates). A Litskyi, l'absence d'identification individuelle ne permet pas de déterminer le temps passé dans l'eau par les phoques ; le temps passé dans la cuvette d'accès est une estimation minimale du temps passé dans l'eau\*. A Pendower, le budget d'activité est élaboré à partir des observations effectuées uniquement à l'extérieur de la grotte de Rundle Cave ; le temps passé en dehors de la grotte est une estimation minimale du temps passé dans l'eau car à l'intérieur de la grotte, les phoques peuvent être soit sur la plage soit dans l'eau de la cuvette\*\*.

*Activity budget of males. Behaviours and substrates are defined in the Methods chapter and expressed as mean percentages  $\pm$  the standard error. The breeding season was divided into early pupping (before 25 % of births in study areas), late pupping (after 75 % of births in study areas), and mid-pupping (between these dates). For Litskyi, the lack of individual recognition prevented us from estimating the time spent by seals in the water ; the time spent in the tidal pool is a minimum estimate of the time spent in water\*. For Pendower, the activity budget was calculated from observations outside Rundle Cave ; the time spent in the cave is a minimum estimate of the time spent in the water as inside the cave, the seals can be either emerged on the beach or immersed in the cave pool\*\*.*

<b>Ile de May, Ecosse, 1994, n = 24 ind-jours :</b> (fin des naissances)		
<b>Comportements</b>		
Repos	68,8 $\pm$ 3,1	
Alerte	12,8 $\pm$ 1,6	
Inter. agonistiques	8,6 $\pm$ 1,8	
Locomotion	3,5 $\pm$ 0,7	
Inter. sexuelles	6,3 $\pm$ 1,5	
<b>Substrats</b>		
Terre/végét./neige	42,5 $\pm$ 7,6	
Rochers	28,8 $\pm$ 6,3	
Cuvette I	14,8 $\pm$ 5,9	
Cuvette II	13,9 $\pm$ 4,8	
<b>Litskyi, Russie, 1992*, n = 7 journées :</b> (début et milieu des naissances)		
<b>Comportements</b>		
Repos	79,6 $\pm$ 3,4	
Alerte	12,5 $\pm$ 2,6	
Inter. agonistiques	2,6 $\pm$ 1,1	
Locomotion	4,5 $\pm$ 0,9	
Inter. sexuelles	0,7 $\pm$ 0,4	
<b>Substrats</b>		
Terre/végét./neige	74,5 $\pm$ 4,4	
Rochers	24,6 $\pm$ 4,5	
Cuvette I	0,8 $\pm$ 0,6	
Cuvette II		
<b>Richel, Mer de Wadden, 1995, n = 3 journées :</b>		
<b>Pendower, Cornwall, 1995**, n = 24 ind-jours :</b>		
<b>Comportements</b>	(milieu des naissances)	
Repos	53,0 $\pm$ 21,1	37,6 $\pm$ 5,1
Alerte	22,0 $\pm$ 8,2	12,7 $\pm$ 2,4
Inter. agonistiques	7,9 $\pm$ 5,3	7,4 $\pm$ 1,4
Locomotion	15,9 $\pm$ 10,4	35,4 $\pm$ 4,7
Inter. sexuelles	1,2 $\pm$ 1,7	
Autres inter.		6,9 $\pm$ 4,3
<b>Substrats</b>		
Terre/végét./neige		
Sable	97,5 $\pm$ 2,4	
Rochers		
Cuvette I/mer	8,8 $\pm$ 7,0	80,4 $\pm$ 3,7
Cuvette II		
Grotte		19,7 $\pm$ 3,7

L'ensemble de ces variations méthodologiques imposées par les conditions de terrain nous rendent prudente quant à l'utilisation de tests statistiques visant à quantifier les différences comportementales entre colonies. Ces différences peuvent être commentées sans qu'un niveau de signification chiffré y soit associé. Si des comparaisons statistiques entre budgets d'activité sont rencontrées dans la littérature, il est malheureusement fréquent de voir présenter des tests dont les conditions d'application ne sont pas remplies ou dont l'objet est discutable, par exemple lorsque des données ont été récoltées par plusieurs observateurs différents ou concernent des stades distincts de la saison de reproduction.

### III.1. Mâles

Une étude approfondie du comportement des phoques gris mâles dans une grande colonie écossaise (North Rona), de ses relations avec l'énergétique et de ses conséquences sur le succès reproducteur individuel a été récemment menée dans le cadre d'une thèse de doctorat (TWISS, 1991). Il était donc superflu de consacrer une large part de notre travail à l'étude comportementale des mâles à l'Ile de May. Dans cette colonie, nous n'avons mesuré le budget d'activité des mâles qu'en 1994 et la période des observations cette année-là correspond à la fin des naissances dans les aires d'étude. Dans les autres colonies étudiées, nous avons consacré une égale attention aux mâles et aux femelles.

Les budgets d'activité des mâles dans les différentes colonies étudiées sont présentés au **tableau VI**. Dans tous les sites, la majorité du temps est consacrée au repos. Le pourcentage de temps passé au repos par les mâles à Litskyi est le plus élevé (80 %) : au début et au milieu des naissances, les mâles sont peu actifs. La proportion du repos à l'Ile de May (les deux aires d'étude confondues) est intermédiaire : vers la fin des naissances, les accouplements commencent à se multiplier et le repos diminue (voir **fig. 20**). Les pourcentages de repos observés à Richel et à Pendower (53 % et 38 %) sont nettement plus faibles qu'ailleurs. A Richel, cette observation est en accord avec le fait que ce groupe présente un niveau d'activité général élevé ; les mâles y étant proportionnellement nombreux, ils sont amenés à tenter de gagner activement une place auprès d'une femelle reproductrice ; en outre, un certain nombre de mâles adultes de ce groupe interagissent avec des juvéniles. En Cornouailles, le faible temps de repos des mâles est probablement en partie un artefact lié au mode de prise de données : les animaux au repos dans l'eau attirent moins l'attention de l'observateur et les observations sont susceptibles d'être biaisées vers les comportements plus démonstratifs. Néanmoins, il est clair que les phoques de Rundle Cave passent la majorité de leur temps dans l'eau où, d'une manière générale, leur comportement apparaît plus dynamique qu'à terre. Vu la taille réduite des plages et leur utilisation pour les mises bas, les mâles atterrissent rarement dans ces grottes pendant la période des naissances (WESTCOTT, *données non publ.*, 1995). L'agressivité typique des mères envers les mâles lorsqu'ils s'approchent trop d'elles ou de leur petit est largement illustrée dans

**Tableau VII.** Données de la littérature concernant le budget d'activité des mâles et femelles. Toutes les valeurs sont en pourcentage du temps passé à terre uniquement. A des fins de comparaison entre études, les comportements ont été regroupés en catégories communes ; cependant, les interactions mère-petit relevées par LIDGARD ne concernent que l'allaitement et le jeu, tandis que la présentation, les contacts nasaux et les autres interactions de faible intensité sont incluses dans le repos. BONESS (1984)<sup>1</sup>, TINKER *et al.* (1995)<sup>2</sup>, HALLER *et al.* (1996)<sup>3</sup> et LIDGARD (*données non publ.*, 1995)<sup>4</sup> ont effectué des balayages instantanés d'individus identifiés (chaque balayage concerne un individu). ANDERSON & HARWOOD (1985)<sup>5</sup> ont effectué des balayages instantanés d'un groupe d'individus non identifiés (chaque balayage concerne le groupe). Pour comparaison, nos observations à l'île de May concernent 63612 balayages de femelles identifiées et 698 balayages de mâles identifiés.

*Literature data concerning the activity budget of adult males and females. All values are percentages of the time spent ashore only. To allow comparisons between studies, behaviours were regrouped into common categories ; however, mother-pup interactions observed by LIDGARD represent suckling and playing while presenting, nosing and other low active behaviours are included in resting. BONESS (1984)<sup>1</sup>, TINKER *et al.* (1995)<sup>2</sup>, HALLER *et al.* (1996)<sup>3</sup> and LIDGARD (*unpubl. data*, 1995)<sup>4</sup> used instantaneous scan sampling of identified animals (each scan concerns one individual). ANDERSON & HARWOOD (1985)<sup>5</sup> used instantaneous scan sampling on a group of unidentified animals (each scan concerns the group of individuals). Our observations at the Isle of May concern 63612 scans of identified females and 698 scans of identified males.*

<b>Mâles :</b>	Monachs I., Ecosse, 1975 n = 1519 balayages <sup>5</sup> ; (début, milieu et fin des naissances)	North Rona, Ecosse, 1979 n = 853 balayages <sup>5</sup> ; (milieu et fin des naissances)	Sable I., Canada, 1976 n = 27946 balayages <sup>1</sup> ; (début et milieu des naissances)	Amet I., Canada, 1992-93 n = 27390 balayages <sup>2</sup> ; (début, milieu et fin des naissances)
<b>Comportements</b>				
Repos	68,6	74,6	75,9	72,0
Alerte	18,0	14,9	12,9	18,6
Inter. agonistiques	5,1	3,4	6,3	3,9
Locomotion	4,8	3,6	2,1	4,3
Inter. sexuelles	3,3	4,3	2,8	1,3
<b>Sustrat</b>	<b>Sable</b>	<b>Plateau herbeux</b>	<b>Sable</b>	<b>Banquise associée à l'île</b>
Mer	63,1	0	0	44,0
<b>Femelles :</b>	Monachs I., Ecosse, 1979 n = 1519 balayages <sup>5</sup> ; (début, milieu et fin des naissances)	North Rona, Ecosse, 1975 n = 853 balayages <sup>5</sup> ; (milieu et fin des naissances)	Donna Nook, Angleterre, 1995, n = 17693 balayages <sup>4</sup> ; (début, milieu et fin des naissances)	Amet I., Canada, 1992-93-94 n = 82500 balayages <sup>3</sup> ; (début, milieu et fin des naissances)
<b>Comportements</b>				
Repos	73,3	82,8	90,5	72,6
Alerte	15,0	10,2	2,5	11,2
Inter. agonistiques	1,4	1,0	1,1	2,0
Inter. avec petit.	4,7	3,0	4,6	12,1
Locomotion	4,6	1,3	1,1	2,4
Inter. sexuelles	1,0	0,6	0,2	0,8
<b>Sustrat</b>	<b>Sable</b>	<b>Plateau herbeux</b>	<b>Sable</b>	<b>Banquise associée à l'île</b>
Mer	51,2	0	0	12,0



ce cas par les puissantes vocalisations de menaces (hululements et menaces grognées et toussées) qui montent souvent de la grotte lorsqu'un mâle s'y aventure.

En ce qui concerne le temps passé en alerte, il est très comparable dans les différents sites étudiés (13 %), à l'exception de Richel où les mâles semblent plus nerveux. Le faible rapport des sexes peut expliquer la tension qui règne chez ces mâles. A Pendower, le rapport des sexes est également faible mais ne concerne que deux mâles qui se connaissent visiblement bien, en tout cas à l'échelle d'une saison, et n'ont forcément qu'un concurrent principal à surveiller. Cette situation particulière pourrait limiter la nervosité générale des animaux malgré le faible degré de polygynie apparent.

Le pourcentage de temps passé en interactions agonistiques est comparable entre sites (7 à 9 %), à l'exception de Litskyi, où il est nettement plus faible. A nouveau, le fait que les observations en Russie concernent le début de la saison est à prendre en compte à ce niveau, ainsi que pour le faible pourcentage d'interactions sexuelles. La densité relativement faible du groupe de reproduction russe (voir Résultats & Discussion, partie VI) peut également expliquer cette agressivité réduite.

En accord avec la littérature, nos observations illustrent la relation entre le rapport des sexes et les interactions sexuelles des mâles : plus leur nombre relatif est élevé, moins ils parviennent à passer du temps en accouplements et tentatives d'accouplement. Le temps passé par les mâles en interactions sexuelles vers la fin des naissances à l'Île de May, où le nombre de femelles par mâle est particulièrement élevé, est de l'ordre de 6 % ; à North Rona, le rapport des sexes est un peu moins élevé et la proportion de temps consacré par les mâles aux comportements sexuels est de l'ordre de 4,5 % ; cette relation se vérifie encore aux îles Monachs et à Sable Island (ANDERSON & HARWOOD, 1985). A Richel, bien que le rapport des sexes soit comparable à celui de Sable Island, le temps passé par les mâles en interactions sexuelles est plus faible. Le jeune âge des mâles de Richel (voir note<sup>18</sup> page 421), pourrait expliquer leur manque d'expérience et leur succès relativement faible dans les tentatives d'interactions sexuelles mais l'irrégularité de ces comportements joue peut-être également un rôle pour expliquer ce faible pourcentage, le nombre d'heures d'observation à Richel étant réduit. En Cornouailles, aucun accouplement n'a été observé. Ils sont peut-être accomplis en dehors de l'aire d'étude, par exemple dans la crique de Zawn Kellys ou dans la cuvette intérieure de la grotte, comme observé à Rundle Cave et dans d'autres grottes par WESTCOTT : la totalité de 14 accouplements observés se produisent dans l'eau et à l'intérieur des grottes (WESTCOTT, *données non publ.*, 1995). Une alternative est que des accouplements ont lieu dans l'aire d'étude mais sont trop discrets pour être observés ; néanmoins, ceci est peu probable vu la durée moyenne des accouplements (voir Résultats & Discussion, partie II). Dans tous les cas, la nature sexuelle des interactions de jeu entre mâles et femelles à l'entrée de la grotte de Rundle Cave est apparente et ces comportements sont repris dans la catégorie



des interactions autres qu'agonistiques. Le pourcentage pour cette catégorie est comparable à celui des comportements sexuels à l'Ile de May.

Les mâles de l'Ile de May et de Litskyi passent approximativement le même pourcentage de temps à se déplacer sur les sites. En effet, bien que le site russe soit plus ouvert, les mâles de ces deux aires alternent régulièrement entre leur position à terre et l'eau. A Richel par contre, la locomotion est nettement plus importante, en accord avec la faible densité du groupe, sa topographie très ouverte et son niveau d'activité général élevé. A Pendower, les mâles séjournant principalement dans l'eau s'y déplacent énormément. Dans ce cadre, il faut noter que la locomotion aquatique des pinnipèdes est beaucoup moins coûteuse en énergie que la locomotion terrestre caractérisant la plupart des déplacements observés dans les autres colonies.

Les mâles observés à l'Ile de May à la fin des naissances passent environ un tiers de leur temps dans l'eau. A Litskyi, les limites de l'aire d'étude biaisent le temps passé dans l'eau vers des valeurs faibles (voir plus haut). A Richel, les mâles sont essentiellement terrestres tandis qu'à Pendower, ils sont essentiellement aquatiques avec probablement moins de 20 % du temps passé hors de l'eau. A l'Ile de May comme à Litskyi, les mâles passent rarement la majorité de leur temps dans les rochers, ce substrat ne constituant le plus souvent qu'une zone de transit entre la terre et la mer.

Lors de la comparaison du budget d'activité du phoque gris en différentes colonies (à Sable Island, à North Rona et aux îles Monachs), ANDERSON & HARWOOD (1985) mettent en évidence de manière quantitative le fait que, dans certains sites, les phoques passent une partie de leur temps dans la mer, tandis qu'ailleurs, ils restent à terre pendant toute la durée des observations, fréquentant éventuellement des mares d'eau stagnante (**tableau VII**). Pour ces auteurs, cette différence serait due à la distance à parcourir entre les groupes de reproduction et la mer : à North Rona ainsi qu'à Sable Island les individus, qui sont installés jusqu'à 200 m du rivage, ne vont pas dans la mer pendant la saison de reproduction ; aux îles Monachs par contre, les individus sont installés à moins de 50 m du rivage et se rendent régulièrement dans l'eau. En accord avec cette logique, les mâles qui se reproduisent sur la banquise d'Amet Island passent une proportion importante de leur temps dans l'eau qu'ils rejoignent aisément par des trous et fractures dans la glace (TINKER *et al.*, 1995). Ceux de Donna Nook se retrouvent par contre « portés » par les marées hautes de vives eaux à plus d'un kilomètre du rivage et ne se rendent pas à l'eau avant la marée haute suivante (LIDGARD, 1996). Néanmoins, il est peu probable que la distance soit le seul facteur déterminant si un phoque gris se rend dans la mer durant sa période de reproduction. Dans le cadre de nos observations, on note par exemple que les phoques de Richel, qui sont installés au maximum à quelques dizaines de mètres du bord de l'eau, n'y passent que très peu de temps (moins de 10 % du temps d'observation). A l'île de May, une importante variabilité individuelle est observée et, parmi les mâles installés à des distances moyennes (de 10 à 40 m) des grandes cuvettes de marée, certains vont régulièrement

rejoindre l'eau tandis que d'autres resteront constamment à terre (idem pour les femelles, voir plus loin). A Pendower, les phoques gris présentent un comportement essentiellement aquatique et la topographie du site (grotte longue et étroite), plus que la distance entre les positions défendues par les mâles et la mer, permet d'expliquer le faible pourcentage de temps qu'ils passent à terre.

Le deuxième facteur évoqué par ANDERSON & HARWOOD (1985) est la topographie qui explique en partie les variations du rapport des sexes entre colonies. Ces deux éléments (distance entre les aires de reproduction et la mer et topographie générale du site de reproduction) permettent d'interpréter une bonne partie des différences d'activité entre colonies : quand des déplacements ont lieu, c'est essentiellement vers les points d'eau (influence sur le pourcentage de temps passé en locomotion) ; ces mouvements sont l'occasion d'une multiplication des rencontres agonistiques (influence sur le pourcentage d'alertes et d'interactions agonistiques) mais aussi des investigations de la réceptivité des femelles par les mâles (influence sur le pourcentage d'interactions sexuelles) (BONESS, 1984 ; ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; TINKER *et al.*, 1995).

Enfin, il faut rappeler l'importante variabilité individuelle dans le comportement des mâles. Leur localisation sur le site a une incidence importante sur leurs interactions agonistiques notamment, les mâles installés au niveau des points de passage affrontant un plus grand nombre d'intrus (ANDERSON & FEDAK, 1985). A Amet Island, TINKER *et al.* (1995) notent que les mâles consacrent la plupart de leur temps au repos ou à séjourner dans l'eau mais ce sont aussi ces catégories comportementales qui présentent la plus grande variabilité individuelle. Les variations d'activité au cours du temps sont également considérables chez un même individu, certains mâles d'Amet passant des journées entières sur la glace, mais patrouillant régulièrement dans l'eau d'autres jours. Dans cette colonie, le séjour des mâles dans l'eau s'explique partiellement par la proportion de femelles qui s'y trouvent et qui varie elle-même, notamment avec la marée.

Les budgets d'activité des mâles sont en accord avec la littérature, ou s'en différencient dans une mesure explicable par des caractéristiques sociales (notamment densité et rapport des sexes) et topographiques (notamment distance des aires de reproduction à l'eau et accessibilité) des colonies considérées. Nos données étendent la gamme des variations connues dans le comportement du phoque gris en période de reproduction.

*The activity budgets of males are comparable with the literature. When differences do occur, they can be explained by the social (density and sex-ratio) and topographic (accessibility and distance between water and breeding areas) features of the colony. Our observations increase the current range of known variation in grey seal breeding behaviour.*

**Tableau VIII.** Budget d'activité des femelles. Les comportements et substrats sont définis au chapitre Matériel & Méthodes et exprimés en pourcentages moyens  $\pm$  l'erreur standard. La saison de reproduction est divisée en début des naissances (avant 25 % des naissances dans les aires d'étude), fin des naissances (après 75 % des naissances dans les aires d'étude) et milieu des naissances (entre ces dates). A Litskyi, l'absence d'identification individuelle ne permet pas de déterminer le temps passé dans l'eau par les phoques ; le temps passé dans la cuvette d'accès est une estimation minimale du temps passé dans l'eau\*. A Pendower, le budget d'activité est élaboré à partir des observations effectuées à l'extérieur de la grotte de Rundle Cave et à l'intérieur de la grotte de B. Lesser Cave ; le temps passé en dehors de la grotte de Rundle Cave est une estimation minimale du temps passé dans l'eau car à l'intérieur de la grotte, les phoques peuvent être soit sur la plage soit dans la cuvette\*\*.

*Activity budget of females. Behaviours and substrates are defined in the Methods chapter and expressed as mean percentages  $\pm$  the standard error. The breeding season was divided into early pupping (before 25 % of births in study areas), late pupping (after 75 % of births in study areas, and mid-pupping (between these dates). For Litskyi, the lack of individual recognition prevented us from estimating the time spent by seals in the water ; the time spent in the tidal pool is a minimum estimate of the time spent in water\*. For Pendower, the activity budget was calculated from observations outside Rundle Cave and inside B. Lesser Cave ; the time spent outside Rundle Cave is a minimum estimate of the time spent in the water as inside the cave, the seals can be either emerged on the beach or immersed in the cave pool\*\*.*

		Ile de May, Ecosse, 1994, 95 et 96, n = 778 ind-jours : (début, milieu et fin des naissances)	
<b>Comportements</b>			
Repos		76,4 $\pm$ 0,4	
Alerte		12,3 $\pm$ 0,3	
Inter. agonistiques		2,3 $\pm$ 0,1	
Inter. avec petit		6,6 $\pm$ 0,2	
Locomotion		2,2 $\pm$ 0,1	
Inter. sexuelles		0,3 $\pm$ 0,1	
<b>Substrats</b>			
Terre/végét./neige		51,6 $\pm$ 1,5	
Rochers		20,8 $\pm$ 1,1	
Cuvette I		24,8 $\pm$ 1,1	
Cuvette II		2,8 $\pm$ 0,4	
		Litskyi, Russie, 1992* n = 7 journées	Ile de May, Ecosse, 1995 et 1996, n = 318 ind-jours : (début et milieu des naissances)
<b>Comportements</b>			
Repos		65,9 $\pm$ 4,1	78,0 $\pm$ 0,6
Alerte		15,7 $\pm$ 2,6	11,1 $\pm$ 0,4
Inter. agonistiques		3,3 $\pm$ 1,1	2,4 $\pm$ 0,1
Inter. avec petit		3,4 $\pm$ 1,5	6,3 $\pm$ 0,3
Locomotion		11,5 $\pm$ 3,1	2,3 $\pm$ 0,2
Inter. sexuelles		0,3 $\pm$ 2,2	0,01 $\pm$ 0,01
<b>Substrats</b>			
Terre/végét./neige		85,2 $\pm$ 6,9	47,5 $\pm$ 2,3
Rochers		14,1 $\pm$ 6,4	18,6 $\pm$ 1,6
Cuvette I		0,7 $\pm$ 0,8	30,5 $\pm$ 1,9
Cuvette II			3,5 $\pm$ 0,7
		Richel, Mer de Wadden, 1995, n = 3 journées : (milieu des naissances)	Pendower, Cornwall, 1995**, n = 49 ind-jours : (milieu des naissances)
<b>Comportements</b>			
Repos		53,0 $\pm$ 13,4	37,3 $\pm$ 2,6
Alerte		17,3 $\pm$ 6,9	30,8 $\pm$ 1,9
Inter. agonistiques		7,9 $\pm$ 5,1	9,4 $\pm$ 1,5
Inter. avec petit.		12,1 $\pm$ 4,8	0,6 $\pm$ 0,2
Locomotion		8,9 $\pm$ 3,7	18,2 $\pm$ 2,1
Inter. sexuelles		0,7 $\pm$ 1,0	
Autres inter.			3,9 $\pm$ 0,6
<b>Substrats</b>			
Terre/végét./neige			50,1 $\pm$ 2,7
Sable		91,1 $\pm$ 8,5	
Rochers			18,8 $\pm$ 1,9
Cuvette I/mer		8,9 $\pm$ 8,5	59,9 $\pm$ 3,9
Cuvette II			26,2 $\pm$ 2,0
Grotte			4,0 $\pm$ 0,9

### III.2. Femelles

Les budgets d'activité des femelles dans les différentes colonies que nous avons étudiées sont présentés au **tableau VIII**. Tout comme pour les mâles, le repos est le comportement le plus représenté. Des valeurs plus faibles du temps passé au repos sont observées à Litskyi qui peuvent s'expliquer par la topographie de la baie : la distance entre la mer et les emplacements de mise bas est importante et se traduit par une proportion élevée du temps passé en locomotion par les femelles arrivant sur les sites en début de saison. Ces déplacements des femelles sont l'occasion de rencontres agonistiques ainsi que d'investigations sexuelles par les mâles, justifiant un certain niveau d'alerte. Ce processus s'observe à Richel de manière encore plus nette : la locomotion est légèrement inférieure à celle observée à Litskyi, les femelles étant installées à des distances réduites du rivage (quelques dizaines de mètres), mais elle est associée à un pourcentage élevé d'alertes, d'interactions agonistiques et d'interactions sexuelles. Ces dernières interactions sont également à mettre en rapport avec le faible rapport des sexes à Richel : le harcèlement de la part des mâles est élevé.

À Pendower, le comportement très aquatique des femelles est illustré par le faible pourcentage de temps passé au repos et par l'importance de la locomotion (nage essentiellement). La proportion notable de temps passé en interactions agonistiques peut s'expliquer par le très faible rapport des sexes mais aussi par la topographie du site : la grotte longue et étroite provoque un rapprochement des individus reproducteurs et de fréquentes démonstrations d'agressivité (de faible intensité) mâle-femelle (à l'entrée de la grotte) et femelle-femelle (à l'intérieur de la grotte). À la fois le faible rapport des sexes, le rapprochement des phoques dans un espace restreint et les dérangements d'origine humaine (observateurs, touristes se promenant sur la falaise parfois accompagnés de chiens, *surfers* et autres kayaks débouchant dans la baie) peuvent être à l'origine du niveau d'alerte très élevé de ces femelles. Enfin, les femelles de Pendower se caractérisent par une proportion importante d'interactions non agressives. Une bonne partie de ces interactions qui s'observent entre mâles et femelles sont de nature ludique avec une connotation sexuelle (voir plus haut).

Le temps que les mères consacrent à leur petit est de l'ordre de 6,5 % à l'Île de May, ce qui est intermédiaire entre les valeurs observées dans d'autres colonies britanniques<sup>20</sup> comme North Rona, les îles Monachs (de l'ordre de 2 à 3 %, ANDERSON & HARWOOD, 1985) ou Donna Nook (4,6 % de temps passé à allaiter et à jouer avec le petit, la présentation au petit et les contacts nasaux n'étant pas inclus, LIDGARD, 1996) et celles observées à Amet Island (de l'ordre

<sup>20</sup> Pour comparer nos observations (exprimées en pourcentage du temps total d'observation) aux données de la littérature (exprimées en pourcentage du temps passé à terre uniquement), il faut rapporter le pourcentage d'interactions mère-petit au temps total d'observation, étant entendu que ces comportements sont essentiellement effectués hors de l'eau.

de 10 %, HALLER *et al.*, 1996) (**tableau VII**). Dans ce dernier groupe, les femelles semblent passer significativement plus de temps à allaiter leur petit que dans les colonies terrestres, ce qui a été associé à la période de lactation condensée suite à l'instabilité de la banquise. A Litskyi, le pourcentage d'interactions mère-petit est de l'ordre de 3 % tandis qu'il est nettement supérieur (plus de 10 %) à Richel et nettement inférieur (moins de 1 %) à Pendower. A Richel, on peut penser que l'instabilité du site, fréquemment balayé par les tempêtes d'hiver emportant quasiment tous les blanchons (voir Résultats & Discussion, partie II), favorise les femelles présentant une période de lactation condensée par augmentation de la proportion quotidienne de temps passé à allaiter. Malheureusement, nos observations limitées dans le temps ne nous ont pas permis d'estimer la durée moyenne de la période de lactation sur ce site. On peut également rappeler que la colonie de Richel est récente et que les femelles présentent probablement une moyenne d'âge relativement faible. Il est possible que le comportement maternel moyen sur le site soit influencé par l'âge de ces femelles (à l'Ile de May, nous observons une influence significative de l'âge des femelles sur le pourcentage de temps passé à allaiter, plus important chez les femelles plus jeunes, voir plus loin dans ce chapitre). Un troisième facteur peut être évoqué qui concerne la stratégie comportementale des mâles : dans certaines colonies au rapport des sexes faible, ils tendent à effectuer individuellement la « garde rapprochée » d'une femelle et de son petit. Bien que la restriction directe des déplacements des femelles par les mâles ne semble pas d'application chez le phoque gris, le fait de rester volontairement à proximité de leur petit pourrait constituer pour ces mères un moyen de limiter leur harcèlement par les mâles ; toute femelle quittant son petit semble en effet perçue comme potentiellement réceptive et fait l'objet d'une investigation sexuelle. La limitation des mouvements d'une femelle pourrait avoir, pour conséquence indirecte, une augmentation des contacts mère-petit expliquant l'importante proportion de ces interactions à Amet Island et à Richel. A Pendower, les femelles étant très souvent dans l'eau, elles interagissent peu avec leur progéniture mais le très faible pourcentage de ces interactions est probablement en partie lié au temps d'observation réduit à l'intérieur de la grotte par rapport au temps d'observation à l'entrée, où les petits ne sont jamais observés.

Dans les colonies denses de North Rona, de Sable Island ou de Donna Nook, les femelles sont très sédentaires et ne se rendent généralement pas en mer pendant toute la durée de leur lactation. On a vu que la topographie, la distance entre les petits et le rivage, la densité des phoques sur le site et le rapport des sexes influençant la stratégie comportementale des mâles peuvent expliquer cette mobilité réduite des mères. Les femelles de ces colonies se déplaçant peu sont aussi celles qui ont le moins d'échanges agonistiques.

Par contre, les femelles que nous avons observées à West Rona et à Tarbet (sites présentant approximativement la même disponibilité en eau) passent plus d'un tiers de leur temps dans l'eau. En comparant trois sites de l'Île de May se distinguant nettement par leur disponibilité en eau — la plage de galets de Pilgrim's Haven, le « cirque » rocheux de Rona Rocks et le plateau herbeux de Rona Top — KOVACS (1987) observe des différences dans le budget d'activité des mères. Ces différences peuvent s'expliquer par le pourcentage de temps que les femelles passent dans l'eau, et ce pourcentage semble en grande partie déterminé par la nature du site : près de la moitié des femelles observées à Rona Top (à plusieurs centaines de mètres du rivage) restent sédentaires pendant toute la lactation ; en moyenne, elles ne passent que 25 % du temps loin de leur petit. Par contre, sur la plage de Pilgrim's (le rivage n'est qu'à quelques dizaines de mètres ou moins), les femelles passent en moyenne plus de 50 % du temps dans la mer. À Rona Rocks, la situation est intermédiaire, certaines femelles se reposant longuement dans les cuvettes d'eau stagnante et d'autres visitant régulièrement la mer. Paradoxalement, seuls les pourcentages moyens de temps passé par les femelles en locomotion et en interactions agonistiques ne diffèrent pas entre les sites étudiés par KOVACS alors que ce sont justement les deux catégories comportementales qui nous paraissent les plus influencées par la fréquence et la nature des trajets entre le petit et l'eau. Ces comportements varient entre les mères installées dans nos aires d'étude de West Rona et de Tarbet (voir plus loin dans ce chapitre), malgré la subtilité des différences topographiques entre ces sites (TWISS *et al.*, 1997).

À Richel, malgré la proximité du rivage, la faible densité des animaux et la topographie très ouverte, les femelles passent moins de 10 % de leur temps dans l'eau. La même remarque s'applique aux femelles d'Amet Island qui ne passent que 12 % du temps dans l'eau (HALLER *et al.*, 1996) et peut-être aussi aux femelles se reproduisant sur la banquise du St.-Laurent étudiées à l'aide de sondes TDR et qui ne passent qu'une moyenne de 20 % de leur temps dans l'eau (LYDERSEN *et al.*, 1994a). Il est possible que la garde individuelle de chaque mère par un mâle la pousse à limiter ses trajets vers l'eau pour éviter d'accroître les interactions agonistiques déclenchées par tout déplacement. Par contre, les femelles qui se reproduisent à Froan, en Norvège, au niveau de nombreux petits îlots éparpillés sur une surface approximative de 400 km<sup>2</sup>, passent plus de 90 % du temps dans l'eau (SMISETH & LORENTSEN, 1995). Ici, il faut peut-être prendre en compte la pression de chasse par l'homme qui se perpétue en Norvège depuis plusieurs siècles et qui pourrait avoir modelé le comportement des pinnipèdes pour lesquels rester dans l'eau constitue une mesure de sécurité. Parmi les colonies étudiées dans notre travail et celles citées dans la littérature, les femelles de Pendower passent également une très large proportion de leur temps dans l'eau (plus de 60 %) probablement liée à la nature du site de reproduction (grotte) combinée à la pression de dérangement. Ailleurs, comme pour les mâles, les femelles que nous avons observées partagent la majorité de leur temps entre le substrat principal (Île de May : terre-végétation, Litskyi : neige, Richel : sable) et l'eau tandis que les zones rocheuses sont moins utilisées (zones de transit entre la mer et l'emplacement du petit).

Les budgets d'activité moyens des mères dans les groupes de phoques gris que nous avons visités s'accordent avec la littérature, modulés par les caractéristiques sociales et topographiques des sites. Parmi les influences sociales qui engendrent des variations du bilan d'activité des femelles entre colonies, nous insistons sur la stratégie de reproduction des mâles qui peut prendre la forme d'une garde individuelle des paires mère-petit. Cette tendance, rarement évoquée chez le phoque gris (VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990, CAUDRON, 1997), s'observe de manière beaucoup plus poussée chez des phocidés se reproduisant dispersés sur la banquise (phoque crabier : SINIFF *et al.*, 1979, phoque à capuchon : MCRÆ & KOVACS, 1994). Chez le phoque gris, les mères sont relativement agressives et il est peu probable que leurs mouvements soient complètement restreints par les mâles. Néanmoins, les mères individuellement gardées pourraient volontairement limiter leurs déplacements, immédiatement détectés par le mâle, pour éviter un certain nombre d'interactions agonistiques coûteuses en énergie. En outre, la proximité d'un mâle pourrait être perçue comme une menace et accroître le comportement de défense du petit par la mère. Ceci expliquerait la limitation des séjours dans l'eau et la présence accrue de ces femelles auprès de leur petit.

*The activity budget of adult females in the breeding groups is also determined by the social and topographic characteristics of each site. One of the social variables that induces variation in females activity budget between colonies is the trend for males to develop an individual mate guarding strategy. This trend is rarely mentioned in the grey seal (VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990; CAUDRON, 1997) and is much more obvious in ice-breeding species where the colony is widely dispersed (crabeater seal : SINIFF *et al.*, 1979, hooded seal : MCRÆ & KOVACS, 1994). In the grey seal, mothers are quite aggressive and their movements are probably not completely restricted by males. However, individually guarded mothers could intentionally reduce their movements, immediately detected by the guarding male, in order to limit costly agonistic interactions. Also, the proximity of a male could be considered as a threat by the female and increase the time spent in defence of her pup. This would explain the low proportion of time spent by these mothers in the water and the higher proportion of time spent with their pup.*



### III.3. Petits

Le comportement des petits en période d'allaitement observés à l'Île de May en 1995 et 1996 a été classé en trois catégories : l'activité, associée à une dépense d'énergie, le repos, correspondant à un coût énergétique nul ou réduit, et l'alimentation, constituant l'apport d'énergie (**tableau IX**). Nous observons que les petits consacrent près de 3,7 % de leur temps à s'alimenter et le temps qu'ils passent au repos est environ deux fois supérieur au temps passé en activité. Malgré l'importante proportion de temps passé dans l'eau par leur mère (environ 30 %), les petits de l'Île de May ne restent en moyenne que 4 % de leur temps dans l'eau des différents cuvettes.

**Tableau IX.** Budget d'activité des petits à l'Île de May (cette étude), à Froan en Norvège (SMISETH & LORENTSEN, 1995) et à Donna Nook en Angleterre (LIDGARD, *données non publ.*, 1995). Les comportements et substrats sont définis au chapitre Matériel & Méthodes et exprimés en pourcentages moyens  $\pm$  l'erreur standard. Les données de SMISETH & LORENTSEN\* correspondent, pour la mesure du temps passé dans l'eau et en alimentation, à 31 paires mère-petit observées une journée chacune, et pour la mesure du temps passé au repos et en activité, à 25 paires mère-petit. Nos observations concernent 92 paires mère-petit observées au cours de plusieurs journées et correspondent à 47663 balayages de petits identifiés tandis que les données de LIDGARD\*\* correspondent à 16893 balayages de petits identifiés. Le temps consacré par les petits norvégiens aux différents comportements est exprimé en pourcentage du temps passé à terre uniquement.

*Activity budget of pups for the Isle of May (this study), for Froan in Norway (SMISETH & LORENTSEN, 1995) and for Donna Nook in England (LIDGARD, unpubl. data, 1995). Behaviours and substrates are defined in the Methods chapter and expressed as mean percentages  $\pm$  the standard error. SMISETH & LORENTSEN data\* correspond to 31 mother-pup pairs observed one day each to estimate the time spent in the water and suckling, and to 25 mother-pup pairs to estimate the time spent resting and active. Our observations concern 92 mother-pup pairs observed several days each and correspond to 47663 scans of identified pups while LIDGARD\*\* data correspond to 16893 scans of identified pups. The time spent by Norwegian pups to each behaviour is expressed as percentage of the time spent ashore only.*

Comportements	Froan, Norvège, 1992, n = 25 à 31 paires père-petit* : (milieu des naissances)	Île de May, Ecosse, 1995 et 1996 n = 546 ind-jours : (milieu des naissances)	Donna Nook, Angleterre 1995, n = 641 sessions de balayage d'1 heure** : (milieu des naissances)
Repos	67,4	64,9 $\pm$ 0,6	74,7
Activité	32,6	31,3 $\pm$ 0,6	20,3
Alimentation	2,3	3,8 $\pm$ 0,2	4,9
<b>Substrats</b>			
Terre/végétation		59,5 $\pm$ 2,0	
Rochers		36,4 $\pm$ 1,9	
Cuvette I		3,8 $\pm$ 0,5	
Cuvette II		0,3 $\pm$ 0,1	
Eau	7,6	4,1	0



D'une manière générale, les jeunes phoques gris sont la plupart du temps immobiles ce qui leur permet probablement de conserver un maximum de l'énergie assimilée sous forme de lait (KOVACS, 1987 ; BOWEN, 1991). WORTHY (1987) mesure une diminution moyenne du coût énergétique de la maintenance de 12 petits phoques gris de l'ordre de 40 % lorsqu'ils dorment. La limitation des déplacements des petits est également associée à l'agressivité des adultes, qui, chez plusieurs espèces de pinnipèdes, provoque une part non négligeable de la mortalité juvénile (voir comparaison de la précocité des petits chez les lions de mer d'Australie et de Nouvelle-Zélande *Phocarcos hookeri* en rapport avec l'agressivité des mâles, MARLOW, 1975).

KOVACS (1987) estime que les petits phoques gris sont nourris en moyenne 4 à 5 fois / 24 heures, à intervalles de 5 à 6 heures. En captivité, KASTELEIN & WIEPKEMA (1988) relèvent un intervalle irrégulier de 2 à 5 heures entre sessions d'allaitement tandis que les mères étudiées par LYDERSEN *et al.* (1994a) sur la banquise du St.-Laurent semblent nourrir leur petit toutes les 2 à 3 heures. Lorsqu'ils ne sont pas endormis ni en train de téter, l'activité des petits consiste en des déplacements peu fréquents et assez lents sur les sites de reproduction. Il s'agit de mouvements, erratiques ou en rapport avec les déplacements de la mère vers les points d'eau (voir plus loin dans ce chapitre), des jeux solitaires dans ou hors de l'eau, avec éventuellement manipulation d'un objet comme un morceau de bois ou d'algue, des jeux interactifs avec leur mère dans ou hors de l'eau, des mouvements de confort, des contorsions et des changements de position. Plus rarement, des comportements agressifs sont adressés à d'autres petits, à des adultes, à l'homme ou à des oiseaux se promenant entre les phoques (FODGEN, 1971 ; WILSON, 1974 ; KOVACS, 1987 ; cette étude). Les jeunes en période d'allaitement interagissent très rarement entre eux bien que les immatures de 6 mois à 5 ans jouent souvent ensemble (WILSON, 1974 ; WILSON *et al.*, 1985). Cette absence d'interactions entre petits non sevrés, qui illustre leur développement social réduit, permet de limiter leurs dépenses énergétiques et d'éviter la confusion des mères quant à l'identité de leur progéniture. En effet, les jeux induisent des déplacements des petits et éventuellement un mélange de leurs odeurs (voir Résultats & Discussion, partie V).

Les petits phoques gris observés par SMISETH & LORENTSEN (1995) à Froan, Norvège, passent en moyenne un peu plus de temps dans l'eau que ceux observés dans le cadre de notre étude à l'Île de May (7,6 % contre 4,1 %) ce qui peut être en rapport avec la faible densité de ce groupe. Le danger que les petits se fassent molester en se déplaçant vers l'eau y est réduit. En outre, le comportement des mères à Froan est plus aquatique que dans toute autre colonie du phoque gris. Chez les phoques marbrés et barbus, les petits en période de d'allaitement passent en moyenne 50 % de leur temps dans l'eau (LYDERSEN *et al.*, 1993 ; LYDERSEN & HAMMILL, 1993a et b ; LYDERSEN *et al.*, 1994b) et un petit phoque moine de Méditerranée y passe 85,1 % du temps (GAZO, 1996), tandis que les petits phoques du Groenland vont rarement dans l'eau pendant la période d'allaitement (LYDERSEN & KOVACS, 1993).

Lorsqu'ils sont à terre, les petits phoques gris norvégiens passent environ 2,5 % de leur temps à téter (soit un peu moins qu'à l'Île de May) mais, de manière tout à fait similaire à nos observations, ils consacrent le reste du temps au repos (pour deux tiers) et à une activité réduite (pour un tiers, SMISETH & LORENTSEN, 1995). Ceux observés en 1995 à Donna Nook par LIDGARD (*données non publ.*, 1995) ne se rendent jamais à l'eau. En conséquence, ils passent un peu plus de temps à se reposer et un peu moins en activité. Le temps qu'ils passent à s'alimenter est légèrement supérieur à celui relevé dans les autres colonies, en accord avec l'hypothèse d'une période de lactation condensée dans cette colonie (LIDGARD, 1996). En captivité, deux petits phoques gris observés par KASTELEIN *et al.* (1994 et 1991) passent environ 65 % (soient deux tiers) de leur temps à se reposer.

Bien que la variabilité du comportement des petits phoques gris pendant la lactation aie fait l'objet d'une étude poussée à l'Île de May (KOVACS, 1987, voir plus loin dans ce chapitre), peu d'informations permettent de comparer leur activité entre colonies. La comparaison présentée ici (Île de May, Froan, Donna Nook) suggère une relative homogénéité dans le bilan d'activité des petits. Il semble que leur variabilité comportementale ne soit pas directement proportionnelle à celle des mères. Par exemple, les femelles de Froan passent en moyenne trois fois plus de temps dans l'eau que celles de l'Île de May, mais cette différence est nettement moins marquée entre les petits des deux colonies. Dans une perspective énergétique, ces résultats suggèrent que le bilan est moins variable chez les petits que chez les mères. Ceci n'exclut toutefois pas l'existence chez les petits de certaines variations comportementales qui pourraient influencer leur croissance ou leur survie.

*Although the variability of pup behaviour has been previously described in a detailed studied carried out on the Isle of May (KOVACS, 1987, see further in this chapter), few studies allow for comparisons of pup behaviour between grey seal colonies. The above comparison (Isle of May, Froan, Donna Nook) suggests a relative homogeneity in pup activity budget. It thus seems that the variation of pup behaviour is not directly proportional to the behavioural variability of mothers. For example, the time spent in the water by Froan mothers is three times greater than for mothers from the Isle of May, but the difference in the time spent in the water by pups of the two colonies is not as different. These results suggest that the energy balance is less variable for pups than for mothers. However, this is not incompatible with the existence of some variation in the behaviour of pups that could influence their growth or survival.*

### III.4. Variabilité du comportement maternel au sein d'une colonie

#### III.4.A. Définition des tactiques maternelles

Toutes les femelles qui mettent bas au même moment dans un même site font face à un environnement semblable, notamment en ce qui concerne les conditions topographiques, sociales, climatiques et de dérangement. Pourtant, malgré cette homogénéité apparente du biotope local, on observe à l'Île de May une importante diversité des comportements des mères en période de lactation. En effet, au cours d'une même journée et dans un même site, certaines mères restent sédentaires auprès de leur petit tandis que d'autres effectuent un ou plusieurs déplacements vers les points d'eau, laissant leur petit seul parfois pour plusieurs heures et souvent sans surveillance visuelle possible à cause de la distance parcourue. Dans ce cadre, les caractéristiques de l'emplacement moyen d'un petit sur le site de reproduction jouent un rôle déterminant dans le comportement de sa mère. De plus, ces déplacements se font régulièrement le long de lignes de passage, définies sur base de leur accessibilité, qui introduisent une hétérogénéité au sein même des aires d'étude : les emplacements éloignés des chemins de passage nécessitent, pour les emprunter, un effort de locomotion supérieur de la part des femelles qui veulent gagner l'eau ; les emplacements proches des chemins de passage sont quant à eux caractérisés par un niveau de dérangement important suite au transit des femelles (et également au passage de mâles).

De nombreuses observations permettent d'illustrer ces déplacements, leurs conséquences et leur variabilité à West Rona et à Tarbet.

La femelle H8, installée à plus de 25 m de l'eau à Tarbet en 1995 et 1996, se rend régulièrement vers la cuvette d'accès où elle s'immerge pour plusieurs heures ; en milieu de période de lactation, elle ne remonte la pente vers son petit que pour l'allaiter puis redescend rapidement vers l'eau sans se soucier de la sécurité de sa progéniture en son absence, ni essayer de l'emmener avec elle en bordure de cuvette. En 1996, à West Rona, les femelles D9 et 9H alternent régulièrement entre leur petit et la cuvette d'accès. La femelle P fréquente quant à elle indifféremment la cuvette du premier goulot de West Rona et la cuvette d'accès. La femelle SPL fréquente d'abord uniquement la cuvette du premier goulot puis uniquement la cuvette d'accès. La femelle H6 fréquente la cuvette d'eau stagnante de Rona Top mais d'autres femelles installées plus haut sur ce même plateau descendent régulièrement toute la pente de Tarbet (plus de 30 m) pour rejoindre la cuvette d'accès. La femelle TEE reste le plus souvent dans l'eau de cette cuvette, juste sous son petit qui dort entre les rochers ; très attentive, elle reste en contact visuel avec lui et menace fréquemment les individus qui passent dans l'eau à proximité. En 1994 à Tarbet, la femelle H7 est installée au bord de l'eau au niveau le plus fréquenté par les femelles pour entrer et sortir de la cuvette ; en 1994, la femelle K est également installée au beau milieu d'un chemin de passage vers la cuvette d'accès mais aucune de ces deux mères ne déménagera pour autant.

En outre, le 23 octobre 1996 à Tarbet, la femelle M est installée avec son petit (âgé de 3 jours) à plus de 20 m de la cuvette d'accès ; elle entame une descente vers cette cuvette en compagnie de son petit qui s'endort au bord de l'eau pendant

qu'elle s'immerge durant environ 2 heures : quand elle ressort, elle localise son petit et s'applique à le faire remonter en l'entraînant dans son sillage pour l'allaiter une fois l'emplacement d'origine regagné. Le lendemain, M est à nouveau observée se déplaçant jusqu'à la cuvette d'accès avec son petit puis remontant la pente en sa compagnie avant de l'allaiter. Des trajets importants (plus de 40 m aller-retour) de M en compagnie de son petit sont encore observés le 27 et le 29 octobre. Le 13 novembre 1994, le petit de la femelle K, qui se tenait régulièrement au bord de l'eau, remonte progressivement la pente après un grain ; sa mère le rejoint, l'allaiter puis s'interrompt plusieurs fois pour tenter de le ramener vers l'eau avec elle. Le 26 novembre 1996, GLE s'est déplacée avec son petit en dehors de l'aire d'étude suite à la forte marée haute de la veille. Le 28 octobre on note à Tarbet que l'emplacement moyen du petit de la femelle V s'est progressivement rapproché de la cuvette d'accès ; de ce nouvel emplacement, cette femelle peut se rendre dans l'eau avec son petit où elle menace tout qui s'approche ; d'autres femelles présentent aussi des modifications progressives de l'emplacement moyen de leur petit au cours de leur période de lactation : LUC se rapproche de l'eau, tandis que REB monte vers Rona Top. Enfin, en 1994, on note une forte similarité entre les femelles 16 (à West Rona) et H7 (à Tarbet) en fin de lactation : de petite taille, placides, se reposant beaucoup au bord de la cuvette, dans la zone des marées ou juste au dessus, avec un petit mué de bonne taille. De même les femelles 15 (à West Rona) et K (à Tarbet) se comportent de manière extrêmement semblable : en milieu de lactation, ces mères passent la plupart de leur temps dans l'eau ou partiellement immergées dans la cuvette d'accès, avec un petit non mué, consacrant une proportion importante de leur de temps à jouer avec lui, le plus souvent dans l'eau. Par contre, les femelles PAM et 4DO installées en début de lactation en des emplacements très similaires, à mi-pente de l'aire d'étude de Tarbet, vont présenter une divergence de comportement en ce qui concerne les déplacements : 4DO reste sédentaire tandis que PAM se rend régulièrement à l'eau.

Parallèlement, des femelles sont observées à plusieurs reprises qui boivent, dans la cuvette d'accès ou dans des petites mares d'eau stagnante (10 observations), comportement généralement absent de la littérature sur les phoques gris en période de reproduction. Quand la femelle est connue, nos observations concernent n'importe quelle partie de la période de lactation (3 à 20 jours après la mise bas, 7 observations). A plusieurs reprises, la femelle effectue un trajet de plusieurs dizaines de mètres pour atteindre un point d'eau où elle boit sans s'immerger puis retourne vers son petit (4 observations), l'ingestion d'eau semblant être l'unique but de ces déplacements.

A partir de ces observations, on peut noter ou rappeler que :

- une proportion élevée des femelles en période de lactation à l'Ile de May se déplacent régulièrement entre leur petit et les points d'eau. Malgré l'impression d'homogénéité des sites, une importante variation individuelle s'observe dans ces déplacements ;
- bien que subissant une pression de dérangement importante, les emplacements situés au bord de l'eau, près des chemins de passage, présentent suffisamment d'avantages pour que les femelles qui les choisissent s'y maintiennent ;
- certaines femelles peuvent régulièrement entraîner leur petit dans leur sillage lors de leurs déplacements vers les points d'eau. Ces trajets du

- petit peuvent présenter une série de conséquences pour ce dernier : par exemple une dépense énergétique accrue liée à la locomotion et aux séjours dans l'eau, un risque accru de subir des agressions des autres adultes et un risque accru d'être définitivement perdu par sa mère, l'emplacement de référence sur le site devenant de plus en plus vague ;
- des modifications progressives dans l'emplacement moyen des petits, et donc dans la distance parcourue par leur mère pour rejoindre l'eau, sont souvent observées au cours de lactation. Des changements nets s'observent après des dérangements notamment par une tempête ;
  - des femelles dont les petits sont installés en des endroits similaires et qui effectuent le même type de déplacement vers les points d'eau, peuvent présenter de nombreux autres points communs qui permettent d'établir un même profil comportemental à la base de la notion de tactique maternelle ;
  - si la majorité des déplacements vers les points d'eau se soldent par l'immersion de la femelle et parfois de son petit, certains trajets semblent effectués par les femelles dans le seul but de s'abreuver.

Nous avons émis l'hypothèse que les déplacements vers les points d'eau, ou leur absence, qui expliquent en bonne partie la variabilité comportementale des femelles entre colonies, peuvent également, au sein d'un même site, jouer un rôle déterminant dans le budget d'activité des mères. Ces déplacements influencent bien sûr la locomotion des femelles mais aussi leur soin au petit, ainsi que leurs interactions agonistiques et sexuelles. En outre, des conséquences peuvent être également envisagées sur l'activité des petits. Pour chaque journée d'observation effectuée à l'île de May, nous avons donc défini la manière dont chaque femelle aborde sa tâche de lactation par un type de tactique maternelle<sup>21</sup>. Nous avons défini cinq tactiques distinctes, sur base des deux critères suivants : d'une part l'occurrence de trajet(s) effectué(s) par la femelle vers un point d'eau au cours de la journée, et d'autre part la distance séparant son petit et le point d'eau fréquenté. Nous avons supposé que ces tactiques présentent pour les femelles un coût énergétique croissant :

- type 1 : le petit se trouve loin d'une cuvette d'accès (> 25 m) et la mère n'accède pas à l'eau de toute la journée ;
- type 2 : le petit se trouve loin d'une cuvette d'accès (> 25 m) mais la mère fréquente une cuvette secondaire (petite mare d'eau stagnante) proche ;
- type 3 : le petit se trouve près d'une cuvette d'accès (dans la zone des marées quotidiennes) et la mère s'y rend au moins une fois au cours de la journée ;

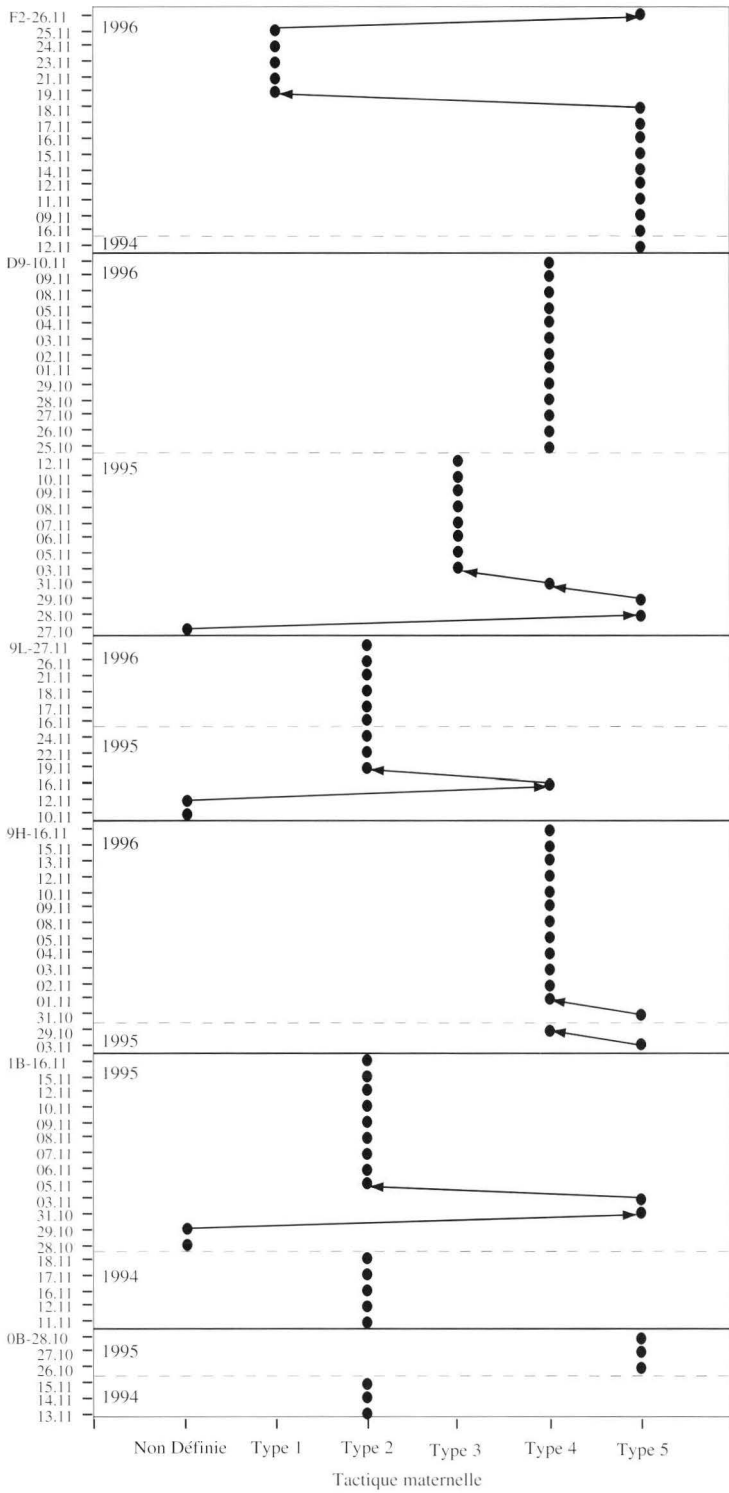
<sup>21</sup> Le terme tactique est utilisé ici pour désigner des options comportementales observées chez les phoques gris femelles de l'île de May, au sein même de la stratégie maternelle de l'espèce (voir introduction). CLUTTON-BROCK *et al.* (1996) utilisent également le terme tactique pour désigner la décision de reproduction prise par chaque femelle d'une population de moutons (*Ovis aries*).

- type 4 : le petit se trouve près d'une cuvette d'accès (au-dessus du niveau des marées) et la mère s'y rend au moins une fois au cours de la journée. Le petit n'est quasiment jamais en contact involontaire avec l'eau comme c'est régulièrement le cas pour les petits du type 3 ;
- type 5 : le petit se trouve loin d'une cuvette d'accès (> 25 m) et la mère s'y rend au moins une fois au cours de la journée.
- non définie : la femelle n'a pas encore d'emplacement de référence défini car elle n'a pas encore mis bas. Elle reste le plus souvent dans l'eau de la cuvette d'accès et ne montre pas de déplacements réguliers. On note pourtant que certaines femelles gravides ont déjà choisi un site hors de l'eau ; elles sont reprises dans une des catégories précédentes.

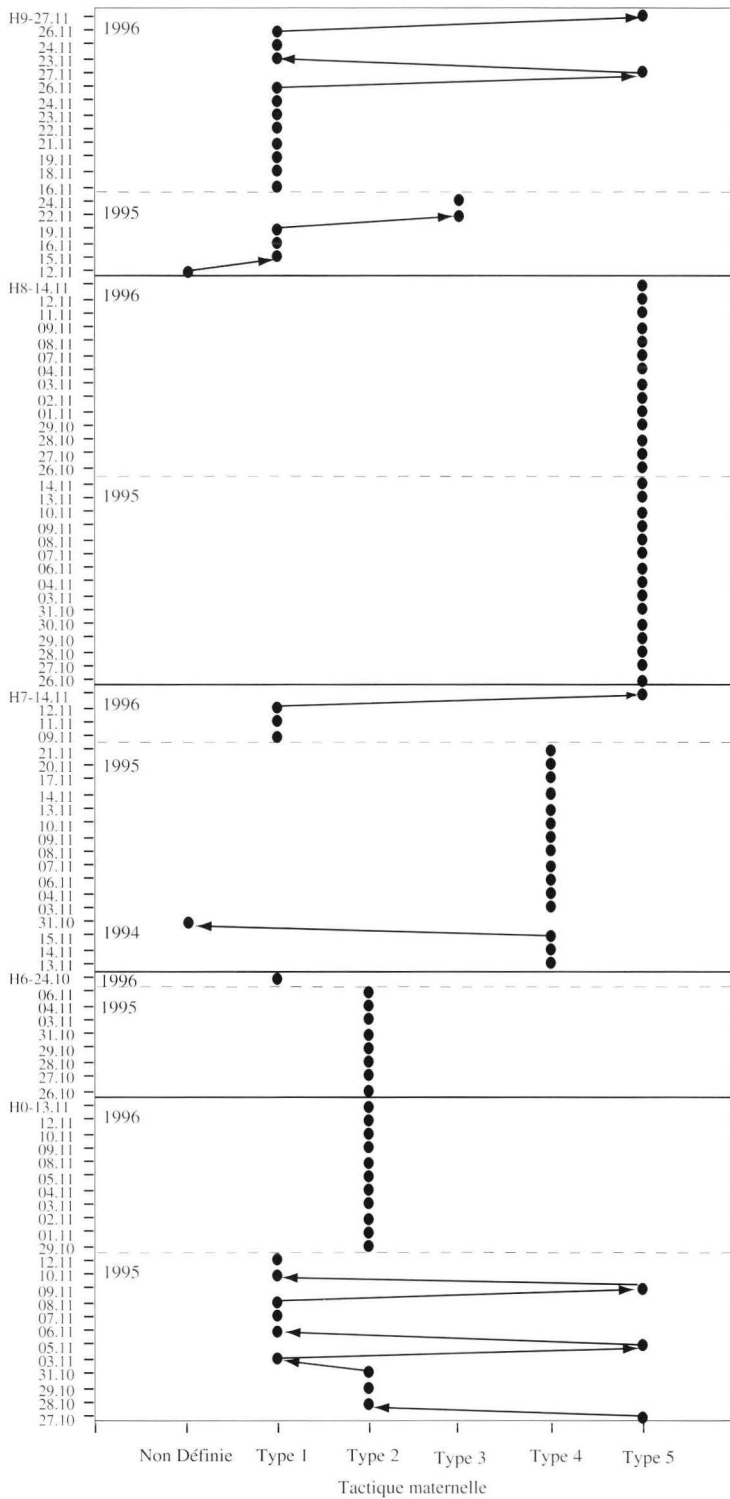
Les observations que nous avons effectuées à l'Ile de May en 1994, 1995 et 1996 montrent que la majorité des femelles utilisent la même tactique maternelle tout au long de leur période de lactation ; c'est le cas de 74,5 % de 102 femelles observées. Les autres vont présenter des changements concernant surtout les trajets vers les points d'eau mais aussi parfois l'emplacement moyen du petit. Les changements de tactique maternelle les plus fréquents se font entre les types 1 et 5 (60,3 % de 58 changements observés en cours de période de lactation, de manière égale de 1 vers 5 et de 5 vers 1) ; ceci signifie que les femelles qui ont choisi d'installer leur petit à une distance importante de tout point d'eau vont, au cours de certaines journées, entamer des déplacements vers ces points d'eau et, d'autres jours, rester sédentaires. Les changements de tactique maternelle qui consistent en des modifications de l'emplacement du petit sont plus rares. Ils sont associés soit à une dérive progressive du point de repos moyen du petit sur le site, soit à des dérangements, soit à des déplacements anormalement importants du petit qui ne revient pas ensuite à son emplacement d'origine. Ce cas s'observe notamment en début de saison, alors que la faible densité des phoques sur les sites n'entrave pas encore les déplacements erratiques de certains petits.

Cas du petit de la femelle 1B en 1996 qui naît le 26 octobre à West Rona mais est définitivement perdu par sa mère le lendemain : en revenant de la cuvette d'accès, 1B ne peut le retrouver car il s'est déplacé sur plus de 100 m. Après une longue recherche sur le site, au cours de laquelle elle sent plusieurs autres petits, 1B fini par abandonner et s'endort. Elle n'allait pas au cours de cette saison et son petit meurt plus tard d'inanition.

A la suite de dérangements, on note souvent que quelques paires mère-petit se sont nettement rapprochées de la cuvette d'accès, permettant peut-être à la femelle de se sentir plus en sécurité. Dans le cas des femelles marquées, identifiables d'une saison à l'autre, la proportion des femelles changeant de tactique d'une année à l'autre est équivalente à la proportion des femelles conservant la même tactique (5 changements entre années successives *versus* 6 absences de changement, **fig. 27**).

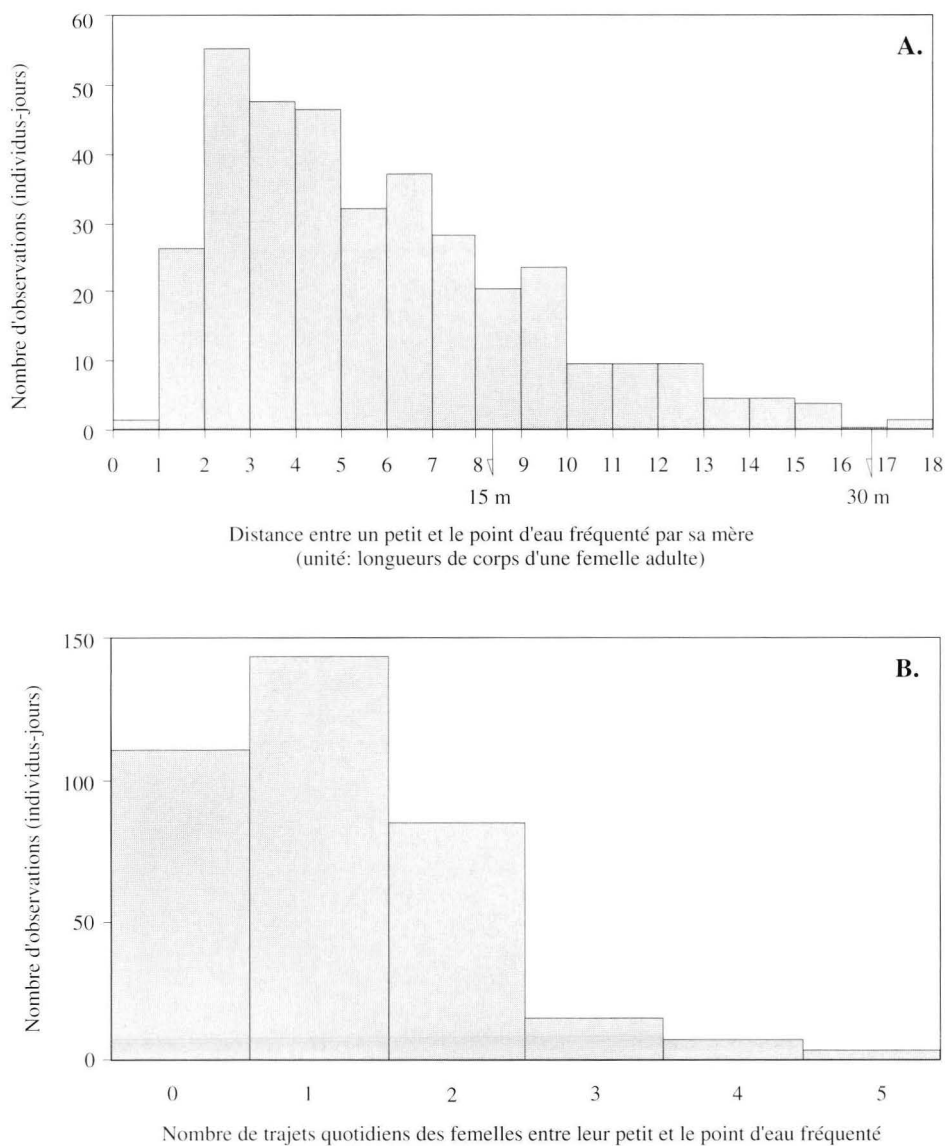


**Fig. 27.** Tactiques maternelles des femelles identifiées pour au moins deux saisons et observées durant au moins trois journées dans les aires d'étude de l'île de May, Ecosse, en 1994, 95 et 96. Les tactiques maternelles sont décrites au chapitre Résultats. Chaque observation correspond au comportement d'une femelle sur une journée. Les flèches indiquent les modifications de tactique d'une femelle au cours d'une saison de reproduction.



**Fig. 27.** Maternal tactics of females identified for at least two seasons and observed for at least three days in the Isle of May study areas, Scotland, in 1994, 95 and 96. The maternal tactics are defined in the Results chapter. Each observation describes the behaviour of one female during one day. Arrows indicate a shift from one maternal tactic to another during a breeding season.





**Fig. 28.** Histogrammes (A.) de la distance entre leur petit et le point d'eau fréquenté par les femelles et (B.) du nombre de trajets aller-retour qu'elles effectuent quotidiennement entre leur petit et ce point d'eau à West Rona et Tarbet, Ile de May, Ecosse, 1996 (n = 356 individu-jours, pour des journées d'observation de 6 à 7 heures entre 9h00 et 17h00).

*Histograms (A.) of the distance between their pup and the pool of water used by females and (B.) of the frequency of daily females movements between their pup and the water at West Rona and Tarbet, Isle of May, Scotland, 1996 (n = 356 individual-days, observation days last for 6 to 7 hours between 9:00 and 17:00).*

En outre, dans la limite des observations effectuées à l'Île May où les petits de toutes les femelles observées sont installés à moins de 100 m d'un point d'eau, l'occurrence des déplacements d'une mère vers une cuvette ne semble pas influencée par la distance à parcourir. Même des femelles de Rona Top, installées à une distance maximale de la cuvette d'accès (dans le cadre de nos aires d'étude), s'y rendent régulièrement. Par contre, on peut se demander si la fréquence de ces trajets est fonction de la distance à parcourir. En 1996, les femelles étudiées à l'Île de May sont installées à une distance de 0 (moins de 1) à 18 longueurs de corps d'un point d'eau (moyenne = 5,36, erreur standard = 0,18, médiane = 5, n = 356 individu-jours, **fig. 28**). Au cours d'une journée d'observation de 6 à 7 heures, ces femelles effectuent de 0 à 5 trajets jusqu'à ce point d'eau, un trajet correspondant à un aller-retour entre le petit et l'eau (moyenne = 1,08, erreur standard = 0,05, médiane = 1, n = 356). La plupart des femelles effectuent 1 trajet par jour et l'emplacement de leur petit se trouve à 2, 3 ou 4 longueurs de corps du point d'eau fréquenté (qui n'est pas forcément le plus proche). La corrélation négative entre la distance au point d'eau fréquenté par une femelle et le nombre de trajets quotidiens qu'elle effectue entre son petit et ce point d'eau est significative mais faible (R de SPEARMAN = -0,26, P < 0,01). Quand on sépare les données entre les deux aires d'étude, on note que les femelles de West Rona sont installées un peu plus près de l'eau que celle de Tarbet (de 0 à 15 longueurs de corps, moyenne = 5,02, erreur standard = 0,26, médiane = 4, n = 160 à West Rona *versus* 1 à 18 longueurs de corps, moyenne = 5,64, erreur standard = 0,25, médiane = 5, n = 196 à Tarbet) mais cette différence n'est pas statistiquement significative (test de MANN & WHITNEY). Pourtant, les femelles de West Rona effectuent un peu moins de trajets que celles de Tarbet (de 0 à 5 trajets, moyenne = 0,9, erreur standard = 0,07, médiane = 1 à West Rona *versus* 0 à 5 trajets, moyenne = 1,20, erreur standard = 0,07, médiane = 1 à Tarbet) mais à nouveau, cette différence n'est pas statistiquement significative (test de MANN & WHITNEY). En séparant les données entre les deux aires d'étude, la corrélation négative entre distance et nombre de trajets reste significative à Tarbet (R de SPEARMAN = -0,37, P < 0,01) mais pas à West Rona (R de SPEARMAN = -0,14).

Les déplacements réguliers des phoques gris femelles en période de lactation entre leur petit et les points d'eau, et la variabilité individuelle dans ces déplacements, sont rapportés depuis longtemps de manière anecdotique et descriptive. Dès 1957, HEWER note que les femelles (et les mâles) de la colonie de Shillay, Ecosse, effectuent des déplacements réguliers vers l'eau : les mères installées sur la plage restent quelques jours sédentaires avant d'entamer des trajets entre leur petit et le rivage ; les femelles mettant bas plus loin à l'intérieur des terres ne se rendent pas dans la mer mais fréquentent des mares d'eau stagnante ; certaines femelles restent en permanence en bordure de ces mares, à moitié mouillées, leur petit dormant au sec. Au cours de journées d'observation de 6 heures, les femelles d'Oronsay, Ecosse, effectuent environ deux aller-retours entre leur petit et la mer (HEWER & BACKHOUSE, 1960). Aux îles Farne, quasiment aucune femelle ne reste en permanence avec son petit et les déplacements vers l'eau excèdent parfois 150 mètres au travers de zones densément

peuplées ; en outre, un bon nombre de femelles de cette colonie ont tendance à rester presque en permanence dans l'eau, en face de leur petit reposant sur la terre ferme, et elles n'atterrissent que pour allaiter (COULSON & HICKLING, 1964) ce qui correspond au comportement très aquatique des femelles de Pendower et de Froan. A Basque Islands, Canada, CAMERON (1970) mentionne également une sédentarité des femelles pendant la première semaine après la mise bas suivie d'une alternance de séjours à terre avec le petit et de séjours dans la mer de 2 à 3 heures, avec une fréquence de l'ordre de deux aller-retours quotidiens. En deux sites des Orcades, FODGEN (1971) observe une majorité des femelles séjournant dans l'eau et ne sortant que pour allaiter leur petit ; une seule fois au cours de ces observations une femelle est émergée depuis suffisamment longtemps pour être tout à fait sèche ! A North Rona, où l'accès à la mer est peu aisé et les emplacements de mise bas éloignés du rivage, ANDERSON *et al.* (1975) ainsi que POMEROY *et al.* (1994) rapportent qu'en début de la saison, les quelques femelles qui ont mis bas dans des zones sèches laissent leur petit pour rejoindre les cuvettes d'eau stagnante ; soit elles ne reviennent vers ce dernier que pour l'allaiter soit elles l'entraînent vers la cuvette avec elles ; très rarement, des femelles semblent revenir de la mer mais aucune n'est observée effectuant des déplacements réguliers vers la mer. A Sable Island, bien que les femelles soient assez mobiles, elles ne se rendent généralement pas en mer pendant la lactation (BONESS & JAMES, 1979). A l'île de May, KOVACS (1987) observe tout comme nous que, parmi les femelles mettant bas au sein d'un même site, certaines vont régulièrement rejoindre la mer pendant la lactation, malgré l'effort nécessaire, et d'autres pas. Ces déplacements sont apparemment indépendants de la présence de mares d'eau stagnante. En comparant différents sites, KOVACS (1987) note que la plus grande variabilité du comportement maternel s'observe parmi les femelles qui mettent bas le plus loin de l'eau à l'intérieur des terres. Néanmoins, ces mères passent en moyenne plus de temps à proximité de leur petit que celles des plages. De nombreux autres phocidés femelles alternent des périodes au sec et dans l'eau pendant leur période de lactation. C'est le cas du phoque moine de Hawaï dont les mères passent environ un quart de leur temps dans la mer et effectuent environ cinq trajets sur 12 heures mais, contrairement à ce que l'on observe chez le phoque gris, plus de 95 % de ces déplacements sont effectués par la mère et le petit ensemble (BONESS, 1990).

#### III.4.B. Variabilité du budget d'activité des femelles

Des études antérieures suggèrent ou montrent une variabilité du comportement des phoques gris femelles en période de lactation associée notamment à la nature du site de reproduction, au moment de la saison auquel les femelles mettent bas, à l'âge des petits et aux dérangements. Afin de quantifier les effets respectifs de ces variables ainsi que celui de la tactique maternelle adoptée, nous avons entrepris la construction de modèles. Quatre modèles ont été élaborés à partir des variables envisagées qui décrivent la variabilité du budget d'activité des femelles, des substrats qu'elles fréquentent, du budget d'activité

de leur petit et des substrats qu'il fréquente. Le rôle joué dans ces modèles par chaque variable indépendamment des autres est estimé dans les tableaux de résultats (**tableaux X à XIII**) par la diminution de déviance apportée par l'intégration de cette variable au modèle. Pour chacune de ces variables explicatives, l'effet associé aux différentes catégories est donné par une estimation du logarithme du rapport de cote exprimant la variation par rapport à la catégorie de référence, c'est-à-dire par rapport à la première catégorie de chaque variable. Dans ces tableaux, les valeurs en italique sont les estimations pour lesquelles l'erreur standard est supérieure à la moitié de l'estimation ; il faut noter que dans un certain nombre de cas, c'est l'absence d'observation (de balayage) caractérisée par une combinaison bien précise des catégories des variables explicatives qui cause l'obtention d'une valeur excessive de l'erreur standard ; dans ces cas, l'effet pour chaque catégorie reste néanmoins fiable si l'on se limite à interpréter le signe de l'estimation (plus ou moins que la catégorie de référence) et non plus sa grandeur.

Hormis le dérangement à la périphérie des sites, l'ensemble des variables explicatives envisagées ont un effet significatif sur le comportement des femelles observées (**tableau X**). Les deux variables qui interviennent le plus pour expliquer la variabilité du comportement sont la tactique maternelle ainsi qu'une variable parasite : l'observateur. Le fait que la femelle soit marquée ou non est la variable qui a le moins d'effet. En ce qui concerne le substrat fréquenté par les femelles (**tableau XI**), toutes les variables explicatives envisagées ont un effet significatif. La tactique maternelle est de loin le facteur le plus important, tandis que le dérangement intervient le moins.

**Effet de l'âge du petit** : en accord avec leur condition, les femelles gravides passent beaucoup de temps au repos, mais aussi en déplacement, probablement à la recherche d'un site de mise bas approprié ; elles passent aussi beaucoup de temps en alerte et en interactions agonistiques ce qui peut être lié à leurs déplacements et à leur arrivée récente sur le site où elles dérangent les femelles déjà installées. Après la naissance du petit, les mères semblent présenter une diminution progressive du temps passé au repos mais aussi en alerte et en déplacements tandis que leurs interactions sexuelles augmentent fortement comme elles se rapprochent de l'oestrus. Le pourcentage de temps passé en interaction avec le petit est relativement stable quel que soit l'âge de celui-ci.

En ce qui concerne les substrats, les femelles enceintes passent beaucoup plus de temps dans l'eau des cuvettes d'accès et sur les aires terreuses que les femelles avec un petit, ce qui illustre leur arrivée par les cuvettes d'accès et la recherche d'un site de mise bas approprié. Quand l'âge du petit augmente, les mères passent moins de temps sur les aires terreuses et plus de temps dans les cuvettes secondaires tandis que le temps passé dans les cuvettes d'accès reste relativement constant.

**Tableau X.** Modèle log-linéaire expliquant la variation du comportement des femelles observées en 1994, 95 et 96 dans les deux aires d'étude de l'île de May, Ecosse. L'intensité de l'effet d'une variable est mesurée par la diminution de déviance du modèle apportée par cette variable lorsque les effets des autres variables étudiées sont contrôlés. Au sein d'une variable, la nature de l'effet pour chaque catégorie est mesurée par une estimation du log du rapport de cote par rapport à la catégorie de référence (dont l'estimation = 0). Lorsque l'erreur standard associée est supérieure à la moitié de l'estimation (valeurs en italique), seul le signe de l'estimation est à prendre en compte (n = 778 individu-jours sauf quand une autre valeur est indiquée).

*Log-linear model explaining the variation of the behaviour of females observed in 1994, 95 and 96 for the two study areas of the Isle of May, Scotland. The intensity of the effect of one variable is measured by the decrease in deviance due to this variable when the effects of the other studied variables are controlled. Within variables, the nature of the effect for each category is measured by the estimate of the log odds ratio compared to the reference category (with an estimate = 0). When the associated standard error is larger than half the estimate (values in italics), only the sign of the estimate is reliable (n = 778 individual-days except when indicated).*

Comportement des femelles		Repos	Alerte	Interactions agonistiques avec le petit	Interactions avec le petit	Locomotion	Interactions sexuelles
<b>Age Petit</b>	0	0	0	0	0	0	0
Déviance = 337,2	Stade 1	-2,01	-1,57	0,14	6,99	-2,24	-1,3
15 dl, P < 0,001	Stade 2	-2,96	-2,4	-0,93	6,36	-3,35	3,27
n = 758 obs	Stade 3	-3,34	-2,68	-1,17	6,42	-3,74	4,51
<b>Date Mise Bas</b>	Début	0	0	0	0	0	0
Déviance = 194,2	Milieu	-0,23	-0,29	-0,28	-0,37	-0,09	1,26
10 dl, P < 0,001	Fin	-0,34	-0,08	-0,28	-0,71	-0,22	1,63
<b>Age Femelle</b>	Inconnu	0	0	0	0	0	0
Déviance = 192,2	Jeune	0,23	0,4	0,08	-0,004	-0,01	-0,7
10 dl, P < 0,001	Vieille	0,64	0,2	-0,32	0,02	-0,34	-0,19
<b>Aire Etude</b>	West Rona	0	0	0	0	0	0
Déviance = 132,2	Tarbet	-0,24	-0,07	-0,18	-0,17	0,38	0,28
5 dl, P < 0,001							
<b>Tactique</b>	Non définie	0	0	0	0	0	0
Déviance = 363,2	Type 1*	0,39	0,9	-0,98	0,48	-0,37	-0,42
25 dl, P < 0,001	Type 2	0,39	0,9	-0,48	0,29	0,08	-1,17
n = 763 obs	Type 3	0,09	0,89	-0,79	0,11	0,18	-0,48
	Type 4	0,01	0,87	-0,78	-0,002	0,36	-0,46
	Type 5	-0,001	0,78	-0,83	-0,02	0,61	-0,54
<b>Année</b>	1994	0	0	0	0	0	0
Déviance = 255,2	1995	0,31	0,42	-0,12	0,14	0,11	-0,86
10 dl, P < 0,001	1996	0,28	0,08	-0,58	-0,21	-0,002	0,42
<b>Marquage</b>	Non	0	0	0	0	0	0
Déviance = 60,5	Oui	-0,4	-0,47	-0,04	0,01	-0,19	1,09
5 dl, P < 0,001							
<b>Observateur</b>	AC	0	0	0	0	0	0
Déviance = 369,2	CB	1,04	0,4	0,91	0,56	0,88	-3,78
10 dl, P < 0,001	EW	0,06	-0,34	0,24	-0,05	-0,03	0,12
<b>Dérangement non significatif</b>							

\*1 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette et ne se rendant pas à l'eau, 2 : mère installée près d'une petite mare qu'elle fréquente, 3 : mère installée dans la zone des marées d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 4 : mère installée hors de la zone des marées mais à moins de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 5 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente.

Effet de la **date de mise bas** : les femelles qui mettent bas au début des naissances se démarquent des autres par une plus importante proportion de temps passé au repos mais aussi un niveau élevé d'interactions agonistiques ; le temps qu'elles passent en interactions sexuelles est nettement inférieur à celui des femelles qui mettront bas plus tard. Les femelles mettant bas au milieu des naissances se caractérisent par un faible pourcentage de temps passé en alerte qui pourrait illustrer une nervosité réduite associée à l'espacement des arrivées de nouvelles femelles sur les sites et à la relative inactivité des mâles en milieu de saison. Les femelles qui accouchent le plus tardivement passent nettement moins de temps en locomotion, probablement en rapport avec l'augmentation de la densité sur les sites. En ce qui concerne le temps passé en interaction avec le petit, il diminue progressivement avec le stade de la saison auquel la femelle met bas. L'effet néfaste du harcèlement sexuel accru des mâles sur la qualité de la lactation des femelles en fin de saison (BONESS *et al.* 1995) pourrait jouer ici.

En ce qui concerne les substrats, les femelles qui mettent bas au début de la saison se démarquent par une plus faible proportion de temps passée sur les rochers et une plus importante proportion de temps dans les cuvettes secondaires ; ceci pourrait illustrer les préférences des premières femelles arrivant sur les sites qui, la densité étant faible, peuvent choisir librement leur emplacement de mise bas. Les mères qui mettent bas au milieu de la saison passent plus de temps dans les cuvettes d'accès, les petites cuvettes d'eau stagnante étant progressivement saturées par les phoques. Les femelles qui mettent bas à la fin des naissances passent plus de temps sur la terre ferme, peut-être parce que l'ensemble des points d'eau sont alors le théâtre de déplacements nombreux suite à la densité élevée et à la multiplication des interactions agonistiques et sexuelles en ces points.

Effet de l'**âge de la femelle** : suivant les comportements considérés, les femelles d'âge inconnu se rapprochent plus des femelles jeunes ou plus des femelles âgées ; elles représentent donc probablement un mélange des différentes classes d'âge. Pour les femelles d'âge connu, les femelles âgées se reposent plus, sont un peu moins souvent en alerte, sont moins agressives, se déplacent moins, et ont plus d'interactions sexuelles que les femelles jeunes mais elles interagissent de la même manière avec leur bébé. En ce qui concerne les substrats, les femelles de plus de 19 ans passent plus de temps dans l'eau des cuvettes d'accès et sur les rochers les bordant. Les femelles de moins de 19 ans passent plus de temps sur les aires terreuses et dans les petites cuvettes secondaires.

Effet du **site** : les femelles de Tarbet se reposent moins, sont un peu moins agressives, s'occupent un peu moins de leur petit, se déplacent nettement plus, ont plus d'interactions sexuelles, passent moins de temps sur les aires terreuses et rocheuses et plus de temps dans la cuvette d'accès que celles de West Rona ; l'alerte est très comparable. Il est intéressant de

**Tableau XI.** Modèle log-linéaire expliquant la variation des substrats fréquentés par les femelles observées en 1994, 95 et 96 dans les deux aires d'étude de l'île de May, Ecosse. L'intensité de l'effet d'une variable est mesurée par la diminution de déviance du modèle apportée par cette variable lorsque les effets des autres variables étudiées sont contrôlés. Au sein d'une variable, la nature de l'effet pour chaque catégorie est mesurée par une estimation du log du rapport de cote par rapport à la catégorie de référence (dont l'estimation = 0). Lorsque l'erreur standard associée est supérieure à la moitié de l'estimation (valeurs en italique), seul le signe de l'estimation est à prendre en compte (n = 778 individu-jours sauf quand une autre valeur est spécifiée).

*Log-linear model explaining the variation of the substrates frequented by females observed in 1994, 95 and 96 for the two study areas of the Isle of May, Scotland. The intensity of the effect of one variable is measured by the decrease in deviance due to this variable when the effects of the other studied variables are controlled. Within variables, the nature of the effect for each category is measured by the estimate of the log odds ratio compared to the reference category (with an estimate = 0). When the associated standard error is larger than half the estimate (values in italics), only the sign of the estimate is reliable (n = 778 individual-days except when indicated).*

Substrats des femelles		Terre	Rochers	Cuvette I	Cuvette II
<b>Age Petit</b>	0	0	0	0	0
Déviance = 640	Stade 1	-1,39	-0,37	-3,7	5,46
9 dl, P < 0,001	Stade 2	-1,56	-0,52	-3,69	5,77
n = 758 obs	Stade 3	-1,83	-0,24	-3,83	5,9
<b>Date Mise Bas</b>	Début	0	0	0	0
Déviance = 421	Milieu	0,03	0,34	0,23	-0,6
6 dl, P < 0,001	Fin	0,29	0,38	-0,12	-0,54
n = 758 obs					
<b>Age Femelle</b>	Inconnu	0	0	0	0
Déviance = 811	Jeune	-0,43	-0,98	-0,66	2,07
6 dl, P < 0,001	Vielle	-0,79	-0,03	-0,45	1,28
<b>Aire Etude</b>	West Rona	0	0	0	0
Déviance = 961	Tarbet	-0,3	-0,22	0,51	0,02
3 dl, P < 0,001					
<b>Tactique</b>	Non définie	0	0	0	0
Déviance = 35924	Type 1*	3,99	5,13	-5,05	-4,07
15 dl, P < 0,001	Type 2	-0,17	0,12	-2,33	2,38
n = 763 obs	Type 3	-4,22	2,7	2,68	-1,16
	Type 4	-2,6	1,86	1,42	-0,68
	Type 5	-1,03	0,41	1,65	-1,02
<b>Année</b>	1994	0	0	0	0
Déviance = 881	1995	-0,47	0,39	0,68	-0,59
6 dl, P < 0,001	1996	-1,02	-0,12	0,55	0,6
<b>Dérangement</b>	Non	0	0	0	0
Déviance = 56	Oui	-0,19	0,07	-0,11	0,23
3 dl, P < 0,001					
<b>Marquage</b>	Non	0	0	0	0
Déviance = 372	Oui	0,52	0,47	0,74	-1,74
3 dl, P < 0,001					
<b>Observateur</b>	AC	0	0	0	0
Déviance = 662	CB	-0,76	-0,08	-0,32	1,15
6 dl, P < 0,001	EW	0,18	-0,26	0,14	-0,07

\*1 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette et ne se rendant pas à l'eau, 2 : mère installée près d'une petite mare qu'elle fréquente, 3 : mère installée dans la zone des marées d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 4 : mère installée hors de la zone des marées mais à moins de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 5 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente.

rappeler que ce sont les déplacements des femelles (locomotion) qui déclenchent la majorité des investigations de la part des mâles (interactions sexuelles). Les aires d'étude de West Rona et de Tarbet sont relativement semblables quant à leur topographie, à la nature des substrats ou à la disponibilité en points d'eau. Néanmoins, une étude détaillée de la topographie effectuée à une échelle de résolution correspondant à la taille d'un phoque (Twiss *et al.*, 1997) montre que, comparé à West Rona, Tarbet présente une plus grande proportion de points élevés par rapport au niveau moyen de la mer ; y accéder constitue probablement un coût énergétique légèrement supérieur pour les phoques. Cette topographie un peu moins favorable à Tarbet expliquerait le repos réduit des femelles, la moindre proportion de temps passée avec le petit, le pourcentage plus élevé du temps passé dans la cuvette d'accès, les déplacements plus lents et plus longs pour rejoindre les points d'eau et, en conséquence de ces déplacements, des rencontres agonistiques et sexuelles plus nombreuses.

**Effet de la tactique maternelle :** le repos est relativement semblable pour les femelles adoptant les tactiques 1 et 2 (installées loin d'une cuvette d'accès et n'effectuant pas de long déplacement vers cette cuvette) ; il est nettement moindre pour les autres femelles. Toutes les mères présentant un emplacement défini sur le site ont un niveau d'alerte supérieur et des proportions d'interactions agonistiques et sexuelles inférieures à celles des femelles non fixées (à tactique non définie). Ce dernier point est en accord avec l'idée que les femelles qui sont perçues par les mâles comme non accompagnées d'un petit (cas des femelles non fixées) font l'objet d'investigations sexuelles accrues. Parmi les femelles fixées, ce sont les mères de type 2 (loin d'une cuvette d'accès mais fréquentant une petite mare d'eau stagnante proche) qui passent le moins de temps en interactions sexuelles, ce qui pourrait s'expliquer par leur faible temps passé en locomotion. En effet, les femelles sédentaires attirent peu l'attention des mâles et restent le plus souvent dans la zone d'influence d'un seul partenaire potentiel. D'une manière générale, plus les femelles se déplacent, moins elles passent de temps à interagir avec leur petit, les femelles de type 4 et 5 s'occupant le moins de leur progéniture. En ce qui concerne les substrats, les femelles de type 1 passent un minimum de temps dans l'eau. Les femelles de type 2 sont le plus souvent dans les cuvettes d'eau stagnante ou dans les rochers. Les femelles de type 3, 4 et 5 passent un maximum de leur temps dans l'eau des cuvettes d'accès et dans les rochers les bordant qu'elles fréquentent soit parce que leur petit s'y trouve (3, 4), soit lors des aller-retours entre leur petit et l'eau (4, 5).

Effets parasites :

**Effet de l'année :** des variations non négligeables s'observent au niveau du repos (moindre en 1994), de l'alerte (supérieure en 1995), des interactions agonistiques (moindre en 1996) et des interactions sexuelles



**Tableau XII.** Modèles log-linéaires décrivant la variation individuelle du comportement et des substrats fréquentés par les femelles observées. Un modèle (une équation) est calculé pour chacun des comportements et des substrats. L'intensité de l'effet de la variable Individu est mesurée par la diminution de déviance du modèle intégrant cette variable explicative par rapport au modèle nul (qui est le modèle où la proportion de la variabilité du comportement étudié expliquée par la variable Individu est nulle). La taille des fichiers ne permet pas de contrôler les effets des autres variables étudiés.

*Log-linear models describing the individual variation of the behaviour and of substrates used by females observed in 1994, 95 and 96 and of pups observed in 1995 and 96 for the two study areas of the Isle of May, Scotland. One model (one equation) is calculated for each behaviour and each substrate. The intensity of the effect of the Individual is measured by the deviance difference between the model including this variable and the null model (which is the model where the variable Individual explains none of the behaviour's variability). Due to sample size, the effects of the other studied variables were not controlled.*

<b>Variation individuelle des femelles</b> n = 778 individu-jours avec 145 individus différents (144 dl)		<b>Variation individuelle des petits</b> n = 546 individu-jours avec 92 individus différents (91 dl)	
<b>Comportements</b>	<b>Déviance</b>	<b>Comportements</b>	<b>Déviance</b>
Repos	1570	Repos	1240
Alerte	1130	Activité	1100
Inter. agonistiques	380	Alimentation	600
Inter. avec petit	1150		
Locomotion	700	<b>Substrats</b>	
Inter. sexuelles	830	Terre	14940
		Rochers	9040
<b>Substrats</b>		Cuvette I	4550
Terre	101260	Cuvette II	910
Rochers	24630		
Cuvette I	19120		
Cuvette II	6950		

(moindre en 1995). Les comportements les plus stables d'une année à l'autre sont la locomotion et, dans une moindre mesure, les interactions mère-petit. En ce qui concerne les substrats, les femelles de 1994 passent proportionnellement plus de temps sur les aires terreuses et moins dans les cuvettes d'accès. Celles de 1995 se caractérisent par une importante proportion de temps passé dans les cuvettes d'accès et une faible proportion dans les cuvettes secondaires. Celles de 1996 sont proportionnellement moins sur les aires terreuses et plus dans l'eau des cuvettes secondaires. Ces différences peuvent être dues à toute une série de facteurs : par exemple le choix des sujets observés, la variation du dérangement sur les sites d'une année à l'autre ou les conditions météorologiques qui influencent la disponibilité en eau (précipitations) mais aussi la nervosité et les déplacements des phoques (tempêtes).

Effet de l'**observateur** : il est également non négligeable ; les variations les plus importantes sont notées au niveau de CB.

Effet du **dérangement** à la périphérie des sites : il est non significatif sur le comportement des femelles. En ce qui concerne les substrats, on note qu'au cours des journées dérangées, les femelles passent un peu moins de temps sur les aires terreuses et un peu plus dans les cuvettes secondaires.

Effet du **marquage** : les femelles marquées installées avec leur petit dans nos aires d'étude sont régulièrement capturées dans le cadre de recherches énergétiques et génétiques notamment. Elles s'occupent tout autant de leur petit que les femelles non marquées mais se reposent moins, passent moins de temps en alerte, se déplacent moins et ont plus d'interactions sexuelles ; elles passent aussi nettement moins de temps dans les cuvettes secondaires. Ces points ne s'interprètent pas aisément dans le cadre du dérangement important que subissent régulièrement ces mères.

Effet de l'**individu** : si l'on considère l'identité de l'individu comme seule variable explicative (la taille des fichiers ne permet pas d'intégrer ce facteur dans un modèle reprenant l'ensemble des variables envisagées) (**tableau XII**), on observe que les variations individuelles sont importantes pour tous les comportements et tous les substrats. Néanmoins, les comportements des femelles dont la dépendance vis-à-vis de l'identité de l'individu est la moins probable (différences de déviance les plus faibles) sont les interactions agonistiques, la locomotion, les interactions sexuelles et l'allaitement des petits (pour ce dernier point, voir plus loin dans ce chapitre). Or il s'agit de comportements dont le coût énergétique est supposé élevé et dont la variabilité entre individus pourrait être limitée par les ressources finies qu'une femelle peut accumuler. A niveau des substrats fréquentés, la variabilité individuelle est très élevée, soulignant les différences entre femelles dans l'utilisation d'un site de reproduction.

Dans l'ensemble de ces résultats, on notera que la proportion de temps passé par les femelles à interagir avec leur petit est un des éléments du budget d'activité maternel les plus stables, et ne varie de manière nette qu'avec la date de mise bas et la tactique maternelle adoptée.

De manière tout à fait similaire à nos observations, la mise au monde d'un petit par les éléphants de mer australs femelles correspond à une diminution de leur déplacements, de leurs comportements d'alerte et de leurs interactions agonistiques (MCCANN, 1983). Lors de la comparaison du budget d'activité des phoques gris femelles en trois sites de l'île de May, KOVACS (1987) étudie l'effet de l'âge du petit. Tout comme nous l'observons, elle note que le repos des mères diminue avec l'âge croissant du petit (également observé en captivité par KASTELEIN *et al.*, 1994). De même, des interactions sexuelles sont observées à tous les stades de la lactation mais sont plus fréquentes chez les mères des petits les plus âgés, tandis que les interactions agonistiques et la locomotion tendent à diminuer (également en accord avec les observations de Boness & James 1979 à Sable Island). D'une manière générale, le pic d'activité sexuelle des femelles correspond à un minimum dans leurs déplacements et dans leur agressivité. Cette chute d'agressivité des mères peut être en rapport avec la diminution de leurs réserves énergétiques, avec leur état réceptif croissant ou avec la reconnaissance croissante des phoques voisins réduisant les altercations.

Par contre, nos résultats divergent de ceux de KOVACS sur les points suivants : dans son étude, le pourcentage de temps passé par les femelles à allaiter ne varie pas avec l'âge des petits. A l'opposé, nous observons une augmentation significative de l'allaitement comme les petits grandissent (voir plus loin dans ce chapitre), en accord avec les observations de KASTELEIN *et al.* (1994). Ces auteurs notent que, chez une paire mère-petit en captivité, le nombre de sessions d'allaitement reste relativement stable tout au long de la période de lactation mais la durée de ces sessions augmente. En outre, KOVACS note que les petits les plus jeunes sont significativement plus souvent accompagnés de leur mère que les petits plus âgés, mais que la proportion de temps passé en alerte par les femelles ne varie pas avec l'âge du petit. Nous observons par contre une diminution significative de l'alerte chez les mères des petits les plus âgés. Un facteur supplémentaire pris en compte par KOVACS (1987) est le sexe du petit (dont la détermination nécessite manipulation du rejeton et donc dérangement) : elle note que les mères de mâles sont plus souvent auprès de leur petit (significatif dans un site sur trois), sont significativement plus agressives et passent plus de temps à allaiter leur petit (significatif dans deux sites sur trois).

BONESS *et al.* (1995) établissent un lien entre une performance maternelle réduite et le harcèlement de la part des mâles qui augmente en fin de saison (les effets du poids de la femelle, du sexe et du poids du petit étant statistiquement contrôlés). La fréquence relative des interactions agonistiques avec des mâles est significativement plus élevée pour les femelles mettant bas après le pic des naissances. Elles sont trois fois plus souvent dérangées que les femelles mettant bas plus tôt et passent 22 % de temps en moins à allaiter leur petit ; en conséquence, le poids au sevrage des rejetons tardifs est de 16 % inférieur. A Amet Island, HALLER *et al.* (1996) ont étudié l'effet de la date de mise bas sur les femelles se reproduisant sur la banquise. Ils notent que celles qui mettent bas au début des naissances se déplacent moins. Nous observons la ten-

dance inverse. Dans ce cadre, il faut noter que la densité très faible du groupe d'Amet n'est pas susceptible de provoquer, lorsque la saison progresse, une restriction des déplacements des phoques sur les sites comme c'est le cas à l'Ile de May. Les femelles d'Amet mettant bas à la fin des naissances sont plus actives : elles passent plus de temps en alerte et en locomotion que les autres et allaitent moins leur petit. A l'opposé, nous observons une diminution de l'activité des femelles qui mettent bas plus tard dans la saison. Nos résultats sont néanmoins en accord avec cette étude en ce qui concerne la proportion plus faible du pourcentage de temps consacré à l'allaitement par les femelles mettant bas plus tard dans la saison (voir plus loin dans ce chapitre), probablement en rapport avec l'action dérangeante des mâles (BONESS *et al.*, 1995).

Il faut aussi rappeler qu'à North Rona, les femelles qui mettent bas le plus tôt sont également les plus grosses et les plus âgées (ANDERSON & FEDAK 1987a, POMEROY *et al.*, 1994). De même, les femelles qui mettent bas en début de saison à Amet Island sont significativement plus âgées et plus grosses que les femelles qui y mettent bas tardivement (HALLER *et al.*, 1996). La mise bas des femelles les plus grosses et les plus âgées s'observe également en début de saison chez d'autres pinnipèdes : l'éléphant de mer boréal (REITER *et al.*, 1981) ou l'otarie à fourrure des Kerguelen (LUNN & BOYD, 1993). Bizarrement, BONESS *et al.* (1995) notent à Sable Island une tendance opposée : les femelles les plus jeunes et les plus légères semblent s'y reproduire en début de saison.

A Donna Nook, LIDGARD (1996) remarque que les femelles qui se reproduisent le plus tôt présentent une période de lactation significativement plus longue que les autres (également remarqué par LUNN & BOYD, 1993, chez l'otarie à fourrure des Kerguelen). Ceci semble en accord avec l'hypothèse d'un élevage du petit de meilleure qualité en début de saison. Néanmoins, la relation lactation longue - élevage de qualité est discutable puisque le taux de croissance quotidien des petits peut varier. Analysant l'effet de l'âge du petit sur le comportement des mères, LIDGARD (1996) observe également que plus leur petit grandit, plus les femelles se déplacent, moins elles sont agressives et en alerte, et plus elles allaitent. Hormis l'augmentation de la locomotion, ces observations sont en accord avec nos résultats à l'Ile de May.

Par ailleurs, étudiant l'influence du dérangement important provoqué par les touristes visitant la colonie, LIDGARD (1996) note que pendant les périodes de dérangement maximum, les femelles se reposent moins, se déplacent plus et sont plus agressives. Les mères qui sont installées dans l'aire la plus souvent dérangée par les hommes sont plus souvent en alerte et en interactions agonistiques mais passent aussi plus de temps à allaiter leur petit que les autres femelles. Cette dernière différence pourrait être un artefact : si les sessions d'allaitement des femelles dérangées sont d'une durée totale supérieure à celle des mères moins dérangées, ces sessions sont aussi très fréquemment interrompues.

Des études ultérieures ont montré l'influence d'une série de variables (notamment la date de la mise bas et l'âge du petit) sur la détermination du budget d'activité des mères. Dans le cadre de ce travail, nous avons relevé, parmi les mères d'un même site, une importante variabilité dans le type d'emplacement du petit et la fréquence des déplacements de la mère vers les points d'eau. Définissant sur ces bases la notion de tactique maternelle, nous avons envisagé les relations entre cette tactique maternelle et le bilan d'activité des femelles. Afin de contrôler les influences de variables connues qui pouvaient masquer ou exagérer le rôle de la tactique, nous les avons intégrées dans un modèle permettant d'en dégager les effets respectifs. Les relations entre tactique maternelle adoptée et budget d'activité moyen des mères souligne le rôle capital des déplacements vers les points d'eau. Les mouvements des femelles concernent essentiellement ce type déplacement et leur fréquence variable permet d'expliquer les variations observées, sur un même site, dans le temps passé par les mères en interactions agressives et sexuelles ainsi qu'en interaction avec leur petit. L'emplacement où une femelle choisit de mettre bas affectera les caractéristiques (fréquence et durée, coût énergétique) de ces déplacements. En outre, des différences sont mises en évidence avec la littérature en ce qui concerne les variables d'importance connue (généralement étudiées indépendamment les unes des autres). Nous observons par exemple une augmentation, avec l'âge du petit, du temps passé par les mères à allaiter, résultat d'importance dans le cadre des études énergétiques.

L'influence de variables parasites telles que l'observateur ne peut être négligée, comme c'est souvent le cas dans la littérature, et le contrôle de ces effets par l'intégration de ces variables au modèle se justifie pleinement.

*Previous studies have shown the influence of some variables (such as pupping date and pup age) on mothers activity budget. In this study, we observed, for females pupping at the same site, a large amount of variation in the type of pup place and in the frequency of mother's movements to the pools. On this basis, we defined the notion of maternal tactic and investigated the relationship between this maternal tactic and the resulting female activity budget. In order to control for the effect of some variables already known to play a role (which may mask or exaggerate the effect of the maternal tactic), we integrated them into one model allowing to stress their respective effects. The relationships between the adopted maternal tactic and the mean activity budget of mothers underscore the importance of movements to pools of water. Mothers' locomotion is mainly described by movements between the pup and the water, and the variation in these movements explains variations, within one study site, in the time mothers spent in aggressive and sexual interactions and in the time spent interacting with their pup. The place where a female chooses to pup will determine the characteristics of these movements (frequency and duration of trips, energetic cost). Also, some results are in contradiction with the literature concerning*

*the known variables (usually studied on their own). For example, we find an increase in the time spent suckling with pup age, which is an important information for energetic studies.*

*The effect of complicating variables, such as the observer, should not be ignored, as is often the case in literature, and their effect should be controlled by including these variables in the general model.*

### III.4.C. Variabilité du budget d'activité des petits

A l'exception de l'aire d'étude et du dérangement à la périphérie des sites, toutes les variables explicatives envisagées ont un effet significatif sur le comportement des petits (**tableau XIII**). Cependant, la tactique maternelle, l'âge du petit et la date de mise bas interviennent nettement plus que les autres variables. L'année et le marquage sont les variables explicatives qui interviennent le moins pour expliquer la variabilité comportementale des petits. Toutes les variables explicatives envisagées ont un effet significatif sur les substrats fréquentés par les petits (**tableau XIV**) mais les effets de l'aire d'étude et de la tactique maternelle se confondent. Suivant que l'on choisit de faire intervenir l'une ou l'autre de ces deux variables, les influences les plus importantes sont celles de la tactique maternelle, de l'observateur et de l'âge du petit pour le modèle avec la variable tactique, et celles de l'aire d'étude, de l'âge de la femelle et de l'âge du petit pour le modèle avec la variable aire d'étude.

**Effet de l'âge du petit** : quand les petits grandissent, ils sont de moins en moins actifs et s'alimentent de plus en plus. Le pourcentage de temps passé au repos diminue un peu chez les petits les plus âgés. En grandissant, les petits vont également passer de moins en moins de temps sur les aires terreuses et dans l'eau des cuvettes d'accès et de plus en plus de temps dans les cuvettes secondaires.

**Effet de la date de mise bas** : le comportement des petits qui naissent au début et au milieu de la période des naissances est très similaire. Les petits qui naissent le plus tard se démarquent par une proportion supérieure de temps passé au repos et une proportion inférieure de temps passé à s'alimenter. Plus ils naissent tard dans la saison, moins les petits passent de temps dans les cuvettes secondaires.

**Effet de l'âge de la femelle** : les petits des femelles les plus âgées sont plus actifs, s'alimentent moins et se reposent un peu plus et que ceux des femelles plus jeunes, ils passent également moins de temps sur les aires terreuses et dans les cuvettes secondaires et nettement plus de temps dans les cuvettes d'accès.

**Effet du site** : le comportement des petits est similaire dans les deux aires d'étude. Par contre, les petits nés à Tarbet passent nettement plus de temps dans l'eau que ceux de West Rona et accusent donc probablement des déperditions de chaleur supérieures.

**Tableau XIII.** Modèle log-linéaire expliquant la variation du comportement des petits observés en 1995 et 96 dans les deux aires d'étude de l'île de May, Ecosse. L'intensité de l'effet d'une variable est mesurée par la diminution de déviance du modèle apportée par cette variable lorsque les effets des autres variables étudiées sont contrôlés. Au sein d'une variable, la nature de l'effet pour chaque catégorie est mesurée par une estimation du log du rapport de cote par rapport à la catégorie de référence (dont l'estimation = 0). Lorsque l'erreur standard associée est supérieure à la moitié de l'estimation (valeurs en italique), seul le signe de l'estimation est à prendre en compte (n = 546 individu-jours, sauf quand une autre valeur est spécifiée).

*Log-linear model explaining the variation in the behaviour of pups observed in 1995 and 96 in the two study areas of the Isle of May, Scotland. The intensity of the effect of one variable is measured by the decrease in deviance due to this variable when the effects of the other studied variables are controlled. Within variables, the nature of the effect for each category is measured by the estimate of the log odds ratio compared to the reference category (with an estimate = 0). When the associated standard error is larger than half the estimate (values in italics), only the sign of the estimate is reliable (n = 546 individual-days, except when indicated).*

<b>Comportement des petits :</b>		Repos	Activité	Alimentation
<b>Age Petit</b>	Stade 1	0	0	0
Déviance = 117,9	Stade 2	-0,1	-0,29	0,38
4 dl, P < 0,001	Stade 3	-0,2	-0,5	0,7
<b>Date Mise Bas</b>	Début	0	0	0
Déviance = 100,1	Milieu	0,08	-0,05	-0,03
4 dl, P < 0,001	Fin	0,3	0,03	-0,33
<b>Age Femelle</b>	Inconnu	0	0	0
Déviance = 28,2	Jeune	-0,03	0,14	-0,11
4 dl, P < 0,001	Vielle	0,13	0,23	-0,36
<b>Tactique</b>	Type 1*	0	0	0
Déviance = 172,2	Type 2	0,18	0,04	-0,22
8 dl, P < 0,001	Type 3	-0,04	0,26	-0,22
n = 543 obs	Type 4	0,06	0,14	-0,2
	Type 5	0,08	0,03	-0,11
<b>Année</b>	1995	0	0	0
Déviance = 13,6	1996	0,09	0,003	-0,09
2 dl, P < 0,01				
<b>Marquage</b>	Non	0	0	0
Déviance = 18,9	Oui	-0,09	-0,17	0,26
2 dl, P < 0,001				
<b>Observateur</b>	AC	0	0	0
Déviance = 50,4	CB	0,22	-0,02	-0,2
4 dl, P < 0,001	EW	0,03	-0,06	0,03
<b>Aire d'étude non significative</b>				
<b>Dérangement non significatif</b>				

\*1 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette et ne se rendant pas à l'eau, 2 : mère installée près d'une petite mare qu'elle fréquente, 3 : mère installée dans la zone des marées d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 4 : mère installée hors de la zone des marées mais à moins de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 5 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente.



Effet de la **tactique maternelle** : en ce qui concerne le repos des petits, il est comparable quelle que soit la tactique adoptée par les mères. Seul le type 2 (emplacement éloigné d'une cuvette d'accès, la mère fréquentant une petite mare d'eau stagnante) semble permettre un repos supérieur du petit. Les petits des femelles adoptant les tactiques 3 et 4 (installées à proximité d'une cuvette d'accès et s'y rendant régulièrement) sont plus actifs que les autres. Enfin, le temps passé à s'alimenter est supérieur chez les petits dont les mères adoptent la tactique 1 (emplacement éloigné d'une cuvette d'accès, la mère n'accédant pas à l'eau de toute la journée) et, dans une moindre mesure, la tactique 5 (emplacement éloigné d'une cuvette d'accès, la mère s'y rendant au moins une fois au cours de la journée).

En ce qui concerne les substrats, les petits des femelles de type 1 passent le minimum de temps dans l'eau. Les petits des femelles de type 2 passent le maximum de temps dans les cuvettes secondaires et le minimum dans les cuvettes d'accès. Les petits des femelles de type 3 et 4 passent le maximum de temps dans les cuvettes d'accès et le minimum sur les aires terreuses. Les petits des femelles de type 4 et 5 sont aussi le moins souvent dans les rochers.

Effets parasites : les effets de l'**année**, du **marquage** et de l'**observateur** sur le comportement des petits sont négligeables. On peut néanmoins noter que les petits des femelles marquées semblent s'alimenter un peu plus que les autres.

En ce qui concerne les substrats, les petits observés les jours caractérisés par des **dérangements** en périphérie des sites passent plus de temps dans l'eau. En outre, les petits de 1996 passent plus de temps dans les cuvettes d'accès et moins de temps dans les cuvettes secondaires que ceux de 1995, tandis que les petits des femelles marquées passent nettement moins de temps dans les cuvettes secondaires que ceux des femelles non marquées. A nouveau, l'effet de l'observateur est plus marqué pour CB.

Effet de l'**individu** : si l'on considère l'identité de l'individu comme seule variable explicative (la taille des fichiers ne permet pas d'intégrer ce facteur dans un modèle reprenant l'ensemble des variables envisagées), on observe que, tout comme pour les femelles, les variations individuelles sont importantes pour tous les comportements et tous les substrats fréquentés par les petits (**tableau XII**). Le comportement dont la dépendance vis-à-vis de l'identité de l'individu est la moins probable (différence de déviance la plus faible) est le pourcentage de temps passé à s'alimenter.

KOVACS (1987) observe que le détail du budget d'activité des petits phoques gris de l'île de May est influencé par le site où ils naissent, leur âge et leur sexe. L'effet du site se marque par exemple sur le temps passé dans l'eau et à jouer. L'âge des petits influence le temps qu'ils passent en locomotion en un site sur trois étudiés par KOVACS. A Froan, le temps passé en locomotion par



**Tableau XIV.** Modèles log-linéaires expliquant la variation des substrats fréquentés par les petits observés en 1995 et 96 dans les deux aires d'étude de l'île de May, Ecosse. L'intensité de l'effet d'une variable est mesurée par la diminution de déviance du modèle apportée par cette variable lorsque les effets des autres variables étudiées sont contrôlés. Au sein d'une variable, la nature de l'effet pour chaque catégorie est mesurée par une estimation du log du rapport de cote par rapport à la catégorie de référence (dont l'estimation = 0). Lorsque l'erreur standard associée est supérieure à la moitié de l'estimation (valeurs en italique), seul le signe de l'estimation est à prendre en compte. Deux modèles sont présentés pour la localisation des petits : les variables Aire d'étude et Tactique maternelle ne peuvent être intégrées dans le même modèle car leurs effets s'excluent mutuellement (n = 546 individu-jours, sauf quand une autre valeur est spécifiée).

*Log-linear models explaining the variation in the substrates frequented by pups observed in 1995 and 96 in the two study areas of the Isle of May, Scotland. The intensity of the effect of one variable is measured by the decrease in deviance due to this variable when the effects of all the other studied variables are controlled. Within variables, the nature of the effect for each category is measured by the estimate of the log odds ratio compared to the reference category (with an estimate = 0). When the associated standard error is larger than half the estimate (values in italics), only the sign of the estimate is reliable. Two models are presented for the pups location : the variables Maternal tactic and Study area cannot be involved in the same model as their effects are mutually exclusive (n = 546 observations, except when specified).*

		modèle avec Tactique maternelle				modèle avec Aire d'étude			
		Terre	Rochers	Cuvette I	Cuvette II	Terre	Rochers	Cuvette I	Cuvette II
<b>Substrats des petits I</b>						<b>Substrats des petits II</b>			
<b>Age Petit</b>	Stade 1	0	0	0	0	Stade 1	0	0	0
Déviance = 449	Stade 2	-2,23	-2,21	-0,44	4,89	Déviance = 693	-1,37	-1,48	0,15
6 dl, P < 0,001	Stade 3	-2,99	-2,27	-0,55	5,81	6 dl, P < 0,001	-2,14	-1,63	-0,09
<b>Date Mise Bas</b>	Début	0	0	0	0	Début	0	0	0
Déviance = 218	Milieu	0,49	0,67	0,24	-1,39	Milieu	0,18	0,67	0,18
6 dl, P < 0,001	Fin	2,03	2,41	2,42	-6,86	Fin	1,32	1,59	1,41
<b>Age Femelle</b>	Inconnu	0	0	0	0	Inconnu	0	0	0
Déviance = 229	Jeune	0,13	-0,62	-0,02	0,51	Jeune	0,79	-1	-0,81
6 dl, P < 0,001	Vieille	-0,51	-0,54	0,82	0,23	Vieille	0,79	-0,67	-0,12
<b>Tactique</b>	Type 1*	0	0	0	0	West Rona	0	0	0
Déviance = 30417	Type 2	-2,04	-2,64	-1,79	6,46	Tarbet	0,39	-4,04	1,81
12 dl, P < 0,001	Type 3	-7,38	-1,13	9,73	-1,23	Déviance = 1888			
n = 543 obs	Type 4	-6,85	-3,6	6,54	3,9	3 dl, P < 0,001			
	Type 5	-4,45	-4,77	5,54	3,68	<b>Année</b>	0	0	0
<b>Année</b>	1995	0	0	0	0	Déviance = 110	0,02	0,29	0,32
Déviance = 29	1996	0,23	0,18	0,5	-0,91	3 dl, P < 0,001			
3 dl, P < 0,001	<b>Dérangement</b>	0	0	0	0	Dérangement = 106	0	0	0
Déviance = 143	Non	-0,72	-0,4	0,01	1,11	Oui	-0,6	-0,41	-0,17
3 dl, P < 0,001	Oui	0	0	0	0	3 dl, P < 0,001			
<b>Marquage</b>	Non	0	0	0	0	Déviance = 311	1,04	1,77	1,49
Déviance = 68	Oui	2,58	2,48	1,85	-6,91	3 dl, P < 0,001			
3 dl, P < 0,001	<b>Observateur</b>	0	0	0	0	Déviance = 199	1,08	1,45	1,85
Déviance = 545	AC	0	0	0	0	CB	0,07	-0,16	0,04
6 dl, P < 0,001	CB	1,68	2,54	3,38	-7,59	EW			
	EW	0,16	-0,41	-0,35	0,6	6 dl, P < 0,001			

\* 1 : mère installée à plus de 25 m d'une cuvette et ne se rendant pas à l'eau, 2 : mère installée près d'une petite mare qu'elle fréquente, 3 : mère installée dans la zone des marées d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 4 : mère installée hors de la zone des marées mais à moins de 25 m d'une cuvette d'accès qu'elle fréquente, 5 : mère

les petits diminue significativement quand ils grandissent (SMISETH & LORENTSEN, 1995). L'âge du petit influence aussi le temps passé en interactions agonistiques qui augmentent avec l'âge, aux jeux et comportements exploratoires deviennent de plus en plus fréquents (en accord avec BOWEN, 1991) et au repos qui diminue avec l'âge en deux sites sur trois étudiés par KOVACS, et diminue de manière peu nette dans notre étude. A l'opposé de nos résultats, KOVACS note que les petits sont de plus en plus actifs en grandissant. Les petits mâles observés par KOVACS sont significativement plus agressifs que les petites femelles et, en un site, effectuent plus de contacts nasaux avec leur mère.

L'effet du dérangement important dû aux touristes à Donna Nook est illustré par une augmentation de l'activité des petits pendant les périodes de dérangement maximum et par un niveau d'alerte et de jeu légèrement supérieur dans l'aire la plus dérangée (LIDGARD, 1996). A cet endroit, les petits phoques gris ont également tendance à peser moins lourd à la naissance, à grossir moins vite et à afficher un poids au sevrage inférieur. En ce qui concerne l'effet du moment de la naissance par rapport au déroulement de la saison, LIDGARD (1996) note que les petits qui naissent le plus tôt grossissent légèrement plus vite et sont un peu plus lourds au moment du sevrage. A Amet Island, HALLER *et al.* (1996) constatent que la date de mise bas, bien qu'elle semble jouer un rôle significatif sur le comportement des mères (voir plus haut) n'influence paradoxalement ni le comportement des petits, ni la durée de leur période d'allaitement, ni leur vitesse de croissance, ni l'efficacité du transfert d'énergie de la mère au petit, ni le poids des petits au sevrage, ni la perte de poids de la mère.

On a vu que les variations du budget d'activité des petits entre colonies semblent limitées par rapport à celles observées chez les mères. Une analyse de ces variations au sein d'un site (en intégrant plusieurs variables dans un même modèle afin d'en dégager les effets respectifs) montre que la tactique maternelle adoptée par les femelles explique une proportion importante de la variabilité comportementale des petits. Par exemple, les mères installées à proximité d'une cuvette d'accès et s'y rendant régulièrement ont des petits plus actifs, qui ne s'alimentent pourtant pas plus que les autres. Certains de ces jeunes passent en outre plus de temps dans l'eau que les autres. On peut donc envisager l'hypothèse d'une dépense énergétique accrue se répercutant sur le taux de croissance de ces petits.

Par ailleurs, le rôle de variables précédemment étudiées se vérifie ici, comme par exemple la faible proportion de temps passé à s'alimenter chez les petits qui naissent tard dans la saison, en accord avec la théorie du harcèlement par les mâles de BONESS *et al.* (1995).



*We have seen that the behavioural variability of pups between colonies is small compared with the variability of mothers. The analysis of the variation in pup activity budget at one site (by integrating several variables into one model in order to stress their respective effects) shows that the tactic adopted by mothers explains an important proportion of this variation. For example, mothers which pup close to an access pool and visit it regularly have pups that are more active but do not spend more time feeding than others. Some of these pups also spend more time in the water. The hypothesis of an increased energy output influencing these pups growth may then be proposed.*

*Besides, the influence of some variables previously described in other studies is confirmed here. For example, pups born late in the season spent a lower proportion of time feeding, in agreement with the theory of an increasing harassment of mothers by males (BONESS et al., 1995).*

#### III.4.D. Distance mère-petit

Au cours des observations effectuées à l'Île de May, nous avons également estimé régulièrement la distance séparant les femelles de leur progéniture. Les meilleurs modèles obtenus (c'est-à-dire offrant les plus petites valeurs de l'AIC, voir Matériel & Méthodes) pour décrire la variabilité de la distance quotidienne entre mères et petits sont des distributions étirées vers les valeurs élevées. La distribution Gamma décrit bien la variabilité de la distance quotidienne maximum entre mère et petit, tandis que la distribution Gaussienne inverse convient bien pour décrire la variabilité de la distance quotidienne moyenne. Parmi toutes les variables explicatives envisagées, les modèles qui décrivent le mieux les données font intervenir quatre des variables : essentiellement la tactique maternelle, un peu moins l'aire d'étude et de manière bien moindre, l'année et l'observateur (**tableau XV**).

Les distances quotidiennes moyenne et maximale entre mère et petit augmentent avec le type de tactique maternelle qui sont codées sur base d'un coût énergétique probable croissant. On notera à ce niveau que si la distance qui sépare de son petit une mère adoptant la tactique 5 (installée loin d'une cuvette d'accès et s'y rendant au moins une fois sur la journée) est supérieure à celle séparant les paires adoptant d'autres tactiques, cela ne semble avoir que peu d'influence sur le temps effectivement passé à téter par le rejeton (voir plus haut). Une distance mère-petit importante à l'échelle d'une journée peut donc être associée à une tactique maternelle caractérisée par des déplacements de la mère sur de longues distances et à des interactions mère-petit réduites (voir plus haut), mais la composante de ces interactions la moins affectée reste l'allaitement. Ce sont donc essentiellement les autres interactions entre mère et petit, comme la stimulation à l'allaitement, le jeu ou les contacts nasaux, qui diminuent lorsque la mère se déplace sur de longues distances.

En outre, les distances maximale et moyenne entre mère et petit sont plus élevées à Tarbet, en accord avec le caractère un peu moins favorable de ce site (TWISS *et al.*, 1997). Des variables telles que l'âge du petit, celui de la femelle, la date de mise bas ou le dérangement à la périphérie des sites n'ont donc pas d'effet significatif sur la distance moyenne qui sépare mère et petit au cours d'une journée. Par contre, à Donna Nook, LIDGARD (1996) note que la distance femelle-petit augmente avec l'âge de ce dernier, suggérant une diminution du comportement protecteur des mères.

#### **III.4.E. Corrélation entre budgets d'activité au sein des paires mère-petit**

Toutes les relations mentionnées ci-dessous sont suggérées par un coefficient de corrélation de rang de SPEARMAN compris entre 0,3 et 0,9 dont la probabilité P associée est inférieure ou égale à 0,05.

Au cours d'une journée, plus une femelle passe de temps à se reposer, plus son petit se repose, moins il est actif et moins il s'alimente ( $n = 532$  paire mère-petit-jours). Ceci ne devrait pas avoir d'effet évident sur la balance énergétique du petit car si ses rentrées (alimentation) sont réduites, ses dépenses (activité) le sont aussi. En outre, plus une mère interagit avec son petit, moins il se repose, plus il est actif et plus il s'alimente. A nouveau, cela ne devrait pas avoir d'effet évident sur la balance énergétique du rejeton. Le comportement des petits n'est pas significativement corrélé au temps passé par leur mère en locomotion, en alerte et en interactions agonistiques ou sexuelles.

Si l'on considère la moyenne des journées d'observation concernant une paire mère-petit (pour les 78 paires observées au moins deux journées), on note également que les femelles qui se reposent le plus ont les petits qui se reposent le plus et sont les moins actifs. Ici, le comportement des petits est en partie corrélé au temps passé en locomotion et en alerte par leur mère. D'une part plus une femelle est en alerte, moins son petit s'alimente. Et d'autre part, plus elle passe de temps en locomotion, moins son petit se repose et plus il est actif. Dans ces deux derniers cas, il semble donc que le temps moyen passé en alerte et en locomotion par une mère puisse être associé à une dépense énergétique relative supérieure pour son petit.

D'une manière générale, que ce soit sur une journée ou en moyenne pour chaque paire, le pourcentage de temps passé par un petit sur un substrat est fortement corrélé au pourcentage de temps passé par sa mère sur le même substrat. La corrélation est moins forte, bien que toujours significative pour le temps passé dans l'eau. Les femelles les plus aquatiques entraînent donc leur petit à une fréquentation légèrement accrue des cuvettes.

Bien que le budget d'activité des petits varie moins que celui des mères, on a vu qu'une proportion importante de cette variabilité chez les petits est expliquée par la tactique adoptée par les mères. Les effets qui se dégagent permettent d'émettre l'hypothèse qu'à l'Île de May, les conditions d'élevage du petit optimales — estimées sur base du comportement du rejeton — seraient rencontrées par les mères de moins de 19 ans qui mettent leur petit au monde à West Rona plutôt qu'à Tarbet, au début ou au milieu de la période des mises bas plutôt qu'à la fin, qui s'installent loin des cuvettes d'accès (quitte à effectuer un long trajet pour s'y rendre) mais qui se déplacent peu au total, qui présentent un niveau d'alerte faible et qui passent peu de temps dans l'eau.

*Even though pup activity budget varies less than mothers', we have shown that an important amount of this variation is explained by the tactic adopted by mothers. In summary, for the Isle of May, the optimal pup raising conditions — estimated from the pup behaviour — seem to be met by females which are less than 19 years old, which pup at West Rona rather than at Tarbet, in the early or mid season rather than late and far from access pools (even if they have to travel a long distance to reach them), but spend a low proportion of their time engaged in locomotion and alert, and a low proportion of their time in the water.*



**Photo 5.** Interaction agonistique entre une femelle et un mâle (menace bouche ouverte avec vocalisation).  
*Agonistic interaction between a female and a male (open-mouth threat with vocalization).*

## IV. Nature et distribution des interactions agonistiques

Nous avons vu que les phoques gris adultes en période de reproduction consacrent jusqu'à 10 % de leur temps aux interactions agonistiques. Ces comportements, dont le coût énergétique est supposé élevé, sont d'une importance capitale notamment dans la structuration du groupe de reproduction, dans la défense d'une position par les mâles, dans la défense du petit ou dans la possible sélection du partenaire sexuel par les femelles.

Les interactions agonistiques observées dans le cadre de ce travail sont essentiellement échangées entre adultes (**tableau XVI**). Moins d'un dixième des comportements agonistiques des mâles et des femelles sont orientés vers d'autres cibles (petits, juvéniles, oiseaux ou cible non identifiée).

La nature des interactions agonistiques varie suivant le sexe considéré. Dans tous les cas, la majeure partie des interactions agonistiques des mères sont des menaces, sans contact physique avec l'individu menacé : moins de 20 % des interactions agonistiques des femelles font intervenir un contact physique entre protagonistes contre un maximum de 35 % chez les mâles. En outre, moins de 25 % des interactions agonistiques des femelles se produisent lors d'interactions sexuelles<sup>22</sup>, tandis que chez les mâles, le pourcentage des interactions agonistiques échangées lors d'interactions sexuelles peut atteindre 80 % en fin de saison (Ile de May, sur 366 occurrences). Cette différence illustre à la fois le caractère polygyne de l'espèce et le fait que les mères se consacrent à la défense du petit (proportion élevée des interactions agonistiques non sexuelles).

Hormis la nature des interactions agonistiques, les cibles varient également suivant le sexe considéré : pour les mâles de Litskyi, de Richel et de Pendower, les interactions agonistiques mâle-mâle sont systématiquement plus nombreuses que les interactions mâle-femelle. En ce qui concerne les femelles, à l'Ile de May, elles effectuent toujours plus d'échanges agonistiques entre elles qu'avec les mâles, que ce soit à West Rona ou à Tarbet et quel que soit le moment de la saison de reproduction (**fig. 29**). A Richel et à Pendower, par contre, les femelles passent nettement plus de temps en interactions agonistiques envers les mâles qu'envers les autres femelles. A Litskyi, une proportion similaire des interactions agonistiques des mères est destinée à des cibles mâles et femelles. Cette série, en accord avec les valeurs du rapport des sexes, soutient la notion de harcèlement de la part des mâles : pour les femelles, un effort d'agressivité supérieur est nécessaire dans les colonies où les mâles sont relativement plus nombreux. Deux raisons peuvent expliquer le fait que, dans cette

<sup>22</sup> Les interactions sexuelles sont définies dans la partie Matériel & Méthodes et correspondent aux accouplements et tentatives d'accouplement.



**Tableau XVI.** Nature et distribution des interactions agonistiques des adultes dans les colonies étudiées. L'acteur est l'individu émettant des signaux agressifs, la cible est l'individu auquel ces signaux sont adressés ; la plupart des émissions de signaux agressifs par un acteur sont suivies d'une réponse de la cible, ce qui correspond à deux occurrences. Menaces: interactions agressives sans contact physique, Combats : interactions agressives avec contact physique, Poursuites : chasses et fuites entre individus, Interactions sexuelles : échanges agonistiques lors des accouplements et tentatives d'accouplements. A des fins de comparaison, les observations sont classées suivant la date : antérieure à 25 % des naissances dans l'aire d'étude (début des naissances), postérieure à 75 % des naissances dans l'aire d'étude (fin des naissances) ou intermédiaire (milieu des naissances). *Type and distribution of adults agonistic interactions in colonies under study. The seal displaying an agonistic signal is the actor, the seal to which this signal is directed is the target ; most agonistic signals displayed by an actor induce an agonistic answer by the target, which is reported as two occurrences. Threats : interactions without physical contact between seals, Fight : aggressive interactions with physical contact between seals, Chases : chases between seals, Sexual Interactions : agonistic signals displayed during copulations and attempted copulations. To allow comparisons, observations were classified by date : before 25 % of births in the study area (early pupping), after 75 % of births in the study area (late pupping), or in between (mid-pupping).*

**A.** Evolution au cours de la saison de reproduction (Ile de May) :

<i>Début des naissances</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 636 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit	Juvénile	Goéland	Σ
Menaces	2,13 %	0,52 %	0,13 %	0,02 %	0,01 %	<b>2,81 %</b>
Combats	0,18 %	0,11 %	0,01 %			<b>0,30 %</b>
Poursuites	0,04 %	0,01 %				<b>0,04 %</b>
Interactions sexuelles		0,02 %				<b>0,02 %</b>
Σ	<b>2,35 %</b>	<b>0,65 %</b>	<b>0,14 %</b>	<b>0,02 %</b>	<b>0,01 %</b>	<b>3,17 %</b>
<i>Milieu des naissances</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 803 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit	Juvénile	Goéland	Σ
Menaces	1,27 %	0,47 %	0,09 %	< 0,01 %	0,01 %	<b>1,84 %</b>
Combats	0,12 %	0,08 %	0,01 %		< 0,01 %	<b>0,21 %</b>
Poursuites	0,01 %	0,01 %				<b>0,01 %</b>
Interactions sexuelles		0,21 %				<b>0,21 %</b>
Σ	<b>1,39 %</b>	<b>0,76 %</b>	<b>0,10 %</b>	<b>&lt; 0,01 %</b>	<b>0,01 %</b>	<b>2,27 %</b>
<i>Fin des naissances</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 829 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit		Goéland	Σ
Menaces	1,25 %	0,61 %	0,05 %		1,92 %	
Combats	0,11 %	0,07 %	0,01 %		0,01 %	<b>0,19 %</b>
Poursuites	0,01 %	0,01 %				<b>0,01 %</b>
Interactions sexuelles		0,37 %				<b>0,37 %</b>
Σ	<b>1,37 %</b>	<b>1,05 %</b>	<b>0,06 %</b>		<b>0,01 %</b>	<b>2,49 %</b>

B. Comparaison entre sites au sein d'une même colonie (Ile de May, début, milieu et fin des naissances) :

<i>Tarbet</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 952 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit	Juvenile	Goéland	Σ
Menaces	1,42 %	0,42 %	0,08 %	0,01 %	0,01 %	<b>1,94 %</b>
Combats	0,14 %	0,09 %	0,01 %			<b>0,24 %</b>
Poursuites	0,01 %	0,01 %				<b>0,02 %</b>
Interactions sexuelles		0,22 %				<b>0,22 %</b>
<b>Σ</b>	<b>1,57 %</b>	<b>0,74 %</b>	<b>0,10 %</b>	<b>0,01 %</b>	<b>0,01 %</b>	<b>2,42 %</b>
<i>West Rona</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 939 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit		Goéland	Σ
Menaces	1,24 %	0,62 %	0,09 %		< 0,01 %	<b>1,95 %</b>
Combats	0,12 %	0,08 %	0,01 %		< 0,01 %	<b>0,21 %</b>
Poursuites	0,01 %	0,02 %				<b>0,03 %</b>
Interactions sexuelles		0,29 %				<b>0,29 %</b>
<b>Σ</b>	<b>1,37 %</b>	<b>1,01 %</b>	<b>0,09 %</b>		<b>0,01 %</b>	<b>2,48 %</b>

C. Comparaison entre années d'observation au sein d'une colonie (Ile de May, fin des naissances) :

<i>1994</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 377 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit		Σ	
Menaces	1,68 %	1,21 %	0,02 %		<b>2,91 %</b>	
Combats	0,13 %	0,08 %	0,02 %		<b>0,23 %</b>	
Poursuites	0,03 %	0,01 %			<b>0,04 %</b>	
Interactions sexuelles		0,45 %			<b>0,45 %</b>	
<b>Σ</b>	<b>1,85 %</b>	<b>1,75 %</b>	<b>0,04 %</b>		<b>3,64 %</b>	
<i>1995</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 133 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit	Goéland	Σ	
Menaces	1,04 %	0,42 %	0,09 %		<b>1,55 %</b>	
Combats	0,14 %	0,06 %		0,02 %	<b>0,22 %</b>	
Poursuites						
Interactions sexuelles		0,24 %			<b>0,24 %</b>	
<b>Σ</b>	<b>1,18 %</b>	<b>0,72 %</b>	<b>0,09 %</b>	<b>0,02 %</b>	<b>2,01 %</b>	
<i>1996</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 319 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit		Σ	
Menaces	0,96 %	0,35 %	0,03 %		<b>1,34 %</b>	
Combats	0,05 %	0,06 %	0,01 %		<b>0,11 %</b>	
Poursuites	0,01 %		0,01 %			
Interactions sexuelles		0,36 %			<b>0,36 %</b>	
<b>Σ</b>	<b>1,01 %</b>	<b>0,78 %</b>	<b>0,03 %</b>		<b>1,82 %</b>	

D. Comparaison entre colonies (milieu des naissances) :

<i>Ile de May, Ecosse</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 803 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Fem.	Mâle	Petit	Juvénile	Goéland	Σ
Menaces	1,27 %	0,47 %	0,09 %	< 0,01 %	0,01 %	<b>1,84 %</b>
Combats	0,12 %	0,08 %	0,01 %		< 0,01 %	<b>0,21 %</b>
Poursuites	0,01 %	0,01 %				<b>0,01 %</b>
Interactions sexuelles		0,21 %				<b>0,21 %</b>
Σ	<b>1,39 %</b>	<b>0,76 %</b>	<b>0,10 %</b>	<b>&lt; 0,01 %</b>	<b>0,01 %</b>	<b>2,27 %</b>

<i>Richel, Mer de Wadden</i>								
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 14 obs.)</b>			<b>Mâle (n = 23 obs.)</b>				
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Σ	Femelle	Mâle	Juvénile	Goéland	Σ
Menaces		6,20 %	<b>6,20 %</b>	0,69 %	3,09 %	0,34 %		<b>4,12 %</b>
Combats					0,34 %			<b>0,34 %</b>
Poursuites	0,56 %	0,56 %	<b>1,13 %</b>		2,75 %		0,34 %	<b>3,09 %</b>
Interactions sexuelles		0,56 %	<b>0,56 %</b>	0,34 %				<b>0,34 %</b>
Σ	<b>0,56 %</b>	<b>7,33 %</b>	<b>7,89 %</b>	<b>1,03 %</b>	<b>6,18 %</b>	<b>0,34 %</b>	<b>0,34 %</b>	<b>7,90 %</b>

<i>Pendower, Cornouailles (en dehors de la grotte)</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 31 obs.)</b>			<b>Mâle (n = 46 obs.)</b>		
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Σ	Femelle	Mâle	Σ
Menaces	0,26 %	1,65 %	<b>1,91 %</b>	0,61 %	4,27 %	<b>4,88 %</b>
Combats	0,09 %	0,17 %	<b>0,26 %</b>	0,41 %	1,22 %	<b>1,63 %</b>
Poursuites	0,17 %	0,09 %	<b>0,26 %</b>		2,24 %	<b>2,24 %</b>
Interactions sexuelles		0,26 %	<b>0,26 %</b>	0,61 %		<b>0,61 %</b>
Σ	<b>0,52 %</b>	<b>2,17 %</b>	<b>2,69 %</b>	<b>1,63 %</b>	<b>7,72 %</b>	<b>9,35 %</b>

E. Comparaison entre colonies (début et milieu des naissances) :

<i>Ile de May, Ecosse</i>						
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 1439 obs.)</b>					
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Petit	Juvénile	Goéland	Σ
Menaces	1,49 %	0,45 %	0,11 %	< 0,01 %	0,01 %	<b>2,07 %</b>
Combats	0,13 %	0,08 %	< 0,01 %			<b>0,21 %</b>
Poursuites	0,01 %	0,01 %				<b>0,02 %</b>
Interactions sexuelles		0,10 %		0,10 %		
Σ	<b>1,64 %</b>	<b>0,64 %</b>	<b>0,11 %</b>	<b>&lt; 0,01 %</b>	<b>0,01 %</b>	<b>2,40 %</b>

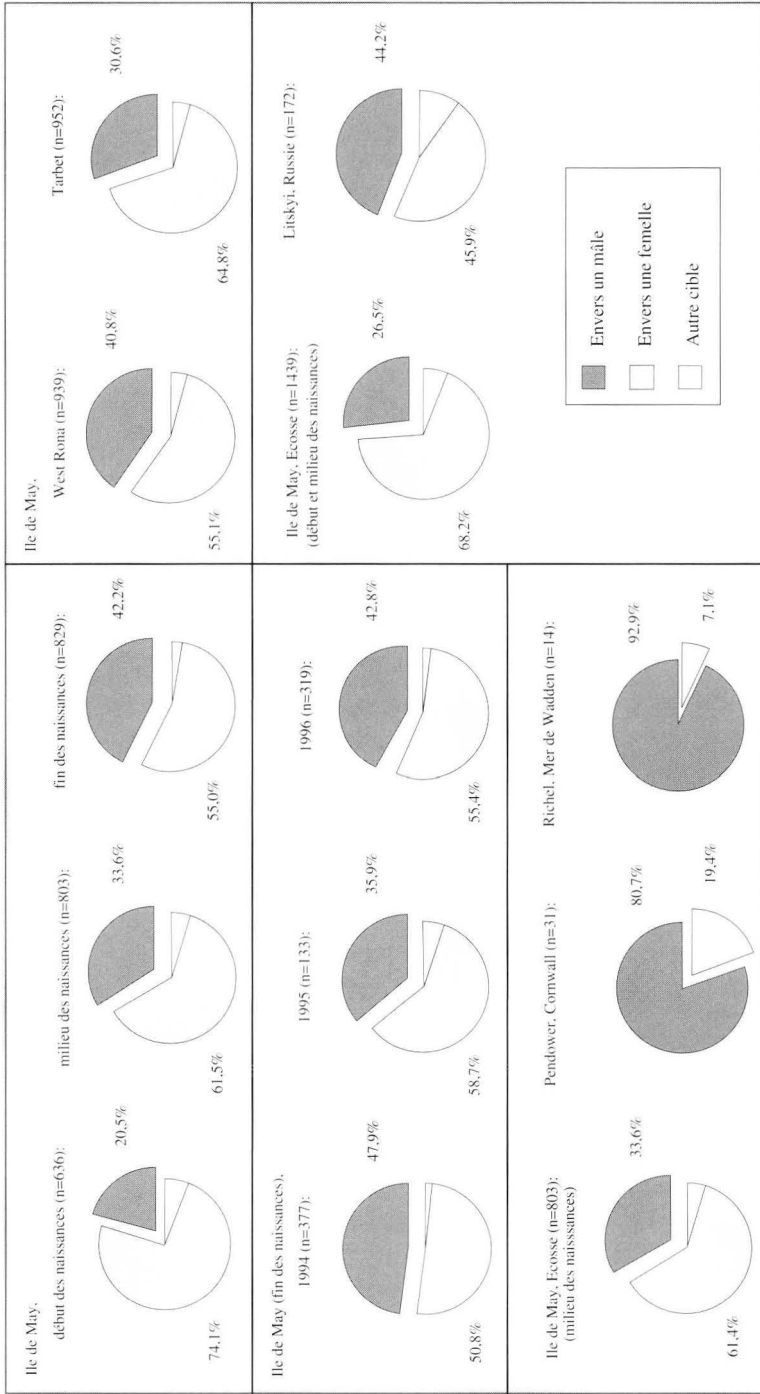
<i>Litskyi, Russie</i>								
<b>Acteur :</b>	<b>Femelle (n = 172 obs.)</b>				<b>Mâle (n = 144 obs.)</b>			
<b>Cible :</b>	Femelle	Mâle	Corbeau	?	Σ	Femelle	Mâle	Σ
Menaces	1,27 %	0,76 %	0,25 %	0,08 %	<b>2,34 %</b>	0,75 %	0,93 %	<b>1,67 %</b>
Combats	0,23 %	0,49 %			<b>0,72 %</b>	0,18 %	0,58 %	<b>0,76 %</b>
Interactions sexuelles		0,19 %			<b>0,19 %</b>	0,18 %		<b>0,18 %</b>
Σ	<b>1,49 %</b>	<b>1,44 %</b>	<b>0,25 %</b>	<b>0,08 %</b>	<b>3,25 %</b>	<b>1,11 %</b>	<b>1,51 %</b>	<b>2,62 %</b>

série, les interactions agonistiques des femelles envers les mâles à Pendower ne soit pas plus nombreuses alors que le nombre de femelles par mâle y est très faible. D'une part, il semble que le niveau d'agressivité général de ce groupe soit limité par le faible nombre d'individus fréquentant la grotte et leur reconnaissance mutuelle probable. D'autre part, la structure linéaire du groupe, imposée par la topographie de la grotte, limite naturellement les interactions mâle-femelle : malgré la présence de deux mâles, le dominant s'intercale le plus souvent entre le mâle subordonné et les femelles, l'empêchant de se rapprocher et, par conséquent, d'interagir avec elles.

En ce qui concerne l'évolution de la distribution des interactions agonistiques des mères au cours de la saison, elle consiste à l'Île de May en une diminution des échanges entre femelles au profit des échanges mâle-femelle. En effet, au début de saison, les altercations sont nombreuses entre femelles s'installant sur les sites tandis que les mâles ne deviennent actifs (et n'atteignent leur proportion maximale) que bien plus tard, après la fin des naissances.

Enfin, la comparaison entre West Rona et Tarbet ne suggère qu'une légère différence, les femelles passant un peu plus de temps en interactions agonistiques avec les mâles à West Rona. Ceci ne s'explique ni par le rapport des sexes (légèrement moins de mâles à West Rona) ni par la densité (légèrement inférieure à Tarbet, Twiss *et al.*, 1997).

La distribution des comportements agonistiques des phoques gris sur les sites de reproduction est donc étroitement liée à la densité des groupes et au rapport des sexes que l'on y observe. ANDERSON & HARWOOD (1985) ont suggéré une relation directe entre la proportion des interactions agonistiques dirigées contre les mâles et le rapport des sexes : plus les mâles sont nombreux sur un site et plus ils sont l'objet de comportements agonistiques de la part des femelles et des autres mâles (**tableau XVII**). Néanmoins, quelques exceptions s'opposent à cette logique, comme par exemple à l'Île de May, où les mâles sont très peu nombreux dans nos aires d'étude mais dirigent pourtant plus d'un tiers de leur interactions agonistiques envers d'autres mâles. A Amet Island, la proportion des interactions agonistiques mâle-mâle est remarquablement faible si l'on considère le rapport des sexes. TINKER *et al.* (1995) associent cette proportion réduite à la densité très faible de ce groupe. A Litskyi, la proportion des interactions agonistiques que les femelles consacrent aux mâles est relativement faible car les observations y sont concentrées sur le début et le milieu des naissances. A Richel par contre, cette proportion est particulièrement élevée, peut-être en rapport avec la jeunesse des individus reproducteurs et la grande dispersion du groupe, éléments qui pourraient favoriser le harcèlement des femelles par les mâles.



**Fig. 29.** Proportion des interactions agonistiques des mères dirigées envers des mâles, des femelles ou d'autres cibles dans les colonies du phoque gris étudiées. La saison de reproduction est divisée en début des naissances (avant 25 % des naissances dans les aires d'étude), fin des naissances (après 75 % des naissances dans les aires d'étude) et milieu des naissances (entre ces dates). Ces résultats sont comparés à la littérature au **tableau XVII**.

*Proportion of mothers agonistic interactions directed to males, to females or to other targets in studied grey seal colonies. The breeding season was divided into early pupping (before 25 % of births in study areas), late pupping (after 75 % of births in study areas) and mid-pupping (between these dates). These results are compared to literature in **table XVII**.*

**Tableau XVII.** Proportion des interactions agonistiques visant des mâles et estimation du rapport des sexes femelles/mâle en milieu de saison dans différentes colonies de reproduction du phoque gris.

*Proportion of agonistic interactions directed to males and sex-ratio estimates (females/male) by mid-season in grey seal breeding colonies.*

		Proportion des interactions agonistiques visant des mâles		Sources :
		Rapport des sexes	de la part des mâles	
Ile de May, Ecosse	20:1	37,8 %	32 %	cette étude ANDERSON & HARWOOD, 1985
North Rona, Ecosse	10:1	26,5 %	40 %	
Monachs, Ecosse	5:1	47 %	50 %	ANDERSON & HARWOOD, 1985
Litskyi, Russie	5:1	57,6 %	44,3 %	cette étude
Richel, Mer de Wadden	3:1	78,3 %	93 %	cette étude
Pendower, Cornouailles	2:1	82,6 %	80,7 %	cette étude
Sable Island, Canada	2:1	83 %	80,7 %	cette étude
Amet Island, Canada	2:1	46,1 %	70 %	TINKER <i>et al.</i> , 1995, HALLER <i>et al.</i> , 1996

Dans le cadre d'une étude détaillée de ce harcèlement en fonction du rapport des sexes, il serait probablement intéressant de prendre en compte le taux de renouvellement des individus dans les groupes de reproduction. RALLS (1977) rappelle qu'il diffère souvent entre les sexes. Il est possible d'imaginer que, sur des aires de reproduction du phoque gris présentant un rapport des sexes similaire, le taux de renouvellement des mâles soit différent. Dans les groupes caractérisés par un renouvellement des mâles plus faible, on pourrait s'attendre à une proportion inférieure d'interactions agonistiques envers les mâles (de la part des adultes des deux sexes) puisque l'agressivité entre adultes diminue avec la durée de leur cohabitation (McCANN, 1980 ; TWISS, 1991).

Les phoques gris en période de reproduction consacrent de 1 à 10 % de leur temps aux interactions agonistiques, mais la nature et la distribution de ces comportements varient fortement en fonction du sexe et de l'environnement social. Les caractéristiques du groupe qui peuvent expliquer ces variations sont sa taille, sa densité, son rapport des sexes et la stabilité de sa composition dans le temps. Au cours de la saison, les interactions entre mères diminuent au profit des interactions femelle-mâle, illustrant la multiplication des investigations sexuelles par les mâles. Parallèlement à cette variabilité, un certain nombre de constantes apparaissent : les cibles des agressions sont essentiellement d'autres adultes. Les femelles menacent plus souvent que les mâles et leurs interactions concernent surtout la défense du petit. Les mâles participent plus à des combats que les femelles et, en fin de saison, leurs interactions agonistiques se produisent principalement lors des interactions sexuelles. Le coût énergétique relatif des comportements agonistiques est donc probablement différent chez les mâles et les femelles.

*Breeding grey seals spend 1 to 10 % of their time in agonistic interactions, but the nature and the distribution of these interactions largely varies as a function of the sex and of the social environment. The group characteristics that can explain these variations are size, density, sex-ratio and the stability of its composition. As the season develops, the agonistic interactions between mothers decrease and female-male interactions increase, illustrating the increase in females investigations by males. In contrast to these variations, some features are constant. The target of adults agonistic interactions are mainly other adults. Females threaten more often than males, and their agonistic interactions mainly concern pup defence. Males fight more often than females and at the end of the breeding season their agonistic interactions mainly occur during sexual interactions. The energetic cost of agonistic interactions is therefore likely to differ between males and females.*

## V. Rôle des vocalisations dans le lien mère-petit

Le comportement maternel des phoques gris est basé sur l'établissement du lien mère-petit permettant à la paire de maintenir le contact. Chez la majorité des pinnipèdes qui présentent des séparations mère-petit fréquentes pendant la lactation (essentiellement les otariidés), les vocalisations constituent le principal support permettant le rapprochement de la femelle et de son petit à une distance où, les odeurs des nombreux individus de la colonie se mêlant, l'olfaction ne joue probablement pas un rôle important. Chez d'autres mammifères également (par exemple le renne *Rangifer tarandus*, ESPMARK, 1971, le mouton *Ovis aries*, WALSER *et al.*, 1981), un système efficace de reconnaissance mère-petit s'est développé sur base de signaux vocaux individualisés.

Dans toutes les colonies du phoque gris étudiées dans le cadre de ce travail, les femelles quittent régulièrement leur jeune pour se déplacer vers les points d'eau. Quel est le rôle des vocalisations dans la réunion des paires mère-petit chez ce phocidé ?

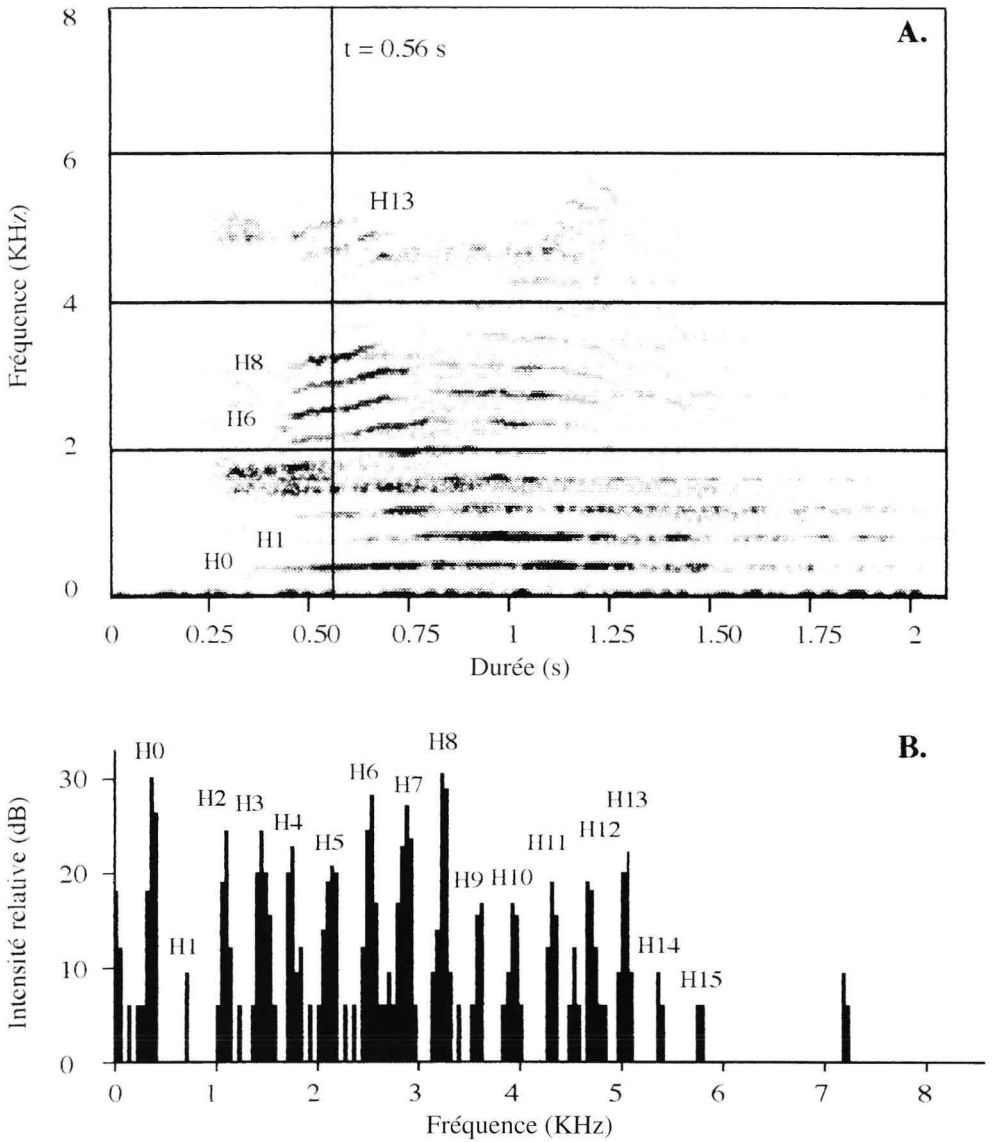
Bien que formant régulièrement des groupes sociaux denses en période de reproduction, le phoque gris présente un répertoire vocal aérien<sup>23</sup> limité (voir SCHNEIDER, 1974), ce qui ne l'empêche pas d'être relativement bruyant, probablement en réponse à l'environnement sonore des rivages marins. Les vocalisations aériennes des adultes sont essentiellement émises dans un registre agonistique et les femelles n'utilisent pas de signalisation vocale lors des interactions maternelles. En période d'allaitement, les petits émettent quant à eux deux principaux types de vocalisations : d'une part des menaces (grognements, grondements, sifflements, renâclements et autres bruits toussés), et d'autre part un bêlement ou beuglement : le petit appelle en levant la tête et la pointant légèrement vers le haut dans le prolongement du corps (FODGEN, 1971).

### V.1. Structure acoustique

A partir de l'enregistrement de neuf blanchons de la colonie de Litskyi et d'un blanchon en captivité à Harderwijk, nous pouvons décrire la structure de ce cri. Il s'agit d'une vocalisation simple, en une seule partie, sans, avec une ou avec plusieurs modulation(s) de fréquence ascendante et/ou descendante. Ce cri présente une durée moyenne de 928 ms (erreur standard = 39,6 ms, médiane = 783 ms, 170 cris) et une fréquence fondamentale moyenne de 373 Hz (erreur standard = 8,4 Hz, médiane = 357 Hz). Cette vocalisation est clairement structurée et montre jusqu'à 18 bandes harmoniques (moyenne = 6,31, erreur standard = 0,28, médiane = 5) multiples de la fréquence fondamentale (**fig. 30**). La

<sup>23</sup> Le répertoire sous-marin semble plus complexe mais reste peu connu (ASSELIN *et al.* 1993).





**Fig. 30.** Sonogramme d'une vocalisation de blanchon en l'absence de sa mère (A.) montrant une structure dynamique d'au moins 15 bandes harmoniques, fondamentale (H0) incluse. Le spectrogramme au temps 0,56 secondes (B.) montre une structure spectrale caractérisée par une concentration d'énergie sur la fondamentale, la sixième et la huitième harmonique.

*Sonogram of a vocalisation of a white pup without its mother (A.) showing a dynamic structure of at least 15 bands (harmonics) including the fundamental (H0). The spectrogram at time 0.56 seconds (B.) shows a spectral structure with a concentration of energy on the fundamental, 6th harmonic and 8th harmonic.*

plupart de ces cris présentent un pic d'énergie centré sur la fondamentale, la seconde ou la troisième bande harmonique ; ces bandes d'énergie renforcées sont des formants c'est-à-dire des parties du spectre de fréquence renforcées par les propriétés de résonance du tractus vocal. Certains cris se caractérisent par un pic d'énergie sur une harmonique plus élevée (la 8<sup>e</sup>, la 10<sup>e</sup> ou la 12<sup>e</sup> bande).

La structure acoustique du cri des petits phoques gris confirme les observations de SCHNEIDER (25 cris, 1974). Le cri du jeune en période d'allaitement est répandu chez toutes les espèces de pinnipèdes étudiées. Il s'agit d'un bêlement ou beuglement simple, relativement puissant et directionnel, en réponse à l'environnement bruyant (PETERSON & BARTHOLOMEW 1969) qui a été décrit notamment chez l'éléphant de mer boréal par LE BOEUF *et al.* (1972), l'otarie à fourrure d'Amsterdam par ROUX & JOUVENTIN (1987), le phoque commun par PERRY & RENOUF (1988) ou le phoque moine de Hawaïi par ELIASON *et al.* (1990) et JOB *et al.* (1995).

## V.2. Contexte comportemental

Un certain nombre d'observations effectuées à l'île de May nous permettent d'illustrer l'utilisation des vocalisations par les petits.

Le 23 octobre 1996 à Tarbet, un petit pousse des cris, sa mère sort de l'eau et vient le rejoindre ; 17 minutes plus tard, elle l'allaite. Le même jour, la femelle M revient de l'eau et rejoint aisément son petit qui dort. Le 26 octobre, un petit de quelques jours vocalise plusieurs fois avant que sa mère ne sorte de l'eau pour le rejoindre : dans la cuvette, elle regarde tout d'abord d'où le cri semble émis puis elle sort et rejoint son petit quelques minutes plus tard ; arrivée à son niveau, elle lui sent plusieurs fois le museau, en se reposant entre chaque interaction ; après 5 minutes, elle stimule son petit à téter en le grattant d'un membre antérieur puis le sent encore ; après 9 minutes, le petit vocalise à nouveau et se met à jouer pendant que la femelle se repose ; elle se présente pour l'allaiter 11 minutes après l'avoir rejoint mais le petit continue à jouer ; 15 minutes après la réunion avec sa mère, le petit se met enfin à téter pour une courte période (moins de 10 minutes). Le 26 octobre, un petit perdu au niveau de la cuvette d'accès de Tarbet en fait deux fois le tour complet à la nage, en vocalisant de temps à autre mais aucune femelle n'y prête attention sauf TEE qui, de la cuvette, vérifie visuellement dans la direction de son propre petit ; quand elles le croisent dans la cuvette, les autres femelles agressent le petit perdu. Le 27 octobre à West Rona, le mâle P0 bouscule le petit de la femelle P qui se réveille et pousse un cri ; une femelle dans la cuvette y jette un coup d'oeil (alerte) puis l'ignore, alors que le petit de P continue à appeler ; après quelques minutes, la femelle D9 sort de l'eau et s'approche directement du petit qui vocalise, le sent sans le toucher puis rejoint son propre petit ; après un certain temps, la femelle P finit par s'intéresser aux vocalisations de son petit et sort de l'eau en même temps qu'une autre femelle. Le 28 octobre, le petit de H8 vocalise de manière insistante ; quelques minutes plus tard, H8 qui est à terre se présente pour l'allaiter mais il ne tétera finalement pas ; les femelles voisines ne réagissent pas, à part peut-être la femelle TEE qui regarde vaguement dans la direction du petit qui appelle. Le même jour, le petit de la femelle BIT se met à vocaliser de manière forte et régulière sans raison apparente, sa mère le regarde un peu puis se déplace lentement vers la cuvette mais elle se ravise et revient vers son petit. Le même jour, G réveille son petit en revenant de l'eau et il ne vocalise qu'à ce moment-là.

En outre, la confusion des phoques gris femelles en ce qui concerne l'identité de leur petit est souvent observée.

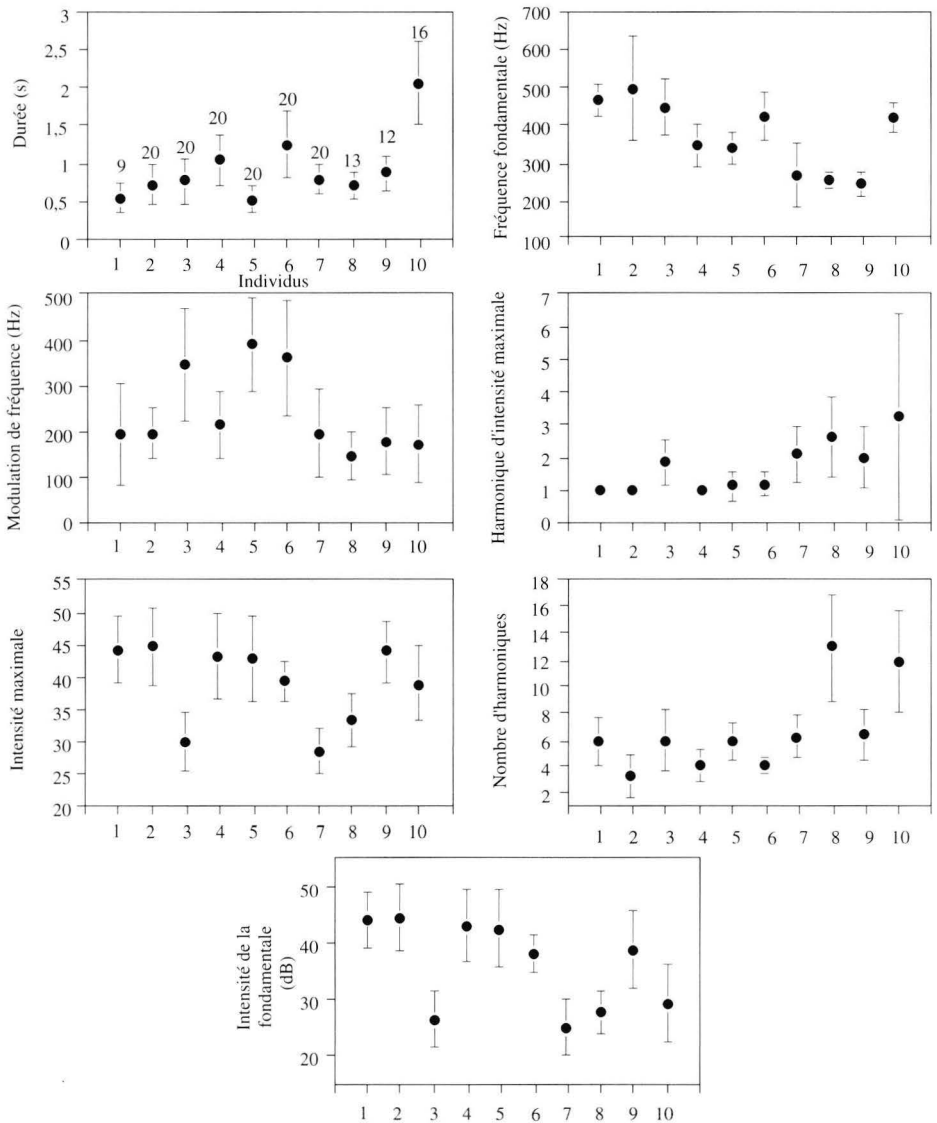
Le 25 octobre 1996 à West Rona, une femelle se présente pour allaiter un petit puis en sent et stimule un autre or la zone est encore très peu peuplée par les phoques et il n'y a pas encore eu de dérangement par les scientifiques. Le même jour, une femelle met son petit au monde puis, sans aucune raison apparente, elle sent avec insistance un autre petit plus âgé auquel elle se présente et qu'elle défend contre une autre femelle, tout en ignorant son propre petit qui se fait molester par cette dernière. De la même manière, le 1er novembre une femelle met bas à West Rona mais son petit glisse en contrebas ; lorsqu'elle se retourne après la délivrance, elle sent un autre blanchon qu'elle se met à défendre puis à allaiter. Le 31 octobre dans l'aire d'étude de West Rona, deux femelles éloignées s'occupent chacune de deux petits en même temps. Le 13 novembre à West Rona, une femelle s'occupe de trois petits en même temps. Le 9 novembre 1994 à Tarbet, une femelle allaite deux petits de tailles différentes qui se sentent régulièrement la fourrure et se déplacent ensemble ; le 13 et le 14 novembre, le plus petit des deux est toujours en bonne forme, allongé contre un bébé de plus grosse taille. La femelle BAS revenant de l'eau cherche son petit qui s'est déplacé vers le bas de la pente ; elle s'endort avant de l'avoir retrouvé et le rejoint beaucoup plus tard ; par la suite BAS aura régulièrement des difficultés à retrouver son petit mais finira toujours par y arriver. Le 1 novembre, le petit de la femelle 9H suit une autre femelle qui l'invite à téter ; 9H sent alors un autre petit installé à l'endroit où le sien se trouvait mais il ne l'intéresse pas ; elle s'approche et menace la femelle qui est en train d'allaiter son petit ; celui-ci revient vers sa mère et reste avec elle ; le 15 novembre, 9H est observée allaitant un petit de stade intermédiaire quand le sien, partiellement mué, arrive et chasse l'autre pour se mettre à téter. Le 25 novembre à Tarbet, le petit de VIC meurt affaibli suites aux interactions agressives de la femelle PAM et noyé par la marée montante ; le lendemain, VIC se montre très intéressée par le petit de PAM qui se trouve approximativement là où se trouvait le sien ; le 27 novembre, VIC allaite le petit de PAM à moins d'un mètre de celle-ci et se met à le défendre contre sa mère naturelle ; le 28 novembre, PAM semble avoir quitté la colonie en abandonnant son petit à VIC.

De ces observations, on peut retenir ou rappeler que :

- les petits phoques gris en période d'allaitement, qu'ils soient seuls ou en compagnie de leur mère, émettent irrégulièrement des vocalisations de type beuglement, souvent lorsqu'ils se réveillent ou sont réveillés par un agent extérieur ;
- l'émission de ces vocalisations n'est pas indispensable à la réunion des mères et petits après une séparation ;
- les vocalisations des petits attirent généralement l'attention d'une ou plusieurs femelles. La mère du petit qui appelle n'est pas forcément la première femelle à réagir et parfois, elle ne réagit pas du tout ;
- lorsqu'elle a lieu, la réaction des femelles est tout d'abord une vérification visuelle dans la direction du petit qui vocalise et/ou de leur propre petit. Puis, les femelles peuvent entamer des déplacements vers le petit qui vocalise et éventuellement vers leur propre progéniture. La vérification olfactive est très fréquemment observée dès que la distance permet le contact entre le museau d'une femelle et le corps d'un petit et précède la plupart des sessions d'allaitement (en accord avec KOVACS, 1987) ;

- une conséquence des cris des blanchons est le rapprochement fréquent du petit vocalisant et de sa mère mais aussi la réunion d'autres paires mère-petit apparemment non concernées (en accord avec FODGEN, 1971). Des sessions d'allaitement sont souvent observées dans la demi-heure qui suit (également en captivité : KASTELEIN *et al.*, 1994) ;
- des erreurs d'identification sont très souvent observées au cours desquelles une mère accepte un ou deux petit(s) supplémentaire(s) auprès d'elle (décrit par FODGEN, 1971) ;
- si l'identification d'un petit par sa mère est mise à mal le plus souvent suite à des dérangements (voir Résultats & Discussion, partie II et FODGEN, 1971), des erreurs de la part de la femelle peuvent être observées dès la naissance du petit qui n'ont pas de cause apparente. Des erreurs qui ne sont pas conséquentes à des dérangements sont aussi observées chez les mères d'autres pinnipèdes comme l'otarie à fourrure des Kerguelen (LUNN, 1992). Cet auteur invoque le possible manque d'expérience de ces femelles. Chez l'éléphant de mer boréal, REITER *et al.* (1981) notent que les femelles qui abandonnent leur petit à la naissance, nourrissent plusieurs petits ou échangent leurs petits, sont presque toujours des individus jeunes, le plus souvent primipares ;
- plus tard pendant la lactation, la confusion de mères quant à l'identité de leur petit est souvent associée aux déplacements erratiques du petit alors que la femelle n'y prête pas attention. A l'Île de May, ce processus semble favorisé par les tactiques maternelles incluant des déplacements fréquents ou longs des femelles loin de leur petit ;
- ces problèmes d'identification entraînent très souvent un rapprochement physique des petits, qui n'a autrement jamais lieu chez le phoque gris, et qui augmente probablement la confusion des femelles par mélange des odeurs des petits en contact les uns avec les autres ou avec d'autres femelles (en accord avec FODGEN, 1971, et KOVACS, 1987).

Plusieurs auteurs ayant étudié des colonies de phoques gris où un certain nombre de femelles passent beaucoup de temps dans l'eau insistent sur l'importance des vocalisations du petit pour signaler sa faim et provoquer un rapprochement de la mère (DAVIES, 1949 ; FODGEN, 1971 ; VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990). Lors de son étude du comportement maternel à l'Île de May, KOVACS (1987) note que la fréquence des confusions de femelles concernant l'identité de leur petit varie en fonction des sites étudiés : si à Rona Top et à Rona Rocks la plupart des femelles nourrissent exclusivement leur propre rejeton, à Pilgrim's Haven, par contre, les mères allaitent régulièrement différents petits du même âge or il s'agit du site où les femelles passent le plus de temps dans l'eau donc séparées de leur petit. En général, aucun de ces petits qui doivent partager le lait d'une femelle avec d'autres congénères ne grandit normalement. La création et le maintien du lien mère-petit permet de limiter ces cas, et donc la mortalité juvénile, notamment grâce à des comportements fréquents de vérification visuelle du petit et de contacts du museau de la femelle avec le corps de ce dernier traduisant une communication olfactive. Ces deux comportements sont plus fréquents chez les mères des petits les plus jeunes. De plus, l'immobilité relative des petits phoques gris permet probablement une meilleure localisation par les mères (KOVACS, 1987).



**Fig. 31.** Variabilité individuelle des caractéristiques physiques des vocalisations de blanchons en l'absence de leur mère. Les barres d'erreurs correspondent à  $\pm 2$  fois l'erreur standard (intervalle de confiance à 95 %) des moyennes des caractéristiques mesurées sur sono- et spectrogrammes de 9 à 20 cris par individu (n/individu est indiqué sur le premier graphe). Les individus 1 à 9 ont été enregistrés à Litskyi, Russie, 1992 ; l'individu 10 a été enregistré en captivité à Harderwijk, Pays-Bas, 1992.

*Individual variation in acoustic features of vocalizations of white pups without their mother. Error bars correspond to  $\pm 2$  times the standard error (95 % confidence interval) of the means of features measured on sono- and spectrograms for 9 to 20 calls per individual (n/individual is indicated on the first graph). Pups 1 to 9 were recorded at Litskyi, Russia, 1992 ; pup 10 was recorded in captivity at Harderwijk, Netherlands, 1992.*

### V.3. Variation inter- et intra-individuelle

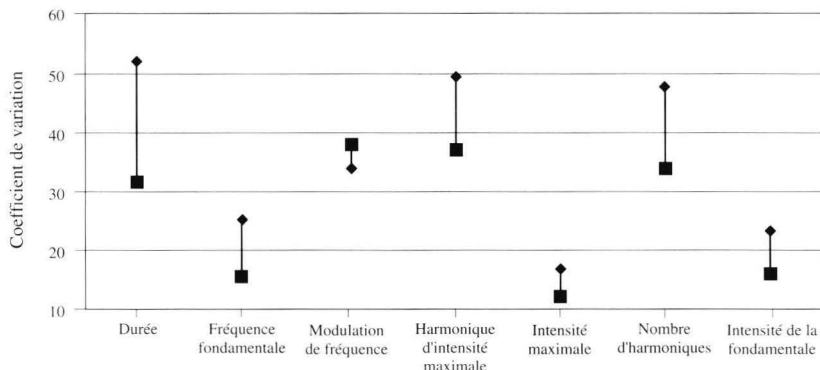
Afin de discuter du rôle potentiel du cri des petits phoques gris dans leur discrimination par les femelles, nous avons analysé la variabilité individuelle de ces vocalisations pour les dix petits enregistrés (**fig. 31**). L'identification individuelle nécessite un certain degré de stéréotypie des vocalisations au sein des individus et une variabilité entre eux. Au niveau des sonogrammes et spectrogrammes produits lors de l'analyse sonore, nous avons mesuré sept caractéristiques physiques des vocalisations : la durée, la fréquence fondamentale, la modulation de fréquence au niveau de la fondamentale, l'harmonique de plus forte intensité, l'intensité maximale du cri, le nombre d'harmoniques et l'intensité de la fondamentale. Pour chacune de ces caractéristiques acoustiques, le test de KRUSKAL-WALLIS suggère une hétérogénéité entre les moyennes des dix petits :

- durée ( $H = 90,701$ ,  $P < 0,001$ ) ;
- fréquence fondamentale ( $H = 119,172$ ,  $P < 0,001$ ) ;
- modulation de fréquence ( $H = 57,048$ ,  $P < 0,001$ ) ;
- localisation de l'intensité relative maximale ( $H = 74,57$ ,  $P < 0,001$ ) ;
- intensité relative maximale ( $H = 102,809$ ,  $P < 0,001$ ) ;
- nombre d'harmoniques ( $H = 102,711$ ,  $P < 0,001$ ) ;
- intensité relative de la fondamentale ( $H = 113,108$ ,  $P < 0,001$ ).

L'application d'un test post-hoc de comparaison multiple permet de déterminer le nombre de comparaisons binaires qui sont significatives, et donc à l'origine de l'hétérogénéité suggérée par le test de KRUSKAL-WALLIS. Les caractéristiques qui présentent le plus grand nombre de différences significatives entre petits sont la localisation de l'intensité maximale (24 différences significatives sur 45 comparaisons de petits deux à deux), la fréquence fondamentale (21 différences significatives) et le nombre d'harmoniques (21 différences significatives). L'utilisation du coefficient de variation confirme que le rapport variation intra-individuelle/variation inter-individuelle est le plus faible pour la fréquence fondamentale ainsi que pour l'intensité maximale, l'intensité de la fondamentale et la durée du cri (**fig. 32**).

Cette analyse suggère que le cri des petits phoques gris en période d'allaitement présente une variation acoustique individuelle suffisante pour permettre à un auditeur de discerner l'identité de l'émetteur. Les différences entre individus sont significatives pour toutes les caractéristiques physiques que nous avons envisagées bien que certains de ces traits acoustiques présentent une plus grande individualité que les autres. Chez le phoque commun, où la faculté de discrimination des femelles est prouvée par expériences de repasse (RENOUF, 1985), PERRY & RENOUF (1988) ont souligné l'importance de la fréquence fondamentale comme caractéristique individuelle des vocalisations des petits, mais nos résultats n'indiquent pas qu'un trait soit responsable à lui seul de la variation entre individus. Chez le phoque moine de Hawaïi, où les adoptions sont fréquentes et ne nuisent pas à la survie des petits (BONESS, 1990), JOB *et al.* (1995) observent pourtant des différences significatives entre vocalisations de

petits en période d'allaitement lorsque les différentes classes d'âge sont traitées séparément. Chez cette espèce aussi, c'est la fréquence fondamentale et, dans une moindre mesure, la durée et la localisation du maximum d'intensité qui contribuent le plus aux différences individuelles. Ces derniers auteurs insistent en outre sur les changements structuraux significatifs lors de l'ontogenèse des cris chez certains petits et pas chez d'autres mais, dans tous les cas, la fréquence fondamentale est la caractéristique acoustique qui reste la plus stable chez un même individu.



**Fig. 32.** Variabilité inter-individuelle  $\blacklozenge$  (coefficient de variation associé à la moyenne des moyennes individuelles) et intra-individuelle  $\blacksquare$  (moyenne des coefficients de variation associés aux moyennes individuelles) des caractéristiques physiques des vocalisations de blanchons en l'absence de leur mère ( $n = 170$  cris pour 10 individus).

*Inter-individual variation  $\blacklozenge$  (coefficient of variation associated with the grand mean) and intra-individual variation  $\blacksquare$  (mean of coefficients of variation associated with individual means) in the acoustic features of vocalisations of grey seal white pups without their mother ( $n = 170$  calls for 10 individuals).*

L'individualité dans la structure du cri des petits phoques gris étant établie, il y a lieu de se demander dans quelle mesure les mères utilisent ces vocalisations pour identifier leur progéniture. En effet, on s'attend chez cette espèce au développement d'un système de reconnaissance individuelle du petit par sa mère, comme observé chez de nombreux autres pinnipèdes dont les conditions de reproduction incluent l'évolution au sein d'un groupe dense, une synchronisation élevée des naissances, des séparations régulières des paires mère-petit et une mortalité des petits importante en cas de rupture du lien maternel. Il est évident que les phoques gris femelles sont, dans une certaine mesure, capables

de reconnaître leur petit : la proportion d'adoptions ou d'acceptation de plusieurs petits reste inférieure aux cas où la mère n'allaite que son propre jeune. Néanmoins, les observations que nous avons effectuées à l'Ile de May montrent que même des dérangements mineurs peuvent perturber ce lien (notamment en accord avec FODGEN, 1971). Ces perturbations peuvent aboutir soit à l'abandon du petit (une des principales causes de mortalité en période d'allaitement, BAKER, 1984), soit à l'acceptation de plusieurs petits par une même femelle menant à la sous-alimentation des jeunes (autre cause majeure de mortalité, KOVACS, 1987), soit à l'échange de petits, très rarement réciproque, qui équivaut à l'abandon du petit naturel. Pourtant, malgré ce besoin apparent d'un processus efficace d'identification qui permettrait de réduire considérablement la mortalité des petits et donc d'accroître le succès reproducteur des femelles, et malgré l'existence d'un support vocal présentant une individualité suffisante, les phoques gris n'utilisent que très irrégulièrement les vocalisations lors des réunions mère-jeune (voir observations à l'Ile de May). De même, BURTON *et al.* (1975) suggèrent que le système de communication vocal ne semble pas jouer un rôle majeur dans ce processus de réunion. Le rôle secondaire du support vocal dans le lien mère-petit est également illustré par la durée qui s'écoule entre la délivrance et le premier cri d'un nouveau-né : en captivité, deux petits phoques gris n'ont émis leur première vocalisation que 3 et 16 heures après leur mise au monde, ce qui contraste fortement avec les échanges sonores entre mère et petit otariidés quelques secondes après la naissance ; plus tard, il arrivera souvent à ces deux petits de vocaliser sans engendrer ni une réunion avec la mère, ni une session d'allaitement (KASTELEIN & WIEPKEMA, 1988 ; KASTELEIN *et al.*, 1994). Il semble que les capacités effectives de discrimination des femelles devraient faire l'objet d'études expérimentales de repasse au cours desquelles on analyserait la réaction d'une mère à l'enregistrement du cri de son petit par rapport à celui d'un petit inconnu.

Si les vocalisations ne sont pas (ou peu) utilisées par les phoques gris pour identifier leurs petits, deux questions majeures se posent. D'une part, considérant la pression de sélection probable, utilisée comme argument pour expliquer le système d'identification vocal élaboré des otariidés, pourquoi le phoque gris n'utilise-t-il donc pas l'individualité des cris de ses petits pour les reconnaître ? D'autre part, la reconnaissance ayant bien lieu dans une certaine mesure, quels sont alors les éléments de communication qui permettent aux mères de s'assurer de l'identité de leur rejeton ?

Une utilisation limitée des vocalisations dans le cadre de la réunion mère-petit et un lien maternel nettement moins exclusif semblent caractériser les phocidés en général par rapport aux otariidés. Ces éléments suggèrent que la pression de sélection qui intervient à ces niveaux est moins forte, ou s'exerce depuis moins longtemps, chez les phoques que chez les otaries. En effet, seules quelques espèces de phocidés présentent la particularité de se reproduire en groupes sociaux larges et denses, parmi lesquels on retrouve le phoque gris et les éléphants de mer. L'adaptation du phoque gris à cet environnement social ne serait à l'heure actuelle qu'incomplète, l'espèce se reproduisant à l'origine



de manière dispersée sur la banquise (notamment suggéré par DAVIES, 1957 ; BONESS & JAMES, 1979 ; TRILLMICH, 1981). Une étude comparative détaillée de l'occurrence, de la nature et de la fréquence des séparations mère-petit, ainsi que des séquences de réunion entre les phoques gris se reproduisant sur la terre en groupes denses et ceux se reproduisant dispersés sur la banquise serait ici d'un grand intérêt. Dans ce cadre, on note déjà que dans le groupe de reproduction d'Amé Island (banquise), HALLER *et al.* (1996) n'ont observé aucun phoque gris femelle nourrissant un petit qui n'est pas le sien. De même, en plusieurs années d'étude sur les groupes de reproduction des Cornouailles, réduits et peu denses, WESTCOTT (1997) n'a jamais observé de femelle allaitant un petit étranger. L'individualité des vocalisations des petits a également été mise en évidence chez deux autres phocidés dont les femelles ne semblent pas plus l'utiliser pour la discrimination de leurs petits que le phoque gris (phoque du Groenland : MILLER, 1991, phoque moine de Hawaï : JOB *et al.*, 1995).

Chez les phocidés qui utilisent très peu les signaux vocaux lors des réunions mère-petit, la capacité des mères à localiser leur progéniture peut néanmoins être très bonne (BOWEN, 1991). Les phoques de Weddell femelles réagissent aux enregistrements des cris de n'importe quel petit de leur espèce ; néanmoins, lorsque CORNET & JOUVENTIN (1981) déplacent une vingtaine de petits de cette espèce pour les rassembler à quelque distance du groupe, les petits se mettent à vocaliser et chacune des mères vient progressivement retrouver le sien puis s'éloigne avec lui. KOVACS (1995) a montré que les phoques du Groenland femelles sont capables de rejoindre directement leur petit, même s'il reste muet et qu'elles ne peuvent le voir : sur 88 % des réunions observées, la femelle émerge au point d'accès le plus proche de son petit indiquant des capacités d'orientation sous l'eau et sous la glace ; lors de 74 % des réunions, la mère s'approche spontanément d'un petit silencieux et seulement 7 % des retours de mères vers leur petit comprennent un contact avec un petit étranger ; en outre, les trajets des femelles vers un petit qui vocalise ne sont pas plus directs que ceux effectués vers un petit silencieux. A distance, les phocidés femelles utilisent probablement des éléments topographiques et, à proximité du petit, des informations olfactives, bien plus que des signaux sonores. L'apparence même du petit pinnipède qui change rapidement avec l'âge importe probablement peu (CORNET & JOUVENTIN, 1981 ; ROUX & JOUVENTIN, 1987, JOB *et al.*, 1995). Bien que les mères effectuent souvent des vérifications visuelles de leur rejeton, des femelles complètement aveugles sont fréquemment observées qui élèvent correctement leur petit (chez le phoque gris : HEWER & BACKHOUSE, 1960, et obs. pers.). En outre, une perturbation majeure de l'odeur du petit par vaporisation de déodorants chez le phoque du Groenland (TERHUNE *et al.*, 1979) ou chez l'otarie à fourrure d'Amsterdam (ROUX & JOUVENTIN, 1987) ne semble pas affecter la réunion des paires mère-petit. Ceci suggère que l'utilisation de tout un ensemble d'informations sur l'identité d'un petit pinnipède par sa mère permet de pallier l'absence (ou la perturbation grave) d'un élément bien précis de cet ensemble (TERHUNE *et al.*, 1979 ; ROUX, 1986 ; ROUX & JOUVENTIN, 1987 ; KOVACS, 1995).

Enfin, il faut noter que le cri du petit phoque gris, même s'il ne sert pas à identifier individuellement l'émetteur, joue très probablement un certain rôle dans les interactions maternelles. En effet, outre l'identité du jeune pinnipède, ce type de vocalisation peut également contenir une information multiple et complexe sur la localisation et sur les stress possibles tels que la faim, la peur ou la douleur d'un petit en général. Cette information pourrait stimuler le comportement maternel de n'importe quelle mère se trouvant à portée de ces cris (FODGEN, 1971 ; PETRINOVICH, 1974 ; CORNET & JOUVENTIN, 1981 ; PERRY & RENOUF, 1988 ; KASTELEIN *et al.*, 1991 et 1995 ; chez la loutre de mer *Enhydra lutris*, SANDEGREN *et al.*, 1973).

Nous avons décrit la structure acoustique du cri émis par les petits phoques gris en période d'allaitement et montré que cette vocalisation présente une structure suffisamment individualisée pour servir de support à un système de reconnaissance par les mères. Néanmoins, cette potentialité ne semble pas exploitée par l'espèce. Nos observations confirment que les vocalisations sont peu utilisées lors des réunions mère-petit, et que la confusion des femelles quant à l'identité des jeunes est relativement fréquente dans une colonie terrestre dense. Or cette confusion est unanimement considérée comme à l'origine d'une importante proportion de la mortalité des petits. Ces résultats supportent l'hypothèse d'une adaptation incomplète du phoque gris à la reproduction en groupes denses.

*We describe the acoustic structure of the call uttered by pups during the lactation period and show that the call's structure presents a sufficient individuality to be used in a recognition system by mothers. However, this potential does not seem to be used by the grey seal. Our observations confirm that calls are infrequently used during mother-pup reunions and that the confusion of mothers over pup identity is frequent in a dense land-based colony. This confusion is considered by most authors as responsible for a high proportion of pup mortality. These results support the hypothesis of an incomplete adaptation of the grey seal to breeding in dense aggregations.*



**Photo 6.** Groupe dense de femelles et de petits au centre de la colonie de reproduction du phoque gris de l'Île de May, Ecosse.  
*Dense group of females and pups within the grey seal breeding colony of the Isle of May, Scotland.*

## VI. Evolution des colonies

L'ensemble des observations comportementales présentées jusqu'ici ont été effectuées à l'échelle individuelle, au sein d'aires d'études bien délimitées, dans différentes colonies est-atlantiques du phoque gris. Ces informations nous ont permis de mieux cerner l'activité des animaux en un site, la qualité adaptative de ces comportements et la variabilité qui les caractérise. Par ces comportements, chacun des individus du groupe de reproduction participe à l'ensemble dynamique que constitue la colonie, évoluant elle-même dans le temps et dans l'espace. Pour appréhender le « comportement » de la colonie dans son ensemble, nous avons finalement élargi notre cadre d'étude à l'échelle d'une série d'îles voisines en analysant l'occupation de l'espace par les phoques gris en fonction du temps sur base de photographies aériennes.

Les résultats présentés précédemment dans ce chapitre, les données de la littérature ainsi qu'une discussion avec C. DUCK (1994, *comm. pers.*), nous permettent de présenter la réoccupation des sites de reproduction du phoque gris de la manière suivante :

Que recherche une femelle gravide qui rejoint une portion de côte pour donner naissance à son petit ?

- un **endroit familial** : peut-être la colonie où elle est née, la colonie où elle est déjà venue en tant que juvénile à la périphérie du groupe, ou bien encore la colonie où elle est déjà venue se reproduire (voir fidélité au site, Introduction). Des études génétiques du stock est-atlantique confirment le caractère philopatricien des phoques gris (WALTON & STANLEY, 1997). On notera que ce caractère, qualifié de « tradition », ne joue plus lorsque des femelles émigrent vers de nouveaux sites. Sur plus de 300 femelles adultes photo-identifiées au Pays de Galles, 57 % sont revues l'année suivante dans la même région, 43 % dans d'autres régions (BAINES, 1994, et BAINES *et al.*, 1995) ;
- la **présence d'autres phoques gris femelles**. Ce caractère, qualifié de grégarisme des femelles (COULSON & HICKLING, 1964 ; chez les otariidés : GENTRY, 1975), est à la base associé au comportement de reproduction colonial de l'espèce. Un avantage du grégarisme est la vigilance, plus efficace à l'échelle du groupe qu'à l'échelle individuelle (DA SILVA & TERHUNE, 1988) ; mais la présence d'autres individus permet aussi de vérifier que les conditions suivantes sont remplies ;
- la **présence de phoques gris mâles** à caractère dominant susceptibles d'assurer aux femelles une saison de reproduction calme et fructueuse. La proximité de mâles installés, qui contribuent activement à augmenter le rapport des sexes dans les groupes de reproduction en évinçant leurs concurrents, présente notamment deux avantages potentiels pour les femelles. D'une part, elle leur permet de limiter le harcèlement par les mâles périphériques (BONNESS *et al.*, 1995) qui est énergétiquement coûteux pour les femelles et peut entraîner la mort des petits (théorie des « gardes du corps », MESNICK, 1996). D'autre part, elle leur permet de s'accoupler avec de bons

**Tableau XVIII.** Description de la zone littorale des cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes (photos SMRU).  
*Description of the littoral zone of the five Orkney islands studied from aerial pictures (photos SMRU).*

Iles	Substrats	Rochers	Zones de sédimentation				Zones élevées			Eau douce	Périmètre total
			Graviers/ Galets	Sable	Laisses de marée	Total	Terre/ Végétation	Mur de pierres	Total		
<b>Faray</b>	Surface (m <sup>2</sup> )	/	41950	37710	3700	<b>83360</b>	/	/	/	480	<b>20840</b>
	Longueur de côte (m) % de longueur de côte	18505 89 %	384 2 %	398 2 %	0 0 %	<b>782 4 %</b>	1543 7 %	10 0,05 %	<b>1553 7 %</b>	/ /	
<b>Holm of Faray</b>	Surface (m <sup>2</sup> )	/	50260	4942	6443	<b>62006</b>	/	/	/	3873	<b>12052</b>
	Longueur de côte (m) % de longueur de côte	11384 95 %	366 3 %	45 0,4 %	86 1 %	<b>497 4 %</b>	171 1 %	0 0 %	<b>171 1 %</b>	/ /	
<b>Lingaholm</b>	Surface (m <sup>2</sup> )	/	86740	20600	16537	<b>123877</b>	/	/	/	40905	<b>11055</b>
	Longueur de côte (m) % de longueur de côte	4644 42 %	3594 33 %	1094 10 %	1710 15 %	<b>6398 58 %</b>	13 0,1 %	0 0 %	<b>13 0,1 %</b>	/ /	
<b>Muckle Greenholm</b>	Surface (m <sup>2</sup> )	/	13134	0	0	<b>13134</b>	/	/	/	9167	<b>6435</b>
	Longueur de côte (m) % de longueur de côte	5420 84 %	573 9 %	0 0 %	0 0 %	<b>573 9 %</b>	442 7 %	0 0 %	<b>442 7 %</b>	/ /	
<b>Ruskholm</b>	Surface (m <sup>2</sup> )	/	86890	330	630	<b>87850</b>	/	/	/	11302	<b>2849</b>
	Longueur de côte (m) % de longueur de côte	1836 64 %	893 31 %	16 1 %	104 4 %	<b>1013 36 %</b>	0 0 %	0 0 %	<b>0 0 %</b>	/ /	

géniteurs (théorie des « bon gènes », ANDERSSON, 1994, et BURT, 1995, *in* MESNICK, 1996) ;

- l'absence ou la limitation du dérangement d'origine humaine. Chez cette espèce, le principal prédateur terrestre fût (et reste encore parfois) l'homme dont la chasse s'organisait essentiellement lors de la saison de reproduction au cours de laquelle les phoques séjournant à terre sont particulièrement vulnérables ;
- la disponibilité d'un emplacement de mise bas favorable, permettant à une femelle d'assurer son succès reproducteur (succès que l'on peut définir comme le sevrage d'un petit sain d'au moins trente kilos, voir par exemple POMEROY *et al.*, 1994) c'est-à-dire
  - accessible à partir de la mer pour une femelle gravide à terme ;
  - situé dans un site présentant une densité de phoques, donc une fréquence d'interactions agonistiques avec les congénères en place, suffisamment faible pour permettre à la femelle de s'installer ;
  - permettant à la femelle de rejoindre la mer ou un autre point d'eau suffisamment vaste en cas de danger et ce même à marée basse ;
  - associé à la présence d'eau où les femelles passent en moyenne, même en l'absence de danger, une proportion non négligeable de leur temps ;
  - permettant à la femelle, mais surtout à son petit, de se retirer vers l'intérieur des terres en cas de marée haute couplée à une forte houle ou à une tempête (fréquentes à l'époque de l'année où le phoque gris se reproduit).

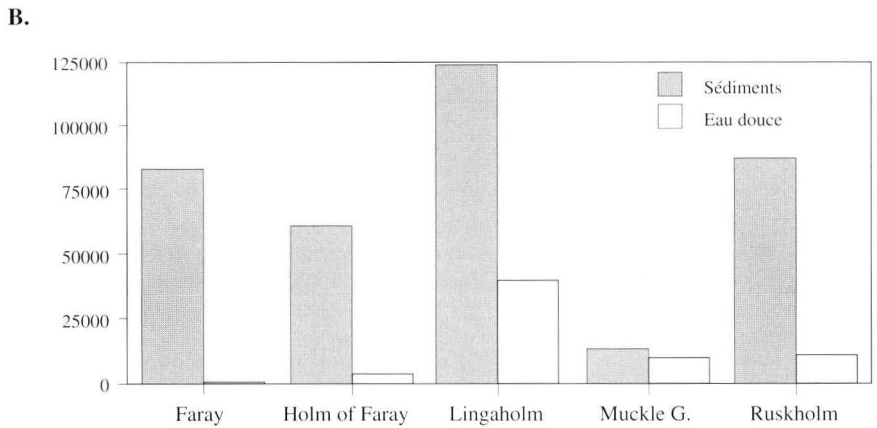
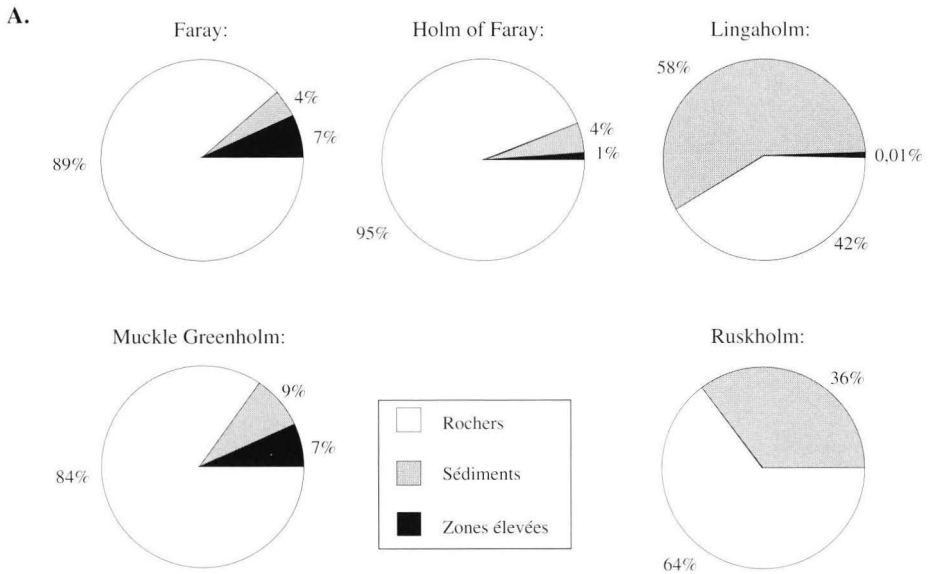
L'ensemble de ces critères physiques et sociaux caractérisant un emplacement de mise bas favorable n'est pas systématiquement rencontré et les femelles composent en fonction des possibilités qui leur sont offertes.

## VI.1. Description des conditions offertes aux phoques par cinq îles des Orcades

A partir de l'analyse des photographies aériennes prises par le SMRU pendant la reproduction du phoque gris aux Orcades en 1986, 1989 et 1991, et des cartes géographiques au 1:10000 (Ordnance Survey 1974, 1975 et 1981), nous avons estimé l'importance des différents substrats observés dans la zone littorale de cinq îles : Faray, Holm of Faray, Lingaholm, Muckle Greenholm et Ruskholm (**tableau XVIII**). La proportion de **longueur de côte** occupée à marée haute par des substrats rocheux, des sédiments meubles (plages de sable, de gravier ou de galets) et des zones élevées inaccessibles de la mer (végétation correspondant à des falaises et murets de pierres) (**fig. 33. A.**) permet de classer les îles en deux types

- rocheux : plus de 80 % de la périphérie de Faray, Holm of Faray et de Muckle Greenholm est rocheuse,
- ou sédimentaire : plus d'un tiers du pourtour de Lingaholm et de Ruskholm est de nature sédimentaire.

L'estimation de la **surface** des zones sédimentaires offertes aux phoques



**Fig. 33.** Description de la zone littorale des cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes. **A.** Proportion des substrats formant le contour des îles (en longueur de côte). Les portions de côte bordées de rochers sont soit des falaises, soit des zones rocheuses accessibles, les portions bordées de sédiments (plages de galets, graviers ou sable) sont d'un accès facile, les portions de côte bordées de végétation ou de murets sont des zones élevées par rapport au niveau de la mer et inaccessibles pour les phoques. **B.** Surface approximative des zones sédimentaires et d'eau douce.

*Description of the littoral zone of the five Orkney islands studied from aerial pictures. A. Proportion of substrates forming the islands periphery (length of coast). Portions of coast formed by rocks are either cliffs or accessible rocky areas, portions formed by sediments (pebble, gravel or sandy beaches) represent an easy access, portions formed by vegetation or stone walls are elevated above the sea level and inaccessible for the seals. B. Approximate areas of sedimentary and freshwater zones.*

dans la zone littorale des îles (**fig. 33. B.**) confirme la nature accessible de Lingaholm et de Ruskholm (les sédiments meubles s'enfoncent en pente faible dans la mer). Seule Muckle Greenholm, de petite taille, présente une surface de sédiments très faible.

Twiss *et al.* (1997) ont montré qu'à l'île de May, la surface approximative des zones humides dans les aires d'étude de West Rona et de Tarbet peut varier du simple au triple au cours de la saison de reproduction du phoque gris. Néanmoins, une approximation de leur surface totale sur chaque île étudiée ici (**fig. 33. B.**) suggère que Ruskholm, Muckle Greenholm, et dans une moindre mesure Holm of Faray, peuvent offrir aux phoques une quantité d'eau douce non négligeable tandis que Faray est nettement moins riche en cet élément. Lingaholm se démarque par une valeur élevée due à la présence d'un réservoir artificiel d'eau douce inaccessible aux phoques.

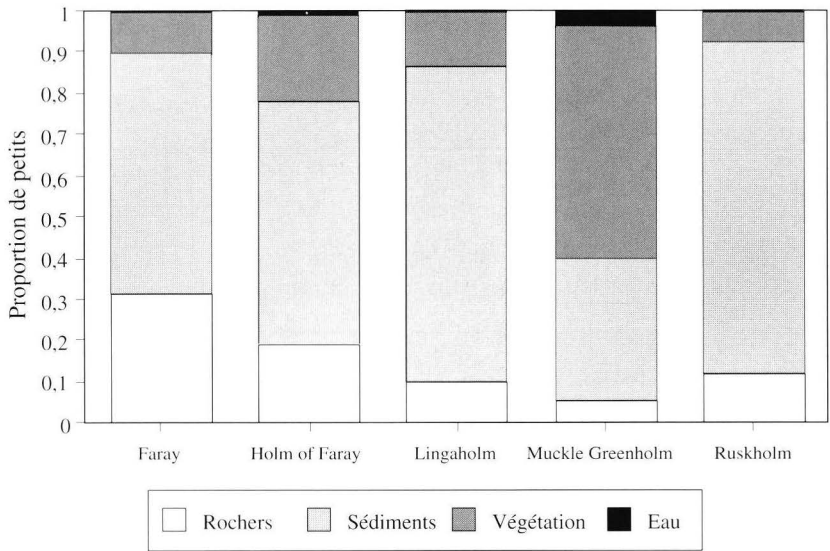
## VI.2. Description de la répartition des blanchons

La position des blanchons sur les photographies aériennes des îles étudiées a été relevée et assimilée aux emplacements de mise bas choisis par les femelles lors de la réoccupation des sites. HIBY *et al.* (1992), travaillant au recensement des populations du phoque gris, estiment l'erreur associée au comptage de blanchons sur photographie aérienne à environ 5 %. Travaillant également à partir de clichés aériens, POMEROY *et al.* (1994) notent qu'à North Rona, le nombre de phoques comptés sur les photographies tend à être inférieur au nombre de phoques comptés au sol. Pour une même journée, la différence entre les comptages direct et indirect peut atteindre 10 % mais cette variation concerne surtout les mâles périphériques qui sont aisément omis sur les photographies tandis que la coloration claire des blanchons en facilite le pointage.

### VI.2.A. Comparaison entre îles

Sur toutes les îles étudiées, à l'exception de Muckle Greenholm, les zones sédimentaires sont les principales aires utilisées par les phoques gris pour se reproduire (**fig. 34**). A Faray (**fig. 35**), la pointe nord (point 1), deux portions de la façade ouest (points 2 et 3) et l'est de la pointe sud (point 4) sont de grandes plages très fréquentées par les phoques. A Holm of Faray, une des principales aires de reproduction est une plage caractérisée par un double accès à la mer vers l'est et vers l'ouest (goulot en 11). Néanmoins, les deux îles les plus riches en sédiments, Lingaholm et Ruskholm, se caractérisent par une proportion nettement plus élevée de blanchons sur ce type de substrat que les autres îles. A Lingaholm, les phoques se reproduisent essentiellement sur deux (et plus récemment trois) grandes plages (points 7, 8 et 9). A Ruskholm, la plupart des blanchons se trouvent sur la plage de galets qui borde la façade est (point 14). Au niveau des trois îles à côte rocheuse, les rochers de Faray et de Holm of Faray, plates-formes horizontales rasant l'eau au pied des falaises ou descendant obliquement dans la mer, sont largement colonisés mais pas ceux de Muckle Greenholm.





**Fig. 34.** Répartition des blanchons sur les cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes. Pour chaque relevé (deux à trois par saison de reproduction), les petits sont observés sur un substrat rocheux, sédimentaire (plage de galets, graviers ou sable), dans la végétation (ou terre quand la végétation est piétinée) ou dans l'eau (mer ou zones marécageuses, mares et drains). La répartition pour chaque île correspond aux proportions moyennes de petits sur chaque substrat pour les différents relevés effectués en 1986, 1989 et 1991.

*Distribution of white pups on the five Orkney islands studied from aerial pictures. For each survey (two or three by season), pups are observed on rocks, on sediments (peddle, gravel or sand beaches), in vegetation (or mud when vegetation is trampled) or in water (sea or inland wet areas, puddles and drains). The distribution for each island corresponds to the mean proportions of pups on each substrate for the surveys in 1986, 1989 and 1991.*

La présence d'eau douce favorise-t-elle l'occupation de la végétation à l'intérieur des îles ? Dès 1957, HEWER note qu'à Shillay, les femelles qui ne sont pas sur la plage s'installent très nettement le long des drains et des mares. Cela semble être le cas à Muckle Greenholm, à Holm of Faray, et dans une moindre mesure à Lingaholm, où la proportion de blanchons sur la végétation est plus importante que sur les autres îles. A Holm of Faray, l'aire de reproduction centrée sur le goulot sédimentaire présente une extension vers l'intérieur des terres vers le nord et vers le sud qui n'est pas associée à la présence de zones humides. Par contre, une seconde aire de reproduction importante s'observe à l'extrémité sud de Holm, au niveau d'une large région marécageuse s'étirant vers le centre de l'île (point 12). A Muckle Greenholm, le nord de l'île est très semblable au sud de Holm of Faray : bien que d'une altitude assez élevée, il se caractérise par des accès nombreux et une colonisation importante autour d'un triangle marécageux qui s'enfonce loin vers l'intérieur de l'île (point 13). A Lingaholm, l'accès à l'intérieur des terres est possible sur quasiment tout le pourtour de l'île ; la façade ouest orientée aux courants dominants présente un faciès battu mais les falaises n'atteignent que de trois à quatre mètres de haut et l'accès se fait vers le centre de l'île par le fond des criques

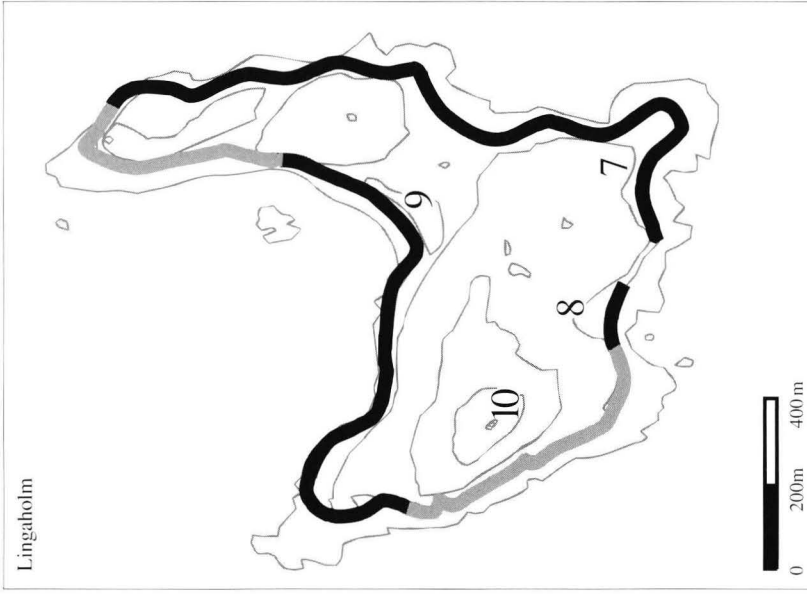
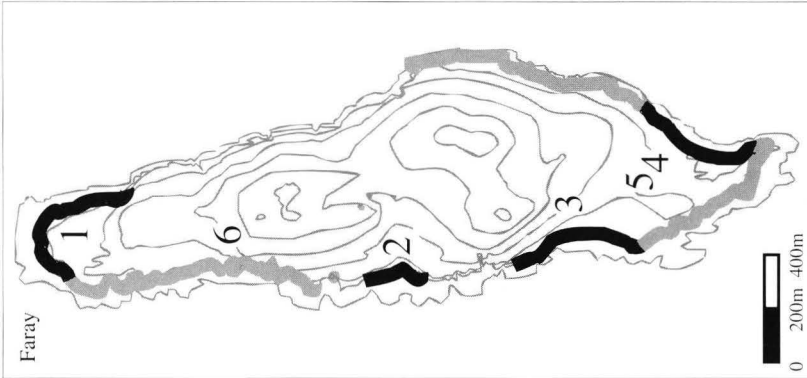
(point 10). Par contre, Ruskholm, relativement riche en eau douce, ne présente qu'une faible proportion de blanchons installés sur la végétation à l'intérieur des terres ; accessible en général sur tout son pourtour, cette île est préférentiellement fréquentée sur sa façade ouest, moins exposée aux vents dominants.

La surface occupée par les blanchons, estimée par le nombre de cellules d'une grille de 20m/20m superposée aux photographies aériennes qui sont occupées par au moins un blanchon, n'est pas directement proportionnelle à la production de petits. Les îles dont la production est élevée présentent également une densité élevée de petits : la densité moyenne à Faray et Holm of Faray est toujours supérieure à 2 petits/quadrat occupé. Par contre, la densité moyenne n'est jamais supérieure à ce seuil à Lingaholm et à Muckle Greenholm, dont la production annuelle est inférieure aux îles précédentes (sauf pour Lingaholm en 1991). La densité moyenne à Ruskholm est intermédiaire, malgré la production très modeste de cette colonie (**fig. 39**).

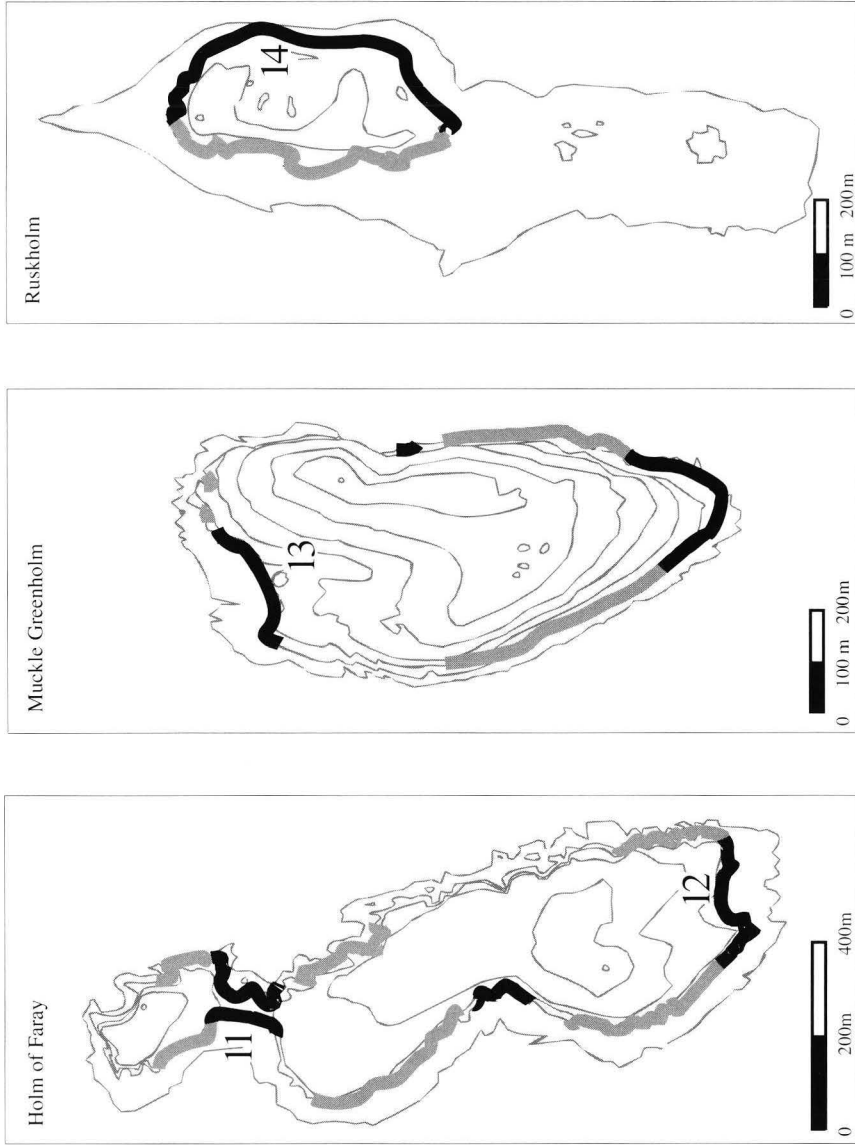
Sur les cinq îles étudiées, la majorité des quadrats de 20m/20m occupés ne contiennent qu'un seul blanchon (**fig. 36**). A Faray, et surtout à Holm of Faray, un nombre non négligeable de quadrats contiennent dix blanchons ou plus. Sur les autres îles, la densité maximale observée est inférieure à dix petits pour 400 m<sup>2</sup>. En moyenne, la densité des petits sur les aires de reproduction des cinq îles des Orcades étudiées est comprise entre 1,5 et 2,5 petits par quadrat de 400 m<sup>2</sup>. En comparaison, la densité des paires mère-petit dans l'aire de reproduction étudiée à North Rona par POMEROY *et al.* (1994) varie entre 2,4 et 4,8 petit/400 m<sup>2</sup> en milieu de saison, confirmant le caractère dense de ce dernier groupe.

## VI.2.B. Evolution au cours des années

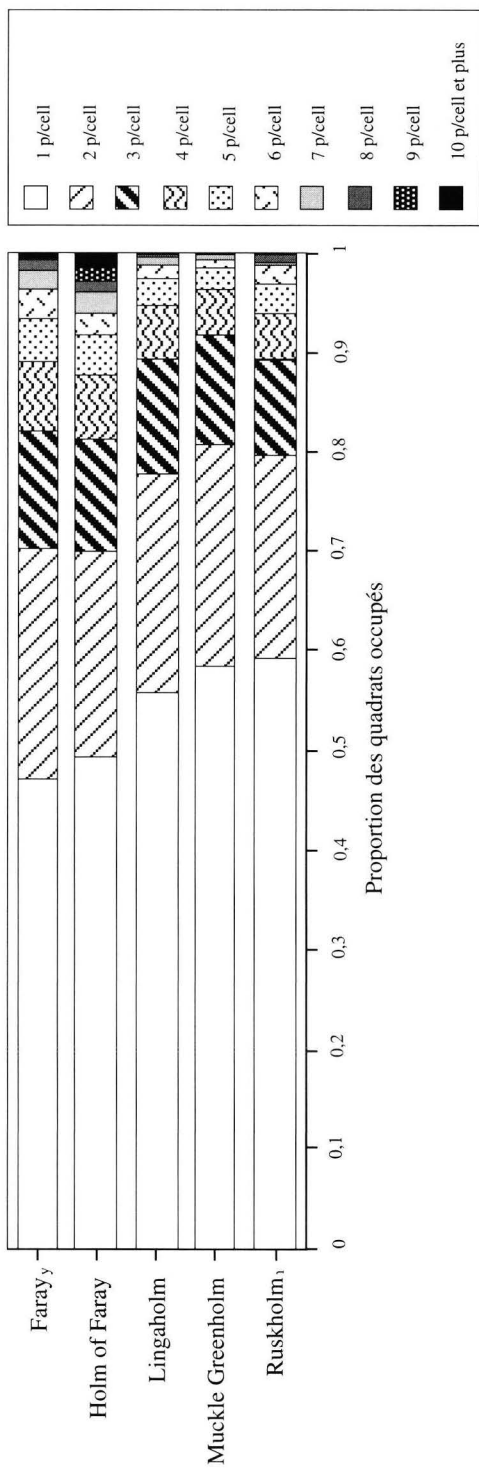
Les recensements effectués par le SMRU montrent que les populations de Faray, Holm of Faray et Lingaholm ont nettement augmenté au cours des trente dernières années tandis que celles de Muckle Greenholm et Ruskholm stagnent ou diminuent (**fig. 37**). En analysant la répartition des blanchons sur les différents substrats en 1986, 1989 et 1991, nous n'observons pas de modification importante au cours du temps, que ce soit sur les îles où la population est stable ou celles où elle évolue (**fig. 38**). Sur les îles dont la production tend à diminuer, Muckle Greenholm et Ruskholm, la proportion de petits sur les substrats sédimentaires diminue légèrement alors qu'il s'agit de substrats particulièrement favorables, les plus accessibles et les moins battus. Là où la production augmente, les modifications de la répartition des blanchons diffèrent suivant les îles : à Holm of Faray, la proportion de blanchons sur la végétation augmente nettement, suggérant une extension des aires de reproduction vers l'intérieur des terres. A Faray et à Lingaholm, l'espace ne manque pas et permet une augmentation de la population sans modification notable de la répartition des petits sur chacun des substrats.



**Fig. 35.** Cartes des cinq îles des Orcades étudiées. L'aire comprise entre les deux premières courbes de niveaux rencontrées en se déplaçant vers l'intérieur des îles correspond à la zone intertidale. Les courbes de niveau suivantes représentent une élévation de 5 mètres en 5 mètres. Les portions de côte aisément accessibles aux phoques sont indiquées en noir et les portions de côte dont l'accès est limité au fond de quelques criques sont indiquées en gris.

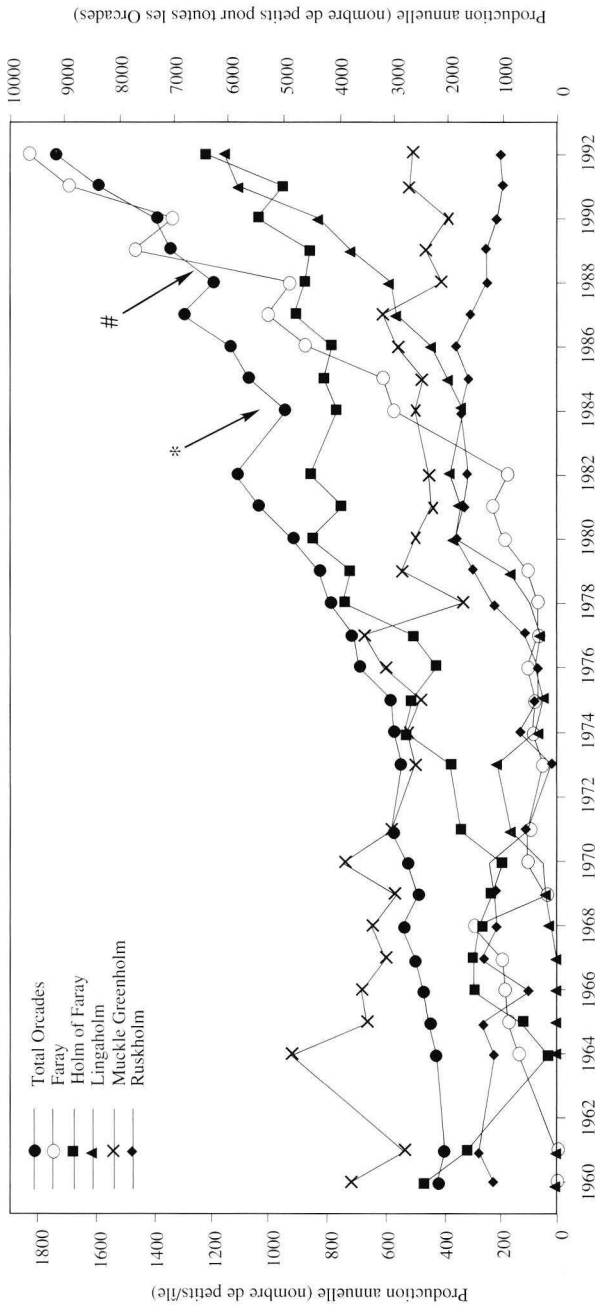


**Fig. 35.** Maps of the five studied Orkney islands. The area between the two first curves found when going towards the centre of the islands is the intertidal zone. The following curves are separated by an elevation of 5 meters. Portions of coast easily accessible to seals are shown in black, and portions of coast which access is restricted to some coves are shown in grey.



**Fig. 36.** Détail de la densité moyenne des blanchons sur les cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes. Pour chaque île, la proportion de quadrats de 20m/20m contenant 1 à 10 petits et plus correspond aux valeurs moyennes pour les différents relevés effectués en 1986, 1989 et 1991.

*Detailed density of white pups for the five Orkney islands studied from aerial pictures. For each island, the proportion of 20m/20m cells containing 1 to 10 and more pups corresponds to the mean value for the surveys in 1986, 1989 et 1991.*



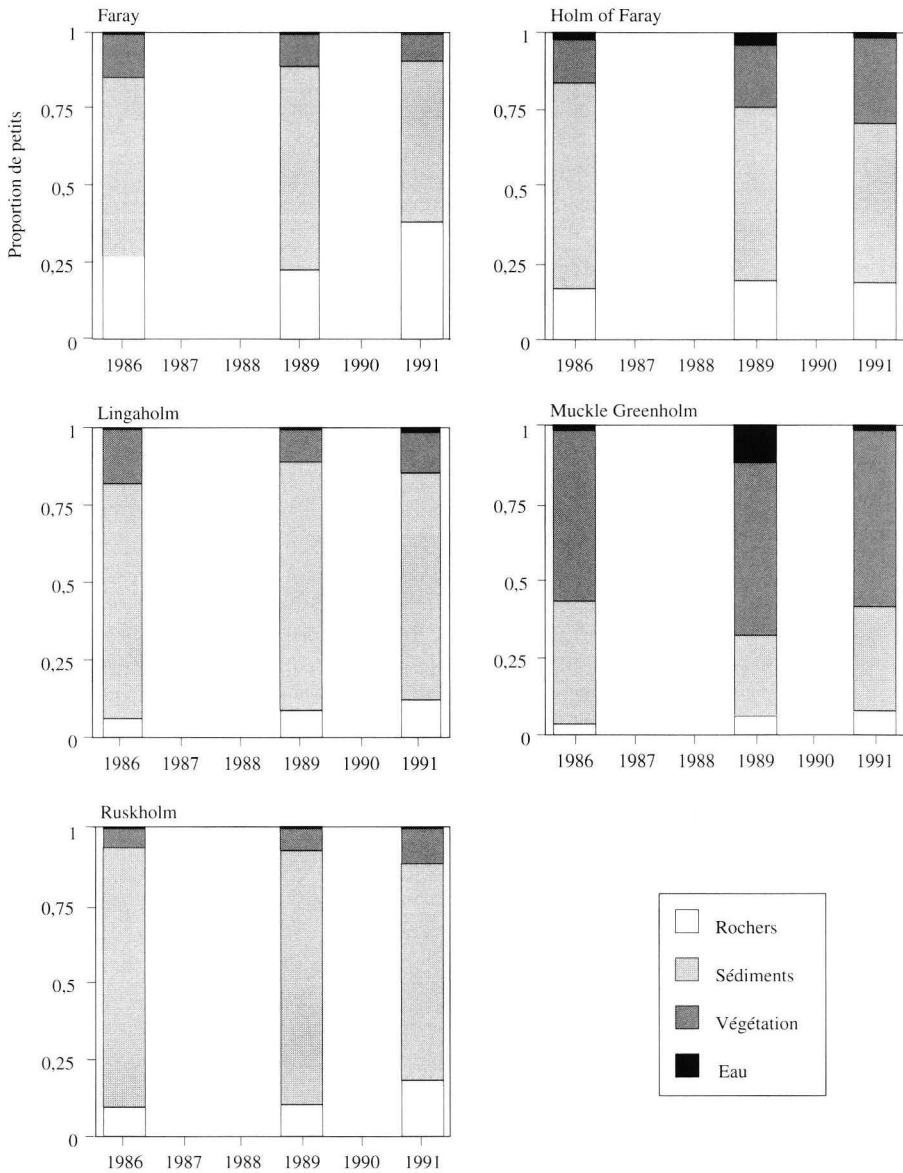
**Fig. 37.** Evolution de la production annuelle de petits dans les cinq îles des Orcades étudiées et dans l'ensemble de l'archipel. Avant 1983, la production est estimée par le SMRU en multipliant par un facteur de calibration le nombre maximum de petits comptés sur photographies aériennes ; depuis 1983, les comptages sont incorporés dans un modèle mathématique de l'évolution du nombre de petits (HBY *et al.*, 1992). Les irrégularités de la production totale des Orcades indiquées par des fleches sont associées en 1984\* au changement de méthodologie et en 1988# à l'épidémie virale européenne qui a entraîné un échec de la reproduction. *Evolution of the annual pup production on the five studied Orkney islands and in Orkneys as a whole. Before 1983, SMRU estimated the pup production by multiplying the maximum aerial survey count by a calibration factor ; since 1983, aerial counts are incorporated in a mathematical model of the growth and decline of the number of pups (Hiby *et al.*, 1992). Irregularities in the Orkneys production curve are associated in 1984\* to the method modification and in 1988# to the European viral epidemic that decreased the reproductive success.*

L'évolution au cours des ans de la surface occupée et de la densité des petits mise en parallèle avec celle de la production (**fig. 39**) montre, que dans la plupart des cas, une augmentation de population s'accompagne d'une augmentation de la surface colonisée. La densité, quant à elle, n'augmente légèrement que lorsque la production augmente très fortement : Faray de 1986 à 89, Lingaholm de 1989 à 91. Mais dans la plupart des cas, la densité diminue : à Holm of Faray où les animaux se dispersent nettement, à Lingaholm entre 1986 et 89 et à Muckle Greenholm de 1989 à 91. Une diminution de la production s'accompagne systématiquement d'une diminution de la surface occupée et le plus souvent d'une diminution de la densité des blanchons.

Lors de cette analyse, on constate que l'accroissement d'une colonie de phoques gris ne semble pas être un processus rationnel qui se produit en fonction des emplacements de qualité disponibles mais plutôt une évolution opportuniste qui s'accompagne d'une augmentation de la densité locale quand la place est limitée en un site (par exemple une crique sans accès vers l'intérieur des terres) et d'une augmentation locale de la surface occupée quand l'extension de l'aire de reproduction est possible. Cette extension est favorisée vers l'intérieur des terres lorsque des zones humides permettent aux phoques de garder un contact aisé avec l'eau malgré un éloignement croissant de la mer (**tableau XIX**). A Faray par exemple, dont la population augmente, on voit des portions de côte où la pénétration des animaux vers l'intérieur des terres serait aisée et n'a lieu que dans une faible mesure (**fig. 35** point 1) ou bien des aires de reproduction traditionnelles à l'intérieur des terres qui s'organisent autour de zones humides et qui ne sont pas associées à une surpopulation en bordure du rivage, ni à une extension locale récente (point 5). Enfin, les nouveaux sites colonisés sur les îles dont la population augmente ne sont pas toujours des endroits favorables où l'accès est possible vers l'intérieur des terres en cas de grosse mer, bien qu'il en existe qui soient encore disponibles, mais parfois des plages situées au fond de criques exposées aux vents et courants dominants et dont la surface diminue dangereusement à marée haute (cas de la façade ouest de Faray, point 6) (DUCK, 1994, *comm. pers.*).

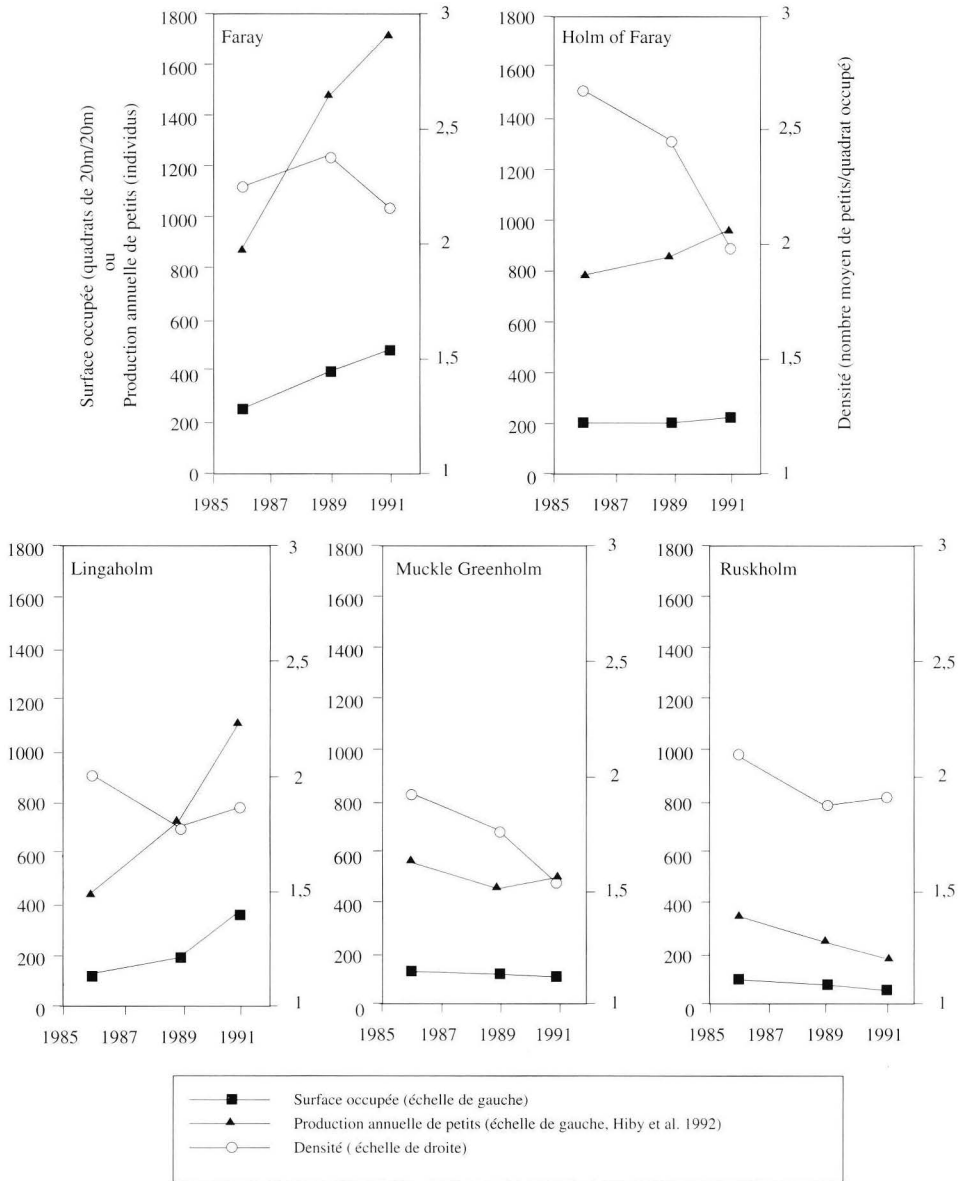
### VI.2.C. Evolution au cours de la saison de reproduction

La proportion de blanchons comptés sur le substrat rocheux tend à diminuer en fin de saison tandis que le pourcentage de petits installés sur la végétation augmente : malgré les exceptions à ce processus (voir Résultats & Discussion, partie II, réoccupation de Rona Top avant Taret ; voir ci-dessus, réoccupation d'aires traditionnelles à l'intérieur des terres à Faray), l'évolution de l'occupation des sites par les phoques gris au cours de la saison de reproduction se caractérise par une rentrée progressive dans les terres (comme observé de manière descriptive dans la plupart des grande colonies, HEWER, 1957 ; COULSON & HICKLING, 1964 ; FODGEN, 1971 ; BONESS & JAMES, 1979). Ceci se confirme par la stabilité ou la diminution au cours de la saison de la proportion de blanchons sur les substrats sédimentaires littoraux.



**Fig. 38.** Evolution de la répartition des blanchons au cours des années sur les cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes. La proportion de petits observés sur substrat rocheux, sédimentaire, dans la végétation ou dans l'eau correspond à la moyenne pour les différents relevés effectués chaque année.  
*Evolution of white pup distribution from 1986 to 1991 for the five Orkney islands studied from aerial pictures. The proportion of pups counted on rocks, on sediments, in vegetation or in the water corresponds to the average proportion for the surveys in each year.*





**Fig. 39.** Evolution de la surface occupée, de la densité et de la production annuelle de petits entre 1986 et 1991 sur les cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes. Les valeurs pour la surface occupée et la densité sont les moyennes pour les différents relevés effectués chaque année.  
*Evolution of occupied area, density and annual pup production from 1986 to 1991 for the five Orkney islands studied from aerial pictures. Values for occupied area and density are means for the surveys in each year.*

Au cours de la saison de reproduction, la surface occupée ainsi que la densité des blanchons ont tendance à augmenter entre le début et la mi-saison puis à diminuer en fin de saison, légèrement pour la surface occupée et plus nettement pour la densité.

Il résulte de ce processus d'occupation des sites une répartition spatiale des paires mère-petit typiquement en agrégats<sup>24</sup>, et ce quelle que soit la densité du groupe envisagé, de large zones des îles restant inoccupées à tout moment de la saison (COULSON & HICKLING, 1964 ; BONESS & JAMES, 1979 ; POMEROY *et al.*, 1994 ; TINKER *et al.*, 1995). A Sable Island, compte tenu de la densité élevée du groupe et du rapport des sexes faible, BONESS & JAMES (1979) évaluent la distance inter-femelles moyenne à 4,4 mètres et vérifient qu'elle est inférieure à celle qui serait observée si les femelles étaient réparties au hasard. La répartition spatiale des mâles est quant à elle déductible de celle des mères (COULSON & HICKLING, 1964 ; ANDERSON *et al.*, 1975 ; POMEROY *et al.*, 1994 ; TWISS *et al.*, 1994). A Sable Island, cette répartition n'est pas au hasard non plus et le nombre de voisins par mâle est inférieur à celui attendu dans le cas d'une répartition aléatoire, les mâles se maintenant les uns les autres à une distance moyenne de 8,13 mètres (BONESS & JAMES, 1979). A North Rona, où la proportion de mâles est nettement inférieure, la distance moyenne entre mâles est de l'ordre de 20 à 40 mètres, leur tolérance variant suivant la densité des femelles (ANDERSON *et al.*, 1975).

Nous avons envisagé l'évolution temporelle de cette structure spatiale agrégative à deux niveaux : au cours de la saison de reproduction et au fil des ans. On a vu que dans différentes îles des Orcades, l'évolution au cours de la saison de reproduction se fait de manière globale — mais pas toujours à l'échelle locale — par une occupation progressive de l'intérieur des terres par les femelles arrivant à la colonie. La densité des paires mère-petit dans les aires de reproduction est en général maximale en milieu de saison. En ce qui concerne l'évolution des colonies au cours des années, une augmentation de population pourrait se traduire

- soit par une augmentation de la densité des individus ;
- soit par un accroissement de la surface colonisée. A Sable Island, dont la population de phoques gris augmente fortement (voir plus loin), STOBO & ZWANENBURG (1990) observent à la fois le développement des aires de reproduction existantes et la colonisation de nouvelles aires ;
- soit par un allongement de la saison de reproduction, un nombre croissant de femelles se succédant sur les mêmes aires. Cette possibilité est évoquée par DAVIES (1949) pour expliquer l'étalement des naissances du

<sup>24</sup> La structure spatiale agrégative, fréquente dans la nature, est généralement liée à l'hétérogénéité de l'habitat (LLOYD, 1967 ; CARR & McDONALD, 1986 ; HAGEN & MANN, 1994), qui se manifeste ici sous la forme d'une ressource — emplacements de mise bas favorables — inégalement répartie sur chaque île. La structure agrégative se définit par une distance inter-individuelle au sein des groupes inférieure à celle attendue dans le cas d'une répartition spatiale aléatoire : la variance du nombre d'individus comptés dans les cellules d'une grille superposée au groupe est nettement supérieure à la moyenne.

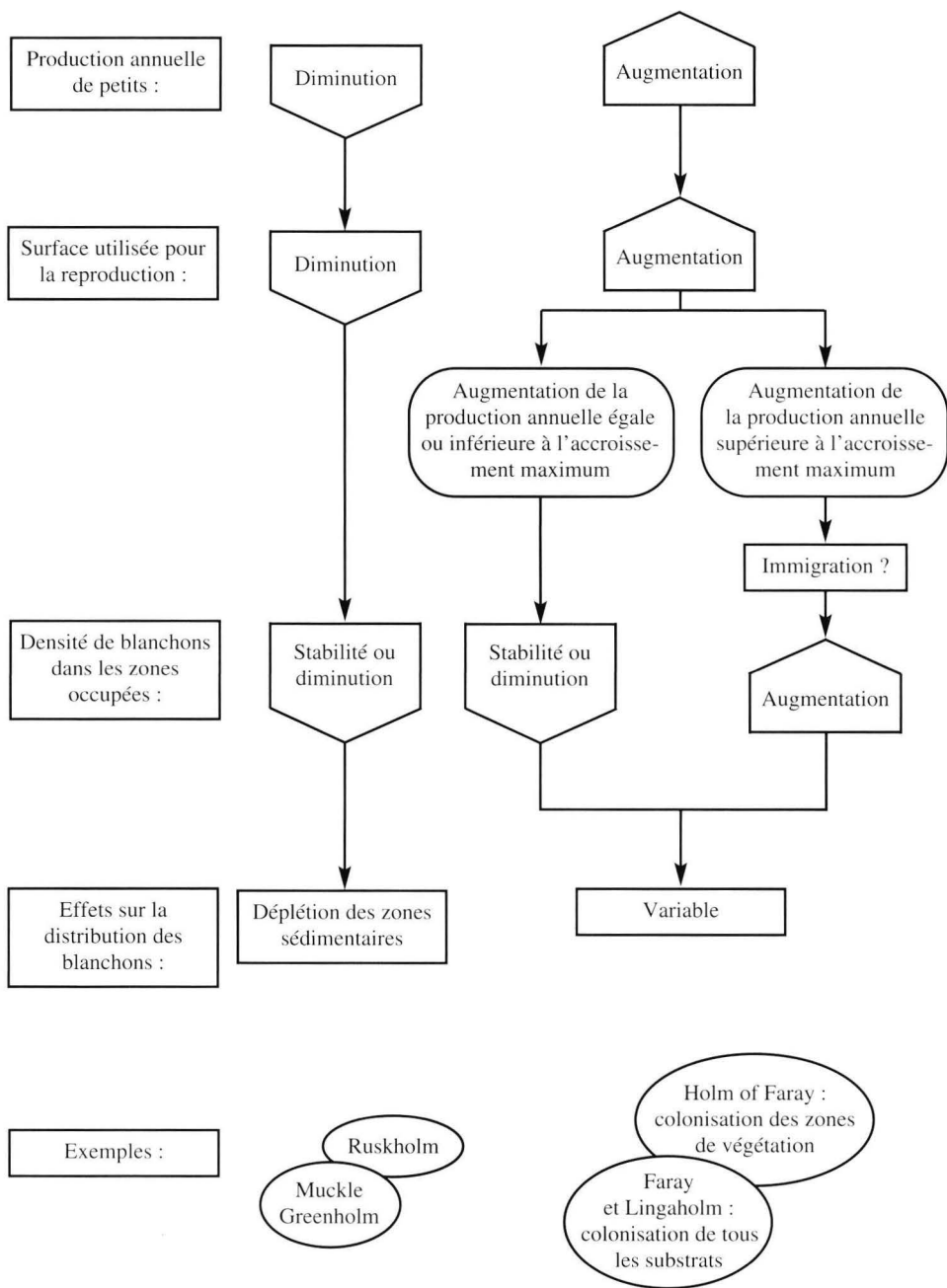
**Tableau XIX.** Résumé de l'analyse de la répartition des blanchons sur cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes (photos SMRU, \*Hiby *et al.*, 1992).  
*Summary of the analysis of white pup distribution on five Orkney islands from aerial pictures (photos SMRU, \*Hiby *et al.*, 1992).*

<b>Iles</b>	<b>Production estimée pour 1991*</b>	<b>Nature de la côte</b>	<b>Répartition des blanchons</b>	<b>Surface moyenne occupée (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Densité moyenne (petits/400 m<sup>2</sup>)</b>	<b>Remarque</b>
<b>Faray</b>	1690 petits, en augmentation	essentiellement rocheuse	colonisation préférentielle des sédiments, colonisation importante des rochers,	146000 en augmentation	2,3	colonie récente (premières naissances enregistrées en 1961)
<b>Holm of Faray</b>	948 petits, en augmentation	essentiellement rocheuse	colonisation préférentielle des sédiments, colonisation importante des rochers, eau douce favorise la colonisation de la végétation	80800 en augmentation	2,4	
<b>Lingaholm</b>	1100 petits, en augmentation	riche en zones sédimentaires	colonisation principale des sédiments, eau douce favorise la colonisation de la végétation	86000 en augmentation	1,9	colonie récente (premières naissances enregistrées en 1968)
<b>Muckle Greenholm</b>	505 petits, en diminution	essentiellement rocheuse	colonisation relativement faible des sédiments et des rochers, eau douce favorise la colonisation de la végétation	46000 en diminution	1,7	fréquentation touristique
<b>Ruskholm</b>	182 petits, en diminution	riche en zones sédimentaires	colonisation principale des sédiments, faible colonisation de la végétation malgré la présence d'eau douce	29600 stable/ en diminution	2	

phoque gris dans le sud-ouest anglais : lorsque la surface disponible est strictement limitée (cas des grottes), la population évoluerait en allongeant sa saison de reproduction.

Notre analyse des colonies des Orcades (**fig. 40**) suggère que toute augmentation de population se traduit par une augmentation parallèle de la surface occupée, la densité n'augmentant que lorsque l'accroissement de population dépasse un certain seuil (lorsque l'augmentation de la production de petits d'une année à l'autre est de l'ordre de 20 %). Ce seuil pourrait correspondre au taux d'accroissement maximum d'une colonie de phoques gris, un taux supérieur étant dû à une immigration à partir d'autres groupes. Si l'on considère un rapport des sexes à la naissance de 1:1, une mortalité des petits, des juvéniles et des adultes nulle et une fidélité parfaite au site de naissance et de mise bas, une population de phoques gris pourrait présenter un accroissement annuel maximal de 50 %. Néanmoins, on sait que la mortalité des petits en période d'allaitement peut atteindre plus du tiers de la production d'une colonie, que la mortalité des juvéniles est probablement importante<sup>25</sup>, que celle des adultes n'est pas nulle et que les femelles reproductrices passent des années au cours desquelles elles ne conçoivent pas de petit (POMEROY *et al.*, 1994, chez l'éléphant de mer boréal : SYDEMAN *et al.*, 1991). Aux îles Farne, dont la population de phoques gris a présenté entre 1930 et 1950 une augmentation considérée comme très importante, COULSON & HICKLING (1964) ont estimé le taux d'accroissement annuel entre 6 et 11 %. Entre 1977 et 1989, la production de petits phoques gris à Sable Island a quant à elle augmenté de manière exponentielle avec un taux annuel de l'ordre de 12 %. Les auteurs suggèrent que cette augmentation correspond à l'accroissement propre de la colonie, le transfert entre groupes paraissant limité (STOBO & ZWANENBURG, 1990 ; ZWANENBURG & BOWEN, 1990). A Donna Nook, dont la colonie continue de s'accroître, la production de petits a augmenté de 10,6 % entre 1994 et 1995 (TROAKE, 1995). Chez d'autres pinnipèdes également, le taux maximal d'augmentation annuel d'une population reste inférieur à 20 % : par exemple chez les otaries à fourrure d'Amsterdam (ROUX, 1987) et des Kerguelen (HOFMEYR *et al.*, 1997), menées au bord de l'extinction par l'industrie de la fourrure, les populations ont augmenté dès la fin de leur exploitation avec une grande vigueur pour se stabiliser enfin. Au plus fort de leur accroissement, ces espèces présentaient une augmentation annuelle de l'ordre de 17 %. Lors de cette recolonisation des îles sub-antarctiques, ces deux otariidés ont accompagné leur augmentation d'effectif d'une extension de la surface des aires de reproduction. Un accroissement de la production encore supérieur était associé à une immigration à partir de groupes plus petits et s'accompagnait d'une augmentation de la densité dans les aires de reproduction déjà utilisées ainsi que de la colonisation de nouvelles aires (BESTER, 1981).

<sup>25</sup> HELLE & STENMAN (1991) estiment que 20 à 25 % de la production annuelle de petits phoques gris en Baltique se noient dans les filets de pêche. Des études quantitatives de la survie des jeunes sevrés sont en cours (SMRU).



**Fig. 40.** Résumé de l'analyse de la répartition des blanchons sur cinq îles des Orcades étudiées à partir de photographies aériennes (photos SMRU).  
*Summary of the analysis of white pup distribution for five Orkney islands studied from aerial pictures (photos SMRU).*

A partir de ces différentes informations sur l'évolution des colonies, il est possible d'émettre des hypothèses sur leur succès relatif. En accord avec l'évolution générale de la population du phoque gris, augmentant essentiellement grâce à la protection de l'espèce, la production annuelle des petits augmente sur trois îles des Orcades envisagées dans ce travail : Faray, Holm of Faray et Lingaholm. Cette augmentation n'est néanmoins pas due à la seule reproduction au sein de ces colonies mais leur taux d'accroissement suggère un phénomène d'immigration à partir d'autres sites.

Parallèlement, la production de petits dans la colonie de Muckle Greenholm tend à décliner tandis que celle de Ruskholm stagne. Bien que riches en eau douce, ces deux îles présentent une série de conditions défavorables à la reproduction des phoques gris. Muckle Greenholm est généralement peu accessible aux phoques car son périmètre est élevé et sa surface sédimentaire très réduite. Les phoques s'y reproduisent essentiellement sur la végétation. En outre, cette île subit un dérangement estival (touristes) susceptible d'affecter le futur choix du site de reproduction des phoques présents dans les parages à cette saison. En ce qui concerne Ruskholm, son périmètre relativement bas offre une très large proportion de sédiments. La majorité des phoques se trouvent sur ce substrat. Ils sont concentrés sur une aire de reproduction unique et leur densité est supérieure à celle attendue dans un si petit groupe. Malgré la présence de zones humides, ils se dispersent relativement peu sur la végétation vers l'intérieur de l'île. L'accessibilité de Ruskholm est réduite non pas par l'altitude de sa côte mais par une très large plate-forme rocheuse qui entoure quasiment toute l'île (sauf le long de l'aire principale fréquentée par les phoques) et au niveau de laquelle la profondeur de la mer est réduite ce qui pourrait entraver l'arrivée des phoques (**fig. 35**).

Néanmoins, il existe d'autres sites présentant ces désavantages qui restent appréciés par les phoques gris. Ces deux colonies présentent encore en commun le fait d'exister depuis de nombreuses années (au moins depuis 1960) et d'être installées sur des îles de très petite taille (voir périmètre approximé **tableau XVIII**) tandis que, sur les trois colonies présentant une augmentation de population, deux sont de formation récente (Faray et Lingaholm). Il est possible que, à une époque où de nombreuses petites îles des Orcades étaient encore habitées par l'homme (comme par exemple Faray), des groupes de reproduction du phoque gris se trouvaient cantonnés sur des îlots inhabités (comme par exemple Muckle Greenholm et Ruskholm). L'exode des populations humaines aurait permis la colonisation des îles favorables aux phoques par immigration à partir de colonies plus anciennes. Outre l'accroissement propre de ces nouvelles colonies, l'augmentation régulière de leur production annuelle de petits pourrait, encore aujourd'hui, être liée à un transfert progressif des phoques en provenance des petites colonies. Les phoques gris se dispersant largement en mer en dehors de la saison de reproduction, il est probable que les individus se reproduisant sur les différentes îles des Orcades se croisent ou se mêlent pour une bonne partie de l'année. On peut dès lors imaginer que le comportement individuel influence l'évolution des colonies, la recombinaison des

groupes se traduisant par une modification des rassemblements de reproduction. Ce scénario ne peut pourtant pas être généralisé puisque des groupes de reproduction du phoque gris très peu denses et dispersés sur des portions de côtes relativement importantes persistent depuis plusieurs dizaines d'années, malgré la possibilité pour ces individus de rejoindre des colonies plus importantes (par exemple en Cornouailles, dont les phoques gris pourraient aisément rallier les groupes du Pays de Galles).

Au niveau des colonies en croissance exponentielle, on peut enfin se demander quelle est la limite de fréquentation d'un site par les phoques et si un stade climax finira par se dégager. Nous avons montré qu'une augmentation de la production annuelle de petits est associée à une augmentation de la surface utilisée pour la reproduction des phoques gris. Néanmoins, notre analyse concerne un petit nombre d'îles et celles dont la production augmente ne manquent pas de sites favorables encore libres. La disponibilité de cette ressource se traduit par une stabilité, voire parfois une diminution, de la densité des paires mère-petit dans les groupes de reproduction, correspondant à une dispersion des animaux. Ce n'est que lorsque l'augmentation de la production suggère une immigration que nous voyons la densité des phoques augmenter. Les effets néfastes de la densité dans les groupes de reproduction du phoque gris (et de nombreux autres pinnipèdes, REITER *et al.*, 1981 ; MAJLUF *et al.*, 1989 ; HARCOURT, 1991b) ont été largement étudiés et concernent essentiellement la mortalité des petits en période d'allaitement : une forte densité favorise à la fois la contamination du milieu (par les excréments, restes de placenta, cadavres) qui multiplie les risques d'infection des petits au système immunitaire mal développé (la péritonite est fréquente par infection du cordon ombilical, BAKER, 1984), les risques de rupture du lien mère-petit (FODGEN, 1971) et les risques de traumatisme des petits par les adultes (BAKER & BAKER, 1988). En outre, une densité élevée peut amener certaines femelles à s'installer trop près du rivage mettant leur petit en danger de noyade (ANDERSON *et al.*, 1979). COULSON & HICKLING (1964), BOYD & CAMPBELL (1971), ANDERSON *et al.* (1979), BAKER (1984) et BAKER & BAKER (1988) s'accordent pour dire que la mortalité des petits varie suivant les sites et peut être très élevée par exemple au niveau des goulots de passage densément peuplés ou dans les cuvettes encombrées. Même lorsque les petits ne meurent pas, la densité des animaux affecte leur condition générale : dans les groupes les plus denses, la qualité de l'allaitement est moindre, les sessions étant fréquemment interrompues par des interactions avec les phoques voisins (FODGEN, 1971 ; BURTON *et al.*, 1975). Sur un plateau faiblement peuplé des îles Farne, 3 % des petits présentent des yeux infectés contre plus de 22 % au niveau des goulots (COULSON & HICKLING, 1964). BONNER & HICKLING (1971, cités in KOVACS & LAVIGNE, 1986) ont observé des taux de croissance des petits significativement différents suivant la densité du groupe. Pourtant, l'effet de la densité (estimée par le nombre de voisines installées autour d'une mère) sur le succès reproducteur des femelles n'a pu être mis en évidence par POMEROY *et al.* (1994). Ces auteurs observent aussi que l'échec d'une mère ne semble pas affecter le choix de son site de mise bas l'année suivante alors que cela semble être le cas chez l'éléphant de mer boréal (REITER *et al.*, 1981).

La saturation apparente d'un site de reproduction est souvent observée chez le phoque gris alors même que des sites favorables restent disponibles à faible distance (COULSON & HICKLING, 1964 ; FODGEN, 1971). Si l'on considère l'influence de la densité, qui peut faire grimper la mortalité des petits à plus du tiers de la production annuelle (SUMMERS *et al.*, 1975), comme un processus naturel de régulation des colonies<sup>26</sup>, on s'étonne que cet effet n'entraîne pas une modification comportementale des femelles qui pourraient choisir de mettre bas en d'autres lieux. En effet, le coût de la conception, de la gestation, de la mise au monde et de l'allaitement d'un petit est inutilement gaspillé lorsque celui-ci ne survit pas. Dans ce cadre, on observe parfois des femelles multipares qui changent subitement de colonie : une mère qui met son petit au monde à North Rona en 1985 et 1987 va mettre bas aux Orcades, à 160 km à l'est, en 1988 (POMEROY *et al.*, 1994). En outre, le comportement de femelles primipares qui ne vont pas se reproduire dans la colonie où elles sont nées permet d'expliquer la création de nouvelles aires de reproduction : aux Etats-Unis (île de Muskeget, Nantucket Sound), PATON (1988) compte plusieurs blanchons lors de survols aériens d'une région où l'espèce est fréquente au printemps mais ne s'est jamais reproduite auparavant. Chez l'éléphant de mer boréal, l'étude d'aires de reproduction colonisées dans les années '70 montre que les individus pionniers sont des animaux jeunes provenant de colonies très denses. La plupart des femelles pionnières sont primipares (REITER *et al.*, 1981).

Une analyse de l'occupation du sol par le phoque gris dans quelques îles des Orcades montre qu'entre 1986 et 1991, l'espèce y utilisait des zones rocheuses, des zones herbeuses et des zones sédimentaires pour mettre bas en des groupes dont la densité variait entre 1,5 et 2,5 paires mère-petit /400 m<sup>2</sup>. Les zones sédimentaires (plages) étaient proportionnellement les plus utilisées. La proximité de l'eau était préférée mais pas indispensable. Un accroissement de la surface colonisée accompagnait toute augmentation locale de population tandis que la densité n'augmentait que lorsque la population augmentait très fort, probablement suite à une immigration. Les îles dont la population stagnait ou diminuait ne présentaient pas de caractéristiques communes les différenciant des colonies florissantes (par exemple en ce qui concerne leur accessibilité, la nature de leur côte ou leur niveau de dérangement par l'homme). La proportion de petits sur leurs sédiments (les zones les plus accessibles) tendait à diminuer au cours des ans.

En outre, les données sur la saturation des sites de reproduction et le gaspillage énergétique qui en découle (mortalité des petits durant la période d'allaitement) supportent l'hypothèse d'une adaptation incomplète du phoque gris à la reproduction en groupes denses.

<sup>26</sup> COULSON & HICKLING (1964) mentionnent l'effet de WYNNE-EDWARDS qui suggère que les populations s'auto-régulent afin d'éviter des désagréments liées à la surpopulation qui seraient beaucoup plus graves qu'une simple limitation de la production, comme par exemple le manque de nourriture pour toutes les classes d'âge du groupe.



*The analysis of habitat use by grey seals in some Orkney islands between 1986 and 1991 shows that the species used rocky, vegetated and sedimentary areas to pup in aggregations which varied between 1.5 and 2.5 mother-pup pairs/400 m<sup>2</sup>. Sedimentary areas (beaches) were the most frequently used and water availability was preferred but not necessary. Any local population increase induced an increase in occupied area while the group density only increased when the population increase was particularly high, suggesting an immigration from other groups. The islands which population was stable or decreasing do not have typical features in common (for example concerning their accessibility, their littoral substrates, or their level of human disturbance) distinguishing them from the more successful colonies. The proportion of pups found on their sedimentary areas (the more accessible areas) tended to decrease over years.*

*Data on the over-crowding of breeding sites and the induced energy waste (mortality of pups during the lactation period) support the hypothesis of an incomplete adaptation of the grey seal to breeding in dense aggregations.*

# Discussion générale et Conclusion





# I. Discussion générale

Afin d'appréhender l'adaptation comportementale d'un mammifère marin amphibie à son environnement, nous avons documenté la plasticité comportementale du phoque gris pendant la période cruciale de la reproduction. Pour ce faire, nous avons réuni une série d'observations sur le comportement des individus dans plusieurs colonies différant fortement par leurs caractéristiques environnementales. Nous nous sommes ensuite focalisée sur les variations du comportement maternel : s'il est connu que les phoques gris mâles peuvent adopter différentes stratégies au sein du système polygyne (dont les représentants les plus typés sont le mâle installé et le mâle périphérique), la stratégie de reproduction des femelles est considérée comme relativement homogène, déterminée par les contraintes particulières de la lactation des phocidés. Nous avons voulu vérifier cette homogénéité à l'échelle d'un site de reproduction : nos observations montrent en fait que les femelles abordent leur période de lactation de différentes manières. Le rôle relatif joué par ces différentes tactiques maternelles dans la variabilité du budget d'activité des mères et de leur petit a été analysé en tenant compte des principales autres variables dont l'influence est connue. Deux volets complémentaires nous ont permis d'envisager l'adaptation comportementale du phoque gris à son milieu de reproduction sous des angles différents. D'une part, nous avons abordé le rôle potentiel des vocalisations dans le lien mère-petit. D'autre part, nous avons étudié l'occupation des aires de mise bas à l'échelle d'un groupe de cinq îles dans l'archipel des Orcades.

La description qualitative et quantitative du comportement individuel permet d'appréhender la manière dont les représentants d'une espèce obtiennent un certain succès reproducteur. Les influences environnementales sont souvent impossibles à contrôler de manière expérimentale. C'est donc l'étude de la variation comportementale au sein d'une espèce qui permet d'émettre des hypothèses sur les variables qui jouent un rôle et sur les conséquences de cette variation sur le succès de la reproduction.

Au terme de ce travail, nous pouvons résumer les influences à la base de la variabilité du comportement des phoques gris en période de reproduction de la manière suivante :

## 1) les caractéristiques individuelles :

- le **sexe** : les contraintes liées aux caractéristiques des mammifères et le système de reproduction polygyne se traduisent par des différences entre mâles et femelles dans la nature et la fréquence des comportements ;
- l'**âge** : parallèlement à la maturation physiologique, la maturation comportementale et l'expérience personnelle de chaque individu permet d'expliquer un certain nombre de variations (par exemple dans la stratégie des mâles : ANDERSON & FEDAK, 1985 ; GODSELL, 1991) ;

- des **choix individuels** tels que la fidélité au site de naissance, la fidélité au site de reproduction (POMEROY *et al.*, 1994 ; TWISS *et al.*, 1994), ou la détermination, au sein du site, de l'emplacement de mise bas des femelles (cette étude). Les variables à l'origine de ces choix sont difficiles à cerner, mais ils sont assurément modulés par l'environnement ;
- 2) l'environnement social :
- la **taille du groupe** : les observations dans les groupes de reproduction réduits supportent l'hypothèse d'une reconnaissance individuelle permettant de limiter le niveau d'agressivité (cette étude). L'accoutumance mutuelle entre phoques voisins sur les sites de reproduction est en effet mise en évidence par une diminution de leurs comportements agonistiques (TWISS, 1991) ;
  - la **densité du groupe** : elle permet notamment d'expliquer les variations du niveau d'interactions agonistiques et des déplacements des individus ou encore du taux de contamination du substrat. Son influence sur la mortalité des petits en période d'allaitement est importante (COULSON & HICKLING, 1964). Le choix de l'emplacement de mise bas des femelles est également influencé par la densité du groupe qu'elles rejoignent ;
  - le **rapport des sexes** : il est essentiellement déterminé par la taille et la densité du groupe, ainsi que par la topographie du site. Son effet est notamment considérable sur les stratégies adoptées par les mâles qui, en retour, influencent l'activité des mères (cette étude ; BONESS *et al.*, 1995) ;
  - la **stabilité du groupe** : le taux de renouvellement des individus joue probablement un rôle sur leur reconnaissance mutuelle ;
- 3) l'environnement physique :
- la **topographie** du site de reproduction : les observations sont nombreuses qui mettent en évidence les effets, sur l'activité des individus, de la surface disponible pour les mises bas, des accès à cette surface ou de sa distance à l'eau (ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; cette étude). Dans le cas particulier des grottes de Cornouailles, leur forme longue et étroite impose au groupe une structuration spatiale de type linéaire, influençant fortement leurs interactions. Lorsque les caractéristiques topographiques d'un site sont nettement modifiées par la marée, les individus se comportent de manière à suivre ce cycle (TINKER *et al.*, 1995 ; cette étude) ;
  - le **climat** : les tempêtes balayant les aires de mise bas sont à l'origine de modifications comportementales temporaires (déplacements, alerte, interactions agonistiques) mais elles provoquent aussi des modifications durables comme des changements dans la position des petits sur les sites et, parallèlement, dans les déplacements des mères vers l'eau (cette étude). En cas de mauvais temps, la mortalité des petits augmente par noyade mais aussi par rupture du lien mère-petit. Une période de lactation condensée pourrait caractériser les colonies exposées aux conditions climatiques les plus sévères (sur la banquise : HALLER *et al.*, 1996 ; en Russie : VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990) ;

#### 4) l'environnement humain :

- distribuées sur les côtes et îles de l'Atlantique Nord, les colonies du phoque gris sont exposées à un certain niveau de dérangement par l'homme, bien plus que celles des pinnipèdes arctiques et antarctiques par exemple. Entre l'abandon d'un site de reproduction et l'habituation des phoques gris au dérangement, une série de modifications comportementales peuvent apparaître. Outre l'augmentation temporaire des comportements d'alerte, de locomotion et de type agonistique (FODGEN, 1971 ; cette étude), le dérangement pourrait accroître le temps passé dans l'eau par certaines femelles en période de lactation (par exemple en Cornouailles ou à Froan) ou favoriser une période de lactation condensée (par exemple à Donna Nook où des milliers de touristes défilent chaque année à quelques mètres des phoques). L'interaction avec l'homme permet en outre le maintien de petites colonies comme Richel ou Amrum dont l'environnement physique est peu favorable à l'espèce.

Soumis à ces influences diverses, le phoque gris fait preuve, en période de reproduction, d'une importante plasticité comportementale qui s'exprime à plusieurs niveaux :

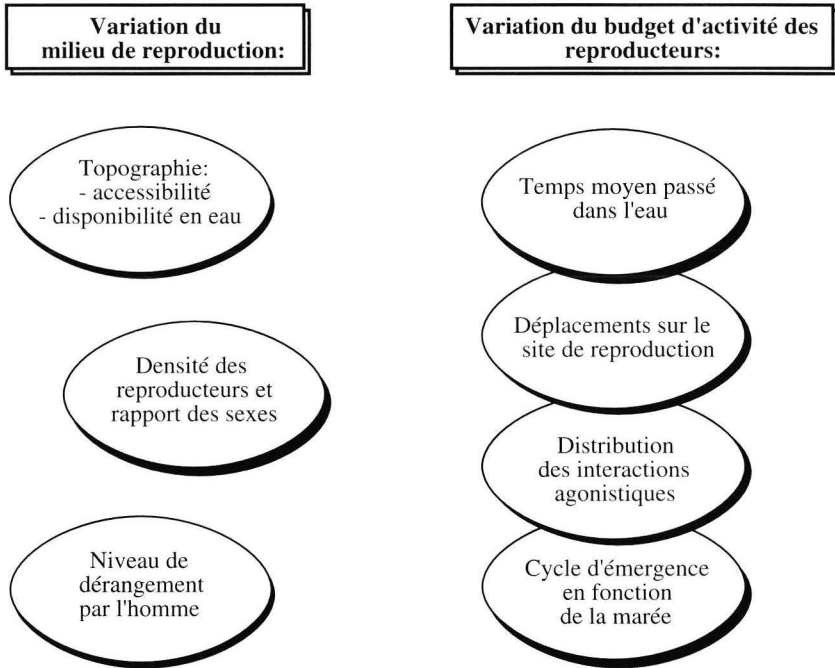
### 1.1. Variabilité entre groupes de reproduction

La variabilité comportementale des phoques gris reproducteurs est donc marquée entre colonies dont l'environnement diffère (**fig. 41, tableau XX**). La flexibilité qui permet à cette espèce de se reproduire dans toute une gamme de milieux a été associée à son passé : suite aux glaciations et réchauffements successifs qui ont affecté son aire de répartition au Pléistocène, le phoque gris aurait acquis la capacité de survivre dans des conditions très variables (DAVIES 1957 ; BONESS & JAMES, 1979 ; ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; TINKER *et al.* 1995). Par rapport aux structures morphologiques ou physiologiques, le comportement animal est relativement flexible (GENTRY, 1974) et, si peu d'espèces de pinnipèdes se reproduisent dans des habitats aussi variés que le phoque gris, plusieurs d'entre elles présentent également une importante plasticité comportementale. Les phoques de Weddell, par exemple, se rassemblent sur la banquise pour se reproduire autour de failles défendues par les mâles. La taille, la densité et le rapport des sexes de ces groupes varient en fonction de la qualité de la glace des différents sites (JOUVENTIN & CORNET, 1979 et 1980 ; CORNET & JOUVENTIN, 1981). Selon ces auteurs, la plasticité du comportement social en fonction du milieu de reproduction (notamment la modulation du rapport des sexes) serait latente chez tous les phocidés, mais ne s'exprimerait que chez les espèces effectivement confrontées à une large gamme d'habitats.

**Tableau XX.** Exemples de la variation du milieu de reproduction du phoque gris et des déplacements des mères. Les flèches indiquent les relations les plus probables.  
*Examples of the variation in grey seal breeding environment and in female movements. Arrows indicate the most probable relationships.*

Colonies	Environnement physique:		Environnement social:		La majorité des femelles restent à terre pendant toute la lactation
	Possibilité de contrôler l'accès au site	Disponibilité en eau	Densité des paires mère-petit	Rapport des sexes femelles/mâle	
Ile de May, Ecosse <sup>1</sup>	moyenne	<b>élevée</b>	<b>élevée</b>	<b>élevé</b>	NON
North Rona, Ecosse <sup>2</sup>	<b>forte</b>	<i>faible</i>	<b>élevée</b>	<b>élevé</b>	<u>oui</u>
Monachs, Ecosse <sup>2</sup>	moyenne	<b>élevée</b>	?	moyen	NON
Donna Nook, Angleterre <sup>3</sup>	<i>faible</i>	<i>faible</i>	moyenne	moyen	<u>oui</u>
Pendower, Cornouailles <sup>1</sup>	<b>forte</b>	<b>élevée</b>	<i>faible</i>	<i>faible</i>	NON
Sable Island, Canada <sup>4</sup>	<i>faible</i>	moyenne	<b>élevée</b>	<i>faible</i>	<u>oui</u>
Amet Island, Canada <sup>5</sup>	<b>Variable</b>	<b>Variable</b>	<i>faible</i>	<i>faible</i>	NON
Litskyi, Russie <sup>1</sup>	moyenne	moyenne	moyenne	moyen	NON
Richel, Mer de Wadden <sup>1</sup>	<i>faible</i>	<b>élevée</b>	<i>faible</i>	<i>faible</i>	NON
Froan, Norvège <sup>6</sup>	<i>faible</i>	<b>élevée</b>	<i>faible</i>	?	NON

<sup>1</sup> Cette étude ; <sup>2</sup> ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; POMEROY *et al.*, 1994 ; TWISS *et al.*, 1994 ; <sup>3</sup> LIDGARD, 1996 ; obs. pers., 1997 ; <sup>4</sup> BONESS *et al.*, 1995 ; LIDGARD, 1997, *comm. pers.* ; <sup>5</sup> HALLER *et al.*, 1995 ; TINKER *et al.*, 1995 ; KOVACS, 1998, *comm. pers.* ; <sup>6</sup> SMISETH & LORENTSEN, 1995 ; SMISETH, 1998, *comm. pers.*



**Fig. 41.** Principales sources de variation environnementale et comportementale entre colonies du phoque gris.

*Main sources of environmental and of behavioural variation between grey seal colonies.*

## 1.2. Variabilité au sein des groupes de reproduction

L'hypothèse d'une origine génétique de la variation comportementale entre groupes de phoques gris se reproduisant dans des milieux différents reste à étudier. Néanmoins, la plasticité comportementale de cette espèce s'observe également au sein même de colonies dont l'environnement varie au cours du temps. C'est le cas des groupes qui se reproduisent sur la banquise et dont l'étude, matériellement difficile, n'a pu être entamée que récemment. En Mer Baltique, des groupes de phoques gris, malheureusement encore très peu étudiés, sont capables de se reproduire soit sur la banquise soit sur la terre ferme, suivant l'étendue de la couverture de glace. A Amet Island, la topographie du site est régulièrement bouleversée par les tempêtes et par les marées qui modifient profondément l'accès à l'eau en déplaçant la glace. Les mâles y présentent notamment une stratégie très plastique en fonction de l'état de la glace : soit ils défendent un trou dans la glace, soit ils gardent une ou plusieurs femelles



(TINKER *et al.*, 1995). Ces cas illustrent le fait que la flexibilité comportementale du phoque gris peut se manifester au niveau individuel, suite aux modifications de l'environnement d'une année à l'autre mais aussi au cours d'une même saison de reproduction.

Enfin, un dernier niveau de variabilité s'observe sur les sites, même lorsque l'environnement est stable, en fonction des caractéristiques et choix de chaque individu. De nombreux auteurs évoquent cette variation individuelle du comportement des phoques gris (FODGEN, 1971 ; BURTON *et al.*, 1975 ; IVERSON *et al.*, 1993 ; LYDERSEN *et al.*, 1994a ; TWISS *et al.*, 1994). Nous l'avons détaillée chez les femelles de l'Île de May. Si de nombreux aspects du comportement peuvent s'expliquer par des variables extrinsèques et intrinsèques, il n'en reste pas moins que c'est l'individu qui prend des options, après intégration de ces variables. Plusieurs chercheurs n'ont donc pas hésité à parler de « caractère » ou de « personnalité » (DAVIES, 1949 ; FODGEN, 1971 ; LYDERSEN *et al.*, 1994a) qui pourrait se forger par l'expérience individuelle chez ces mammifères dont la longévité peut dépasser 40 ans (WIIG, 1991 ; VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990). Cette « personnalité » pourrait notamment jouer un rôle dans l'association d'individus à long terme qui est suggérée pour expliquer le fait que de nombreux petits soient issus des mêmes couples parentaux (AMOS *et al.*, 1995). Des études basées sur l'identification photographique des phoques gris ont été entamées à l'échelle des îles britanniques et permettront d'en savoir plus sur l'histoire des individus à long terme.

### 1.3. Adaptation inégale ?

Malgré cette flexibilité, certains indices suggèrent que l'adaptation comportementale du phoque gris à la reproduction en groupes denses est imparfaite. D'une part, le système de reconnaissance individuelle du petit par la mère semble relativement peu développé (cette étude). Une reconnaissance basée sur l'individualisation de certaines caractéristiques des vocalisations des petits permettrait pourtant de réduire considérablement leur mortalité et donc l'échec reproducteur des femelles, comme c'est le cas chez de nombreux autres pinnipèdes. D'autre part, la reproduction se poursuit en des sites surpeuplés où la mortalité des petits peut dépasser le tiers de la production. Chez d'autres mammifères, les femelles peuvent moduler leur reproduction comme par exemple le cerf rouge qui passe une saison quand la population est trop dense (CLUTTON-BROCK, 1989), ou l'éléphant de mer boréal dont l'échec reproducteur semble affecter le choix du site de mise bas l'année suivante (REITER *et al.*, 1981). Dans les colonies très denses d'éléphants de mer, on observe également que la migration des jeunes femelles vers des colonies moins peuplées leur permet d'augmenter significativement leur succès reproducteur (REITER *et al.*, 1981) ; en outre, l'âge de la maturité sexuelle peut varier, les femelles d'une colonie exploitée par l'homme atteignant leur maturité à 3 ans et celles d'une colonie non exploitée n'étant matures qu'à 6 ans (CARRICK *et al.*, 1962, *in* REITER *et al.*, 1981).

De tels mécanismes régulateurs n'ont pas encore été mis en évidence chez le phoque gris, mais, même s'il en existe, sur de nombreux sites de reproduction, on observe, année après année, une importante mortalité des petits associée à une densité élevée. Or, chez les pinnipèdes, la reproduction en colonies très denses est le plus généralement associée aux sites terrestres, localisés et de surface limitée, tandis que la banquise, relativement homogène sur des surfaces importantes, permet aux animaux de se disperser. Même si quelques espèces y forment parfois des groupes importants, la densité maximale des colonies de pinnipèdes formées sur la banquise est toujours bien inférieure à la densité maximale des colonies sur la terre ferme (BARTHOLOMEW, 1970). Les indices présentés ci-dessus supportent donc l'hypothèse d'une adaptation incomplète du phoque gris à la reproduction terrestre, sous des pressions de sélection peut-être assez récentes. En outre, des caractéristiques comme le fait que la majorité des mâles reproducteurs n'arrivent pas à la colonie avant les femelles (BONESS *et al.*, 1979) ou la couleur blanche de la fourrure des petits qui assure leur mimétisme sur la glace (JOUVENTIN & CORNET, 1980) incitent à penser que l'habitat originel de cette espèce soit la banquise. La pression de prédation sur les petits phoques gris en période d'allaitement était peut-être importante, comme c'est le cas pour tous les pinnipèdes se reproduisant actuellement sur la glace dans l'hémisphère nord (essentiellement par les ours polaires). Cette prédation pouvait alors jouer un rôle régulateur majeur, justifiant qu'aucun mécanisme de régulation de type comportemental ne soit évident dans les groupes de reproduction actuels. Cette pression pourrait aussi expliquer la fréquence réduite des vocalisations des petits, afin de limiter leur localisation par les prédateurs.

#### 1.4. Variabilité comportementale et effort de reproduction

Pour envisager les éventuels effets de cette variabilité comportementale sur le succès reproducteur des phoques gris, il faut mesurer ce succès. Le rapport des sexes ne donne qu'une idée très vague du nombre de femelles couvertes par les mâles installés, néanmoins les estimations du succès reproducteur mâle par recensements des accouplements ne se révèlent pas beaucoup plus fiables. Les études génétiques montrent en effet que les mâles installés engendrent beaucoup moins de petits que ne le laisse supposer le nombre d'accouplements qu'ils effectuent (AMOS *et al.*, 1993 et 1995). Plusieurs indices supportent l'hypothèse d'une compétition postcopulatoire chez cette espèce, tout accouplement apparemment réussi n'étant pas forcément fécondant. En outre, il est probable qu'un certain nombre de femelles soient fécondées en dehors des sites de mise bas, par exemple lorsqu'elles quittent la colonie et donc le plus souvent hors de vue de tout observateur. La génétique semble donc le seul moyen d'estimer le succès reproducteur des mâles, mais pour établir les relations de paternité au sein d'un groupe il faut identifier génétiquement un grand nombre de reproducteurs, ce qui est matériellement coûteux.

En ce qui concerne les femelles, leur succès reproducteur a été défini notamment par POMEROY *et al.* (1994) comme le sevrage d'un petit sain d'au moins trente kilos. Dans le cadre de notre étude à l'Île de May, les petits n'ont pas été pesés car cette manipulation aurait engendré des dérangements répétés au sein des aires d'études. En effet, 35 à 68 mères dont les départs se sont échelonnés dans le temps ont été suivies chaque saison. La pesée de leur petit au moment du sevrage aurait considérablement augmenté le niveau de dérangement sans que nous puissions en maîtriser les conséquences sur le comportement des femelles toujours présentes (de nombreux auteurs ont évoqué les perturbations comportementales des phoques dans le cas d'une présence humaine systématique sur les lieux de mise bas : FODGEN, 1971 ; BAINES *et al.*, 1995 ; LIDGARD, 1996). De plus, dans le cadre de nos observations, un certain nombre de mères disparaissaient des aires d'étude avec leur petit avant qu'il ne soit sevré (modification de l'emplacement du petit après une tempête ou un dérangement) tandis que d'autres devenaient difficilement identifiables, leur marquage temporaire (peinture) s'effaçant. Ces femelles n'ont donc pas été suivies jusqu'au sevrage de leur petit. Enfin, chaque année, les dernières cohortes de mères suivies n'avaient pas encore sevré leur petit à notre départ de l'île.

En l'absence d'une mesure du succès des femelles dont nous avons détaillé la variabilité comportementale, nous avons envisagé leur **effort de reproduction** à l'échelle d'une saison. Cet effort peut être évalué soit par des études énergétiques qui mesurent directement le transfert de lait de la mère au petit grâce à un marquage isotopique des molécules d'eau, soit par des pesées régulières de la mère et du petit, soit par des observations comportementales (HALLER *et al.*, 1996). Chacune de ces méthodes présente des inconvénients. En effet, les deux premières techniques se basent sur des captures répétées du petit, mais aussi de la mère à qui l'on doit administrer des substances sédatives délicates à doser. En outre, les variations de poids ne reflètent pas forcément les dépenses énergétiques car, suivant que l'animal utilise ses graisses ou ses protéines, l'effet sur son poids est différent (WORTHY & LAVIGNE, 1987 ; MUELBERT & BOWEN, 1993 ; RENOUF *et al.*, 1993 ; WALKER & BOWEN, 1993). En ce qui concerne les comportements, il est également difficile d'en mesurer le coût exact. On sait néanmoins que le coût énergétique de la maintenance diminue fortement lors du repos (WORTHY, 1987). On peut donc postuler que, dans le budget d'activité d'une femelle allaitante, les comportements autres que le repos diminuent le potentiel énergétique qu'elle peut transmettre à son petit. Dès lors, on imagine que certains bénéfices justifient ces activités effectuées par les mères malgré l'accroissement de l'effort de reproduction engendré.

Les **interactions** agonistiques d'une mère se font essentiellement dans un contexte de défense du petit ; elles peuvent donc être considérées comme augmentant les chances de survie de ce dernier (BONESS *et al.*, 1982 ; VISHNEVSKAIA *et al.*, 1990). Les interactions sexuelles permettent aux femelles d'assurer leur futur succès reproducteur. Ces deux types d'interaction sont donc indispensables à l'accomplissement d'une saison de reproduction fructueuse pour les femelles. Le maintien de ces interactions à niveau réduit permettra

néanmoins aux mères d'économiser une certaine quantité d'énergie, tandis que leur multiplication pourra affecter leur succès en diminuant le transfert d'énergie vers le petit (théorie du harcèlement par les mâles, BONESS *et al.*, 1995) ou ses chances de survie s'il est blessé lors des interactions de sa mère avec d'autres adultes.

La **locomotion** des femelles est indispensable lors de la sélection du site de mise bas, et lors de dérangements (tempêtes par exemple) nécessitant un déplacement de la paire mère-petit vers un emplacement plus sûr. Mais nous avons vu qu'une importante proportion de la locomotion des mères consiste en des déplacements réguliers entre leur petit et des points d'eau. Les raisons souvent évoquées qui pousseraient les femelles allaitantes à séjourner dans l'eau sont la thermorégulation, la diminution de leur vulnérabilité aux dérangements et une éventuelle alimentation complémentaire :

- la graisse sous-cutanée, la peau (généralement de pigmentation foncée) et le pelage des phocidés accumulent la chaleur or les phoques ne transpirent pas (WHITTOW *et al.*, 1975). Le phoque gris élimine 6 à 13 % de sa production de chaleur par évaporation respiratoire (FOLKOW & BLIX, 1987) mais l'aspect principal de la thermorégulation est la conduction de chaleur vers le substrat, essentiellement au niveau des membres (RYG *et al.*, 1993). L'eau présentant une chaleur spécifique 20 fois supérieure à celle de l'air, la perte de chaleur y est nettement plus efficace (GENTRY, 1973). La thermorégulation pourrait donc expliquer les séjours dans l'eau des phoques gris se reproduisant dans les colonies terrestres en automne (ANDERSON *et al.*, 1975). Sur la banquise, LYDERSEN *et al.* (1994a) observent que les femelles du St.-Laurent émergent significativement moins lorsque l'effet du vent sur la diminution des températures est le plus fort ; ce serait alors le froid qui pousserait ces femelles à rester dans l'eau où la température ne descend jamais sous  $-1,9$  °C. Une étude détaillée des séjours dans l'eau des phoques gris en période de reproduction et de la température du substrat, corrigée en fonction du vent, de l'humidité (évaporation) et de la radiation solaire, permettrait de vérifier ces relations, comme cela a été fait sur le phoque commun par WATTS (1992) ;
- l'agilité et la rapidité des phoques gris dans l'eau contraste avec leur locomotion malaisée sur la terre ferme. Lorsqu'ils prennent la fuite, les individus émergés se dirigent systématiquement vers l'eau qui constitue l'issue salvatrice. Le mode de vie très aquatique des phoques gris se reproduisant par exemple en Cornouailles ou à Froan pourrait être associé à une forte pression de dérangement d'origine humaine (tourisme, chasse). Mais les déplacements agiles des femelles dans l'eau pourraient aussi leur permettre d'échapper au harcèlement des mâles. Chez d'autres pinnipèdes, la défense des femelles par les mâles devient difficile, voire impossible, dans l'eau : les phoques crabiers mâles empêchent les mères gardées de rejoindre l'eau avant l'accouplement (SINIFF *et al.*, 1979) ; les

femelles de l'éléphant de mer boréal quittant la colonie en fin de saison échappent au contrôle des mâles dès qu'elles atteignent l'eau (MESNICK & LE BOEUF, 1991). En revanche, le va et viens régulier des mères entre l'eau et leur petit amène un certain nombre de mâles à s'installer au niveau des passages stratégiques où les femelles transitent quotidiennement. L'accès à l'eau devient alors pour ces femelles une source d'interactions agonistiques avec les mâles. C'est le cas dans nos deux aires d'étude de l'île de May où des grands mâles patrouillent dans les cuvettes d'accès. C'est aussi le cas à Pendower où les mâles sont postés presque en permanence à l'entrée de la grotte de Rundle Cave. Chez l'otarie à fourrure d'Amsterdam, malgré le nombre d'individus moins élevé au bord de l'eau, 65 % des interactions s'y produisent, et les mâles installés sur la ligne du rivage sont significativement plus actifs que les autres (BESTER & ROSSOUW, 1994). Chez l'otarie à fourrure de Juan Fernández, les déplacements quotidiens des femelles vers l'eau sont si réguliers qu'une bonne proportion de mâles défendent avec succès des aires aquatiques, s'accouplant avec les femelles réceptives qui les fréquentent (FRANCIS & BONESS, 1991) ;

- dans quelques colonies du phoque gris (St.-Laurent et Froan notamment) les femelles en période de lactation vont également à l'eau pour pêcher, mais l'importance de cette alimentation reste à définir (BAKER S. *et al.*, 1995 ; SMISETH & LORENTSEN, 1995). En outre, l'observation de mères se rapprochant de l'eau pour y boire (cette étude) suggère qu'un apport d'eau pourrait être utile aux femelles pour produire leur lait.

Une importante proportion des phoques gris en période de reproduction dépendent donc de l'énergie pour se déplacer entre des positions au sec et l'eau. S'il s'agit essentiellement pour les mâles de s'adapter aux mouvements des femelles, les raisons qui poussent les femelles à ces déplacements semblent fortement varier d'un site à l'autre. Des études détaillées sont donc nécessaires pour comprendre l'intérêt de ces déplacements effectués malgré les coûts énergétiques engendrés (locomotion, interactions agonistiques) et le risque accru de perte du petit. Il faudra bien sûr garder à l'esprit que l'eau n'est pas indispensable à une reproduction fructueuse puisque les phoques gris de plusieurs colonies ne s'y rendent jamais durant toute la durée de leur séjour reproducteur (Sable Island et Donna Nook notamment).

En ce qui concerne les petits, l'alimentation est le seul comportement actif tout à fait indispensable pendant une période d'allaitement courte et intensive. Toute autre activité est en contradiction avec le gain de poids (LYDERSEN *et al.*, 1993). Outre les dépenses énergétiques engendrées, les activités du petit augmentent le risque qu'il soit blessé par un adulte ou qu'il soit perdu par sa mère en se déplaçant sur le site ou, éventuellement, en brouillant son odeur au contact d'autres individus.

Le séjour de ces petits dans l'eau, alors que leur couche de graisse sous-cutanée est réduite (BOWEN *et al.*, 1992a), entraîne une déperdition thermique accrue, donc une dépense énergétique supplémentaire par rapport à leur maintien au sec. Le temps passé dans l'eau par les petits, bien qu'il ne soit pas directement proportionnel au temps passé dans l'eau par les mères (cette étude), est influencé par les choix maternels relatifs au site de mise bas et à la fréquence des déplacements vers l'eau (que nous avons classés en tactiques maternelles à l'Île de May). Les petits nés loin de tout point d'eau ne s'immergeront pour la première fois de leur vie que plusieurs jours après le sevrage, à l'exception des quelques petits qui accompagnent leur mères dans leur déplacements vers un point d'eau éloigné. En revanche, les petits qui naissent de mères au comportement très aquatique (Cornouailles, Froan) sont généralement installés dans la zone des marées quotidiennes et doivent faire face à des immersions régulières. Dans ce cas, le fait de pouvoir nager correctement dès les premiers jours est indispensable à la survie des jeunes (WESTCOTT, 1997). Au Pays de Galles, en Cornouailles et aux Îles Scilly notamment, les petits âgés de quelques jours seulement passent de longues heures dans l'eau et se déplacent parfois sur plus d'un kilomètre le long de la côte (DAVIES, 1949 ; WESTCOTT, 1997). Ces séjours prolongés dans l'eau ont probablement des conséquences énergétiques très importantes. WORTHY & LAVIGNE (1987) ont notamment montré que les quantités relatives de graisses et de protéines qui sont utilisées par les petits diffèrent en fonction de ce que le jeûne post-sevrage se fait dans l'eau ou au sec ; en retour, la déplétion des réserves de graisse sous-cutanée influencera l'isolation thermique et donc le métabolisme des petits.

Malgré ces différences importantes entre colonies, il semble que la balance énergétique des petits estimée sur base de leur comportement varie nettement moins que celle de leur mère. Le budget d'activité des petits n'est pas directement corrélé à celui de leur mère et l'influence maternelle semble surtout jouer au niveau des choix de la femelle en ce qui concerne l'emplacement de mise bas et ses déplacements vers les points d'eau (cette étude). Nous suggérons qu'une analyse plus poussée des variations du comportement des petits permettrait d'ouvrir de nouvelles portes dans la compréhension de l'énergétique de la reproduction chez le phoque gris. En outre, nous insistons sur l'importance de poursuivre l'étude des mécanismes de choix de la colonie, du site et de l'emplacement de mise bas des femelles, qui sont à la base de la dynamique des colonies de cette espèce.

## II. Conclusion

Mettre en évidence le degré de plasticité comportementale d'une espèce est un domaine de recherche capital qui permet d'ajuster la modélisation de la dynamique de ses populations mais aussi de mieux prévoir sa consommation des ressources, les modifications possibles de sa niche écologique ou l'effet d'une pression de prédation ou de dérangement (KOMERS, 1997). Ces différents aspects se révèlent particulièrement importants lorsqu'il s'agit de gérer une espèce telle que le phoque gris dont les populations représentent une biomasse considérable, sont en croissance exponentielle, interagissent avec l'industrie de la pêche et deviennent l'enjeu d'un « tourisme vert » en plein développement — et ce dans une région de la planète à forte densité humaine.

L'origine de la plasticité comportementale est généralement associée soit à une capacité innée des espèces à répondre à une large gamme de stimuli, soit à des ajustements par l'intermédiaire d'un apprentissage c'est à dire d'une modification de leur comportement par l'expérience ou l'observation. Lorsque les possibilités d'apprentissage sont importantes, comme c'est le cas chez les espèces à forte longévité, on s'attend à ce que la plasticité comportementale soit élevée.

La capacité innée d'une espèce à s'adapter à un environnement variable dépend de l'évolution de cette espèce. Une des hypothèses de travail les plus importantes de l'écologie comportementale est que les animaux ajustent leur comportement en fonction des « coûts » et « bénéfices » engendrés (CLUTTON-BROCK & HARVEY, 1978b). Le fait qu'un comportement varie serait associé au fait que son équilibre « coût-bénéfice » soit variable ou l'aie été au cours de l'évolution de l'espèce. Certains comportements seraient donc plus plastiques que d'autres. Cette évolution variable pourrait se manifester par l'existence de comportements apparemment inadaptés dans certains contextes comme par exemple l'utilisation très limitée des vocalisations du petit phoque gris lors des interactions avec sa mère dans les groupes de reproduction denses. Il est possible d'imaginer que, lorsque cette espèce se reproduisait essentiellement sur la banquise, le « coût » associé à la prédation des petits détectables par leurs cris dépassait largement le « bénéfice » d'une communication sonore entre mère et petit pendant la période de lactation.

Les exemples ne manquent pas qui illustrent les différents niveaux de plasticité du comportement animal. Chez les mammifères, ils concernent notamment les primates, les rongeurs mais surtout les ongulés dont de nombreuses espèces voient leur structure sociale et leur système de reproduction changer en fonction des caractéristiques du milieu (voir notamment MONFORT-BRAHAM, 1975 ; LEUTHOLD, 1977 ; CLUTTON-BROCK *et al.*, 1988 ; GINSBERG, 1989 ; BALMFORD *et al.*, 1993 ; MAHER, 1994). La disponibilité et la répartition des ressources alimentaires jouent généralement un rôle capital pour expliquer ces variations.



Par rapport à ces espèces, les phocidés présentent la particularité de ne pas (ou peu) se nourrir pendant la saison de reproduction. La disponibilité des ressources alimentaires devient ainsi secondaire. Chez le phoque gris, c'est la disponibilité en sites de mise bas attractifs pour les femelles qui devient le facteur déterminant dans la structuration des groupes sociaux en période de reproduction. La répartition des mâles découle de celle des mères, modulée par les possibilités de contrôle de l'accès au site. Unique phocidé à se reproduire dans une très large gamme de milieux, le phoque gris présente donc une plasticité comportementale — relative puisque les importantes variations de sa structure sociale n'engendrent jamais l'abandon du système polygyne — qui repose essentiellement sur la variabilité de la qualité de ses aires de reproduction en tant que sites de mise bas. Cette flexibilité comportementale relative est notamment favorisée par les caractéristiques suivantes :

- un habitat de reproduction très variable au cours de son évolution (DAVIES, 1957 ; BONESS & JAMES, 1979 ; ANDERSON & HARWOOD, 1985 ; TINKER *et al.*, 1995) ;
- une faible compétition interspécifique pour sa niche écologique actuelle. CROWELL (1962) notamment a montré qu'une compétition limitée favorisait la plasticité comportementale chez les oiseaux ;
- une mobilité importante, typique des pinnipèdes, qui leur permet de se déplacer en mer et de rejoindre des portions de côte très éloignées et éventuellement très différentes ;
- une longévité élevée, favorisant les phénomènes d'apprentissage (STEPHENS, 1991) ;
- des groupes sociaux de densité très variable. Les fluctuations de densité favorisent les variations de l'environnement social et donc la plasticité comportementale (COCKBURN, 1988) ;
- une pression de prédation actuellement réduite pendant la reproduction (bien qu'elle puisse avoir été forte par le passé). La prédation augmentant les coûts de certains comportements limitent leur apparition et donc la variabilité comportementale (ABRAMS, 1993).

Il est probable qu'à l'origine, le phoque gris se reproduisait essentiellement sur la banquise. Aujourd'hui, il se reproduit également avec succès dans une série d'autres milieux aux contraintes divergentes, dont certains sont très instables. Cette espèce illustre donc plusieurs niveaux de la plasticité comportementale des mammifères, de la variabilité entre individus aux variations entre populations inféodées à des environnements différents, et nous offre peut-être aussi l'occasion d'étudier un processus d'adaptation en cours.



## Bibliographie

- ABRAMS P.A. (1993). — Why predation rate should not be proportional to predator density. *Ecology*, **74** : 726-733.
- ALLEN S.G., AINLEY D.G., PAGE G.W. & RIBIC C.A. (1984). — The effect of disturbance on harbor seal haul out patterns at Bolinas Lagoon, California. *Fish. Bull.*, **82** (3) : 493-500.
- ALTMANN J. (1974). — Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour*, **49** : 227-267.
- AMOS W., TWISS S.D., POMEROY P.P. & ANDERSON S.S. (1993). — Male mating success and paternity in the grey seal, *Halichoerus grypus* : a study using DNA fingerprinting. *Proc. R. Soc. Lond.*, **252** : 199-207.
- AMOS B., TWISS S., POMEROY P. & ANDERSON S. (1995). — Evidence for mate fidelity in the grey seal. *Science*, **268** : 1897-1899.
- ANDERSON S.S. (1978). — Day and night activity of grey seal bulls. *Mammal. Rev.*, **8** (1-2) : 43-46.
- ANDERSON S.S. (1988). — *The Grey seal*. In : J. Flegg & C. Humphries (Eds.) : *Shire Natural History*, **26** : 24 pp.
- ANDERSON S.S., BAKER J.R., PRIME J.H. & BAIRD A. (1979). — Mortality in grey seal pups : incidence and causes. *J. Zool., Lond.*, **189** : 407-417.
- ANDERSON S.S., BURTON R.W. & SUMMERS C.F. (1975). — Behaviour of grey seal (*Halichoerus grypus*) during a breeding season at North Rona. *J. Zool., Lond.*, **177** : 179-195.
- ANDERSON S.S. & FEDAK M.A. (1985). — Grey seal males : energetic and behavioural links between size and sexual success. *Anim. Behav.*, **33** : 829-838.
- ANDERSON S.S. & FEDAK M.A. (1987a). — Grey seal, *Halichoerus grypus*, energetics : females invest more in male offspring. *J. Zool., Lond.*, **211** : 667-679.
- ANDERSON S.S. & FEDAK M.A. (1987b). — The energetics of sexual success of grey seals and comparison with the costs of reproduction in other pinnipeds. *Symp. Zool. Soc., Lond.*, **57** : 313-341.
- ANDERSON S.S. & HARWOOD J. (1985). — Time budgets and topography : how energy reserves and terrain determine the breeding behaviour of grey seals. *Anim. Behav.*, **33** : 1343-1348.
- ANONYME (1995). — *Cornish Coast. High & Low tide times and heights*. Holidaymaker Publications, Kea House, Laverstock Park, Salisbury, Wilts.
- ÁRNASON Ú., GULLBERG A., JOHNSON E. & LEDIE C. (1993). — The nucleotide sequence of the mitochondrial DNA molecule of the grey seal, *Halichoerus grypus*, and a comparison with mitochondrial sequences of other true seals. *J. Mol. Evol.*, **37** : 323-330.
- ÁRNASON Ú. & WIDEGREN B. (1986). — Pinniped phylogeny enlightened by molecular hybridizations using highly repetitive DNA. *Mol. Biol. Evol.*, **3** (4) : 356-365.
- ARNBOM T., FEDAK M.A., BOYD I.L. & MCCONNELL B.J. (1993). — Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at South Georgia. *Can. J. Zool.*, **71** (9) : 1772-1781.
- ARNOULD J.P.Y. (1995). — Indices of body condition and body composition in female antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Mar. Mamm. Sci.*, **11** (3) : 301-313.
- ASSELIN S., HAMMILL M.O. & BARRETTE C. (1993). — Underwater vocalizations of ice breeding grey seals. *Can. J. Zool.*, **71** (11) : 2211-2219.
- AVELLA F., CASTELLS A. & MAYO M. (1993). — Los pinnípedos de las costas atlánticas y cantábricas de la península Ibérica. *Quercus*, **85** : 29-34.
- BABUSHINA Ye.S., ZASLAVSKII G.L. & YURKEVICH L.I. (1991). — Air and underwater hearing characteristics of the northern fur seal : Audiograms, frequency and differential thresholds. *Biophysics*, **36** (5) : 909-913.
- BAINES M.E. (1994). — Grey seals in West Wales. *British Wildl.*, **5** (6) : 341-348.
- BAINES M.E., EARL S.J., PIERPOINT C.J.L. & POOLE J. (1995). — The West Wales grey seal census. *Dyfed Wildl. Trust. Nat. Sci. Rep.*, **131**.
- BAKER J.D., ANTONELIS G.A., FOWLER C.W. & YORK A.E. (1995). — Natal site fidelity in northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Anim. Behav.*, **50** : 237-247.
- BAKER J. (1984). — Mortality and morbidity in grey seal pups (*Halichoerus grypus*). Studies on its causes, effects of environment, the nature and sources of infectious agents and the immunological status of pups. *J. Zool., Lond.*, **203** : 23-48.
- BAKER J.R. & BAKER R. (1988). — Effects of environment on grey seal (*Halichoerus grypus*) pup mortality. Studies on the Isle of May. *J. Zool., Lond.*, **216** : 529-537.
- BAKER S.R., BARRETTE C. & HAMMILL M.O. (1995). — Mass transfer during lactation of an ice-breeding pinniped, the grey seal (*Halichoerus grypus*), in Nova Scotia, Canada. *J. Zool., Lond.*, **236** : 531-542.
- BALMFORD A., BARTOS L., BROTHERTON P., HERRMANN H., LANCINGEROVA J., MIKA J. & ZEEB U. (1993). — When to stop lekking : density related variation in the rutting behaviour of sika deer. *J. Zool., Lond.*, **231** : 652-656.
- BARRETT T., BLIXENKRONE-MOLLER M., DOMINGO M., HARDER T., HAVE P., LIESS B., ÖRVELL C., ÖSTERHAUS A.D.M.E., PLANA J. & SVANSSON V. (1992). — Round table on morbilliviruses in marine mammals. *Vet. Microbiol.*, **33** : 287-295.
- BARTHOLOMEW G.A. (1970). — A model for the evolution of Pinniped polygyny. *Evolution*, **24** (3) : 546-559.
- BÉDART C. & KOVACS K.M. (1993). — Cannibalism by grey seals, *Halichoerus grypus*, on Amet Island, Nova Scotia. *Mar. Mamm. Sci.*, **9** (4) : 421-424.
- BEECHER M.D. (1989). — Signalling systems for individual recognition : an information theory approach. *Anim. Behav.*, **38** : 248-261.

- BEKOFF M. (1972). — The development of social interaction, play and metacommunication in mammals : an ethological perspective. *Quart. Rev. Biol.*, **47** : 412-434.
- BEKOFF M. (1995). — Cognitive ethology and the explanation of nonhuman animal behaviour. 119-150 in : H.L. Roitblat & J.-A. Meyer (Eds) : *Comparative Approaches to Cognitive Science*. MIT Press, Bradford.
- BENGTSON J.L. & STEWART B.S. (1992). — Diving and haulout behavior of crabeater seals in the Weddell Sea, Antarctica, during March 1986. *Polar Biol.*, **12** : 635-644.
- BERGMAN A., OLSSON M. & REILAND S. (1992). — Skull-bone lesions in the Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*). *Ambio*, **21** (8) : 517-519.
- BERNT E.A., HAMMILL M.O. & KOVACS K.M. (1996). — Age estimation of grey seals (*Halichoerus grypus*) using incisors. *Mar. Mamm. Sci.*, **12** (3) : 476-482.
- BESTER M.N. (1981). — The effect of the subantarctic environment on aspects of the terrestrial phase of fur seal populations. *Colloque sur les Ecosystèmes subantarctiques, 1981, Paimpont, C.N.F.R.A.*, **51** : 469-476.
- BESTER M.N. (1995). — Reproduction in the female subantarctic fur seal *Arctocephalus tropicalis*. *Mar. Mamm. Sci.*, **11** (3) : 362-375.
- BESTER M.N. & BARTLETT P.A. (1990). — Attendance behaviour of Antarctic and subantarctic fur seal females at Marion Island. *Antarct. Sci.*, **2** (4) : 309-312.
- BESTER M.N. & ROSSOUW G.J. (1994). — Time budgets and activity patterns of sub-Antarctic fur seals at Gough Island. *S. Afr. J. Zool.*, **29** (2) : 168-174.
- BEURIER J.-P. (1989). — Quelques observations sur les phoques gris de l'Iroise. *Penn ar Bed*, **134** (20-2) : 10-13.
- BIGG M.A. (1979). — Studies on captive fur seals. *Dpt Fish., Environ. Fish. Mar. Serv., Pac. Biol. Station, Nanaimo, BC, Canada, Progr. Rep.*, **3** : 3-5.
- BIGG M.A. (1984). — Stimuli for parturition in Northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *J. Mammal.*, **65** (2) : 333-336.
- BLANC F., CHARDY P. & REYS J.-P. (1976). — Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.*, **35** : 49-67.
- BOND B. (1995). — *The handbook of sailing*. Pelham Books, Stephen Greene Press, London, 352 pp.
- BONESS D.J. (1984). — Activity budgets of male grey seals, *Halichoerus grypus*. *J. Mammal.*, **65** (2) : 291-297.
- BONESS D.J. (1990). — Fostering behavior in Hawaiian monk seals : Is there a reproductive cost ? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** (2) : 113-122.
- BONESS D.J. (1991). — Determinants of mating systems in the Otariidae (Pinnipedia). 1-44 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman & Hall.
- BONESS D.J., ANDERSON S.S. & COX C.R. (1982). — Functions of female aggression during the pupping and mating of grey seals, *Halichoerus grypus* (Fabricius). *Can. J. Zool.*, **60** (10) : 2270-2278.
- BONESS D.J., BOWEN W.D. & IVERSON S.J. (1995). — Does male harassment of females contribute to reproductive synchrony in the grey seal by affecting maternal performance? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36** : 1-10.
- BONESS D.J., BOWEN W.D. & OFTEDAL O.T. (1994). — Evidence of a maternal foraging cycle resembling that of otariid seals in a small phocid, the harbor seal. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **34**, (2) : 95-104.
- BONESS D.J. & JAMES H. (1979). — Reproductive behaviour of grey seal (*Halichoerus grypus*) on Sable Island, Nova Scotia. *J. Zool., Lond.*, **188** : 477-500.
- BONNER W.N. (1972). — The grey seal and common seal in European waters. *Oceanogr. Mar. Biol.*, **10** : 461-507.
- BOSKOVIC R., KOVACS K.M., HAMMILL M.O. & WHITE B.N. (1996). — Geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Can. J. Zool.*, **74** : 1787-1796.
- BOVENG P., BENGTSON J.L. & GOEBEL M.E. (1991). — AMLR program : Antarctic fur seal foraging patterns at Seal Island, South Shetland Islands, Antarctica, during austral summer 1990-1991. *Antarct. J. U.S.*, **26** (5) : 215-216.
- BOWEN W.D. (1991). — Behavioural ecology of Pinnipeds neonates. 61-127 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman & Hall.
- BOWEN W.D. & HARRISON G.D. (1994). — Offshore diet of grey seals *Halichoerus grypus* near Sable Island, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **112** : 1-11.
- BOWEN W.D. & HARRISON G.D. (1996). — Comparison of harbour seal diets in two inshore habitats of Atlantic Canada. *Can. J. Zool.*, **74** : 125-135.
- BOWEN W.D., LAWSON J.W. & BECK B. (1993). — Seasonal and geographic variation in the species composition and size of prey consumed by grey seals (*Halichoerus grypus*) on the Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50** (8) : 1768-1778.
- BOWEN W.D., OFTEDAL O.T. & BONESS D.J. (1985). — Birth to weaning in 4 days : remarkable growth in the hooded seal, *Cystophora cristata*. *Can. J. Zool.*, **63** : 2841-2846.
- BOWEN W.D., OFTEDAL O.T. & BONESS D.J. (1992a). — Mass and energy transfer during lactation in a small Phocid, the harbor seal (*Phoca vitulina*). *Physiol. Zool.*, **65** (4) : 844-866.
- BOWEN W.D., OFTEDAL O.T., BONESS D.J. & IVERSON S.J. (1994). — The effect of maternal age and other factors on birth mass in the harbour seal. *Can. J. Zool.*, **72** (1) : 8-14.
- BOWEN W.D., STOBO W.T. & SMITH S.J. (1992b). — Mass changes of grey seal *Halichoerus grypus* pups on Sable Island : differential maternal investment reconsidered. *J. Zool., Lond.*, **227** : 607-622.
- BOYD I.L. (1984a). — The relationship between body condition and the timing of implantation in pregnant grey seal (*Halichoerus grypus*). *J. Zool., Lond.*, **203** : 113-123.
- BOYD I.L. (1984b). — The occurrence of hilar rete glands in the ovaries of grey seal (*Halichoerus grypus*). *J. Zool., Lond.*, **204** (4) : 585-588.
- BOYD I., ARNBOM T. & FEDAK M. (1993). — Water flux, body composition, and metabolic rate during molt in female Southern elephant seals (*Mitrounga leonina*). *Physiol. Zool.*, **66** (1) : 43-60.

- BOYD I.L., LUNN N.J. & BARTON T. (1991). — Time budgets and foraging characteristics of lactating Antarctic fur seals. *J. Anim. Ecol.*, **60** : 577-592.
- BOYD J.M. (1957). — Aerial studies of a breeding colony of grey seal *Halichoerus grypus* (Fab.), at Gasker, Outer Hebrides in 1955 and 1956. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **129** : 333-342.
- BOYD J.M. & CAMPBELL R.N. (1971). — The grey seal (*Halichoerus grypus*) at North Rona, 1959 to 1968. *J. Zool., Lond.*, **164** : 469-512.
- BURNHAM K.P., WHITE G.C. & ANDERSON D.R. (1995). — Model selection strategy in the analysis of capture-recapture data. *Biometrics*, **51** : 888-898.
- BURTON R.W., ANDERSON S.S. & SUMMERS C.F. (1975). — Perinatal activities in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *J. Zool., Lond.*, **177** : 197-201.
- CAMERON A.W. (1970). — Seasonal movements and diurnal activity rhythms of the grey seal (*Halichoerus grypus*). *J. Zool., Lond.*, **161** : 123.
- CAMPAGNA C. & LE BOEUF B.J. (1988). — Reproductive behaviour of Southern sea lions. *Behaviour*, **104** : 233-261.
- CAMPAGNA C., LE BOEUF B.J., LEWIS M. & BISIOLI C. (1992). — Equal investment in male and female offspring in southern elephant seals. *J. Zool., Lond.*, **226** : 551-561.
- CARNIO J. (1982). — Observations on the mother and young interactions in captive Cape fur seals (*Arctocephalus pusillus pusillus*). *Aquat. Mamm.*, **9** (2) : 50-56.
- CARR G.M. & McDONALD D.W. (1986). — The sociality of solitary foragers : a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.*, **34** : 1540-1549.
- CASTELLINI M.A., MURPHY B.J., FEDAK M., RONALD K., GOFTON N. & HOCHACHKA P.W. (1985). — Potentially conflicting metabolic demands of diving and exercise in seals. *J. Appl. Physiol.*, **58** (2) : 392-399.
- CAUDRON A. (1991). — Etude comportementale d'un groupe d'otaries à fourrure d'Afrique du Sud (*Arctocephalus pusillus pusillus* Schreber 1776) en captivité : Ethogramme, Budget d'activité, Structure sociale. *Mémoire Lic. Zool.*, Univ. Liège, 57 pp.
- CAUDRON A.K. (1994). — Mother-pup interactions in South African fur seals. *Int. Zoo News*, **41/7** (256) : 17-19.
- CAUDRON A.K. (1995a). — Social behaviour of Cape fur seals, *Arctocephalus pusillus pusillus*, in captivity. *Aquat. Mamm.*, **21** (1) : 7-17.
- CAUDRON A.K. (1995b). — Grey seal eco-ethology : study of the distribution of pupping places from aerial photographs. *Proceedings 9th Annual Conf. European Cetacean Soc.*, Lugano, Switzerland, 9-11 Feb. 1995. Eds P.G.H. Evans & H. Nice. *Europ. Res. Cetaceans*, **9** : 293-296.
- CAUDRON A.K., KONDAKOV A.A. & SIRYANOV S.V. (1998). — Acoustic structure and individual variation of grey seal (*Halichoerus grypus*) pup calls. *J. Mar. Biol. Assoc., U.K.*, **78** : 651-658.
- CAUDRON A.K. (1997). — Structure and behaviour of the grey seal *Halichoerus grypus* breeding group of the Dutch Wadden Sea. *Ambio*, **26** (6) : 404.
- CAUGHLEY G. & SINCLAIR A.R.E. (1994). — *Wildlife ecology and management*. Blackwell Scientific publications, Oxford, 212 pp.
- CHMURA KRAEMER H. (1979). — One-zero sampling in the study of primate behavior. *Primates*, **20** (2) : 237-244.
- CHOUDHURY S. & BLACK J.M. (1993). — Mate-selection behaviour and sampling strategies in geese. *Anim. Behav.*, **46** (4) : 747-757.
- CLARK C.W., MARLER P. & BEEMAN K. (1987). — Quantitative analysis of animal vocal phonology : an application to swamp sparrow song. *Ethology*, **76** : 101-115.
- CLEATOR H.J., STIRLING I. & SMITH T.G. (1989). — Underwater vocalizations of the bearded seal (*Erigonathus barbatus*). *Can. J. Zool.*, **67** : 1900-1910.
- CLUTTON-BROCK T.H. (1989). — Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B* **236** : 339-372.
- CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H. (1978a). — Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature*, **273** : 191-195.
- CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H. (1978b). — *Readings in sociobiology*. W.H. Freeman & Company, 393 pp.
- CLUTTON-BROCK T.H., GREEN D., HIRAIWA-HASEGAWA M. & ALBON S.D. (1988). — Passing the buck : resource defence, lekking and mate choice in fallow deer. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23** : 281-296.
- CLUTTON-BROCK T.H., STEVENSON I.R., MARROW P., MCCOLL A.D., HOUSTON A.I. & McNAMARA J.M. (1996). — Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *J. Anim. Ecol.*, **65** : 675-689.
- COCKBURN A. (1988). — *Social behaviour in fluctuating populations*. Croom Helm, London, 322 pp.
- CODY M.L. (1969). — Convergent characteristics in sympatric species : a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor*, **71** (3) : 222-239.
- CORNET A. & JOUVENTIN P. (1981). — Le phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellii* L.) à Pointe Géologie et sa plasticité sociale. *Mammalia*, **44** (4) : 231-250.
- COSTA D.P. (1991). — Reproductive and foraging energetics of pinnipeds : implications for life history patterns. 300-344 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman & Hall.
- COULSON J.C. (1981). — A study of the factors influencing the timing of breeding in the grey seal *Halichoerus grypus*. *J. Zool., Lond.*, **194** : 553-571.
- COULSON J.C. & HICKLING G. (1964). — The breeding biology of the grey seal, *Halichoerus grypus* (Fab.), on the Farne Islands, Northumberland. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 485-512.
- CRAIG R.E. (1959). — Hydrography of Scottish coastal waters. *Scottish Home Dept. Mar. Res.*, **2**, 30 pp.
- CROWELL K.L. (1962). — Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology*, **43** : 75-88.
- CSORDAS S.E. et INGHAM S. (1965). — The New Zealand fur seal, *Arctocephalus forsteri* (LESSON), at Macquarie Island, 1949-64.
- DA SILVA J. & TERHUNE J.M. (1988). — Harbour seal grouping as an anti-predator strategy. *Anim. Behav.*, **36** : 1309-1316.

- DAVIES J.L. (1949). — Observations on the grey seal (*Halichoerus grypus*) at Ramsey Island, Pembrokeshire. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **119** : 673-695.
- DAVIES J.L. (1953). — Colony size and reproduction in the grey seal. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **123** : 327-332.
- DAVIES J.L. (1957). — The geography of the gray seal. *J. Mammal.*, **38** (3) : 297-310.
- DE JONG G. (1995). — Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *Am. Nat.*, **145** : 493-512.
- DE SWART R.L. (1995). — Impaired immunity in seals exposed to bioaccumulated environmental contaminants. *PhD Thesis*, Univ. Rotterdam, 140 pp.
- DEUTSCH C.J. (1991). — Behavioral and energetic aspects of reproductive effort of male northern elephant seals (*Miroounga angustirostris*). *PhD Thesis*, California Univ., 276 pp.
- DEUTSCH C.J., CROCKER D.E., COSTA D.P. & LE BOEUF B.J. (1994). — Sex- and age-related variation in reproductive effort of Northern elephant seals. 169-210 in : B.J. Le Boeuf & R.M. Laws (Eds) : *Elephant seals : Population ecology, Behavior and Physiology*. Univ. of California Press, Berkeley.
- DEUTSCH C.J., HALEY M.P. & LE BOEUF B.J. (1990). — Reproductive effort of male Northern elephant seals : estimates from mass loss. *Can. J. Zool.*, **68** (12) : 2580-2593.
- DUNBAR R.I.M. (1975). — Some aspects of research design and their implications in the observational study of behaviour. *Behaviour*, **58** : 78-98.
- ELIASON J.J., JOHANOS T.C. & WEBBER M.A. (1990). — Parturition in the Hawaiian monk sea (*Monachus schauinslandi*). *Mar. Mamm. Sci.*, **6** (2) : 146-151.
- EMLEN S.T. & ORING L.W. (1977). — Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197** (4300) : 213-223.
- ESPMARK Y. (1971). — Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship. Field observations and play-back experiments. *Behaviour*, **40**, 295-301.
- FAGEN R.M. & YOUNG D.Y. (1978). — Temporal patterns of behaviors : durations, intervals, latencies and sequences. 80-114 in : P.W. Colgan, John Wiley & Sons (Ed.) : *Quantitative Ethology*. Queen's University, Kingston, Ontario.
- FELDMAN H.N. & PARROTT K.M. (1996). — Grooming in a captive Guadalupe fur seal. *Mar. Mamm. Sci.*, **12** (1) : 147-152.
- FERGUSON R.L., WOOD L.L. & GRAHAM D.B. (1993). — Monitoring spatial changes in seagrass habitat with aerial photography. *Photogramm. Engeneer. & Rem. Sensin.*, **59** (6) : 1033-1038.
- FISKE P. & ATLE KÅLÅS J. (1995). — Mate sampling and copulation behaviour of great snipe females. *Anim. Behav.*, **49**, 209-219.
- FODGEN S.C.L. (1971). — Mother-young behaviour at grey seal breeding beaches. *J. Zool., Lond.*, **164** : 61-92.
- FOLKOW L.P. & BLIX A.S. (1987). — Nasal heat and water exchange in gray seals. *Am. J. Physiol.*, **253** : 883-889.
- FOLKOW L.P., BLIX A.S. & EIDE T.J. (1988). — Anatomical and functional aspects of the nasal mucosal and ophtalmic retia of phocid seals. *J. Zool., Lond.*, **216** : 417-436.
- FRANCIS J.M. & BONESS D.J. (1991). — The effect of thermoregulatory behaviour on the mating system of the Juan Fernandez fur seal *Arctocephalus philippii*. *Behaviour*, **119** (1-2) : 104-126.
- GARSHELIS D.L., GARSHELIS J.A. & KIMKER A.T. (1986). — Sea otter time budgets and prey relationships in Alaska. *J. Wildl. Manage.*, **50** (4) : 637-647.
- GAUTIER J.-Y. (1982). — *Socioécologie*. Ed. Privat, Bios, 267 pp.
- GAZO J.M. (1996). — Diving activity of lactating and recently weaned pups of Mediterranean monk seal on the Cabo Blanco Peninsula. *Proceedings 10th Annual Conf. European Cetacean Soc.*, Lisbon, Portugal, 11-13 March 1996. Ed. P.G.H. Evans. *Europ. Res. Cetaceans*, **10** : 316-320.
- GENTRY R.L. (1973). — Thermoregulatory behaviour of eared seals. *Zool. Garten.*, **46**, 73-93.
- GENTRY R.L. (1974). — The development of social behavior through play in the Steller sea lion. *Amer. Zool.*, **14** : 391-403.
- GENTRY R.L. (1975). — Comparative social behaviour of eared seals. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **169** : 189-194.
- GENTRY R.L., COSTA D.P., CROKALL J.P., DAVID J.H.M., DAVIS R.W., KOOYMAN G.L., MAJLUF P., MCCANN T.S. & TRILLMICH F. (1986). — Synthesis and Conclusions. In Gentry P.L. & Kooyman G.L. (Eds) : *Fur Seals : Maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press.
- GILLEAU F. & PALLAUD B. (1988). — Activité alimentaire d'un groupe de babouins (*Papio papio*) vivant en enclos : influence des variables sociales (hiérarchiques et affiliatives), d'âge et de sexe. *Cahiers Ethol. Appl.*, **8** (1) : 1-62.
- GINSBERG J.R. (1989). — The ecology of female behaviour and male mating success in the Grevy's zebra. 89-110 in : P.A. Jewell & G.M.O. Maloiy (Eds) : *The biology of large African mammals in their environment*. *Zool. Soc. Lond. Symposia*, **61**. Oxford Sci. Publ.
- GISINER R. & SCHUSTERMAN R.J. (1991). — California sea lion pups play an active role in reunions with their mother. *Anim. Behav.*, **41** : 364-366.
- GITTLEMAN J.L. & THOMPSON S.D. (1988). — Energy allocation in mammalian reproduction. *Am. Zool.*, **28** : 863-875.
- GLIM (1993). — *The Glim system Release 4*. B. Francis, M. Green & C. Payne (Eds). Oxford University Press, 821 pp.
- GODSELL J. (1991). — The relative influence of age and weight on the reproductive behaviour of male grey seals *Halichoerus grypus*. *J. Zool., Lond.*, **224** (4) : 537-551.
- GOLDSWORTHY S.D. (1995). — Differential expenditure of maternal resources in Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at Heard Island, southern Indian Ocean. *Behav. Ecol.*, **6** (2) : 218-228.

- GONZALEZ L.M., GONZALEZ J.R., FELIX M.S., GRAU E., LOPEZ-JURADO L.F. & AGUILAR A. (1994). — Pupping season and annual productivity of the monk seal *Monachus monachus* in « Cabo Blanco » Peninsula (Western Sahara-Mauritania). *Proceedings 8th Annual Conf. European Cetacean Soc.*, Montpellier, France, 2-5 March 1994, Ed. P.G.H. Evans. *Europ. Res. Cetaceans*, **8** : 281-283.
- GOODALL D.W. (1974). — A new method for the analysis of spatial pattern by random pairing of quadrats. *Vegetatio*, **29** (2) : 135-146.
- GRAU E., AGUILAR A., GONZALEZ J., SAN FELIX M., GONZALEZ L.M. & LOPEZ-JURADO L.F. (1994). — Photo-identification of Mediterranean monk seals *Monachus monachus* in the coast of the Southern Sahara. *Proceedings 8th Annual Conf. European Cetacean Soc.*, Montpellier, France, 2-5 March 1994, Ed. P.G.H. Evans. *Europ. Res. Cetaceans*, **8** : 279-280.
- HAGEN N.T. & MANN K.H. (1992). — Functional response of the predators American lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards) and Atlantic wolffish *Anarhichas lupus* (L.) to increasing numbers of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **159** : 89-112.
- HAGEN N.T. & MANN K.H. (1994). — Experimental analysis of factors influencing the aggregating behaviour of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **176** (1) : 107-126.
- HALEY M.P. (1994). — Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male northern elephant seal fights. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **34** (6) : 427-434.
- HALEY M.P., DEUTSCH C.J. & LE BOEUF B.J. (1994). — Size, dominance and copulatory success in male Northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Anim. Behav.*, **48** : 1249-1260.
- HALLER M.A., KOVACS K.M. & HAMMILL M.O. (1996). — Maternal behaviour and energy investment by grey seals (*Halichoerus grypus*) breeding on land-fast ice. *Can. J. Zool.*, **74** : 1531-1541.
- HAMMILL M.O., LYDERSEN C., RYG M. & SMITH T.G. (1991). — Lactation in the ringed seal (*Phoca hispida*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48** : 2471-2476.
- HAMMOND P.S. & PRIME J.H. (1990). — The diet of British grey seals (*Halichoerus grypus*). *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **222** : 243-254.
- HANGGI E.B. & SCHUSTERMAN R.J. (1994). — Underwater acoustic displays and individual variation in male harbour seals, *Phoca vitulina*. *Anim. Behav.*, **48** (6) : 1275-1283.
- HARCOURT R.G. (1991a). — Survivorship costs of play in the South American fur seal. *Anim. Behav.*, **42** : 509-511.
- HARCOURT R. (1991b). — Maternal aggression in the South American fur seal in Peru. *Can. J. Zool.*, **70** (2) : 320-325.
- HARCOURT R.G. (1993). — Individual variation in predation on fur seals by southern sea lions (*Otaria byronia*) in Peru. *Can. J. Zool.*, **71** : 1908-1911.
- HARCOURT R.G., SCHULMAN A.M., DAVIS L.S. & TRILLMICH F. (1995). — Summer foraging by lactating female New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsteri*) off Otago Peninsula, New Zealand. *Can. J. Zool.*, **73** : 678-690.
- HARDY M.H., ROFF E., SMITH T.G. & RYG M. (1991). — Facial skin glands of ringed and grey seals, and their possible function as odoriferous organs. *Can. J. Zool.*, **69** : 189-200.
- HART 't L., MOESKER A., VEDDER L. & VAN BREE P.J.H. (1988). — On the pupping period of grey seals, *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791), reproducing on a shoal near the island of Terschelling, The Netherlands. *Z. Säugetierkunde*, **53** : 59-60.
- HARWOOD J. (1987). — Competition between seals and fisheries. *Sci. Prog., Oxf.*, **71** : 429-437.
- HARWOOD J., ANDERSON S.S., FEDAK M.A., HAMMOND P.S., HIBY A.R., MCCONNELL B.J., MARTIN A.R. & THOMPSON D. (1989). — New approaches for field studies of mammals : experiences with marine mammals. *Biol. J. Linn. Soc.*, **38** : 103-111.
- HARWOOD J. & GREENWOOD J.J.D. (1985). — Competition between British grey seals and fisheries. 153-159 in : J.R. Beddington, J.H. Beverton & D.M. Lavigne (Eds) : *Interactions between marine mammals and fisheries*. London.
- HARWOOD J. & HALL A. (1990). — Mass mortality in marine mammals : its implication for population dynamics and genetics. *Tree*, **5** (8) : 254-257.
- HAUG T. & HENRIKSEN G. (1992). — Report from a joint Norwegian/Russian grey seal workshop in Tromsø 20-22 February 1992. *Norsk Inst. Fisk. og Havbruksforsk., Brevvika, Tromsø*, 21 pp.
- HAUG T., HENRIKSEN G., KONDAKOV A., MISHIN V., MORSET T., NILSSEN K.T., SKAVBERG N.E. & ØRJEBU A. (1991). — Grey seal investigations in coastal areas of North Norway and the Kola Peninsula during autumn 1991. *Havforskningsinst. Tromsøavdelin, Norges, Fiskerihøgskole, Tromsø. Report SPS 9110*, 19 pp.
- HAUG T., HENRIKSEN G., KONDAKOV A., MISHIN V., NILSSEN K.T. & RØV N. (1994). — The status of grey seal *Halichoerus grypus* in North Norway and on the Murman coast, Russia. *Biol. Conserv.*, **70** : 59-67.
- HAUSER M.D. (1991). — Sources of acoustic variation in Rhesus macaque (*Macacca mulatta*) vocalizations. *Ethology*, **89** : 29-46.
- HELANDER B. & BIGNERT A. (1992). — Harbor seal (*Phoca vitulina*) on the Swedish Baltic coast : population trends and reproduction. *Ambio*, **21** (8) : 504-510.
- HELLE E. & STENMAN O. (1991). — Present state and future of Baltic seals in the Gulf of Finland. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica.*, **67** : 21-25.
- HELLE E., STENMAN O., OLSSON M., HELANDER B. & HÄRKÖNEN T. (1990). — Baltic seals : population size, reproduction and organochlorines. *Ambio Spec. Rep.*, **7** : 16-17.
- HEWER H.R. (1957). — A Hebridean colony of grey seals *Halichoerus grypus* (Fab.), with comparative notes on the grey seals of Ramsey Island, Pembrokeshire. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **128** : 23-66.
- HEWER H.R. (1960). — Behaviour of the grey seals (*Halichoerus grypus* Fab.) in the breeding season. *Mammalia*, **24** : 400-421.

- HEWER H.R. & BACKHOUSE K.M. (1960). — A Preliminary account of a colony of grey seals *Halichoerus grypus* (Fab.) in the Southern Inner Hebrides. *Proc. R. Zool. Soc. Lond.*, **134** : 157-195.
- HIBY L., DUCK C. & THOMPSON D. (1993). — Seal stocks in Great Britain : surveys conducted in 1991. *NERC News*, January 1993 : 30-31.
- HIBY A.R. & LOVELL P. (1990). — Computer aided matching of natural markings : a prototype system for grey seals. *Rep. Int. Whal. Comm. Spec. Issue*, **12** : 57-61.
- HIBY A.R., THOMPSON D., DUCK C. & WARD A.J. (1992). — The status of the British grey seal populations. *SMRU internal report*, 11 pp.
- HIBY A.R., THOMPSON D. & WARD A.J. (1987). — Improving census by aerial photography - an inexpensive system based on non specialist equipment. *Wildl. Soc. Bull.*, **15** : 438-443.
- HIBY A.R., THOMPSON D. & WARD A.J. (1988). — Census of grey seals by aerial photography. *Photogramm. Rec.*, **12** (71) : 589-594.
- HINDE R.A. (1956). — The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, **98**, 340-369.
- HIRUKI L.M., GILMARTIN W.G., BECKER B.L. & STIRLING I. (1993a). — Wounding in Hawaiian monk seals (*Monachus schauinslandi*). *Can. J. Zool.*, **71** (3) : 458-468.
- HIRUKI L.M., STIRLING I., GILMARTIN W.G., JOHANUS T.C. & BECKER B.L. (1993b). — Significance of wounding to female reproductive success in Hawaiian monk seals (*Monachus schauinslandi*) at Laysan Island. *Can. J. Zool.*, **71** (3) : 469-474.
- HOFMEYR G.J.G., BESTER M.N. & JONKER F.C. (1997). — Changes in population size and distribution of fur seal at Marion Island. *Polar Biol.*, **17** : 150-158.
- HOOK O. (1960). — Some observations on the dates of pupping, and the incidence of partial rust and orange coloration in grey seal cows, *Halichoerus grypus* (Fabricius), on Lunga, Treshnish Isles, Argyll. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **134** : 495-497.
- HOOK O. (1961). — Notes on the status of seals in Iceland, June-July 1959. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **137** : 628-631.
- HYDROGRAPHY OF NAVY. (1996). — *Admiralty tide tables : European waters*. Admiralty Charts & Publications, 1, N.P. 201-96, 422 pp.
- IDRISI (1993). — *Idrisi Version 4.1, User's Guide, Technical References*, Update manual. Eastman J.R., Clark Univ., Grad. School Geogr., Worcester, Massachusetts, U.S.A. : 178 pp. + 229 pp. + 209 pp.
- IMMELMANN K. (1990). — *Dictionnaire de l'Ethologie* (trad. A. Ruwet). Ed. P. Mardaga, 293 pp.
- INSLEY S.J. (1992). — Mother-offspring separation and acoustic stereotypy : a comparison of call morphology in two species of pinnipeds. *Behaviour*, **120** (1-2) : 101-122.
- ISTRIA J-F. (1986). — La communication sonore chez les Amphibiens anoures, analyse des chants d'espèces guyanaises par le sonographe. *Mémoire DEA*, Unif. Paris VII, Labo. Anat. Comp., 82 pp.
- IVERSON S.J., BOWEN W.D., BONESS D.J. & OFTEDAL O.T. (1993). — The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Physiol. Zool.*, **66** (1) : 61-88.
- JOB D.A., BONESS D.J. & FRANCIS J.M. (1995). — Individual variation in nursing vocalizations of Hawaiian monk seal pups, *Monachus schauinslandi* (Phocidae, Pinnipedia), and lack of maternal recognition. *Can. J. Zool.*, **73** : 975-983.
- JOIRIS C.R. (1991). — Spring distribution and ecological role of seabirds and marine mammals in the Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol.*, **11** : 415-424.
- JOIRIS C.R. (1992). — Summer distribution and ecological role of seabirds and marine mammals in the Norwegian and Greenland seas (June 1988). *J. Mar. Syst.*, **3** : 73-89.
- JOLY G. (1986). — Traitement des fichiers-images. In : *Téledétection satellitaire*, 3. Ed. F. Verger, 137 pp.
- JOUVENTIN P. & CORNET A. (1979). — La vie sociale des phoques. *La Recherche*, **105** (10) : 1058-1066.
- JOUVENTIN P. & CORNET A., (1980). — The sociobiology of pinnipeds. *Adv. Stud. Behav.*, **11** : 121-141.
- JOUVENTIN P., GUILLOTIN M. & CORNET A. (1981). — Le chant du manchot empereur et sa signification adaptative. *Behaviour*, **70** : 231-250.
- KÄKELÄ R., HYVÄRINEN H. & VAINIOTALO P. (1993). — Fatty acid composition in liver and blubber of the Saimaa ringed seal (*Phoca hispida saimensis*) compared to that of the ringed seal (*Phoca hispida botnica*) and grey seal (*Halichoerus grypus*) from the Baltic. *Comp. Biochem. Physiol.*, **105B** (3/4) : 553-565.
- KASTELEIN R.A., POSTOMA J. & VERBOOM W.C. (1995a). — Airborne vocalizations of Pacific walrus pups (*Odobenus rosmarus divergens*). 265-285 in : R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall (Eds) : *Sensory Systems of Aquatic Mammals*. De Spil Publishers, Woerden, The Netherlands.
- KASTELEIN R.A., STAAL C. & WIEPKEMA P.R. (1995b). — Fishing technique development in a newly weaned Grey seal (*Halichoerus grypus*). 515-528 in : R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall (Eds) : *Sensory Systems of Aquatic Mammals*. De Spil Publishers, Woerden, The Netherlands.
- KASTELEIN R.A. & WELTZ F.C. (1990). — Distribution, abundance, reproduction and behaviour of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Prince William Sound, Alaska. *Aquat. Mamm.*, **15** (4) : 145-157.
- KASTELEIN R.A. & WIEPKEMA P.R. (1988). — Case study of the neonatal period of a grey seal pup (*Halichoerus grypus*) in captivity. *Aquat. Mamm.*, **14** (1) : 33-38.
- KASTELEIN R.A. & WIEPKEMA P.R. (1990). — The suckling period of a grey seal (*Halichoerus grypus*) while confined to an outdoor land area. *Aquat. Mamm.*, **16** (3) : 120-128.
- KASTELEIN R.A., WIEPKEMA P.R., BERGHOUT E. & GROENENBERG H.J. (1994). — Effective mass transfer in a suckling Grey seal (*Halichoerus grypus*). *Aquat. Mamm.*, **20** (1) : 11-27.
- KASTELEIN R.A., WIEPKEMA P.R. & VAUGHAN N. (1990). — The food consumption of Grey seals (*Halichoerus grypus*) in human care. *Aquat. Mamm.*, **15** (4) : 171-180.
- KASTELEIN R.A., WIEPKEMA P.R. & VAUGHAN N. (1991). — The suckling period of a grey seal



- (*Halichoerus grypus*) while the mother had access to a pool. *Aquat. Mamm.*, **17** (1): 42-51.
- KELLY B.P. & QUAKENBUSH L.T. (1990). — Spatiotemporal use of lairs by ringed seal (*Phoca hispida*). *Can. J. Zool.*, **68**, 2503-2512.
- KENYON K.W. (1960). — Territorial behavior and homing in the Alaska fur seal. *Mammalia*, **24**: 431-444.
- KING J.E. (1983). — *Seals of the world*. 2nd Ed., Unif. Queensland Press, British Museum (Nat. Hist.), 237 pp.
- KINGSLEY M.C.S. & STIRLING I. (1991). — Haul-out behaviour of ringed and bearded seals in relation to defence against surface predators. *Can. J. Zool.*, **69**: 1857-1861.
- KLOPPER P.H. & McARTHUR R.H. (1960). — Niche size and faunal diversity. *Am. Nat.*, **94**: 293-300.
- KOMERS P.E. (1996). — Obligate monogamy without paternal care in Kirk's dikdik. *Anim. Behav.* **51**: 131-140.
- KOMERS P.E. (1997). — Behavioural plasticity in variable environments. *Can. J. Zool.*, **75**: 161-169.
- KOMERS P.E., MESSIER F. & GATES C.C. (1994a). — Plasticity of reproductive behaviour in wood bison bulls: when subadults are given a chance. *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**: 313-330.
- KOMERS P.E., MESSIER F. & GATES C.C. (1994a). — Plasticity of reproductive behaviour in wood bison bulls: on risks and opportunities. *Ethol. Ecol. Evol.*, **6**: 481-495.
- KOVACS K.M. (1987). — Maternal behaviour and early behavioural ontogeny of grey seals (*Halichoerus grypus*) on the Isle of May, U.K. *J. Zool., Lond.*, **213**: 697-715.
- KOVACS K.M. (1995). — Mother-pup reunions in harp seals, *Phoca groenlandica*: cues for the relocation of pups. *Can. J. Zool.*, **73** (5): 843-849.
- KOVACS K.M. & LAVIGNE D.M. (1986a). — Growth of grey seal (*Halichoerus grypus*) neonates: differential maternal investment in the sexes. *Can. J. Zool.*, **64**: 1937-1943.
- KOVACS K.M. & LAVIGNE D.M. (1986b). — Maternal investment and neonatal growth in phocid seals. *J. Anim. Ecol.*, **55** (3): 1035-1051.
- KOVACS K.M. & LAVIGNE D.M. (1992a). — Mass-transfer efficiency between hooded seal (*Cystophora cristata*) mothers and their pups in the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Zool.*, **70** (10): 1315-1320.
- KOVACS K.M. & LAVIGNE D.M. (1992b). — Maternal investment in otariid seals and walrus. *Can. J. Zool.*, **70** (10): 1953-1964.
- KOVACS K.M., LYDERSEN C., HAMMILL M. & LAVIGNE D.M. (1996). — Reproductive effort of male hooded seal (*Cystophora cristata*) estimates from mass loss. *Can. J. Zool.*, **74**: 1521-1530.
- KROCKENBERGER M.B. & BRYDEN M.M. (1993). — Energy intake of immature southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Carnivora: Phocidae). *Aust. J. Zool.*, **41**: 589-597.
- LAMOTTE G. (1994). — Situation du phoque veau-marin (*Phoca vitulina*) dans le sud de la Mer du Nord et sur la côte belge. *Nat. Belges*, **75** (3): 65-88.
- LAW R.J., ALLCHIN C.R. & HARWOOD J. (1989). — Concentrations of organochlorine compounds in the blubber of seals from Eastern and North-eastern England, 1988. *Mar. Poll. Bull.*, **20** (3): 110-115.
- LE BOEUF B.J. (1974). — Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am. Zool.*, **14**: 163-176.
- LE BOEUF B.J. (1991). — Pinniped mating systems on land, ice and in the water: emphasis on the Phocidae. 45-65 in: D. Renouf (Ed.): *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman & Hall.
- LE BOEUF B.J. & BRIGGS K.T. (1977). — The cost of living in a seal harem. *Mammalia*, **41** (2): 167-195.
- LE BOEUF B.J. & MESNICK S.L. (1990). — Sexual behavior of male northern elephant seal: I. Lethal injuries to adult females. *Behaviour*, **116** (1-2): 143-162.
- LE BOEUF B.J. & PETERSON R.S. (1969). — Social status and mating activity in elephant seals. *Science*, **163**: 91-93.
- LE BOEUF B.J. & PETRINOVICH L.F. (1974a). — Elephant seals: interspecific comparisons of vocal and reproductive behavior. *Mammalia*, **38** (1): 16-32.
- LE BOEUF B.J. & PETRINOVICH L.F. (1974b). — Dialects of Northern elephant seals: *Mirounga angustirostris*: origin and reliability. *Anim. Behav.*, **22**: 656-663.
- LE BOEUF B.J., WHITING R.J. & GANTT R.F. (1972). — Perinatal behavior of northern elephant seal females and their young. *Behaviour*, **43**: 121-156.
- LEGENDRE P. & DUTILLEUL P. (1992). — Introduction to the analysis of periodic phenomena. 11-25 in: M.A. Ali (Ed.): *Rhythms in Fishes*. Plenum Press, New York.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P. (1984a). — *Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques*. Ed. Masson, Presses Universitaires du Québec, 260 pp.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P. (1984b). — *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. Ed. Masson, Presses Universitaires du Québec, 335 pp.
- LEHNER P.N. (1979). — *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, New York & Lond., 403 pp.
- LENTO G.M., HICKSON R.E., CHAMBERS G.K. & PENNY D. (1995). — Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of Pinnipeds. *Mol. Biol. Evol.*, **12** (1): 28-52.
- LEPOIVRE H. & PALLAUD B. (1983). — Méthode de description de l'organisation sociale d'un groupe de jeunes babouins *Papio papio* élevés en corral. *Behaviour*, **87**: 54-84.
- LES GLÉNANS. (1990). — *Le cours des Glénans*. Ed. du Seuil, Paris, 1135 pp.
- LESLIE G. (1974). Breeding the grey seal at Aberdeen Zoo. *Int. Zoo Yb.*, **14**: 130-131.
- LEUTHOLD W. (1977). — *African ungulates. A comparative review of their ethology and behavioural ecology*. Ed. Springer-Verlag, 307 pp.
- LEWIS M., CAMPAGNA C. & QUINTANA F. (1996). — Site fidelity and dispersion of southern elephant seals from Patagonia. *Mar. Mamm. Sci.*, **12** (1): 138-146.
- LIDGARD D.C. (1996). — The effects of human disturbance on the maternal behaviour and performance of grey seals (*Halichoerus grypus*) at Donna Nook, Lincolnshire, UK. Report submitted to British Ecol. Soc., 29 pp.
- LINDSEY J.K. (1995). — *Introductory statistics: A modelling approach*. Oxford Univ. Press, 214 pp.

- LLOYD M. (1967). — Mean Crowding. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 1-30.
- LUNN N.J. (1992). — Fostering behaviour and milk stealing in Antarctic fur seals. *Can. J. Zool.*, **70** : 837-839.
- LUNN N.J. & BOYD I.L. (1991). — Pupping site fidelity of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. *J. Mammal.*, **72** (1) : 202-206.
- LUNN N.J. & BOYD I.L. (1993). — Effects of maternal age and condition on parturition and the perinatal period of Antarctic fur seals. *J. Zool., Lond.*, **229** (1) : 55-67.
- LYDERSEN C. & HAMMILL M.O. (1993a). — Diving in ringed seal (*Phoca hispida*) pups during the nursing period. *Can. J. Zool.*, **71** (5) : 991-996.
- LYDERSEN C. & HAMMILL M.O. (1993b). — Activity, milk intake and energy consumption in free-living ringed seal (*Phoca hispida*) pups. *J. Comp. Physiol.*, **B 163** : 433-438.
- LYDERSEN C., HAMMILL M.O. & KOVACS K.M. (1994a). — Activity of lactating ice-breeding grey seals, *Halichoerus grypus*, from the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Anim. Behav.*, **48** : 1417-1425.
- LYDERSEN C., HAMMILL M.O. & KOVACS K.M. (1994b). — Diving activity in nursing bearded seal (*Erignathus barbatus*) pups. *Can. J. Zool.*, **72** (1) : 96-103.
- LYDERSEN C., HAMMILL M.O. & KOVACS K.M. (1995). — Milk intake, growth and energy consumption in pups of ice-breeding grey seals (*Halichoerus grypus*) from the Gulf of St. Lawrence, Canada. *J. Comp. Physiol.*, **B 164** : 585-592.
- LYDERSEN C., HAMMILL M.O. & RYG M.S. (1993). — Differences in haul-out pattern in two nursing ringed seals *Phoca hispida* pups. *Fauna Norv., Ser. A 14* : 47-49.
- LYDERSEN C. & KOVACS K.M. (1993). — Diving behaviour of lactating harp seal, *Phoca groenlandica*, females from the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Anim. Behav.*, **46** : 1213-1221.
- LYDERSEN C. & KOVACS K.M. (1995). — Paralysis as a defence response to threatening stimuli in harp seals (*Phoca groenlandica*). *Can. J. Zool.*, **73** (3) : 486-492.
- MAHER C.R. (1994). — Pronghorn male spatial organization : population differences in degree of nonterritoriality. *Can. J. Zool.*, **72** : 455-464.
- MAJLUF P., PAULY D., MUCK P., MENDO J. & TSUKAYAMA I. (1989). — Reproductive ecology of South American fur seals in Peru. 332-343 in : *Symp. on Models for Yield Prediction in the Peruvian Ecosystem, Callao 1987 : The Peruvian upwelling ecosystem : dynamics and interactions.*
- MANSFIELD A.W. & BECK B. (1977). — The grey seal in eastern Canada. *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.* 704.
- MARCHESSAUX D. & PERGENT-MARTINI C. (1991). — Biologie de la reproduction et développement des nouveaux-nés chez le phoque moine *Monachus monachus*. 349-358 in : C.F. Boudouresque, M. Avon & V. Gravez (Eds) : *Les espèces marines à protéger en Méditerranée.* GIS Posidonie publ.
- MARKUSSEN N.H., ØRITSLAND N.A., SAKSHAUG E. & HOPKINS C.C.E. (1991). — Food energy requirements of the harp seal (*Phoca groenlandica*) population in the Barents and White Seas. *Proc. Pro Mare Symposium Polar Mar. Ecol., Trondheim 1990, Polar Res.*, **10** (1-2) : 603-608.
- MARLOW B.J. (1975). — The comparative behaviour of the Australasian sea lions *Neophoca cinerea* and *Phocartos hookeri* (Pinnipedia : Otariidae). *Mammalia*, **39** (2), 159-230.
- MARTIN P. & BATESON P. (1993). — *Measuring behaviour. An introductory guide.* 2nd Ed., Cambridge Univ. Press, 222 pp.
- MATISHOV G.G. (1991). — *Barents Sea. Biological resources and human impact.* Carte MMBI-Russian Acad. Sci., Norwegian Polar Inst. & Inst. of Oceanology-Polish Acad. Sci.
- MATISHOV G.G., MATISHOV D.G., PODOBEDOV V.V. & SZCZYPA J., SOLECKI J. & JANUSZ W. (1992). — Radionucléides en Péninsule de Kola, Nouvelle-Zemble, Franz-Joseph et Mer de Barents. *MMBI Preprint, Russian Acad. Sci., Apatity*, 67 pp. (en russe).
- MAYNARD-SMITH J. (1977). — Parental investment : a prospective analysis. *Anim. Behav.*, **25** : 1-9.
- McCALL R.B. (1994). — *Fundamental statistics for behavioral sciences.* 6th Ed. International Ed., Harcourt Brace College Publishers, Ed. J. Kagan, Harvard Univ., 469 pp.
- McCANN T.S. (1980). — Territoriality and breeding behaviour of adult male Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella*. *J. Zool., Lond.*, **192** : 295-310.
- McCANN T.S. (1983). — Activity budgets of Southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during the breeding season. *Z. Tierpsychol.*, **61** : 111-126.
- McCONNELL B.J. (1986). — Tracking grey seals *Halichoerus grypus* using service Argos. *Mesogee*, **46** (2) : 93-94.
- McLAREN I.A. (1990). — Pinnipeds and Oil : Ecologic Perspectives. 55-101 in : *Sea Mammals and Oil : Confronting the risks.* Academic Press Inc.
- McLAREN I.A. (1991). — Foreword. xvii-xviii in : Ed. D. Renouf : *Behaviour of Pinnipeds.* Chapman & Hall.
- McLAREN I.A. (1993). — Growth in pinnipeds. *Biol. Rev.*, **68** : 1-79.
- McRAE S.B. & KOVACS K.M. (1994). — Paternity exclusion by DNA fingerprinting, and mate guarding in the hooded seal *Cystophora cristata*. *Mol. Ecol.*, **3** (2) : 101-107.
- McSHANE L.J., ESTES J.A., RIEDMAN M.L. & STAEDLER M.M. (1995). — Repertoire, structure, and individual variation of vocalizations in the sea otter. *J. Mammal.*, **76** (2) : 414-427.
- MESNICK S.L. (1996). — Sexual alliances : evidence and evolutionary implications. In : P.A. Gowaty (Ed.) : *Feminism & Evolutionary Biology : Boundaries, Intersections and Perspectives.* Chapman & Hall, New York.
- MESNICK S.L. & LE BOEUF B.J. (1991). — Sexual behavior of male northern elephant seals. II. Female response to potentially injurious encounters. *Behaviour*, **117** (3-4) : 262-280.
- MILLER E.H. (1975). — A comparative study of facial expressions of two species of pinnipeds. *Behaviour*, **53** : 268-284.
- MILLER E.H. (1976). — Walrus ethology II. Herd structure and activity budgets of summering males. *Can. J. Zool.*, **54** : 704-715.
- MILLER E.H. (1991). — Communication in pinnipeds, with special reference to non-acoustic signalling. 128-235 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds.* Chapman & Hall.



- MILLER E.H. & BONESS D.J. (1979). — Remarks on display functions of the snout of the grey seal, *Halichoerus grypus* (Fab.) with comparative notes. *Can. J. Zool.*, **57** : 140-148.
- MILLER E.H., PONCE DE LEON A. & DELONG R.L. (1996). — Violent interspecific sexual behavior by male sea lions (*Otariidae*): evolutionary and phylogenetic implications. *Mar. Mamm. Sci.*, **12** (3) : 468-476.
- MISHIN V.L., KAVTSEVICH N.N., YEROKINA I.A., KONDAKOV A.A. & WEINBERG W.A. (1992). — The ecological and physiological studies of marine mammals from Northern seas. *MMBI Preprint, Russian Acad. Sci., Apatity*, 45 pp. (en russe).
- MÖLLER A.P. (1991). — Sperm competition, sperm depletion, paternal care, and relative testis size in birds. *Am. Nat.*, **137** (6) : 882-906.
- MOHN R. & BOWEN W.D. (1996). — Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: modelling the impact on Atlantic cod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53** : 2722-2738.
- MONFORT-BRAHAM N. (1975). — Variations dans la structure sociale du Topi, *Damaliscus korrigum* Ogilby, au Parc National de l'Akagera, Rwanda. *Z. Tierpsychol.*, **39** : 332-364.
- MORRICE M.G., BURTON H.R. & GREEN K. (1994). — Microgeographic variation and songs in the underwater vocalisation repertoire of the Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) from the Vestfold Hills, Antarctica. *Polar Biol.*, **14** : 441-446.
- MUELBERT M.M.C. & BOWEN W.D. (1993). — Duration of lactation and postweaning changes in mass and body composition of harbour seal, *Phoca vitulina*, pups. *Can. J. Zool.*, **71** : 1405-1414.
- MURIE D.J. & LAVIGNE D.M. (1992). — Growth and feeding habits of grey seals (*Halichoerus grypus*) in the northwestern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Can. J. Zool.*, **70** : 1604-1613.
- NAAKTGEBOREN C. (1979). — Behavioural aspects of parturition. *Anim. Reprod. Sci.*, **2** : 155-166.
- NERC (1987). Seal stocks in Great Britain: surveys conducted in 1985. *NERC News*, March 1987 : 11-13.
- NOETHER G.E. (1976). — *Introduction to statistics. A nonparametric approach*. 2nd Ed., Houghton Mifflin Co., Boston.
- NYGARD T., JORDHOY P., KONDAKOV A.A. & KRASHOV Y. (1995). — A survey of waterfowl and seal on the coast of the Southern Barents Sea in March 1994. Joint Norwegian/Russian Comm. Environ. Coop., Seabirds Experts Group, *NINA Norsk Inst. Naturforsk. Report 6* : 1994/95, 24 pp.
- OFTEDAL O.T., BOWEN W.D. & BONESS D.J. (1993). — Energy transfer by lactating hooded seals and nutrient deposition in their pups during the four days from birth to weaning. *Physiol. Zool.*, **66** (3) : 412-436.
- OLSSON M., KARLSSON B. & AHNLAND E. (1992). — Seals and Seal Protection: a presentation of a Swedish research project. *Ambio*, **21** (8) : 494-496, 606.
- OOSTHUIZEN W.H. & DAVID J.H.M. (1988). — Non-breeding colonies of the South African (Cape) fur seal *Arctocephalus pusillus pusillus* in Southern Africa. *Invest. Rep. Sea Fish. Res. Inst.*, Dpt. Environ. Aff., Rep. S. Afr., Cape Town, **132**, 17 pp.
- ORDNANCE SURVEY (1974). — *Orkney*. Parts of Sheets HY 52 NW & NE. Ordnance Survey, Southampton, U.K.
- ORDNANCE SURVEY (1975). — *Orkney*. Sheet HY 62 NW. Ordnance Survey, Southampton, U.K.
- ORDNANCE SURVEY (1981). — *Orkney Islands*. Sheet HY 53 NW & part of 43 NE. Ordnance Survey, Southampton, U.K.
- OSTERHAUS A.D.M.E. (1989). — A morbillivirus causing mass mortality in seals. *Vaccine*, **7** : 483-484.
- PACKARD J.M. & RIBIC C.A. (1982). — Classification of the behavior of sea otters (*Enhydra lutris*). *Can. J. Zool.*, **60** : 1362-1373.
- PALLAUD B. & LEPOUVRE H. (1985). — Apprentissage d'inversion dans une situation de discrimination spatiale par un groupe de babouins : interactions entre facteurs cognitifs et facteurs sociaux. *Cahiers Psychol. Cognitive*, **5** (5) : 527-551.
- PARRY K., ANDERSON S.S. & FEDAK M.A. (1981). — Chemical immobilization of gray seals. *J. Wildl. Manage.*, **45** (4) : 986-990.
- PATON D. (1988). — Gray seal pups establish critical marine habitat in Nantucket Sound, U.S.A. *Biol. Bull.*, **175** : 312.
- PAULIAN P. (1964). — Contribution à l'étude de l'Otarie de l'île Amsterdam. *Mammalia*, **28**, suppl. 1, 146 pp.
- PAULI B.D. & TERHUNE J.M. (1987a). — Tidal and temporal interaction on harbour seal haul-out patterns. *Aquat. Mamm.*, **13** (3) : 93-95.
- PAULI B.D. & TERHUNE J.M. (1987b). — Meteorological influences on harbour seal haul-out. *Aquat. Mamm.*, **13** (3) : 114-118.
- PAYNE R.E. (1979). — Sexual selection and intersexual differences in variance of breeding success. *Am. Nat.*, **114** (3) : 447-452.
- PERRY E.A. & RENOUF D. (1988). — Further studies of the role of harbour seal (*Phoca vitulina*) pup vocalizations in preventing separation of mother-pup pairs. *Can. J. Zool.*, **66** : 934-938.
- PERRY E.A., BONESS D.J. & FLEISCHER R.C. (1998). — DNA fingerprinting evidence of nonfilial nursing in grey seals. *Mol. Ecol.*, **7** : 81-85.
- PETERSON R.S. & BARTHOLOMEW G.A. (1969). — Airborne vocal communication in the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Anim. Behav.*, **17** : 17-24.
- PETERSON R.S., HUBBS C.L., GENTRY R.L. & DELONG R.L. (1968). — The Guadalupe fur seal: habitat, behavior, population size, and field identification. *J. Mammal.*, **49** (4) : 665-675.
- PETRINOVICH L. (1974). — Individual recognition of pup vocalization by Northern elephant seal mothers. *Z. Tierpsychol.*, **34** : 308-312.
- POMEROY P.P., ANDERSON S.S., TWISS S.D. & MCCONNELL B.J. (1994). — Dispersion and site fidelity of breeding female grey seals on North Rona, Scotland. *J. Zool., Lond.*, **233** : 429-447.
- PRIME J.H. & HAMMOND P.S. (1990). — The diet of grey seals from the South-Western North Sea assessed from analysis of hard parts found in faeces. *J. Appl. Ecol.*, **27** : 435-447.
- PURTON A.C. (1978). — Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. *Anim. Behav.*, **26** : 653-670.

- RADFORD P.J., SUMMERS C.F. & YOUNG K.M. (1978). — A statistical procedure for estimating grey seal pup production from a single census. *Mammal. Rev.*, **8** (1-2) : 35-42.
- RAE B.B. (1968). — The food of seals in Scottish waters. *Dept. Agr. Fish., Scotland Mar. Res.*, **2**, 23 pp.
- RAEMAEKERS J.J. & RAEMAEKERS P.M. (1985). — Field playback of loud calls to gibbons (*Hylobates lar*) : territorial, sex-specific and species-specific responses. *Anim. Behav.*, **33** : 481-493.
- RAGEN T.J. (1995). — Maximum net productivity level estimation for the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) population of St. Paul Island, Alaska. *Mar. Mamm. Sci.*, **11** (3) : 275-300.
- RALLS K. (1977). — Sexual dimorphism in mammals : avian model and unanswered questions. *Am. Nat.*, **111** : 917-938.
- RAND R.W. (1955). — Reproduction in the female Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus* (Schreber). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **124** : 717-740.
- RAND R.W. (1956). — The Cape fur seal *Arctocephalus pusillus* (Schreber) 1. Its general characteristics and moult. *Invest. Rep. Div. Fish., Dpt. Comm. Industr., Rep. S. Afr.*, **21**, 52 pp.
- RAND R.W. (1959). — The Cape fur seal (*Arctocephalus pusillus*) 2. Distribution, abundance and feeding habits off the South Western coast of the Cape Province. *Invest. Rep. Div. Fish., Dpt. Comm. Industr., Rep. S. Afr.*, **34**, 75 pp.
- RAND R.W. (1967). — The Cape fur seal (*Arctocephalus pusillus*) 3. General behaviour on land and at sea. *Invest. Rep. Div. Sea Fish., Dpt. Comm. Industr., Rep. S. Afr., Cape Town.*, **60**, 38 pp.
- REED J.Z., CHAMBERS C., FEDAK M.A. & BUTLER P.J. (1994). — Gas exchange of captive freely diving grey seals (*Halichoerus grypus*). *J. Exp. Biol.*, **191** : 1-18.
- REIJNDERS P.J.H., VAN DIJK J., KUIPER D. (1995). — Recolonization of the Dutch Wadden Sea by the grey seal, *Halichoerus grypus*. *Biol. Conserv.*, **71** (3) : 231-235.
- REILLY J.J. (1991). — Adaptations to prolonged fasting in free-living weaned gray seal pups. *Am. J. Physiol.*, **260** : R267-R272.
- REILLY J.J. & FEDAK M.A. (1991). — Rates of water turnover and energy expenditure of free-living male common seals (*Phoca vitulina*). *J. Zool., Lond.*, **223** (3) : 461-468.
- REIMAN A.J. & TERHUNE J.M. (1993). — The maximum range of vocal communication in air between a harbor seal (*Phoca vitulina*) pup and its mother. *Mar. Mamm. Sci.*, **9** (2) : 182-189.
- REITER J., PANKEN K.J. & LE BOEUF B.J. (1981). — Female competition and reproductive success in Northern elephant seals. *Anim. Behav.*, **29** : 670-687.
- REMILLARD M.M. & WELCH R.A. (1992). — GIS Technologies for aquatic macrophyte studies : I. Database development and changes in the aquatic environment. *Landscape Ecol.*, **7** (3) : 151-162.
- RENOUF D. (1985). — A demonstration of the ability of the harbour seal *Phoca vitulina* (L.) to discriminate among pup vocalizations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **87** : 41-46.
- RENOUF D. (1991). — Sensory reception and processing in Phocidae and Otariidae. 345-394 in : D. Renouf (Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman & Hall.
- RENOUF D., GALES R. & NOSEWORTHY E. (1993). — Seasonal variation in energy intake and condition of harp seals : is there a harp seal morph ? Problems for bioenergetic modelling. *J. Zool., Lond.*, **230** : 513-528.
- RIDGWAY S.H. & HARRISON R.J. (1981). — *Handbook of Marine Mammals*. 2. Seals, 359 pp.
- ROBINETTE H.R. & STAINS H.J. (1970). — Comparative study of the calcaneus of the Pinnipedia. *J. Mammal.*, **51** (3) : 527-541.
- ROGERS T.L., CATO D.H. & BRYDEN M.M. (1996). — Behavioral significance of underwater vocalizations of captive leopard seals, *Hydrurga leptonyx*. *Mar. Mamm. Sci.*, **12** (3) : 414-427.
- ROSE N.A., DEUTSCH C.J. & LE BOEUF B.J. (1991). — Sexual behavior of male Northern elephant seals : III. The mounting of weaned pups. *Behaviour*, **119** (3-4) : 171-192.
- ROSENFELD M., GEORGE M. & TERHUNE J.M. (1988). — Evidence of autumnal harbour seal, *Phoca vitulina*, movement from Canada to the United States. *Can. Field. Nat.*, **102** (3) : 527-529.
- ROSS G.J.B. (1972). — Nuzzling behaviour in captive Cape fur seals *Arctocephalus pusillus*. *Int. Zoo Yb.*, **12** : 183-184.
- ROSS P.S. (1995). — Seals, pollution and disease : environmental contaminant-induced immunosuppression. *PhD Thesis*, Univ. Utrecht, 176 pp.
- ROSS P.S., VISSER I.K.G., BROEDERS H.W.J., VAN DE BILD T.M.W.G., BOWEN W.D., OSTERHAUS A.D.M.E. (1992). — Antibodies to phocine distemper virus in Canadian seals. *Vet. Rec.*, **130** : 514-516.
- ROUX J-P. (1986). — A successful subantarctic fur seal milk-thief. *Mammalia*, **50** : 403-405.
- ROUX J-P. (1987). — Recolonization processes in the Subantarctic fur seal, *Arctocephalus tropicalis*, on Amsterdam Island. *NOAA Tech. Rep. NMFS* (Status, biology and ecology of fur seals. *Proceedings of an international symposium and workshop*, Cambridge, England, 23-27 April 1984, Eds J.P. Croxall & R.L. Gentry), **51** : 189-194.
- ROUX J-P. & HES A.D. (1984). — The seasonal haul-out cycle of the fur seal *Arctocephalus tropicalis* (Gray, 1872) on Amsterdam Island. *Mammalia*, **48** : 377-389.
- ROUX J-P. & JOUVENTIN P. (1987). — Behavioural cues to individual recognition in the subantarctic fur seal, *Arctocephalus tropicalis*. *NOAA Tech. Rep. NMFS* (Status, biology and ecology of fur seals. *Proceedings of an international symposium and workshop*, Cambridge, England, 23-27 April 1984, Eds J.P. Croxall & R.L. Gentry), **51** : 95-102.
- RYG M., LYDERSEN C., KNUTSEN L.Ø., BJØRGE A., SMITH T.G. & ØRITSLAND N.A. (1993). — Scaling of insulation in seals and whales. *J. Zool., Lond.*, **230** : 193-206.
- RYG M., ØRITSLAND N.A., SAKSHAUG E. & HOPKINS C.C.E. (1991). — Estimates of energy expenditure and energy consumption of ringed seals (*Phoca hispida*) throughout the year. *Proc. Pro Mare Symposium Polar Mar. Ecol.*, Trondheim 1990, *Polar Res.*, **10** (1-2) : 595-601.

- SAKAMOTO W., NAITO Y., HUNTLEY A.C. & LE BOEUF B.J. (1989). — Daily gross energy requirements of a female northern elephant seal *Mirounga angustirostris* at sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **55** (12) : 2057-2063.
- SALTER R.E. (1979). — Site utilization, activity budgets, and disturbance responses of Atlantic walrus during terrestrial haul-out. *Can. J. Zool.*, **57** (6) : 1169-1180.
- SANDEGREN F.E. (1976). — Courtship display, agonistic behavior and social dynamics in the Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*). *Behaviour*, **57** (1-2) : 159-172.
- SANDEGREN F.E., CHU E.W. & VANDEVERE J.E. (1973). — Maternal behavior in the California sea otter. *J. Mammal.*, **54** (3) : 668-678.
- SCHIEBEL Von W. & WEIDEL H. (1988). — Occurrence of grey seal (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791, Phocidae, Pinnipedia) in Schleswig-Holstein. *Zool. Anz.*, **220** (1-2) : 65-70.
- SCHERRER B. (1984). — *Biostatistique*. Ed. G. Morin, Montréal, 850 pp.
- SCHNEIDER J. (1974). — Description and probable behavioral significance of grey seal (*Halichoerus grypus*) vocalizations. *Master Thesis*, Univ. Rhode Island, U.S.A., 37 pp.
- SCHREER J.F. & TESTA J.W. (1995). — Statistical classification of diving behavior. *Mar. Mamm. Sci.*, **11** (1) : 85-93.
- SCHUSTERMAN R.J., GENTRY R. & SCHMOOK J. (1967). — Underwater sound production by captive California sea lions, *Zalophus californianus*. *Zoologica.*, **52** (2) : 21-29.
- SCHWEIGERT F.J. & SCHAMS D. (1993). — Follicular fluid composition in the grey seal (*Halichoerus grypus*) during the oestrous cycle. *J. Reprod. & Fert.*, **98** : 15-21.
- SCOULLOS M., MANTZARA M. & CONSTANTIANOS V. (1994). — The Book-Directory for the Mediterranean Monk seal (*Monachus monachus*) in Greece. Contract with the C.E.U., DG XI, Ed. M. Scoullou, Elliniki Etairia, Athens, Greece, 167 pp.
- SEDDON C., GARNER J. & POMEROY P. (1998). — Maternal vigilance and aggressive behaviour affects grey seal pup survival in interactions with greater black-backed gulls. *Abstracts World Mar. Mamm. Sci. Conf.*, Soc. Mar. Mamm. & European Cetacean Soc., Monaco, 20-24 Jan. 1998, 122.
- SINIFF D.B., STIRLING I., BENTSON J.L. & REICHLER R.A. (1979). — Social and reproductive behavior of crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*) during the austral spring. *Can. J. Zool.*, **57** : 2243-2255.
- SJÖBERG M., FEDAK M.A. & MCCONNELL B.J. (1995). — Movements and diurnal behaviour patterns in a Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*). *Polar Biol.*, **15** : 593-595.
- SKINNER J.D., KLAGES N.T.W. (1994). — On some aspects of the biology of the Ross seal *Ommatophoca rossii* from King Haakon VII Sea, Antarctica. *Polar Biol.*, **14** (7) : 467-472.
- SMISETH P.T. & LORENTSEN S.-H. (1995). — Behaviour of female and pup grey seals *Halichoerus grypus* during the breeding period at Froan, Norway. *J. Zool., Lond.*, **236** : 11-16.
- SMITH E.A. (1966). — A review of the world's grey seal population. *J. Zool., Lond.*, **150** : 463-489.
- SMITH T.G., HAMMILL M.O. & TAUGBOEL G.A. (1991). — A review of the developmental, behavioural and physiological adaptations of the ringed seal, *Phoca hispida*, to life in the arctic winter. *Arctic*, **44** (2) : 124-131.
- SMRU (1992). — Report of the Sea Mammal Research Unit 1990-1992. NERC, 28 pp.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. (1981). — *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd Ed., W.H. Freeman & Company, 859 pp.
- SOOTHILL E. & THOMAS M.J. (1988). — *The Natural History of Britain's Coasts*. Blandford Press, London, 256 pp.
- SOUNDEDIT (1990). — *SoundEdit for Macintosh : Version 2.0, User manual*. R. Schmidt & J. Brewer, Farallon Computing, Inc., Emeryville, California, U.S.A., 160 pp.
- STARFIELD A.M., ROTH J.D. & RALLS K. (1995). — « Mobbing » in Hawaiian monk seals (*Monachus schauinslandi*) : The value of simulation modeling in the absence of apparently crucial data. *Conserv. Biol.*, **9** (1) : 166-174.
- STEPHENS D.W. (1991). — Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behav. Ecol.*, **2** : 77-89.
- STIRLING I. (1968). — Diurnal movements of the New Zealand fur seal at Kaikoura. *N.Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, **2** (2) : 375-377.
- STIRLING I. (1970). — Observations on the behavior of the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri*). *J. Mammal.*, **51** (4) : 767-778.
- STIRLING I. & WARNEKE R.M. (1971). — Implications of a comparison of the airborne vocalizations and some aspects of the behaviour of the two Australian fur seals, *Arctocephalus* spp., on the evolution and present taxonomy of the genus. *Austr. J. Zool.*, **19** : 227-241.
- STOBO W.T., BECK B. & HORNE J.K. (1990). — Seasonal movements of grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Northwest Atlantic. In : Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts, Ed. W.D. Bowen, Dpt Fish. Oceans, Canada, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **222** : 199-213.
- STOBO W.T. & ZWANENBURG K.C.T. (1990). — Grey seal (*Halichoerus grypus*) pup production on Sable Island and estimates of recent production in the Northwest Atlantic. In : Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts, Ed. W.D. Bowen, Dpt Fish. Oceans, Canada, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **222** : 171-184.
- SUMMERS C.F. (1974). — The grey seal (*Halichoerus grypus*) in Cornwall and the Isles of Scilly. *Biol. Conserv.*, **6** : 285-291.
- SUMMERS C.F., BURTON R.W. & ANDERSON S.S. (1975). — Grey seal (*Halichoerus grypus*) pup production at North Rona : a study of birth and survival statistics collected in 1972. *J. Zool., Lond.*, **175** : 439-451.
- SUMMERS C.F. & WITTHAMES S.R. (1978). — The value of tagging as a marking technique for seals. 63-70 in : B. Stonehouse (Ed.) : *Animal marking*. McMillan Press.

- SURFER (1995). — *Surfer for Windows Version 6.01, Surface mapping system, User's Guide*. D. Keckler, Golden Software, Inc., Golden, Colorado, U.S.A., 460 pp.
- SYDEMAN W.J., HUBER H.R., EMSLIE S.D., RIBIC C.A. & NUR N. (1991). — Age-specific weaning success of northern elephant seals in relation to previous breeding experience. *Ecology*, **72** (6) : 2204-2217.
- SYSTAT (1992). — *Systat : Statistics, Version 5.2*. Wilkinson L., Hill M.A. & Vang E., SYSTAT, Inc., Evanston, Illinois, U.S.A., 724 pp.
- TAKEMURA A., YOSHIDA K. & BABA N. (1983). — Distinction of individual Northern fur seal pups, *Callorhinus ursinus*, through their call. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, **54** : 29-34.
- TEMTE J.L. (1993). — Latitudinal variation in the birth timing of captive California sea lions and other captive North Pacific pinnipeds. *Fish. Bull.*, **91** (4) : 710-717.
- TEMTE J.L., BIGG M.A. & WIIG Ø. (1991). — Clines revisited : the timing of pupping in the harbour seal (*Phoca vitulina*). *J. Zool., Lond.*, **224** : 617-632.
- TERHUNE J.M. (1994). — Geographical variation of harp seal underwater vocalizations. *Can. J. Zool.*, **72** (5) : 892-897.
- TERHUNE J.M., BURTON H. & GREEN K. (1993). — Classification of diverse call types using cluster analysis techniques. *Bioacoustics*, **4** : 245-258.
- TERHUNE J.M., BURTON H. & GREEN K. (1994). — Weddell seal in-air call sequences made with closed mouths. *Polar Biol.*, **14** : 117-122.
- TERHUNE J.M., MCGOWAN G., UNDERHILL L. & RONALD K. (1987). — Repetitive rates of harp seal underwater vocalizations. *Can. J. Zool.*, **65** (8) : 2119-2120.
- TERHUNE J.M. & RONALD K. (1986). — Distant and near-range functions of harp seal underwater calls. *Can. J. Zool.*, **64** (5) : 1065-1070.
- TERHUNE J.M., TERHUNE M.E. & RONALD K. (1979). — Location and recognition of pups by adult female harp seals. *Appl. Anim. Ethol.*, **5** : 375-380.
- TESTA J.W., OEHLERT G., AINLEY D.G., BENGTON J.L., SINIFF D.B., LAWS R.M. & ROUNSEVELL D. (1991). — Temporal variability in Antarctic marine ecosystems : periodic fluctuations in the phocid seals. *Can. J. Zool.*, **48** (4) : 631-639.
- TESTA J.W., SINIFF D.B., CROXALL J.P. & BURTON H.R. (1990). — A comparison of reproductive parameters among three populations of Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *J. Anim. Ecol.*, **59** : 1165-1175.
- THOMAS J.A. (1991). — *The sounds of seal society*. Nat. Hist., 96 pp.
- THOMAS J.A. & GOLLADAY C.L. (1995). — Geographic variation in leopard seal (*Hydrurga leptonyx*) underwater vocalizations. 210-221 in : R.A. Kastelein, J.A. Thomas & P.E. Nachtigall (Eds) : *Sensory Systems of Aquatic Mammals*. De Spil Publishers, Woerden, The Netherlands.
- THOMPSON P.M. (1989). — Seasonal changes in the distribution and composition of common seal (*Phoca vitulina*) haul-out groups. *J. Zool., Lond.*, **217** : 281-294.
- THOMPSON J.D. (1991). — Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends Ecol. Evol.*, **6** : 246-249.
- THOMPSON D., HAMMOND P.S., NICHOLAS K.S. & FEDAK M.A. (1991). — Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). *J. Zool., Lond.*, **224** : 223-232.
- THOMPSON P.M., FEDAK M.A., MCCONNELL B.J. & NICHOLAS K.S. (1989). — Seasonal and sex-related variation in the activity patterns of common seals (*Phoca vitulina*). *J. Appl. Ecol.*, **26** : 521-535.
- 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. *J. Anim. Ecol.*, **63** (1) : 24-30.
- THOMPSON P.M., PIERCE G.J., HSLOP J.R.G., MILLER D. & DIACK J.S.W. (1991). — Winter foraging by common seals (*Phoca vitulina*) in relation to food availability in the inner Moray Firth N.E. Scotland. *J. Anim. Ecol.*, **60** : 283-294.
- TINKER M.T., KOVACS K.M. & HAMMILL M.O. (1995). — The reproductive behavior and energetics of male gray seals (*Halichoerus grypus*) breeding on land-fast ice substrate. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36** (3) : 159-170.
- TOLLU B. (1986). — *Phoques, morses, otaries*. *Ecologie et vie sociale*. Ed. Sciences et Découverte, Le Rocher, 155 pp.
- TRILLMICH F. (1981). — Mutual mother-pup recognition in Galapagos fur seals and sea lions : cues and functional significance. *Behaviour*, **78** : 21-42.
- TRILLMICH F. (1990). — The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions. *Behaviour*, **114** (1-4) : 3-20.
- TRITES A.W. (1990). — Thermal budgets and climate spaces : the impact of weather on the survival of Galapagos (*Arctocephalus galapagoensis* Heller) and northern fur seal pups (*Callorhinus ursinus* L.). *Funct. Ecol.*, **4** (6) : 753-768.
- TRITES A.W. (1991). — Does tagging and handling affect the growth of northern fur seal pups (*Callorhinus ursinus*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48** (12) : 2436-2442.
- TRITES A.W. (1992). — Reproductive synchrony and the estimation of mean date of birth from daily counts of northern fur seal pups. *Mar. Mamm. Sci.*, **8** (1) : 44-56.
- TRITES A.W. & ANTONELLI G.A. (1994). — The influence of climatic seasonality on the life cycle of the Pribilof northern fur seal. *Mar. Mamm. Sci.*, **10** (3) : 311-324.
- TRIVERS R.L. (1972). — Parental investment and sexual selection. 136-179 in : B. Campbell (Ed.) : *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Aldine Publish. Co., Chicago.
- TROAKE P. (1994). — *Donna Nook Nature Reserve. Warden's Report*. Lincolnshire Trust for Nature Conserv., 70 pp.
- TROAKE P. (1995). — *Donna Nook Nature Reserve. Warden's Report*. Lincolnshire Trust for Nature Conserv., 62 pp.
- TWISS S.D. (1991). — Behavioural and energetic determinants of individual mating success in male grey seals (*Halichoerus grypus*, Fabricius 1791). *PhD. Thesis*. Univ. Glasgow.
- TWISS S.D., POMEROY P.P. & ANDERSON S.S. (1994). — Dispersion and site fidelity of

- breeding male grey seals on North Rona, Scotland. *J. Zool., Lond.*, **233** : 683-693.
- THWISS S.D., CAUDRON A.K., POMEROY P.P., THOMAS C.J. & MILLS J.P. (1997). — Fine scale topographical influences on the breeding behaviour of female grey seals. Submitted to *Behav. Ecol.*
- VAN BENEDEN P.-J. (1876). — Les phoques fossiles du Bassin d'Anvers. *Bull. Acad. Roy. Belg., XLII* (4), 22 pp.
- VAN BREE P., VEDDER L. & 't HART L. (1992). — De grijze zeehond in Nederlands. *Zoogdier*, **3** (4) : 11-15.
- VAZ FERREIRA R. (1975). — Factors affecting the number of sea lions and fur seals on the Uruguayan islands. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **169** : 257-262.
- VEDDER L., HART 't L., VAN BREE P.J.H. (1992). — Further notes on the pupping period in a recently founded colony of grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Netherlands. *Z. Säugetierkunde*, **57** : 116-117.
- VENABLES U.M. & VENABLES L.S.U. (1960). — A seal survey of Northern Ireland 1956-1957. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **133** : 490-494.
- VISHNEVSKAIA T.Y., BYTCHKOV V.A., KONDAKOV A.A. & MISHIN V.L. (1990). — Le phoque gris : biologie et situation actuelle des populations, soins en captivité et dressage. *MMBI Preprint, Russian Acad. Sci., Apatity*, 46 pp. (en russe).
- WALKER B.G. & BOWEN W.D. (1993). — Changes in body mass and feeding behaviour in male harbour seals, *Phoca vitulina*, in relation to female reproductive status. *J. Zool., Lond.*, **231** : 423-436.
- WALSER E.S., WALTERS E. & HAGUE P. (1981). — A statistical analysis of the structure of bleats from sheep of four different breeds. *Behaviour*, **77** : 67-76.
- WALTON M. & STANLEY H. (1997). — Population structure of some grey seal breeding colonies around the UK and Norway. *Conference Guide & Abstracts 11th Annual Conf.* European Cetacean Soc., Stralsund, Germany, 10-12 March 1997, 60.
- WARD A.J., THOMPSON D. & HIBY A.R. (1987). — Census techniques for grey seal populations. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **58** : 181-191.
- WARTZOK D. (1991). — Physiology of behaviour in Pinnipeds, 236-299 in : D. Renouf Ed.) : *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman & Hall.
- WATKINS J.F. (1990). — Observations of an aquatic grey seal (*Halichoerus grypus*) mating. *J. Zool., Lond.*, **222** : 677-680.
- WATTS P. (1992). — Thermal constraints on hauling out by harbour seals (*Phoca vitulina*). *Can. J. Zool.*, **70** (3) : 553-560.
- WATTS P. (1993). — Possible lunar influence on hauling-out behavior by the Pacific harbor seal (*Phoca vitulina richardsi*). *Mar. Mamm. Sci.*, **9** (1) : 68-76.
- WERNER R., FIGUEROA-CARRANZA A-L. & ORTIZ C.L. (1996). — Composition and energy content of milk from southern sea lions (*Otaria flavescens*). *Mar. Mamm. Sci.*, **12** (2) : 313-317.
- WESTCOTT S. (1997). — *The grey seals of the west country*. Ed. S. Westcott & Cornwall Wildlife Trust, Truro, Cornwall, 91 pp.
- WHITTOG G.C., SZEKERCZES J., KRIDLER E. & OLSEN D.L. (1975). — Skin structure of the Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi*). *Pac. Sci.*, **29** : 153-157.
- WIG Ø. (1986). — The status of the grey seal (*Halichoerus grypus*) in Norway. *Biol. Conserv.*, **38** : 339-349.
- WIG Ø. (1987). — The grey seal, *Halichoerus grypus* (Fabricius), in Finnmark, Norway. *Fiskdir. Skr. Ser. Havunders.*, **18** : 241-246.
- WIG Ø. (1988). — The grey seal *Halichoerus grypus* (Fabricius) and the common seal *Phoca vitulina* L. in Troms, Northern Norway. *Fauna Norv., Ser. A9* : 43-46.
- WIG Ø. (1989). — The grey seal *Halichoerus grypus* (Fabricius) and the common seal *Phoca vitulina* L. in Lofoten and Vesteralen, Northern Norway. *Fauna Norv., Ser. A10* : 1-4.
- WIG Ø. (1991). — Demographic parameters for Norwegian grey seals *Halichoerus grypus*. *Fauna Norv., Ser. A12* : 25-28.
- WIG Ø., EKKER M., EKKER T. & RØV N. (1990). — Trend in the pup production of grey seals *Halichoerus grypus* at Froan, Norway, from 1974 to 1987. *Holar. Ecol.*, **13** : 173-175.
- WIG Ø. & ØIEN N. (1987). — Recoveries of grey seals *Halichoerus grypus* (Fabricius) tagged along the Norwegian coast. *Fauna Norv., Ser. A8* : 39-42.
- WIG Ø. & ØRITSLAND T. (1987). — The grey seal *Halichoerus grypus* (Fabricius) and the common seal *Phoca vitulina* L. in Sogn og Fjordane, Western Norway. *Fauna Norv., Ser. A8* : 21-24.
- WILKINSON I.S. & BESTER M.N. (1990). — Duration of post-weaning fast and local dispersion in the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, at Marion Island. *J. Zool., Lond.*, **222** : 591-600.
- WILSON S. (1974). — Juvenile play for the common seal *Phoca vitulina vitulina* with comparative notes on the grey seal *Halichoerus grypus*. *Behaviour*, **48** : 37-60.
- WILSON S., MILLER L., HURSEY M., FRANTZ M. & GORTE J. (1985). — The social development of a captive grey seal (*Halichoerus grypus*) pup for the first six months. *Aquat. Mamm.*, **11** (3) : 89-100.
- WORTHY G.A.J. (1987). — Metabolism and growth of young harp and grey seals. *Can. J. Zool.*, **65**, 1377-1382.
- WORTHY G.A.J. & LAVIGNE D.M. (1987). — Mass loss, metabolic rate, and energy utilization by harp and gray seal pups during the postweaning fast. *Physiol. Zool.*, **60** (3) : 352-364.
- WYRTEK K. (1979). — El Niño. *La Recherche*, **106** (10) : 1212-1220.
- YOSHIDA K. & BABA N. (1982). — A study of behavior and ecology of female fur seals on a breeding island by radio wave telemetry and visual observation. *Bull. Far Sea Fish. Res. Lab.*, **20** : 37-63.
- ZWANENBURG K.C.T. & BOWEN W.D. (1990). — Population trends of the grey seal (*Halichoerus grypus*) in Eastern Canada. In : Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts, Ed. W.D. Bowen, Dpt Fish. Oceans, Canada, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **222** : 185-197.

# Remerciements

Au terme de cette thèse, c'est avec plaisir que je remercie les personnes sans qui ce travail n'aurait vu le jour.

Tout d'abord le Professeur J.-C. Ruwet, Service d'Ethologie et de Psychologie animale, Université de Liège, qui m'a accueillie dans son service et m'a accordé sa confiance et son soutien durant ces années de pérégrinations à la recherche des phoques (et des subsides !). M'envoyant en Russie (!), c'est le Professeur C. Joiris, Laboratoire d'Ecotoxicologie et d'Ecologie polaire, Vrije Universiteit van Brussel, qui m'a donné l'occasion exceptionnelle du premier contact avec les phoques gris dans leur milieu naturel. Au cours des différentes étapes de mon doctorat, l'aide de mes deux promoteurs me fut précieuse.

Le Professeur J. Harwood, en m'ouvrant les portes du Sea Mammal Research Unit, University of St. Andrews, m'a permis de rencontrer les scientifiques de cette équipe puis de collaborer avec certains d'entre eux. Qu'il soit remercié pour ses conseils judicieux ainsi que l'unité dans son ensemble, notamment pour le soutien logistique lors des missions à l'Île de May.

Tout au long de ce doctorat, le Dr P. Pomeroy m'a aidé d'une manière considérable à développer ma démarche scientifique aussi bien sur le terrain que dans la préparation d'articles, de posters et de communications. Je le remercie sincèrement pour sa patience !

Le Professeur J. Lindsey a consacré une partie de son temps à m'aiguiller ainsi qu'à clôturer le traitement statistique de mes données. Son intervention m'a permis de survivre dans la jungle statistique !

J'ai également bénéficié d'une aide importante, des conseils tout à fait compétents ainsi que du soutien moral des Docteurs ou chercheurs C. Duck, M. Janssens, C. Keulen, R. Libois, D. Lidgard, J. Michaux, P. Poncin, S. Twiss, L. Vedder et S. Westcott. Je leur en suis grandement reconnaissante. Pour leur ouverture d'esprit et leurs communications personnelles, je remercie également les Professeurs, Docteurs ou chercheurs E. Grau, M. Jüssi, K. Kovacs et P. Smiseth.

Pour leur intervention pratique dans certaines étapes de mon travail, merci aussi aux Professeurs, Docteurs ou chercheurs R. Beudels, P. Castelain, J. de Boer, J.-P. Donnay, J.-C. Duchesne, J. Forcada, I. Halleux, J.-H. Hecq, L. Holsbeek, J.-L. Hugla, C. Jeuniaux, R. Kastelein, G. Matishov, W. May, J. Tahon, I. Traut, P. Vandewalle et D. Vangeluwe. Avec gentillesse et efficacité, le Professeur Hyart a traduit les articles russes en français, je l'en remercie.

A tous les compagnons de terrain, merci, à Andrei, Sergueï, Paddy, Sean, Chris, Olle, Stephen, Simon, Ailsa, Steve, Clare, Penny, Emma, Damian, Colin, Susanne, Jessica et Simon. A. Kondakov, S. Ziryanov, P. Pomeroy, C. Bradshaw et E. Whittingham ont effectué une partie des observations à la base des budgets d'activité présentés dans ce travail.

Merci aussi à Vicky, Clare et Fran pour leur accueil, à H. Brugge, ainsi qu'à Philippe Mkd pour des histoires de micro et de carto.

A l'ensemble des membres du Service d'Ethologie de l'Université de Liège, M. Bocquiau, D. Caseau, P. Dumont, P. Humpers, M. Kersschieter, M. Loneux, A.-M. Massin, C. Michel ainsi que Mathieu et Marc, un grand merci pour leur aide, ponctuelle ou soutenue. Avec patience mais enthousiasme !, A.-M. Massin a réalisé les dessins présentés dans ce travail.

Aux habitants de Stareso, merci pour tous les coups de pouce.

Enfin, mille mercis à mes parents, à mes soeurs ainsi qu'à Michel pour leur patience et leur soutien !

Pour réaliser ce doctorat, j'ai bénéficié de quatre mandats I.R.S.I.A./F.R.I.A. Mon matériel, mes missions de terrain et mes participations à des colloques ont été financés par le Service d'Ethologie (ULg), le Fonds National de la Recherche Scientifique, le Patrimoine de l'Université de Liège, la Fondation Lefranc (ULg), la Fondation Camille Hela (ULg), la Communauté française, le Concours des Bourses de voyage et le fond de mes poches !



## Acknowledgements

*As this thesis comes to an end, I am very happy to thank people who made my work possible.*

*First, Professor J.-C. Ruwet, Ethology and Animal Psychology Lab., University of Liège, who welcomed me in his department and trusted and supported me all along this long quest for seals and for grants ! Sending me to Russia (!), Professor C. Joiris, Ecotoxicology and Polar Ecology Lab., Free University of Brussel, gave me the first opportunity to meet grey seals in the wild. At the different steps of this thesis, I really appreciated the help of my two supervisors.*

*Professor J. Harwood introduced me to the Sea Mammal Research Unit, University of St. Andrews, and allowed me to meet and collaborate with some scientists of this team. I thank him for his valuable advice and the team of SMRU for the logistic support during trips to the Isle of May.*

*All along this PhD, Doctor P. Pomeroy, considerably helped me to develop my scientific abilities, on the field but also during preparation of papers, posters or communications. I sincerely thank him for his patience !*

*Professor J. Lindsey spent time to advise me and to end my data statistical treatment. He helped me to survive in the statistic jungle !*

*I was also helped, supported and advised by Doctors or researchers C. Duck, M. Janssens, C. Keulen, R. Libois, D. Lidgard, J. Michaux, P. Poncin, S. Twiss, L. Vedder and S. Westcott. I am sincerely grateful to them. For their open mind and their personal communications, I also thank Professors, Doctors or researchers E. Grau, M. Jüssi, K. Kovacs and P. Smiseth.*

*For their practical help at some stage of my thesis, thanks to Professors, Doctors and researchers R. Beudels, P. Castelain, J. de Boer, J.-P. Donnay, J.-C. Duchesne, J. Forcada, I. Halleux, J.-H. Hecq, L. Holsbeek, J.-L. Hugla, C. Jeuniaux, R. Kastelein, G. Matishov, W. May, F. Rabenstein, J. Tahon, I. Traut, P. Vandewalle et D. Vangeluwe. Professor Hyart kindly translated the Russian literature in French.*

*To the field fellows, thanks, to Andrei, Sergueï, Paddy, Sean, Chris, Olle, Stephen, Simon, Ailsa, Steve, Clare, Penny, Emma, Damian, Colin, Susanne, Jessica, and Simon. A. Kondakov, S. Ziryakov, P. Pomeroy, C. Bradshaw and E. Whittingham collected a part of the activity budget data presented in this thesis.*

*Thanks also to Vicky, Clare and Fran for inviting me to stay at their places, to H. Brugge, and to Philippe Mkd.*

*To carry on this PhD., I received four annual grants from the Belgian institute I.R.S.I.A./F.R.I.A. My working gear, field stays and attendance to symposia were funded by the Ethology Lab. (University of Liège), the Belgian « Fonds National de la Recherche Scientifique », the « Patrimoine de l'Université de Liège », the Lefranc Fund (ULg), the Camille Hela Fund (ULg), the Belgian French Community, the « Concours des Bourses de voyage » and my pockets !*

# Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine

Volume 18, 1998

## TABLE DES MATIERES

### ARTICLE/SYNTHESE

BARAS E.

Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons ..... 53-98

### ARTICLES ORIGINAUX

CHALON P.X , B. BROCHIER, B. BAUDUIN, Fr. MOSSELMANS et  
P.-P. PASTORET

Structure d'âge et sexe ratio d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en Belgique ..... 17-38

GUYOMARC'H J.-C. et M. BELHAMRA

Les effets de la sélection sur l'expression des tendances sexuelles et migratoires chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*, L.) ..... 1-16

SINSIN B., I. DAOUDA et E. AHOKPE

Abondance et évolution des populations de mammifères des formations boisées de la région des Monts Kouffé au Bénin ..... 261-281

YLIEFF M., Ch. MICHEL et J. VOSS

Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775), poisson labridé méditerranéen. II. Comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes ... 39-52

### AVANT-PROPOS

RUWET J.C.

Out of Africa ? ..... 149-150

### CONSERVATION

BOUCHÉ Ph.

Les aires protégées du Rwanda dans la tourmente : évolution de la situation de 1990 à 1996 ..... 161-174

KALPERS J. et A. LANJOUW

Potentialités pour la création d'un Parc pour la Paix dans la région des volcans Virunga ..... 187-206



- VANDE WEGHE J.P.  
Evolution des populations d'ongulés et de l'écosystème terrestre du  
Parc National de l'Akagera, Rwanda ..... 207-254
- VANDE WEGHE J.P.  
Les introductions et réintroductions d'espèces au Parc National de  
l'Akagera, Rwanda ..... 255-260
- WERIKHE E.W., N. MUSHENZI et J. BIZIMANA  
L'impact de la guerre sur les aires protégées dans la région des  
Grands Lacs : le cas de la région des volcans Virunga ..... 175-186

## ESSAI

- DEMARET A.  
Essai éthologique sur le tabagisme ..... 99-106

## NOTES

- CHAMBERLAN Ch., C. MARÉCHAL et C. MAUROIS  
Estimation de la population de buffles de forêt, *Syncerus caffer  
nanus*, dans le Parc National d'Odzala, République du Congo ..... 295-298
- CHAMBERLAN Ch. et C. MAUROIS  
Projet H.E.L.P. : le sanctuaire de Conkouati : un nouvel  
espoir pour les chimpanzés ..... 283-288
- CHAMBERLAN Ch. et C. MAUROIS  
Problématique de la réintroduction de primates  
captifs en milieu naturel ..... 289-294

## OPINION

- AGLINGLO C.A., Th. BOUKI, B. FOSSO, L. HÉBOU, A. NYAPEYE et  
M. OUMOROU  
Les mégamammifères : rhinocéros, éléphant, hippopotame... :  
quelle utilité pour l'humanité ? ..... 153-160

## PRÉSENCE DU PASSÉ

- RUWET J.C.  
La mission « Eléphant » de Georges LEBRUN au Congo  
belge en 1920 ..... 151-152

SÉMINAIRES D'ETHOLOGIE (sous la direction de J.C. RUWET) 107-145

## Collection Enquêtes et Dossiers n° 24

Abigail CAUDRON (1998)

**Plasticité comportementale en fonction du milieu de reproduction  
chez un mammifère marin, le phoque gris *Halichoerus grypus***

*Cah. Ethol.*, 18 (3-4) : 299-550.

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

## Conditions de publication

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci.

1. Être titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel;
2. Participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 250 FB/page.

## Présentation du manuscrit

■ **Un titre** composé de quelques mots sera plus attractif qu'un titre trop long. Suivra *éventuellement un sous-titre*. **L'(les) auteur(s)** sera(seront) désigné(s) par le prénom en entier et le nom. **L'adresse** de contact — privée et/ou de service — sera détaillée.

■ **Un titre en anglais et un résumé en anglais** puis **en français** accompagneront un article dont le *plan* se déroulera comme suit : Introduction • Matériel et Méthodes • Résultats • Discussion • Conclusion • Remerciements ; ou sera *personnalisé*, pour des ouvrages plus particuliers — les titres et sous-titres seront alors clairement désignés et au besoin numérotés...

■ Les **noms latins** de genres et d'espèces, les locutions latines seront en *italique ou soulignés*.

■ **Le manuscrit** sera dactylographié sur papier de format A4 (21 x 29,7), au recto de chaque feuille, interligne minimum de 1,5 et avec une marge d'au moins 3 cm. Chaque page sera numérotée. L'emplacement approximatif souhaité des tableaux et figures sera signalé dans la marge. Pour plus de *lisibilité*, ménagez un espace entre les paragraphes.

**N.B.** Une page de Cahier, sans figure, compte approximativement 3000-3 500 caractères.

## Figures et illustrations

■ Les figures, graphiques, cartes, planches, tableaux seront également présentés sur feuilles séparées de format A4. Veillez, dans la mesure du possible, à fournir des documents de *la meilleure qualité qui soit* et à *bien respecter l'orthogonalité*. Ces figures seront numérotées en chiffres arabes, et les tableaux en chiffres romains. Les légendes ou chiffres faisant partie d'une illustration seront suffisamment grands pour permettre une éventuelle réduction. En effet, le format définitif Cahiers est le suivant :

Page Cahier .....16/24 cm  
Texte sur la page .....12/19,2

Tenez compte du fait qu'une figure réduite sera de meilleure qualité qu'une figure agrandie.

■ Les **légendes** des tableaux, figures, photographies, diapositives, etc. seront également présentées sur feuille séparée (*hors texte*).

## Bibliographie

Les références citées dans le texte devront toutes être données dans la liste bibliographique. Les références seront données dans le texte par nom d'auteur(s) et date de publication. Dans la liste, elles seront présentées de façon complète, comme indiqué dans les exemples ci-dessous. Il s'agit d'un :

### ouvrage :

GÉROUDET P. (1982). — *Limicoles, gangas et pigeons d'Europe*. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel-Paris, 240 p.

### article :

SAINT-JALME M., B.K. FOLLET et J.C. GUYOMARC'H (1986). — La reproduction chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*). II. Evolution saisonnière des performances sexuelles des adultes en captivité. *Gibier Faune sauvage*, 3 : 261-280.

### article ou chapitre dans un ouvrage :

MASON W.A. (1968). — Early social deprivation in the nonhuman primates : implications for human behavior. 70-101 in : Glass D.C. (Ed.) : *Biology and Behavior : environmental influences*. Rockefeller University Press, New York.

## Disposez-vous d'un ordinateur ?

■ Faites la mise en page la plus simple possible. Mais n'hésitez pas à utiliser les options suivantes :

— *l'indice, l'exposant et l'italique* ;

— *le soulignement* ;

— *la fonction Majuscule* ou, de préférence, *Petites capitales* pour les noms de personnes (pour autant que vous en disposiez) mais **surtout pas la touche majuscule de votre clavier** maintenue enfoncée pour encoder les titres et noms d'auteurs, sauf, bien entendu, pour leurs initiales.

■ Une **copie sur disquette** (3.5" ou 5.25") sera fournie dès notification de l'acceptation du manuscrit (Macintosh ou IBM compatible, traitement de texte Word, éventuellement Wordstar, Wordperfect, MacWrite ou fichiers ASCII • **figures** : — TIF, EPS (avec en-tête TIF), WMF (< 64 Ko), LOTUS-PIC, CGM, WMF (Window fichier MétaFile) et tableaux XLs (*pour les utilisateurs de IBM compatible*) ; — Mode point (images PAINT), TIFF (au trait ou en niveaux de gris), PICT, EPS (Encapsulated PostScript) noir et blanc (*pour les utilisateurs de Macintosh*).

■ A défaut de l'encodage des figures sur disquette, l'encre de Chine noire convient parfaitement pour leur réalisation ... (évités les grisés au crayon — préférez une trame, pas trop serrée, ou des hachures).

Cordialement vôtre,  
les Cahiers d'Ethologie

Les **Cahiers d'Ethologie** sont publiés  
par le **service d'Ethologie de l'Université de Liège**

Grâce à la fidélité de ses **abonnés**

Avec l'aide financière

du Ministère de l'Education, de la Recherche et de la Formation  
de la Communauté française de Belgique

de la **Fondation Universitaire**,

et avec la collaboration

du personnel du Projet PRIME n° 30691  
(Projets régionaux wallons d'insertion dans le marché de l'emploi)  
près l'association Faune, Education, Ressources Naturelles FERN,  
via le bureau de Liège de l'Office communautaire et régional  
de la formation professionnelle et de l'emploi FOREM

## **Droit de copie et de reproduction**

1. Les auteurs, et eux seuls, sont autorisés à faire sans autorisation préalable des copies de leur article, pour autant qu'elles soient distribuées gratuitement ; elles ne peuvent être vendues.
2. Tout lecteur est autorisé à faire une copie de l'un ou l'autre article paru dans les Cahiers, pour autant que ce soit pour son usage personnel d'étude ou de recherche.
3. La réalisation de plusieurs copies d'un article donné requiert une autorisation écrite de l'éditeur ; elle ne sera accordée que dans les cas où a) elle est sollicitée par les membres d'une Institution d'éducation ou de recherche, b) elle est réalisée à partir d'un exemplaire original de la revue, c) elle est distribuée sans profit aux étudiants de l'Institution.
4. Pour tout autre usage, la reproduction — copie, encodage de tout ou partie de cette publication, par tout moyen électronique, mécanique, photographique ou autre —, implique l'autorisation écrite de l'éditeur, qui s'assurera de l'accord de l'auteur, et qui en fixera les conditions.

Le Service d'Éthologie et de Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et des productions animales. Dans sa version initiale, elle s'intitulait : **Cahiers d'Éthologie appliquée**.

Les Cahiers se définissaient comme un outil à l'usage de tous ceux — zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires, gestionnaires de parcs nationaux et réserves, éleveurs et pisciculteurs — susceptibles d'utiliser l'éthologie dans la pratique professionnelle. Ils se voulaient un lien entre chercheurs, praticiens et amateurs, un lieu de rencontre ouvert à toutes les sensibilités vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit, un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'écologie et de l'éthologie, de la zoologie et de la zootechnie, de la protection et de la production, des sciences naturelles, économiques et humaines, des sciences pures, fondamentales et appliquées.

Le premier numéro présentait ainsi un éventail d'articles illustrant ces différents thèmes : une recherche appliquée sur les dortoirs urbains des étourneaux sansonnets, un bilan de recherche sur la gestion des populations piscicoles d'une grosse rivière de la zone à barbeau, un plan de gestion des zones sensibles du parc national de l'Akagera, une synthèse des vues nouvelles sur l'éthique de nos rapports avec les animaux.

Pour aborder leur deuxième lustre, les Cahiers s'étaient dotés en 1986 d'un Comité de Patronage international et d'un Comité de Lecture, élargissant ainsi et leur assise et leur audience. Au moment d'aborder une nouvelle décennie en 1991, la revue a changé de nom : elle s'appelle depuis lors, tout simplement : **Cahiers d'Éthologie** (appellation consacrée par l'usage, et qui correspond mieux au fond).

Trop souvent en effet, le terme « appliquée » a été ressenti comme un repli utilitariste, alors que nous voulons être à l'articulation de la recherche fondamentale et de ses utilisateurs, en ce compris la réflexion.

Après que l'éthologie se soit révélée être une approche qui a revitalisé l'écologie et la conservation, ce à quoi nous avions accordé la priorité pendant notre première décennie, il devint évident qu'un domaine où elle connaît un succès « étonnant » est celui des sciences humaines : psychiatries, psychologues, pédagogues, philosophes, sociologues s'y réfèrent, s'en inspirent et lui réclament des modèles... ou la rejettent ! L'animal n'est donc plus seulement un objet d'étude, d'utilisation ou de conservation, mais aussi un sujet de réflexion, sur sa nature, et sur la nôtre. Cela doit conduire à une réflexion sur l'éthologie elle-même. **Les « Cahiers » se veulent donc une revue d'éthologie fondamentale et appliquée, animale et humaine.**

En ces matières, il convient en effet d'être spécialement vigilant, à un moment où se multiplient de nouveau, de la part de personnes se situant en dehors du circuit professionnel et échappant de ce fait au devoir de réserve et à la critique par les pairs, des interprétations douteuses et des argumentations fallacieuses sur les enseignements de l'écologie et de l'éthologie. Plus que jamais, une information juste sur les faits et critique sur les extrapolations doit circuler des spécialistes vers les utilisateurs. C'est là un nouveau défi pour les **Cahiers d'Éthologie**.

Le programme de parution qui a commencé avec le Volume 11, 1991, tient compte de ce souci. Aux fascicules traditionnels à caractère naturaliste, aux bilans de recherche, s'ajoutent des textes de conférences, des essais, cherchant à montrer ce que l'étho-

logie, comme outil méthodologique et de réflexion, peut apporter à la compréhension de l'origine, du développement, du fonctionnement de l'animal humain.

La langue des **Cahiers d'Éthologie** est et reste le français. Leur engagement scientifique et déontologique se double en effet d'un engagement pour la défense et l'illustration de notre langue comme instrument de conception et de diffusion de la pensée et de l'action.

Les Cahiers d'Éthologie paraissent en 4 livraisons annuellement : en principe, deux fascicules d'articles et chroniques et deux fascicules d'une collection « Enquêtes et Dossiers » traitant un sujet d'une manière approfondie, numérotés de 1 à 4.

Toute correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements, Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à : Cahiers d'Éthologie, Service d'Éthologie, Institut de Zoologie de l'Université, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique.

## ABONNEMENTS

### Belgique

Particuliers ..... 1000 BEF  
Institutions, Associations,

Laboratoires ..... 2500 BEF

### Union européenne\*

Particuliers ..... 1500 BEF (37,18 EUR)

Institutions ..... 3000 BEF (74,36 EUR)

### Reste du monde\*

Particuliers ..... 1650 BEF (40,90 EUR)

Institutions ..... 3150 BEF (78,08 EUR)

\* Ajustement des prix

en fonction de l'augmentation des tarifs postaux

## PRIX DE VENTE AU NUMÉRO

Belgique ..... 600 BEF

Hors Belgique ..... 700 BEF (17,35 EUR)

Numéros spéciaux : prix variable suivant les coûts de production.

## MODE DE PAIEMENT

Par chèque ou par virement postal ou bancaire au compte n° 340-000044-82 du Patrimoine de l'Université de Liège, avec la mention : « Cpte 6114003 Cahiers d'Éthologie »  
De l'étranger, préférentiellement par mandat postal international ; sinon, majorer le prix de 250 FB. Prière de mentionner lisiblement noms et adresse, ainsi que l'année d'abonnement.

## APPEL AU MECENAT

Abonnement annuel de soutien : 5.000 FB

Directeur de la publication - Editeur responsable

Prof. J.-Cl. RUWET

Chaire d'Éthologie et de Psychologie animale

Université de Liège - Institut de Zoologie

Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Secrétariat-Administration

Mme M. KEIRSSCHIETER-RENNOTTE

Les fascicules des Cahiers sont réalisés par une équipe du personnel du service Ethologie - Aquarium - Musée de Zoologie de l'Université de Liège et du Projet PRIME n° 30691 (Projets régionaux wallons d'insertion dans le marché de l'emploi) près l'Association Faune Education Ressources Naturelles FERN, et comprenant : Michel BOCKIAU (photographe FERN), Dominique CASEAU (mise en pages - graphisme ULg), Pascal DUMONT (traitement de textes et de fichiers FERN), Maggy KEIRSSCHIETER-RENNOTTE (secrétariat ULg), Michèle LONEUX (assistante ff conservateur ULg), Véronique MAES-HUSTINX (graphiste ULg) et Anne-Marie MASSIN (dessinatrice FERN).

Dépôt légal : D/1999/0480/28

# Plasticité du comportement de reproduction chez le phoque gris

L'étude des influences du milieu sur le comportement est une étape-clé pour notre compréhension des systèmes sociaux. Chez le phoque gris, les femelles gravides entament chaque année la formation de colonies de reproduction dans des régions d'Europe caractérisées par des milieux littoraux très différents. Pendant près de huit semaines, les activités reproductrices de ce mammifère marin vont se dérouler au gré des influences environnementales propres à chaque colonie. A. Caudron a consacré cinq années de recherches assidues à l'étude des réponses comportementales du phoque gris à ces pressions environnementales variables. Ce travail est essentiellement basé sur l'observation de terrain dans divers habitats — les grottes littorales du Sud-Ouest anglais, les îles battues d'Ecosse et de la Mer de Barents russe, les bancs de sable de la Mer de Wadden néerlandaise —, dont plusieurs n'avaient jamais été étudiés jusqu'ici. La nature et l'étendue des variations comportementales entre et au sein de ces habitats est analysée en parallèle avec les facteurs environnementaux les modulant. Les résultats originaux de cet ouvrage fournissent un éventail d'information sur l'écologie de la reproduction du phoque gris — de la structure des colonies au budget d'activité des reproducteurs, en passant par le comportement maternel et la communication vocale mère-petit — et permettent une discussion approfondie, éclairée par les données récentes de la littérature.

## *Plasticity of the grey seal reproductive behaviour*

*Understanding the influences of the environment on social behaviour is a key step toward understanding the evolution of social systems. Every year, pregnant females initiate the breeding gatherings of the grey seal in many different areas across Europe representing many different littoral environments. During about eight weeks, reproduction will take place in these colonies exposed to various environmental influences. A. Caudron has devoted five years of dedicated research to understand how the behaviour and social structure of grey seals vary under environmental pressures. The study is essentially based on field observations of diverse habitats — the sea-caves of South-West England, the remote islands of Scotland and of the Russian Barents Sea, the sandbanks of the Dutch Wadden Sea —, some of which had never been studied before. It focuses on the nature and extent of behavioural variability across and within these habitats and on the environmental parameters shaping this variation. Original results on many different aspects of the grey seal reproductive ecology such as colony structure, activity budgets, maternal behaviour and mother-pup vocal communication, are brought together in a detailed discussion enlightened with the current literature on this species.*