



HAL
open science

INFLUENCE DES PROCESSUS MESOECHELLE SUR LA DISTRIBUTION ET LES MOUVEMENTS DES PREDATEURS MARINS SUPERIEURS : LE CAS DES CETACES EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE ET DES MANCHOTS ROYAUX DE CROZET

Cédric Cotte

► **To cite this version:**

Cédric Cotte. INFLUENCE DES PROCESSUS MESOECHELLE SUR LA DISTRIBUTION ET LES MOUVEMENTS DES PREDATEURS MARINS SUPERIEURS : LE CAS DES CETACES EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE ET DES MANCHOTS ROYAUX DE CROZET. Autre. Université de la Méditerranée - Aix-Marseille II, 2009. Français. NNT: . tel-00404481

HAL Id: tel-00404481

<https://theses.hal.science/tel-00404481v1>

Submitted on 16 Jul 2009

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

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

THESE PRESENTEE POUR L'OBTENTION DU DOCTORAT AIX-MARSEILLE
UNIVERSITE, DELIVRE PAR L'UNIVERSITE DE LA MEDITERRANEE

SPECIALITE : OCEANOGRAPHIE

PRESENTEE PAR

CEDRIC COTTE



**INFLUENCE DES PROCESSUS MESOECHELLE SUR LA DISTRIBUTION
ET LES MOUVEMENTS DES PREDATEURS MARINS SUPERIEURS :
LE CAS DES CETACES EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE
ET DES MANCHOTS ROYAUX DE CROZET**

SOUTENANCE PREVUE LE 30 MARS 2009, A L'UNIVERSITE DE LA MEDITERRANEE DEVANT LE
JURY COMPOSE DE :

MARINA LEVY	LOCEAN-IPSL-Université Pierre & Marie Curie	<i>Rapporteur</i>
PHILIPPE KOUUBI	Laboratoire d'Océanographie de Villefranche	<i>Rapporteur</i>
CHARLES F. BOUDOURESQUE	COM-Université de la Méditerranée	<i>Examineur</i>
VINCENT RIDOUX	LENSS-Université de La Rochelle	<i>Examineur</i>
CHRISTOPHE GUINET	CEBC-CNRS	<i>Directeur de thèse</i>
ISABELLE TAUPIER-LETAGE	COM-Université de la Méditerranée	<i>Co-Directrice de thèse</i>

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier celles et ceux qui ont rendu ce travail possible et qui ont soutenu ce projet:

La région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) pour avoir apporté le soutien financier à ce projet.

A Christophe et Charly bien sûr, pour m'avoir fait confiance, pour m'avoir soutenu tout au long de ce travail, et pour avoir répondu présent à chaque (nombreuses!) fois que j'ai poussé leur porte. Merci de m'avoir fait partager leur passion et de m'avoir permis d'approcher ces magnifiques bestioles !

Isabelle, d'avoir co-encadré cette thèse quelque peu marginale, de m'avoir remis dans le bon sens de la marche, ou plutôt du tourbillon, et pour sa rigueur et son sens aigu de la critique... jusqu'au bout.

Les membres du jury, et en particulier les rapporteurs d'avoir accepté avec enthousiasme d'évaluer cette thèse.

Young Hyang Park et Isabelle Durand, pour m'avoir accueilli au MNHN, pour m'avoir fait partager les connaissances océanographiques de l'Océan Austral, et gastronomiques de la cantine vietnamienne.

Pascal Monestiez, pour son point de vue statistique de la vie des prédateurs et pour sa bonne humeur sur le terrain... ça c'est cabane!

Alexis Chaigneau pour son efficacité et sa rapidité d'analyse fulgurante. Au plaisir de se voir en vrai après ces nombreux échanges électroniques.

Francesco d'Ovidio, pour avoir pris le temps de m'accueillir au LOCEAN et pour la collaboration en cours et à venir.

Philippe Gaspard, pour son approche océanographique des grands prédateurs et pour son accueil chaleureux au sein du CLS

Pierre Beaubrun et Pascal Mayol (le vieux loup de mer), de m'avoir fait partager leur expérience en mer.

Ivan Dekeyser, directeur du COM, et successivement Patrick Duncan et Vincent Bretagnolle, directeurs du CEBC, pour m'avoir accueilli au sein de leur laboratoire.

Les TAAF et l'IPEV pour leur soutien logistique.

L'équipe prédateurs marins du CEBC pour les nombreuses conversations et pour l'entretien difficile de ma condition physique pendant cette thèse.

Dominique Estival pour les facilités administratives d'un étudiant expatrié loin de son université.

Cathy Perrot et Martine Aperio pour gérer les nombreux décalages d'ordre de mission de dernière minute.

Le personnel des ferries Méditerranée et Casanova pour l'accueil à leur bord, et en particulier les chefs radio, Jacques Spinnec et Eric Bommart, pour la mise en place et la surveillance du système. Je remercie sincèrement la SNCM d'avoir mis à disposition leurs navires, et tout spécialement Stéphane Denis et Béatrice Alexis, pour les réservations des traversées.

Corinne Lochet (Service Mer, région PACA) pour avoir cru en ce projet.

Denis Galéa (Maritech), pour les nombreuses interventions sur ce système.

Les hivernants, pour le travail depuis la mise en place du suivi satellitaire des manchots à Crozet

Estelle, pour son sérieux et pour avoir été ma première stagiaire.

Violaine, Dom et Siméon, de m'avoir hébergé, et bien plus..., pendant mes venues à Paris

Fred... ah!... la belle époque Marcel... bon vent à toi et ta petite famille.

A ma famille de m'avoir encouragé dans mes choix.

Un petit clin d'œil à Mouskie et ses yeux bleus...

Et je ne pourrai jamais assez remercier Flore d'avoir rendu le quotidien plus facile.

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION	1
A. Cadre général	3
B. Objectifs et structure de la thèse	6
1) Les cétacés de Méditerranée Occidentale	6
2) Les manchots royaux de Crozet	7
C. Les phénomènes océanographiques à l'origine de l'hétérogénéité spatiale et temporelle biologique	9
1) La réponse biologique (production primaire) aux phénomènes océanographiques à différentes échelles	9
2) Les processus (sub)mésoéchelle de la production primaire	12
D. Conséquences de la variabilité environnementale sur la stratégie d'acquisition des ressources des prédateurs marins	15
1) Conséquence de l'hétérogénéité du milieu sur les stratégies alimentaires des prédateurs	15
2) La réponse des prédateurs marins à la variabilité environnementale	16
3) Importance des échelles et prévisibilité des ressources	18
4) La variabilité (sub)mésoéchelle et les prédateurs marins	19
II. LES CETACES EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE	21
A. Les cétacés et l'environnement physique et biologique du Bassin Occidental Méditerranéen	23
1) Schéma général de circulation de surface et processus mésoéchelle dans le Bassin Occidental	23
2) Le milieu trophique dans le Bassin Occidental	26
<u>a. La production à l'échelle du Bassin Occidental et le cycle saisonnier</u>	26
<u>b. Effet des processus de moyenne échelle sur la production marine</u>	29
3) Les cétacés du Bassin Occidental et le contexte du sanctuaire	32
B. Les données	37
1) L'imagerie satellitaire et l'étude de la moyenne échelle	37
<u>a. Les images de température et de concentration en chlorophylle</u>	37
<u>b. L'altimétrie: principes et données</u>	38

2) Données <i>in-situ</i> (le programme TRANSMED)	40
3) Les observations visuelles de cétacés dans le Bassin Occidental	41
4) Le suivi télémétrique des rorquals communs	45
C. Les Méthodes	46
1) Large échelle (cycle annuel et échelle du Bassin)	46
2) Habitats mésoéchelle et localisations Argos relativement aux tourbillons	46
3) Localisations Argos et filaments par la méthode des FSLE	49
4) Utilisation des habitats, distribution et abondance par la modélisation spatiale	50
a. <u>Estimation de la largeur de bande effective et de la taille de groupe par « Distance sampling »</u>	50
b. <u>Modélisation spatiale des distances d'attente</u>	52
D. Résultats : interactions échelles-dépendantes entre les cétacés et les processus océanographiques	54
1) Distribution saisonnière des cétacés et interactions avec les processus océanographiques à l'échelle du Bassin Occidental	54
a. <u>Les observations visuelles</u>	54
b. <u>Les localisations Argos</u>	57
2) Interactions des cétacés avec les processus océanographiques à mésoéchelle (tourbillons)	62
a. <u>Cas d'étude de l'influence de la mésoéchelle sur la distribution des cétacés</u>	62
b. <u>Les paramètres océanographiques <i>in-situ</i> et satellitaires associés aux observations de cétacés</u>	69
c. <u>Localisation Argos des rorquals communs relativement aux tourbillons détectés par la méthode WA.</u>	72
3) Interactions des cétacés avec les processus océanographiques à submésoéchelle (filaments)	76
4) Combiner les interactions à différentes échelles pour modéliser les habitats, la distribution et l'abondance des cétacés	78
a. <u>Modélisation des habitats des cétacés</u>	78
b. <u>Modélisation de la distribution et de l'abondance des cétacés</u>	83
E. Discussion	84
1) La fidélité régionale, les mouvements saisonniers et les relations cétacés-environnement à large échelle	84

<u>a. Les rorquals communs</u>	84
<u>b. Les dauphins bleu et blanc</u>	86
2) Distribution des cétacés et relations avec les structures (sub)mésoéchelle en Méditerranée Occidentale	87
3) Eléments de validation et problèmes de la méthode de détection et de suivi automatique des « Winding Angle » (WA) appliquée à la Méditerranée Occidentale	88
III. LES MANCHOTS ROYAUX DE CROZET	91
A. Les manchots royaux de Crozet et l'environnement physique et biologique de l'Océan Austral	93
1) L'Océan Austral	93
<u>a. Circulation de l'Océan Austral et les grands fronts</u>	93
<u>b. L'activité tourbillonnaire de l'Océan Austral</u>	94
2) Milieu trophique de l'Océan Austral	96
3) Le manchot royal de Crozet	97
B. Les données	100
1) Les données océanographiques satellitaires	100
<u>a. Les images de température et de concentration en chlorophylle</u>	100
<u>b. Les données altimétriques</u>	101
2) Le suivi télémétrique des manchots royaux	101
3) Les effectifs de couples reproducteurs à Crozet	103
C. Les méthodes	103
1) Analyse interannuelle des trajets des manchots royaux et des conditions océanographiques	103
<u>a. Anomalies de température et de position du Front Polaire</u>	103
<u>b. Caractéristiques des trajets des manchots royaux</u>	104
<u>c. Les paramètres démographiques des manchots royaux</u>	104
2). Analyse des mouvements des manchots royaux et des structures mésoéchelle	104
<u>a Relations avec les zones frontales mésoéchelle</u>	105
<u>b. Relations avec les courants mésoéchelle</u>	105

D. Résultats	107
1) Variabilité interannuelle des trajets des manchots royaux et des conditions océanographiques	107
2) Les relations entre les mouvements des manchots et l'activité mésoéchelle	112
<u>a. Relations avec les zones frontales mésoéchelle</u>	112
<u>b. Relations avec les courants mésoéchelle</u>	115
E. Discussion	118
1) La fidélité interannuelle des manchots royaux de Crozet au Front Polaire	118
2) Mouvements des manchots de Crozet en relation avec l'activité mésoéchelle	120
IV. DISCUSSION GENERALE	123
<hr/>	
A. Importance de l'approche multidisciplinaire pour étudier les relations échelle-dépendantes entre les prédateurs marins et l'environnement	125
1) Des méthodes adaptées à l'étude échelle-dépendante des habitats des prédateurs supérieurs	125
2) Les habitats échelle-dépendants chez les cétacés de Méditerranée Occidentale et les manchots royaux de Crozet	127
3) Comparaison méthodologique des échelles de recherche alimentaire des prédateurs	128
B. Influence des tourbillons et des filaments sur les stratégies d'approvisionnement des prédateurs marins	130
1) Les mécanismes des structures (sub)mésoéchelle	130
<u>a. Stimulation biologique et effets structurant de la (sub)mésoéchelle</u>	130
<u>b. Effet de la (sub)mésoéchelle sur l'accessibilité des prédateurs à la ressource</u>	133
<u>c. Prévisibilité des processus (sub)mésoéchelle pour les prédateurs</u>	134
<u>d. Influence des courants tourbillonnaires sur les mouvements des prédateurs</u>	134
V. CONCLUSION & PERSPECTIVES	137
<hr/>	
CONCLUSION	139
PERSPECTIVES	141
BIBLIOGRAPHIE	143

ANNEXE 1 : Scale-dependent habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale. Cotté, C., Guinet, C., Taupier-Letage, I., Mate, B. & Petiau, E. Deep-Sea Research (*en révision*)

ANNEXE 2 : Habitat use and abundance of striped dolphin in the Western Mediterranean Sea previous to the morbillivirus epizootic resurgence. Cotté, C., Guinet, C., Taupier-Letage, I., Mate, B. & Petiau, E. Marine Ecology Progress Series (*soumis*)

ANNEXE 3 :

Tracking penguins reveals impacts of climate on southern food webs. Bost, C.A., Cotté, C., Barbraud, C., Delord, K. Handrich, Y., Guinet, C., Charrassin, J.B. & Park, Y.H. (*en préparation*)

ANNEXE 4: The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. Bost, C.A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., D.G. Ainley & Weimerskirch, H. Journal of Marine Systems (*sous presse*)

ANNEXE 5: Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. Cotté, C., Park, Y.-H., Guinet, C. & Bost, C.-A.. Proceedings of the Royal Society B. 2007. 274 : 2385-2391

ANNEXE 6 : Observations, profils et images obtenus lors des 18 traversées effectuées entre le 12/09/2006 et le 27/07/2007

ANNEXE 7 : Fiche d'observation des cétacés

ANNEXE 8 : Liste des Publications hors thématique

ANNEXE 9 : Liste des communications

CHAPITRE I

INTRODUCTION



A. Cadre général

L'abondance et la distribution des organismes marins présentent une grande hétérogénéité sur une large gamme d'échelles spatiales et temporelles (Steele 1991, Mann & Lazier 2006). De très nombreux travaux se sont intéressés à la distribution spatio-temporelle de la production primaire, notamment depuis le développement des satellites. En revanche, moins d'informations sont disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs. Ceci s'explique principalement par les contraintes logistiques associées à l'échantillonnage de ces niveaux trophiques, non mesurables par les satellites. De telles mesures nécessitent en effet la mise en œuvre de campagnes océanographiques coûteuses en moyens logistiques et humains, et ne permettent généralement d'échantillonner que les échelles régionales, voir locales. En complément de ces études par des moyens à la mer importants, plusieurs auteurs (e.g. Croxall 1992, Furness & Greenwood 1993) ont proposé au début des années 1990 d'utiliser les prédateurs marins supérieurs comme bio-indicateurs de la distribution et de l'abondance des ressources marines. En effet, leur position au sommet des chaînes trophiques leur confère naturellement un statut d'intégrateur des écosystèmes marins (e.g. Reid & Croxall 2001). La stratégie d'acquisition des ressources des prédateurs marins supérieurs est ainsi influencée par l'abondance et la structuration hétérogène de leurs proies, elles-mêmes contrôlées par les interactions entre la physique et la biologie. Ces prédateurs supérieurs sont plus accessibles que leurs ressources par l'observation en mer ou par la pose d'appareil de télémétrie ou d'enregistreurs d'activité à terre. Par ailleurs, ils consomment des quantités considérables de ressources, se chiffrant en centaines de millions de tonnes par an à l'échelle de l'océan global (e.g. Guinet et al. 1996). Ceci leur confère un rôle significatif dans les échanges trophiques marins. Ainsi, l'étude simultanée de la distribution de ces prédateurs et de leur régime alimentaire constitue un outil remarquable pour étudier la structuration des champs de proies à différentes échelles spatiales (e.g. Hunt 1991). Beaucoup d'études ont ainsi été menées sur les relations entre la distribution des prédateurs supérieurs et les structures océanographiques à grandes échelles telles que les structures frontales (Tynan 1998, Hunt et al. 1999, Bost et al. sous presse).

Problématique générale de la thèse

Avec le développement de l'imagerie satellitaire (Fig. 1.1) et des capacités numériques, les études des phénomènes mésoéchelle (de l'ordre de quelques dizaines à la

centaine de kilomètres et de plusieurs mois à l'année), occupent une place grandissante dans la compréhension actuelle de l'océan (Flierl & McGillicuddy 2002, Lévy et al. 2008). Simultanément, les progrès considérables de la télémétrie ont permis d'appréhender l'écologie des prédateurs à des échelles spatiales très fines (Jouventin & Weimerskirch 1990, Weimerskirch et al. 2002). Cependant, peu d'études ont mis en commun ces connaissances, afin de comprendre comment les structures mésoéchelle influencent l'écologie des prédateurs marins. L'objectif de ce travail de thèse est donc d'examiner, par une approche pluridisciplinaire, les liens entre la distribution spatiale des prédateurs marins supérieurs et les processus océanographiques à plusieurs échelles, et tout particulièrement les tourbillons mésoéchelle. En effet, ces structures semblent jouer un rôle déterminant, mais encore mal évalué, sur la production et la structuration biologique. Les tourbillons influencent probablement la distribution spatiale et le comportement des prédateurs exploitant les ressources. Malgré l'observation de distribution ou de trajets de prédateurs en lien avec des tourbillons comme chez les cétacés (Johnson et al. 2006), les oiseaux (Nel et al. 2001, Pinaud et al. 2005), les pinnipèdes (Ream et al. 2005) les tortues (e.g. Ferraroli et al. 2008), et les poissons (Domokos et al. 2007), encore très peu d'études ont exploré les processus océanographiques sous-jacents. Ce travail de thèse propose par conséquent de préciser et de quantifier pour la première fois les relations entre la distribution et le comportement des prédateurs et l'activité tourbillonnaire.

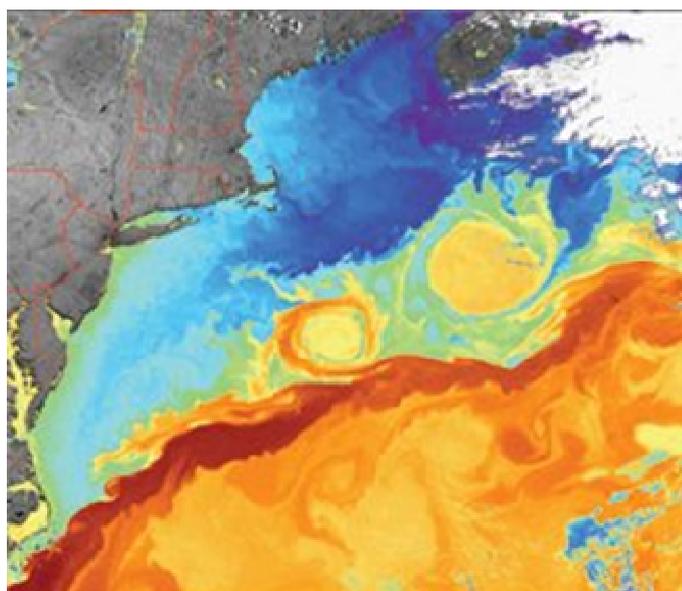


Fig. 1.1. Image de la température de surface de la mer du 11/6/1997 montrant le Gulf Stream, chaud (en rouge-brun), et 2 tourbillons renfermant des eaux relativement chaudes (orange) dans les eaux froides (bleu-vert). (Université Johns Hopkins / Ocean Remote Sensing Group)

Intérêt de l'étude des cétacés en Méditerranée Occidentale

La Méditerranée se prête particulièrement à l'approche des interactions entre les prédateurs et les phénomènes océanographiques à plusieurs échelles. En effet, elle présente toute la gamme de variabilité des phénomènes physiques et biologiques observée dans l'océan mondial, à des dimensions « humaines » qui autorisent un échantillonnage répété à l'échelle du Bassin Occidental. Dans le cadre de ce travail, j'ai examiné, à plusieurs échelles, les relations entre les phénomènes océanographiques en Méditerranée Occidentale et la distribution de prédateurs non contraints spatialement, i.e. les cétacés et plus particulièrement le rorqual commun, le dauphin bleu et blanc et le dauphin commun (Fig. 1.2).



Fig. 1.2. Dauphin commun (en haut à gauche) dauphin bleu et blanc (en haut, à droite) et rorqual commun (en bas).

Intérêt de l'étude du manchot royal de Crozet (zone Indienne de l'Océan Austral)

Dans le contexte de l'Océan Austral, les grandes zones frontales circumpolaires sont des sites d'alimentation importants pour de nombreux prédateurs. C'est le cas du Front Polaire qui constitue le site d'alimentation privilégié des manchots royaux de Crozet (Fig. 1.3). Ces zones frontales présentent également une variabilité à plusieurs échelles. Grâce à une série unique de suivi satellitaire de manchots royaux sur 15 ans, je me suis intéressé à l'influence de la variabilité du Front Polaire, en particulier la variabilité interannuelle et celle liée à la forte activité tourbillonnaire, sur les trajets des animaux.



Fig. 1.3. Manchot royal en incubation. L'œuf se trouve sous la poche ventrale.

B. Objectifs et structure de la thèse

1) Les cétacés de Méditerranée Occidentale

En ce qui concerne les cétacés de Méditerranée Occidentale, les interrogations sur leurs distributions étaient fondées sur des connaissances limitées dans l'espace et dans le temps. En effet, ces connaissances sont essentiellement basées sur des observations visuelles qui ont principalement eu lieu dans la partie Nord du bassin et pendant l'été. En raison du manque d'échantillonnage adéquat pour l'étude des déplacements saisonniers, de nombreuses spéculations entouraient ainsi une possible migration du rorqual commun à l'intérieur et à l'extérieur de la Méditerranée. L'objectif principal de ce travail est d'étudier les interactions entre les cétacés et les processus dynamiques mésoéchelle. L'objectif double (i) d'amélioration des connaissances sur les cycles annuels des cétacés à l'échelle du Bassin Occidental et (ii) d'étude des relations avec la dynamique marine mésoéchelle, a nécessité la mise en place d'un échantillonnage adapté à partir des lignes régulières des ferries. Ceci nous a permis de définir l'utilisation des habitats des cétacés en Méditerranée Occidentale à plusieurs échelles. Par ailleurs, un suivi individuel par la télémétrie (balise Argos) de 8 rorquals communs a permis d'étudier leurs déplacements, mais aussi de définir leurs zones préférentielles pendant plusieurs mois (2002-2003). Dans le cadre de l'étude de l'écologie des cétacés dans le milieu méditerranéen, les objectifs étaient les suivants:

1) Dans un premier temps, j'ai examiné la distribution des observations visuelles des cétacés et les trajets des rorquals communs à différentes échelles spatiales et temporelles. A ces différentes échelles, j'ai étudié les interactions avec les processus océanographiques mesurés *in-situ* et par les satellites.

- A large échelle, les variations de distribution ont permis de définir les zones préférentielles des différentes espèces des cétacés. Ces variations à l'échelle d'un cycle annuel et du Bassin Occidental (i.e. les distributions saisonnières) ont été examinées en relation avec les phénomènes océanographiques.

- A mésoéchelle, j'ai cherché à définir les interactions entre les cétacés et l'activité tourbillonnaire. Je me suis intéressé à quantifier ces interactions d'une part par l'analyse descriptive des observations visuelles et océanographiques obtenues sur les ferries en 2006-2007, et d'autre part en examinant la position relative aux tourbillons lors des trajets des rorquals obtenus en 2003-2004.

- A submésoéchelle, j'ai examiné si les localisations obtenues lors des trajets des rorquals communs étaient reliées à l'activité filamentaire, estimée par une méthode Lagrangienne.

2) Dans un deuxième temps, la modélisation des densités de cétacés a permis de définir des relations à plusieurs échelles avec des variables environnementales pertinentes issues des analyses précédentes. Ces relations caractérisent l'utilisation de l'habitat des prédateurs. La modélisation spatiale s'est révélée un outil performant pour analyser les données issues de plateformes opportunistes et pour étudier la distribution et l'abondance des animaux.

2) Les Manchots royaux de Crozet

Dans le contexte de l'Océan Austral, j'ai étudié l'influence de la variabilité environnementale sur les trajets des manchots royaux de Crozet. Le suivi pluriannuel de 15 ans (la plus longue série de suivis d'animaux en mer à ce jour, CEBC-CNRS) m'a tout d'abord permis d'examiner la variabilité interannuelle des trajets en relation avec les variations de l'environnement et particulièrement la position du Front Polaire. A plus fine

échelle, j'ai étudié le comportement alimentaire des manchots royaux, à travers l'étude de leurs mouvements, en relation avec l'activité tourbillonnaire dans laquelle ils évoluent. J'ai ainsi pu examiner les trajets en lien avec les courants et les fronts mésoéchelle au cours des différentes phases de mouvements et de recherche alimentaire. De plus, ces voyages ont lieu pendant l'activité de reproduction estivale, où les manchots sont fortement contraints dans l'espace par la place centrale que représente la colonie (Orians & Pearson 1979), et également contraints dans le temps par des trajets courts. Ceci nous a permis d'explorer l'hypothèse que les manchots puissent utiliser les courants tourbillonnaires pour minimiser leur dépense énergétique liée à la nage durant la période où ils sont énergétiquement les plus contraints (i.e. départ en mer après une longue période de jeûne à terre). Les objectifs concernant l'étude des manchots royaux étaient les suivants:

3) Les études précédentes ont montré que les manchots atteignent le Front Polaire pour s'alimenter pendant la reproduction. Grâce à cette série de 15 ans de suivi Argos, j'ai pu quantifier la relation interannuelle entre les trajets et les mesures satellitaires de température de surface qui est un bon indicateur des zones frontales.

4) J'ai étudié l'influence de l'activité tourbillonnaire sur les trajets et les mouvements du manchot royal pendant la reproduction, où les contraintes énergétiques sont particulièrement importantes. Pour ceci, les vitesses et les directions prises par les manchots au cours de leurs trajets ont été analysées en relation avec la présence de structures frontales et des courants associés à l'activité tourbillonnaire.

Ce travail de thèse ayant fait l'objet d'articles publiés ou en cours de soumission, ceux-ci sont intégrés en annexe (chaque annexe faisant référence à un article). Les travaux correspondants font l'objet d'une synthèse dans la partie « résultats » des chapitres II et III. Le chapitre II aborde l'étude des relations entre la distribution des cétacés et leur environnement à plusieurs échelles en Méditerranée Occidentale. Cette approche multidisciplinaire et échelle-dépendante est appliquée aux manchots royaux dans l'Océan Austral dans le chapitre III. La partie « matériels et méthodes » des chapitres II et III décrit les zones et les modèles d'études, les données et les différentes analyses employées. Le chapitre IV « discussion » intègre et interprète l'ensemble des résultats obtenus avant de conclure ce travail et de proposer des perspectives de recherche.

Mais avant d'examiner en détail ces questions il est important de procéder à des rappels dans le domaine de l'océanographie physique et biologique, et de l'écologie des prédateurs marins. En effet, cette thèse se situe à l'interface de ces disciplines. Avant d'en comprendre les liens, il est donc essentiel d'en rappeler les bases.

C. Les phénomènes océanographiques à l'origine de l'hétérogénéité spatiale et temporelle biologique.

1) La réponse biologique (production primaire) aux phénomènes océanographiques à différentes échelles

La production et la distribution biologique sont modulées par de nombreux processus physiques et biogéochimiques (e.g. Kaiser et al. 2005). La colonne d'eau présente des gradients verticaux en température, en densité, en nutriments et en lumière. Il en résulte globalement une stratification de l'océan avec les eaux les moins denses à la surface. Ces eaux correspondent généralement à une couche de surface éclairée (euphotique) chaude et peu salée avec de faibles concentrations en nutriments. Les eaux denses profondes sont plus froides, plus salées, et riches en nutriments. La production primaire est conditionnée par la quantité de lumière (e.g. Marra 1978) et de nutriments disponibles (e.g. Dugdale & Wilkerson 1992). Par conséquent, les phénomènes à l'origine d'un mélange ou d'un apport de nutriments en surface contribuent à créer des conditions favorables à l'augmentation de la production primaire (e.g. Eppley & Peterson 1979, Longhurst & Harrison 1989). Les écosystèmes productifs, saisonniers ou permanents, sont basés sur ce principe d'injection plus ou moins continu d'éléments nutritifs dans la couche euphotique (e.g. Carr & Kearns 2003).

La variabilité spatio-temporelle de la production primaire est induite par des phénomènes se produisant à différentes échelles. La figure 1.4 montre l'étendue des échelles spatiales et temporelles des phénomènes océanographiques, de l'échelle locale à l'échelle globale. Elle met également en évidence l'inter-liaison des échelles spatiales et temporelles pour l'ensemble des processus océanographiques.

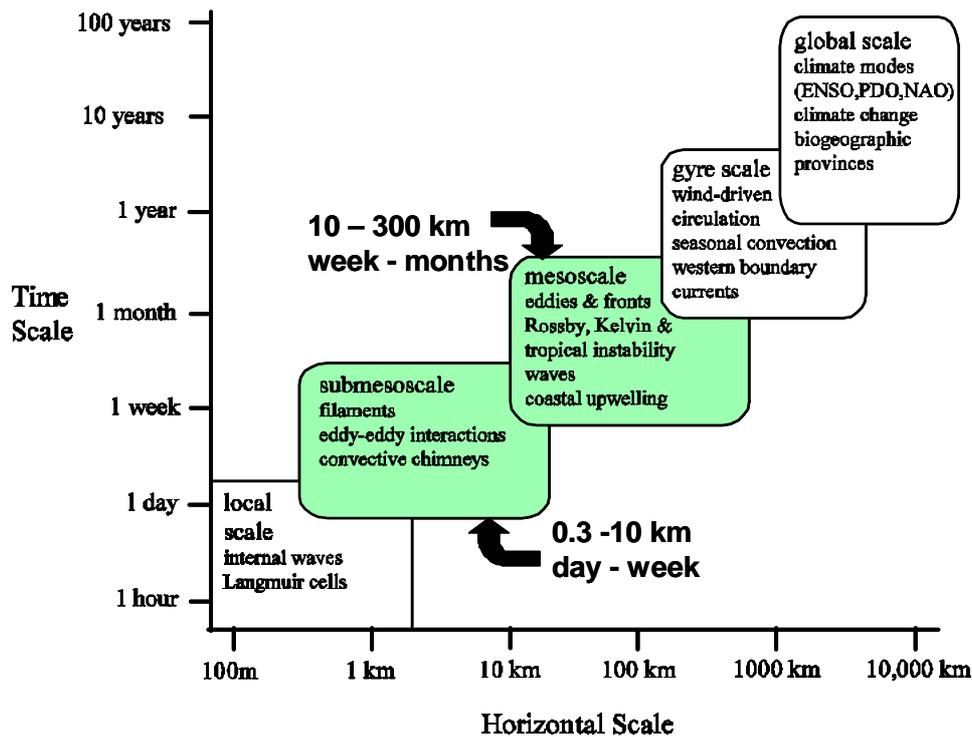


Fig. 1.4. Echelles temporelles et spatiales des principaux phénomènes océanographiques.

A l'échelle d'un bassin océanique (exemple de l'Océan Atlantique en figure 1.5), la distribution de la production primaire est influencée par la circulation globale forcée par les systèmes de vents (pompage d'Ekman) (Yoder et al. 1993). Ce transport d'Ekman se traduit par des mouvements verticaux des masses d'eau à grande échelle, composés de remontées d'eau profonde (upwelling) au niveau des circuits subpolaires, à l'équateur et sur le bord Est des bassins, et d'un enfoncement des couches superficielles (downwelling) au niveau des circuits subtropicales. Par conséquent, les zones d'upwellings apparaissent globalement productives, alors qu'à l'opposé, les zones de downwellings sont signées par une faible production (oligotrophe). Une forte discontinuité de la production se distingue au niveau des fronts. Les fronts sont créés par la confrontation des masses d'eau présentant des caractéristiques physiques différentes. De telles discontinuités de grandes échelles sont observées au niveau du Gulf Stream ou encore au niveau des fronts circum-Antarctique de l'Océan Austral (Park et al. 1993, Belkin & Gordon 1996, Moore et al. 1999). Ces fronts correspondent à la frontière entre les eaux polaires et les eaux tempérées et présentent un fort contraste de production primaire révélé par les images satellites de couleur de l'eau à haute résolution (Fig. 1.5 et 1.6).

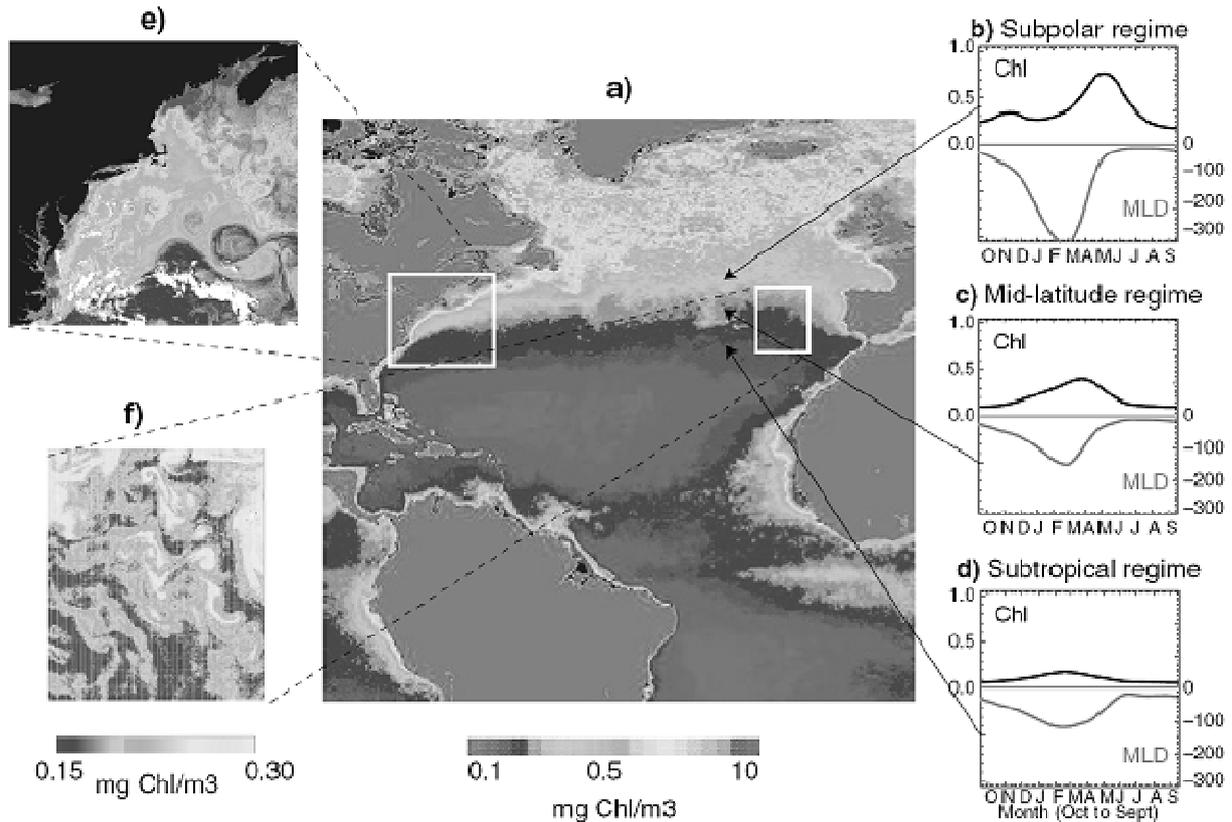


Fig. 1.5. (a) Climatologie des concentrations de chlorophylle de surface en Atlantique Nord (image CZCS, NASA). (b à d) Cycles saisonniers typiques de la concentration en chlorophylle de surface (trait noir) et de la profondeur de mélange (trait gris). b: floraison tardive (manque de stratification) mais intense (grande quantité de nutriments), c: floraison étalée b: faible floraison (manque de nutriments). (e, f) Image instantanée à haute résolution de la chlorophylle par imagerie satellitaire respectivement du Gulf Stream et de la région d'étude du programme POMME. (tiré de Lévy 2008).

Les observations satellitaires ont révélé une grande hétérogénéité mésoéchelle et submésoéchelle comme le montrent les zooms des figures 1.5 et 1.6. Le Gulf Stream (Fig. 1.5) et la rétroflexion des Aiguilles (Fig. 1.6) sont en effet des courants intenses et des zones frontales très marquées, s'accompagnant d'une activité tourbillonnaire particulièrement importante. Les instabilités des courants engendrent des phénomènes mésoéchelle, sous la forme de méandres de la veine de courant, qui peuvent aboutir à la formation de tourbillons (e.g. Strass 2002, Benitez-Nelson & McGillicuddy 2008). L'activité submésoéchelle, de l'ordre de 1 à 10 km (cf. les échelles spatio-temporelles de la (sub)mésoéchelle en figure 1.4) correspond à la variabilité de ces structures tourbillonnaires et aux filaments. Elle permet par exemple de distinguer un maximum de chlorophylle à la périphérie d'un anneau du Gulf

Stream (Hitchcock et al. 1993), ou bien encore d'identifier une structuration de la chlorophylle de l'ordre d'une dizaine de kilomètres dans l'Océan Atlantique Nord (Strass 1992).

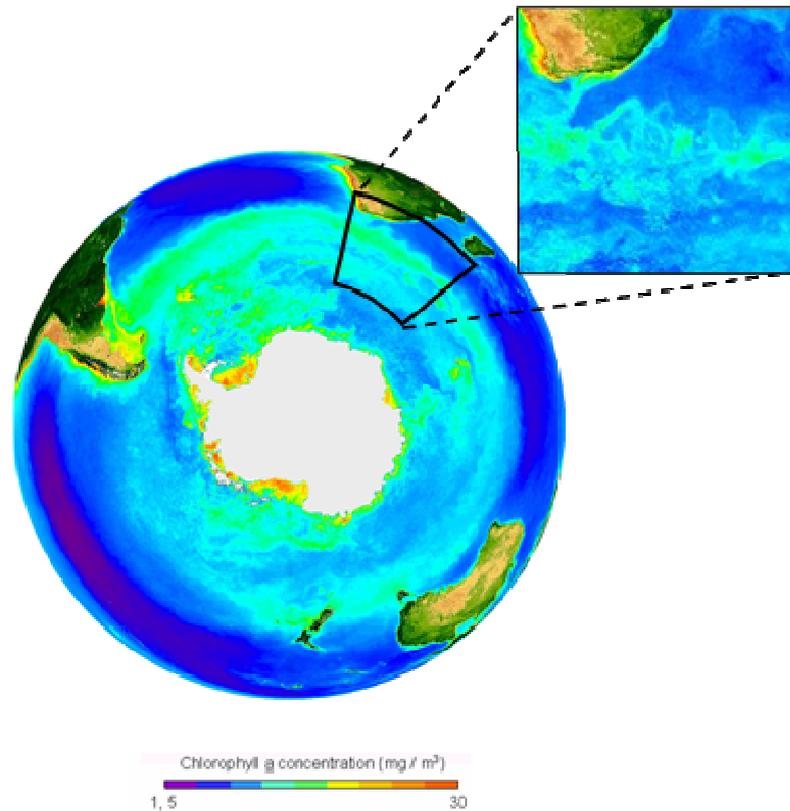


Fig. 1.6. Climatologie estivale des concentrations de chlorophylle de surface dans l'Océan Austral (images SeaWiFS, NASA). Les fronts correspondent aux régions circumpolaires productives. La région zoomée au Sud-Est de l'Afrique du sud est la rétroflexion du courant des aiguilles

2) Les processus (sub)mésoéchelle et la production primaire

Afin de comprendre comment les structures tourbillonnaires peuvent créer des conditions favorables à l'acquisition des ressources par les prédateurs, il est d'abord nécessaire de définir ces structures et de comprendre leur dynamique. L'imagerie satellitaire, les mesures *in situ* (e.g. les campagnes océanographiques POMME, ELISA, EDDIES, E-Flux et CROZEX, etc.) et les modèles numériques ont montré de façon concordante l'influence des tourbillons mésoéchelle sur la production des écosystèmes pélagiques (e.g. Taupier-Letage et al. 2003, Lévy et al. 2005, Benitez-Nelson & McGillicuddy 2008). L'amplitude de la

variabilité spatio-temporelle biologique associée aux tourbillons mésoéchelle (Fig. 1.5, e-f) peut être du même ordre de grandeur que celle observée pendant le cycle saisonnier (Fig. 1.5, b à d). Cette amplitude est également comparable à celle observée à grande échelle spatiale, par exemple à l'échelle d'un bassin océanique présentant simultanément des régions productives et des régions oligotrophes (Fig. 1.5, a).

Les tourbillons en domaine océanique ou côtier sont issus de l'amplification et du détachement des méandres, créés par l'instabilité des courants. D'autres mécanismes de formation de tourbillons peuvent se produire à différentes échelles. C'est notamment le cas des tourbillons forcés par la topographie (Tintoré et al. 1991, Aristegui et al. 1994, Pichevin & Nof 1996, Bidigare et al. 2003). Deux types de tourbillons sont distingués. Les tourbillons anticycloniques (dans le sens horaire dans l'hémisphère Nord, et anti-horaire dans l'hémisphère Sud) sont caractérisés par un centre chaud associé à une épaisseur accrue des eaux de surface (dépression centrale des isopycnes). A l'inverse, les tourbillons cycloniques (sens anti-horaire dans l'hémisphère Nord, et horaire dans l'hémisphère Sud) présentent un centre froid associé à une remontée d'eau (isopycnes formant un dôme central). Selon les principes de la photosynthèse évoqués précédemment, les tourbillons cycloniques sont potentiellement les plus favorables pour stimuler la production biologique. Cette stimulation fait suite à la remontée de la nutricline dans la couche euphotique par un mouvement ascendant (upwelling, Fig. 1.7 tiré de McGillicuddy et al. 1998). De plus, la remontée des isopycnes dans la région centrale d'un tourbillon cyclonique permet de maintenir une couche de mélange peu épaisse. Cette stratification peu profonde est susceptible d'être facilement détruite lors de coups de vents modérés, permettant ainsi de réinjecter des sels nutritifs par mélange vertical dans la couche euphotique. Au centre des tourbillons anticycloniques, l'enfoncement des isopycnes va avoir tendance à maintenir la nutricline au niveau inférieur de la couche euphotique. Un tourbillon anticyclonique sera donc en général peu productif. En revanche, la périphérie du tourbillon anticyclonique est souvent caractérisée par une structure frontale liée à l'inclinaison des isopycnes. Il en résulte un mélange et un transport d'eau le long, ou à travers, des isopycnes (Woods 1977). L'interaction des tourbillons peut également créer localement des mouvements verticaux propices au mélange et à la stimulation biologique (e.g. McGillicuddy et al. 1998, Taupier-Letage et al. 2003).

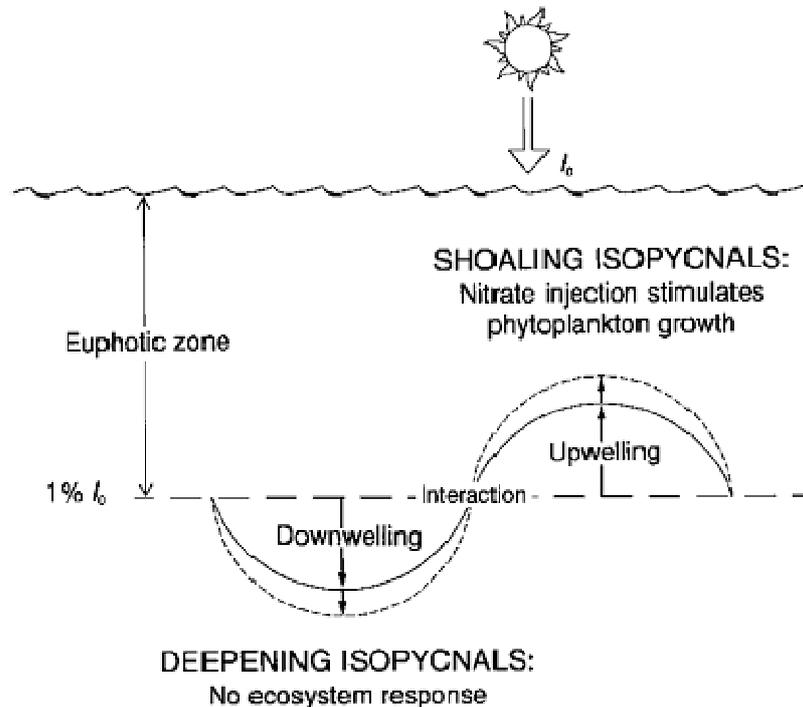


Fig. 1.7. Représentation schématique des coupes de tourbillons et de mouvements verticaux associés. La ligne continue décrit la déflexion verticale d'un isopycne par la présence de deux tourbillons adjacents de signe opposé. La ligne pointillée indique comment l'isopycne peut être perturbé à la suite de l'interaction des deux tourbillons. I_0 représente la l'intensité lumineuse incidente, et $1\% I_0$ est la profondeur de la zone euphotique. (tiré de Mc Gillicuddy et al. 1998).

Associés à cette activité tourbillonnaire, les phénomènes submésoséchelle sont caractérisés par une amplitude de la variabilité biologique qui peut être équivalente, voir même supérieure à celle des tourbillons. La submésoséchelle, qui est l'échelle des filaments particulièrement, favorise fortement la production primaire (Levy et al. 2001, Lévy 2008) ainsi que sa structuration spatiale (Fig. 1.8 tirée de Lehahn et al. 2007) et sa dynamique d'agrégation (Martin 2003). Par exemple, des fortes concentrations en chlorophylle trouvées dans le sous-bassin Algérien ont ainsi été mesurées dans un tourbillon cyclonique de cisaillement et dans les filaments lors des campagnes ELISA (4 campagnes réparties sur une année, Taupier Letage et al. 2003). Dans le cadre d'expérience numérique sur la turbulence et les processus de frontogenèse, des liens forts entre la dynamique mésoséchelle et submésoséchelle ont été mis en évidence (Lévy et al. 2001). C'est essentiellement sur les bords des tourbillons et dans les filaments que les vitesses verticales et les apports en nitrate sont les plus importants (Lévy et al. 1998, Lévy et al. 2001). Dans cette expérience, le centre des

tourbillons, au contraire, est relativement bien isolé et enferme les conditions biogéochimiques de la zone de formation.

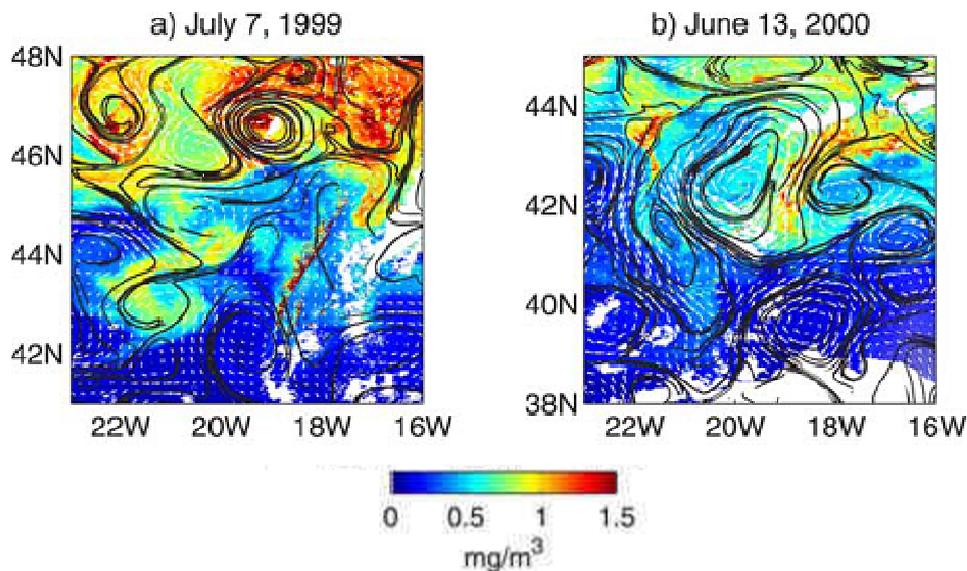


Fig. 1.8. Superposition des filaments (lignes noires) et des courants géostrophiques (flèches blanches) aux concentrations de chlorophylles SeaWiFS (couleurs). (tiré de Lehahn et al. 2007)

D. Conséquences de la variabilité environnementale sur la stratégie d'acquisition des ressources des prédateurs marins

1) Conséquence de l'hétérogénéité du milieu sur les stratégies alimentaires des prédateurs

Dans le cadre d'une recherche des proies structurées dans l'espace et dans le temps par un prédateur, il est important d'introduire la notion d'acquisition optimale des ressources (« optimal foraging », Stepens & Krebs 1986). La stratégie d'acquisition des ressources (Stearns 1992, Begon et al 1996) résulte d'un ensemble de décisions, en terme de comportement et de distribution, relatives à l'obtention d'énergie sous forme de proies. Cette énergie est nécessaire à la survie, la croissance et/ou la reproduction, constituant l'histoire de vie du prédateur (Boggs 1992, Stearns 1992). L'optimalité de cette acquisition se définit par des compromis visant à minimiser la dépense énergétique associée à la recherche et la capture

des proies en même temps que de maximiser l'apport énergétique (disponibilité, quantité et qualité des proies). Les prédateurs ont par conséquent avantage à ajuster en permanence leur recherche alimentaire face à la distribution hétérogène de leurs ressources.

L'utilisation des habitats (ou sélection d'habitat, Rosenzweig 1981) est souvent l'approche adoptée pour l'étude des interactions entre les prédateurs et leurs ressources. L'habitat peut se définir comme l'ensemble des facteurs physiques environnementaux qu'une espèce utilise pour acquérir ses ressources (Block & Brennan 1993). C'est l'ajustement des prédateurs et leur comportement qui définissent les choix de l'utilisation des habitats. Si l'exploitation des ressources est la fonction principale et unique qui aboutit à la sélection d'habitat, la distribution du prédateur devrait s'ajuster à celle des proies jusqu'aux fines échelles spatiales (Morris 1987). Cependant, la sélection d'habitat n'est pas toujours uniquement reliée à la ressource la plus abondante localement. Les prédateurs parviennent à optimiser leur recherche alimentaire par des organes sensoriels leur permettant de détecter les ressources, comme par exemple un système d'écholocation développé par les odontocètes (e.g. cachalot et dauphins; Richardson et al. 1995) ou encore l'olfaction chez les oiseaux procellariiformes (e.g. albatros et petrels; Nevitt et al. 2008). Des difficultés de détection des proies peuvent l'empêcher d'estimer et/ou d'accéder facilement aux proies. Dans ce cas, les distributions des proies et des prédateurs peuvent ne pas correctement correspondre (Hays et al. 2006).

2) La réponse des prédateurs marins à la variabilité environnementale

De nombreuses études ont montré que la structuration de la production marine influence la distribution spatiale des prédateurs (e.g. Guinet et al. 2001). Les grandes régions d'upwellings et de fronts sont par conséquent des zones privilégiées pour de nombreux prédateurs marins supérieurs. Ces zones sont globalement caractérisées par une forte production primaire supportant une importante biomasse des niveaux trophiques intermédiaires comme le zooplancton et les petits poissons pélagiques. Croll et al. (2005) décrivent, au niveau des côtes Californiennes, l'intensité saisonnière d'un upwelling (forcé par le vent) et son influence sur l'écosystème, du phytoplancton jusqu'à la présence de grandes baleines s'alimentant sur d'importantes quantités de krill. Par ailleurs, Bost et al. (*sous presse*) ont compilé les études menées chez les oiseaux et les mammifères marins de

l'Océan Austral et montrent que les zones frontales sont des sites d'alimentation intense (Lutjeharms et al. 1985, Ainley & DeMaster, 1990, Pakhomov et al. 1994, Tynan 1998, Hunt et al. 1999).

Les stratégies d'alimentation des prédateurs (Stearns 1992) dépendent étroitement de la distribution hétérogène de leurs ressources (Hunt et al. 1999). Comme pour les écosystèmes terrestres, la distribution hétérogène des organismes et la notion d'agrégation (Charnov 1976, Kotliar & Wiens 1990) aux différentes échelles sont des caractéristiques majeures des écosystèmes marins (Martin 2003, Mann & Lazier 2006). L'organisation échelle-dépendante du zooplancton en essaims et celle des poissons en bancs en sont une illustration (e.g. Eggers 1976, Haury et al. 1978, Hamner et al. 1988). Les processus environnementaux à l'origine des agrégations à différentes échelles sont alors essentiels dans les stratégies d'acquisition des prédateurs. Par exemple, l'agrégation échelle-dépendante du zooplancton en essaims denses est à l'origine de la stratégie alimentaire adoptée par les grands organismes filtreurs comme les grandes baleines qui se nourrissent de biomasses zooplanctoniques considérables (Acevedo-Gutierrez et al. 2002). L'estuaire du St-Laurent présente, par exemple, deux niveaux d'agrégation du zooplancton (krill, *euphausiacés*) associés à deux niveaux de distribution des grandes baleines. A l'échelle régionale, les fortes biomasses de krill sont associées à un écosystème productif d'upwelling à la tête du chenal Laurentien, attirant ainsi de nombreuses espèces de rorquals (Simard et al. 1999). A l'échelle locale, les rorquals sont concentrés au niveau des agrégations très denses de krill qui sont créées de façon récurrente en accumulant la couche de krill par les courants de marée contre les bords du chenal (Cotté & Simard 2005).

Par l'intermédiaire des ressources, les prédateurs marins répondent ainsi à l'ensemble de la gamme d'hétérogénéité de l'environnement océanographique (pour une revue cf. Hunt et al. 1999). La réponse de nombreux prédateurs se manifeste par exemple par l'ajustement de leur activité de plongée face à la migration nycthémerale des proies (Williams et al. 1992, Jonker & Bester 1994, Wilson et al. 1994, Bost et al. 2002), jusqu'aux variabilités de plus grande échelle comme les cycles climatiques tels les événements ENSO¹, affectant les populations de prédateurs (Guinet et al. 1998, Jenouvrier et al. 2005, Crocker et al. 2006).

¹ El Niño – Southern Oscillation

3) Importance des échelles et prévisibilité des ressources

Ces dernières années, une attention toute particulière a été apportée à la prise en compte des échelles dans l'étude des stratégies alimentaires des prédateurs marins (Boyd 1996, Fauchald 1999, Fauchald et al. 2000, Fritz et al. 2003, Pinaud & Weimerskirch 2005). L'hétérogénéité environnementale à plusieurs échelles peut être conceptualisée comme un système hiérarchique à différents niveaux d'agrégations des ressources (Fauchald 1999). Cela se traduit par des agrégations de plus en plus denses, à mesure que l'on tend vers des échelles fines. Les prédateurs marins vont le plus souvent diminuer la vitesse et augmenter la sinuosité de leur déplacement, et éventuellement augmenter leur activité de plongée, pour optimiser l'exploitation de l'agrégation (Benhamou 1992). Certains prédateurs marins ont, par ailleurs, montré des ajustements échelle-dépendant par l'étude de leurs mouvements (Fauchald & Tveraa 2003, Fritz et al. 2003, Pinaud & Weimerskirch 2005).

Par l'étude conjointe de la distribution et de l'abondance des prédateurs et de leurs proies, il a été montré que des relations spatio-temporelles existaient à une échelle donnée et disparaissent à d'autres, pouvant même devenir négatives (Jacquet et al. 1996, Fauchald 1999, Guinet et al. 2001). Dans la tentative d'estimer la relation entre la distribution des prédateurs et celle de la production primaire, le décalage trophique empêcherait la détection des interactions à fine échelle, principalement en raison de l'advection (Hunt et al. 1999, Guinet et al. 2001). Les mécanismes d'interactions peuvent globalement provenir de deux processus : des conditions favorables à la production et des phénomènes d'agrégation. Dans ce dernier cas, l'agrégation des ressources est une conséquence directe à court terme de l'advection horizontale et/ou verticale associé à l'activité (sub)mésoéchelle. Ceci se traduit potentiellement par des interactions entre les prédateurs et leur environnement à des échelles relativement fines. En revanche, la stimulation biologique reliée à cette activité est le résultat d'interactions complexes entre les phénomènes physiques et biologiques. Elle contraint de prendre en compte le temps nécessaire à la mise en place d'un réseau trophique suffisamment avancé (au minimum zooplancton) pour attirer les prédateurs (Jacquet et al. 1996, Durant et al. 2005).

Dans ce contexte d'hétérogénéité échelle-dépendante des ressources, une notion essentielle pour le concept d'acquisition optimale est la prévisibilité des ressources et des sites d'alimentation pour les prédateurs. Ces notions sont reliées à l'expérience des animaux par la

connaissance de leur milieu qui leur permet d'ajuster leur stratégie d'acquisition des ressources, c'est-à-dire l'utilisation de l'habitat (Weimerskirch 2007, Hamer et al. 2007). La prévisibilité des ressources est, de façon générale, inversement reliée aux échelles auxquelles elles se produisent. Une structure physique à grande échelle comme un front présentera des densités de ressources globalement prévisibles, bien qu'hétérogènes dans l'espace (Hunt et al. 1999). A l'opposé, les agrégations très denses de fine échelle sont plus difficiles d'accès aux prédateurs en raison de leur caractère éphémère dans le temps et aléatoire dans l'espace (Levin 1992, Hunt et al. 1999, van Franeker et al. 2002). La relation entre échelle spatio-temporelle et prévisibilité de la ressource est toutefois à moduler. En effet, de fortes densités de proies peuvent être relativement prévisibles pour les prédateurs lorsque les processus physiques à l'origine de ces fortes densités sont stables dans l'espace et récurrentes dans le temps, comme dans le cas d'agrégation de zooplancton sur des reliefs bathymétriques (Cotté et al. 2005, Stevick et al. 2008). On parle alors de « points chauds » (« hot spots », Sydeman et al. 2006). Par conséquent, les phénomènes physiques (sub)mésoéchelle ont une échelle de temps et d'espace intermédiaire (Fig. 1.4) qui correspond à celle des habitats des prédateurs marins (Pinaud & Weimerskirch 2005). Ces échelles rendent alors possible les ajustements comportementaux des prédateurs et leur sélection d'habitats favorables en raison d'une prévisibilité des ressources (Pinaud 2005).

4) La variabilité (sub)mésoéchelle et les prédateurs marins

Les tourbillons influencent la biologie des écosystèmes marins à travers deux mécanismes principaux : la modulation (positive ou négative) de la production et l'agrégation (Flierl & McGillicuddy 2002, Bakun 2006). Depuis quelques années, des études ont révélé que la présence de tourbillons est un facteur déterminant pour les performances de certaines pêcheries. Par exemple, un nombre accru de prises de thon albacore par unité d'effort est observé en association avec les tourbillons (e.g. Domokos et al. 2007). D'autre part, des travaux indiquent que les prédateurs marins ajustent leurs trajets en présence de structures tourbillonnaires. Les études menées principalement sur les tortues marines suggèrent ainsi que ces animaux se déplaceraient en lien avec la dynamique tourbillonnaire soit de façon passive, en dérivant avec les masses d'eau en mouvement, soit de façon active (Luschi et al. 1998, 2003, Girard et al. 2006, Polovina et al. 2006, Lombardi et al. 2008). Il semble alors que les zones d'activité tourbillonnaire intense peuvent constituer de véritables « points chauds » (e.g. Davoren et al. 2003) pour les prédateurs marins supérieurs. Les bénéfices des tourbillons

peuvent être interprétés soit en termes d'ajustement des mouvements des animaux face aux courants marins, soit en termes d'avantages trophiques par une production accrue et une rétention des proies (Polovina et al. 2004, 2006, Ream et al. 2005). Cependant, des comportements contrastés ont été observés selon les individus et/ou les espèces, concernant l'utilisation de ces structures tourbillonnaires (Hays et al. 2006, Revelles et al. 2007). Il se peut également que ces différences d'utilisation proviennent des caractéristiques physiques et trophiques propres à chaque tourbillon au sein d'une même zone tourbillonnaire.

CHAPITRE II

LES CETACES EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE



A. Les cétacés et l'environnement physique et biologique du Bassin Occidental Méditerranéen

1) Schéma général de circulation de surface et processus mésoéchelle dans le Bassin Occidental

La Méditerranée est une mer semi-fermée, caractérisée par une évaporation supérieure aux précipitations et aux apports d'eau douce par les rivières. Cette perte est compensée par une entrée d'eau de surface en provenance de l'Atlantique (« Atlantic Water », AW), caractérisée par une température de $\sim 16^{\circ}\text{C}$ et une salinité de ~ 36 psu quand elle entre à Gibraltar. Tout au long de son parcours en Méditerranée, l'AW est continuellement modifiée sous l'influence atmosphérique et par les interactions avec les autres masses d'eau, et sa salinité augmente jusqu'à ~ 38 psu. Au cours d'un cycle annuel, l'AW qui entre est alternativement plus ou moins chaude que les eaux résidentes. La Méditerranée agit donc comme une machine à transformer l'AW. A l'échelle du Bassin Occidental, comme dans le Bassin Oriental (cf. Millot & Taupier-Letage 2005 pour une revue détaillée de la circulation des masses d'eau en Méditerranée), la circulation de surface suit un circuit antihoraire le long de la pente continentale (Fig 2.1).

L'AW nouvellement entrée par Gibraltar se dirige le long des côtes espagnoles avant de décrire un premier circuit dans l'Ouest de la mer d'Alboran et un deuxième plus variable dans l'Est. Un courant puissant, le « jet Almeria-Oran », donne ensuite naissance au courant Algérien. Il coule le long de la pente continentale à proximité des côtes en raison de la faible étendue du plateau continental. Ce courant de plusieurs dizaines de $30\text{-}50\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (maximums enregistrés de $60\text{-}80\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) est relativement étroit (30-50 km) et profond (200-400 m) à la longitude de 0° (e.g. Benzohra & Millot 1995a, Viudez et al. 1996). Il devient plus large et moins profond au cours de sa progression vers l'Est. Ce courant est instable et génère des méandres qui évoluent en tourbillons côtiers de 50-100 km de diamètre, 100-1000 m de profondeur, et de durée de vie de quelques semaines à quelques mois (e.g. Millot et al. 1997, courants Médiprod 5). Cependant, environ une à deux fois par an, un méandre plus important se développe jusqu'à atteindre 100-200 km de diamètre, en créant à l'intérieur un tourbillon anticyclonique. Le méandre et le tourbillon de la couche de surface sont superposés à un tourbillon dans la couche sous-jacente (Obaton et al. 2000, Fig 2.2), dont l'extension verticale

peut atteindre le fond (environ 3000 m, Millot & Taupier-Letage 2005). Cette dynamique tourbillonnaire induit des phénomènes secondaires de submésoséche, tels que les tourbillons cycloniques de cisaillement submésoséche ($\sim 10-30\text{km}$) et des filaments (Taupier-Letage & Millot 1988, Taupier-Letage et al. 2003). Les tourbillons sont advectés vers l'Est par le courant Algérien à la vitesse 3-5 km par jour. En raison de leurs dimensions horizontales et verticales, les gros tourbillons ne peuvent franchir le canal de Sardaigne. Ils se séparent alors du courant Algérien pour dériver au large. En général, les tourbillons dont la durée de vie est la plus longue (jusqu'à 3 ans observés ; Puillat et al. 2002) décrivent alors un circuit antihoraire à l'intérieur de la partie Est du sous-bassin Algérien. En raison du parcours des tourbillons, l'AW récente est potentiellement distribuée dans l'ensemble du sous-bassin Algérien. Celui-ci est donc considéré comme un réservoir d'AW.

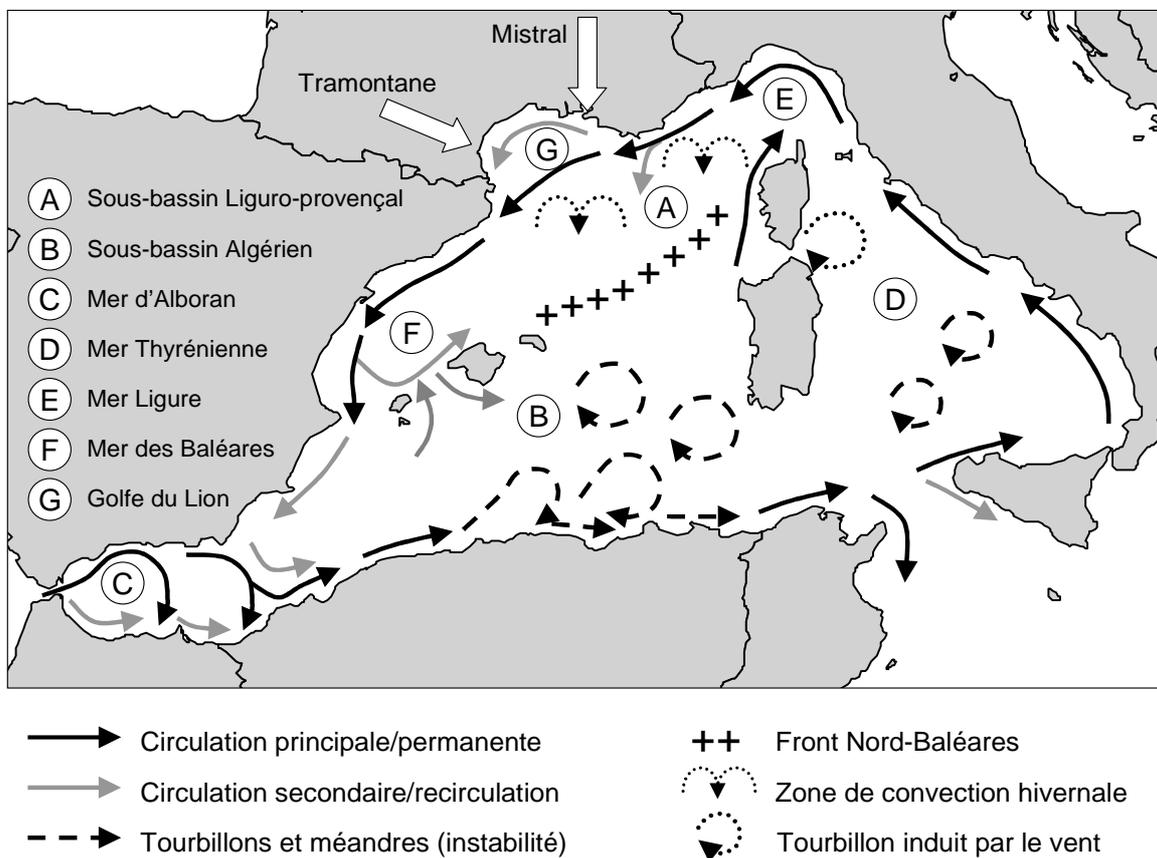


Fig. 2.1. Circulation de l'eau de surface d'origine Atlantique (AW) dans le Bassin Occidental de la Méditerranée (d'après Millot & Taupier-Letage 2005)

Après avoir franchi le canal de Corse, la veine d'AW Tyrrhénienne rejoint la veine Ouest Corse pour donner naissance au courant Nord. Au large des côtes françaises, ce courant Nord est caractérisé par une vitesse maximum de $\sim 50 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, d'une largeur de quelques

dizaines de kilomètres et d'une profondeur de ~150m le long de la pente. Contrairement au courant Algérien, le courant Nord présente une variabilité saisonnière marquée. En hiver, il est plus intense, plus profond et plus étroit, avec une forte activité mésoéchelle qui se manifeste par des méandres dont l'amplitude et la longueur d'onde peuvent atteindre 60-80km (Taupier-Letage & Millot 1986, Millot 1987, Alberola et al. 1995, Font et al. 1995, Sammari et al. 1995). Les méandres peuvent déplacer le bord externe du courant Nord de plus de 40km au large en quelques jours (Conan & Millot 1995, Conan 1996, Stemmann et al. 2008). Cependant l'évolution de ces méandres en tourbillons n'a été observée qu'exceptionnellement (Pascual et al. 2002). Dans la partie Nord du Bassin Occidental, la période hivernale est également associée à la formation d'eau dense par convection profonde. Elle est engendrée par les épisodes répétés de vents froids et secs en provenance du Nord (Mistral et Tramontane), à l'origine d'une évaporation intense et de la coulée des eaux de surface entraînant un mélange avec les eaux sous-jacentes (e.g. Schott & Leaman 1991).

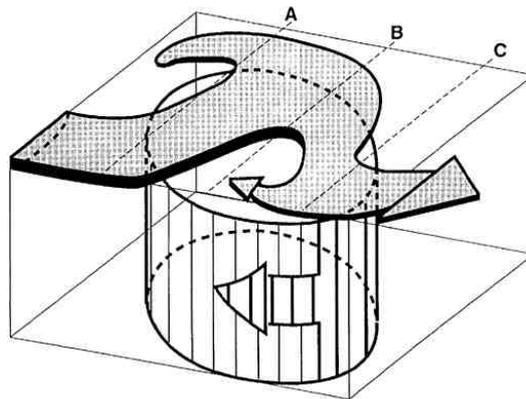


Fig. 2.2. Schéma d'une instabilité du courant Algérien composée en surface d'un méandre créant un tourbillon anticyclonique au niveau de la couche superficielle et d'un tourbillon cyclonique de cisaillement, et montrant en profondeur le développement du tourbillon anticyclonique (tiré de Obaton et al. 2000)

Le Golfe du Lion est une région caractérisée par un plateau continental étendu, l'apport d'eau douce par le Rhône et l'influence du Mistral et de la Tramontane. Au dessus du plateau continental les eaux peuvent être suffisamment refroidies pour atteindre une densité qui les fait couler. Ces eaux vont couler le long des canyons qui entaillent la pente du plateau, ces derniers étant également responsables de turbulences provenant de petites branches déviées du courant Nord (Millot 1990). Pendant les forts coups de Mistral, et particulièrement

en période stratifiée, les eaux du Rhône (panache) sont entraînées vers le large et des cellules d'upwelling apparaissent (Millot 1979).

Dans la mer des Baléares, de nombreuses structures mésoéchelle sont observées, généralement liées à l'instabilité du courant Nord mais aussi à l'interaction avec l'AW provenant du sous-bassin Algérien (Taupier-Letage & Millot 1988, Wang et al. 1988, Tintoré et al. 1990, La Violette et al. 1990, Lopez-Garcia et al. 1994, Pinot et al. 2002). Le front Nord-Baléares indique la limite Nord du réservoir d'AW récente au Sud par rapport à l'AW plus ancienne au Nord. Il s'agit principalement d'un front de salinité qui ne présente donc pas systématiquement de gradient marqué de température (Lopez-Garcia et al. 1994). En hiver, les forts vents dominants du Nord poussent le front Nord-Baléares vers le Sud jusqu'aux îles Baléares qui fixent alors la position la plus méridionale de la partie Ouest du front (Lopez-Garcia et al. 1994).

2) Le milieu trophique dans le Bassin Occidental

a. La production à l'échelle du Bassin Occidental et le cycle saisonnier

La Méditerranée est connue pour son caractère globalement oligotrophe en particulier parce qu'elle ne présente pas de zone d'upwelling majeure comme sur les côtes est de l'Atlantique et du Pacifique, par exemple. La production primaire la plus importante du Bassin Occidental est localisée dans la partie Nord (e.g. Morel & André 1991, Bosc et al. 2004). L'origine de cette production est la mise à disposition des nutriments dans la couche euphotique suite à l'intense mélange vertical hivernal. La floraison de printemps intervient dès que sont réunies les conditions de lumière et de stratification de la colonne d'eau. Cette floraison a été largement étudiée à partir des données *in situ* (Claustre et al. 1989, Andersen & Prieur 2000, Marty & Chiaverini 2002) ou à l'aide de modèles numériques (Lévy et al. 1998, 1999, 2000, Tusseau-Vuillemin et al. 1998). Morel & André (1991) ont décrit les variations spatiales et saisonnières de la production primaire en faisant également mention d'une floraison en automne, d'intensité plus faible que la précédente. La production contrastée entre le Nord et le Sud du Bassin Occidental se reflète sur les niveaux trophiques supérieurs. Le front Nord-Baléares est considéré par Casanova (1974) comme une séparation biologique au niveau de laquelle un changement important se produit dans la faune d'Euphausiacés. C'est le

cas du krill *Meganyctiphanes norvegica*, qui est retrouvé dans les contenus stomacaux de nombreux prédateurs marins comme le thon, les oiseaux marins et le rorqual commun dans la partie Nord.

A l'échelle du Bassin Occidental, la floraison intervient en hiver dans la partie Sud (janvier-février) alors qu'elle se produit au printemps dans la partie Nord (mars-avril) (Fig. 2.3). Dans la partie Sud (sous-bassin Algérien), des conditions oligotrophiques dominent en été au niveau des tourbillons anticycloniques du large et de la côte, en raison de l'enfoncement de la nutricline. En hiver, le mélange de la couche de surface et les forts mouvements verticaux causés par les vents plus forts sont favorables au développement de la chlorophylle (Puillat 2000, Taupier-Letage et al 2003). Dans la partie Nord, le Golfe du Lion présente des concentrations relativement élevées pendant toute l'année. A l'inverse on observe que le courant Nord se caractérise par des concentrations faibles en chlorophylle avec un contraste particulièrement important avec l'ensemble de la partie Nord pendant la floraison printanière.

Les concentrations interannuelles en chlorophylle présentent une variabilité spatiale importante et varient également d'une année à l'autre (Bosc 2002). La figure 2.4 illustre cette variabilité avec des concentrations de chlorophylle plus élevées sur une plus grande zone de la partie Nord en 1999 par rapport à 1998. L'intensité du mélange hivernal, permettant la mise à disposition d'une quantité plus ou moins importante de nutriments pour la floraison printanière, est la principale raison de cette variabilité interannuelle de concentration en chlorophylle.

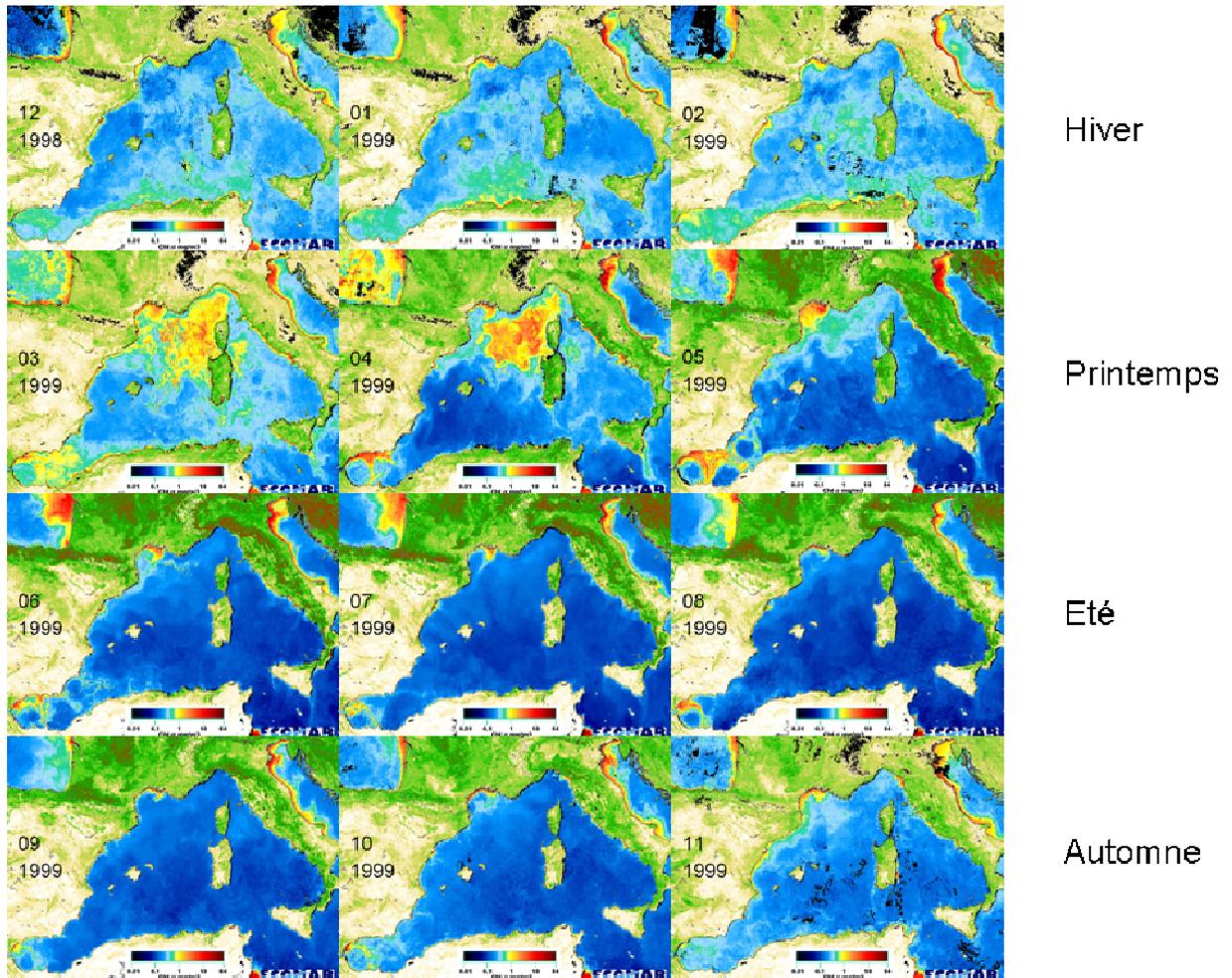


Fig. 2.3. Exemple de la variabilité saisonnière de la concentration en chlorophylle en 1999 d’après les images SeaWifs dans le Bassin Occidental de la Méditerranée (images fournies par JRC/ECOMAR).

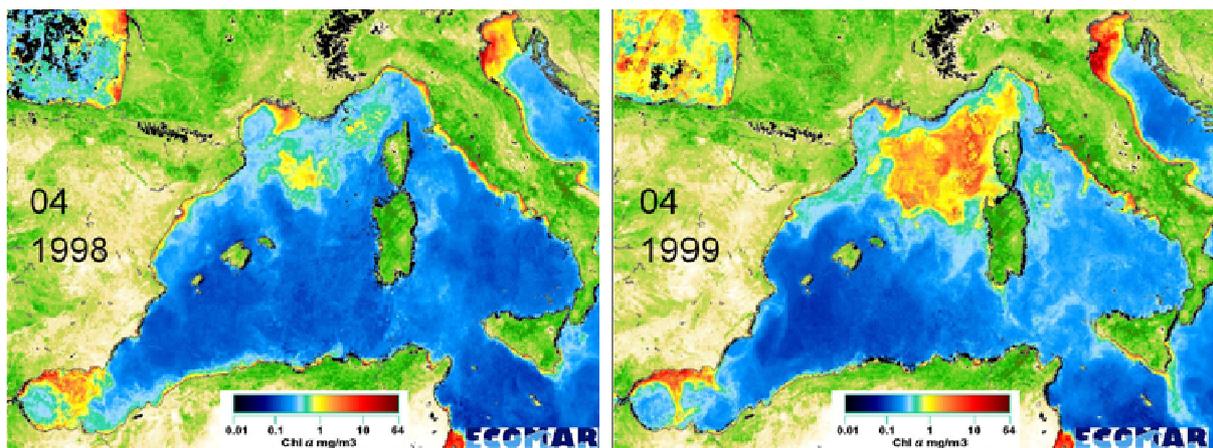


Fig. 2.4. Exemple de la variabilité interannuelle (1998 et 1999) de la concentration en chlorophylle en avril d’après les images SeaWifs dans le Bassin Occidental de la Méditerranée (images fournies par JRC/ECOMAR).

b. Effet des processus de moyenne échelle sur la production marine

Bien que la floraison en Méditerranée Occidentale suit un cycle saisonnier dont la variabilité est principalement causée par le mélange hivernal, la dynamique de moyenne échelle peut moduler sa distribution et son intensité (Conan 1996, Lévy et al. 1999, 2000). L'approche par la modélisation a permis d'examiner la réponse de la production primaire à cette dynamique mésoéchelle (Lévy 1996). Les instabilités mésoéchelle peuvent prolonger la durée de la floraison en réapprovisionnement la couche de surface en sels nutritifs au fur et à mesure de leur consommation.

Les zones frontales et les instabilités mésoéchelle générées par la circulation influencent la distribution et l'abondance des organismes (e.g. Gorsky et al. 2002, Stemmann et al. 2008 pour les agrégats et particules). D'importantes concentrations de larves de poissons sont ainsi localisées au niveau du bord externe du courant Nord en mer des Baléares (Sabatés et al. 2007). L'activité mésoéchelle joue un rôle important sur la position du bord du courant, et par conséquent sur la distribution des larves. De fortes biomasses de zooplancton, et en particulier du krill, sont enregistrées au niveau de la zone frontale formée par le courant Nord en mer Ligure (McGehee et al. 2004, Warren et al. 2004, Molinero et al. 2007). L'association entre le krill et les rorquals communs en mer Ligure a d'ailleurs été attribuée au front créé par le bord du courant Nord (Relini et al. 1992, 1994, Orsi Relini et al. 1992). Les cachalots ont également été observés en association avec des zones frontales dans la partie Nord du Bassin Occidental (Gannier & Praca 2007).

Dans le sous-bassin Algérien, les tourbillons conditionnent la situation biologique, comme le montre la correspondance des signatures de température et de couleur de l'océan par l'imagerie satellitaire sur la figure 2.5 (Taupier-Letage 1988, Arnone et al. 1990, Taupier-Letage et al. 2003). La section d'un tourbillon Algérien pendant la période estivale montre la distribution de la chlorophylle à l'intérieur du tourbillon (Fig. 2.6). Elle présente un maximum profond de concentration en chlorophylle avec une séparation spatiale entre le centre et la périphérie. Elle présente aussi une subduction, c'est-à-dire un enfoncement de la chlorophylle le long des isopycnes vers la zone centrale. Au niveau de la côte Algérienne, les tourbillons correspondent à des zones significativement plus pauvres en surface, en contraste avec la zone du courant Algérien plus productive. Puillat (2000) attribue cette différence au courant

Algérien qui contourne et isole le tourbillon côtier avec le méandre. Les phénomènes secondaires tels que les tourbillons cycloniques de cisaillement, les filaments et les cellules d'upwelling permettent d'atteindre localement et épisodiquement des valeurs de concentration en chlorophylle particulièrement élevées pour le sous-bassin Algérien (Puillat 2000, Taupier-Letage et al. 2003). Cette variabilité spatio-temporelle de la distribution et de l'abondance de l'échelon primaire semble avoir une influence sur les communautés zooplanctoniques associées (Riandey et al. 2005). Des observations de la mégafaune du sous-bassin Algérien (cétacés, requins, tortues) a été reliée à la structuration mésoéchelle de l'environnement physique et biologique (Viale & Frontier 1994).

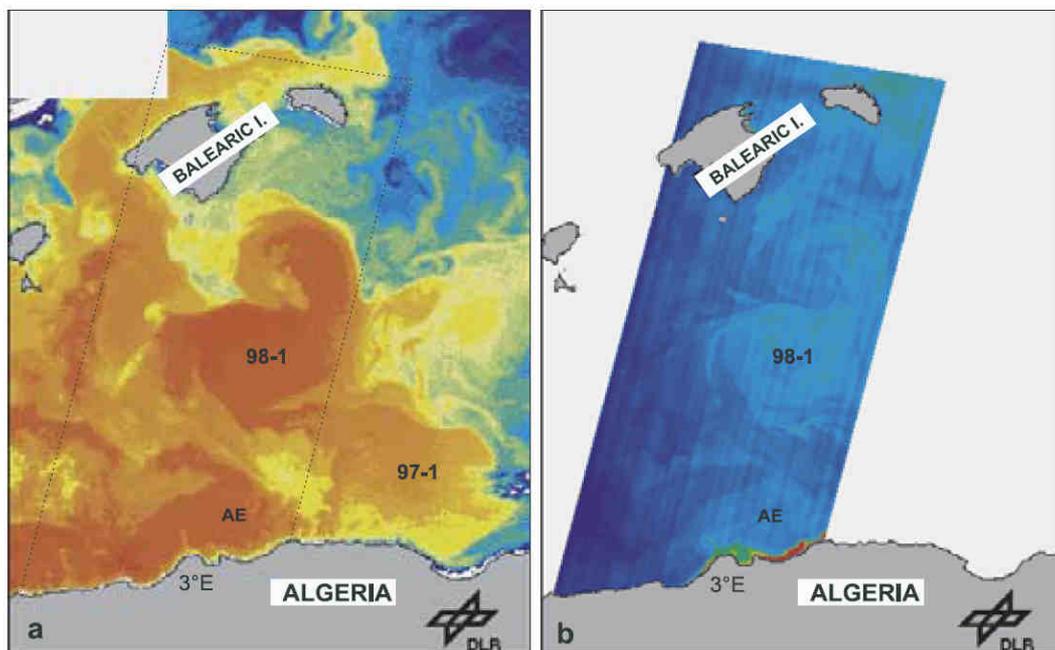


Fig. 2.5. Images satellitaires du 28 Février 1998. (a) L'image (NOAA/AVHRR) de la température de surface; les températures augmentent du bleu au rouge. (b) Image (Modular Optoelectronic Scanner, MOS) de la distribution de la concentration en chlorophylle; la concentration augmente du bleu au rouge. L'image MOS est fournie par le DLR/Institute of Space Sensor Technology. (tiré de Taupier-Letage et al. 2003)

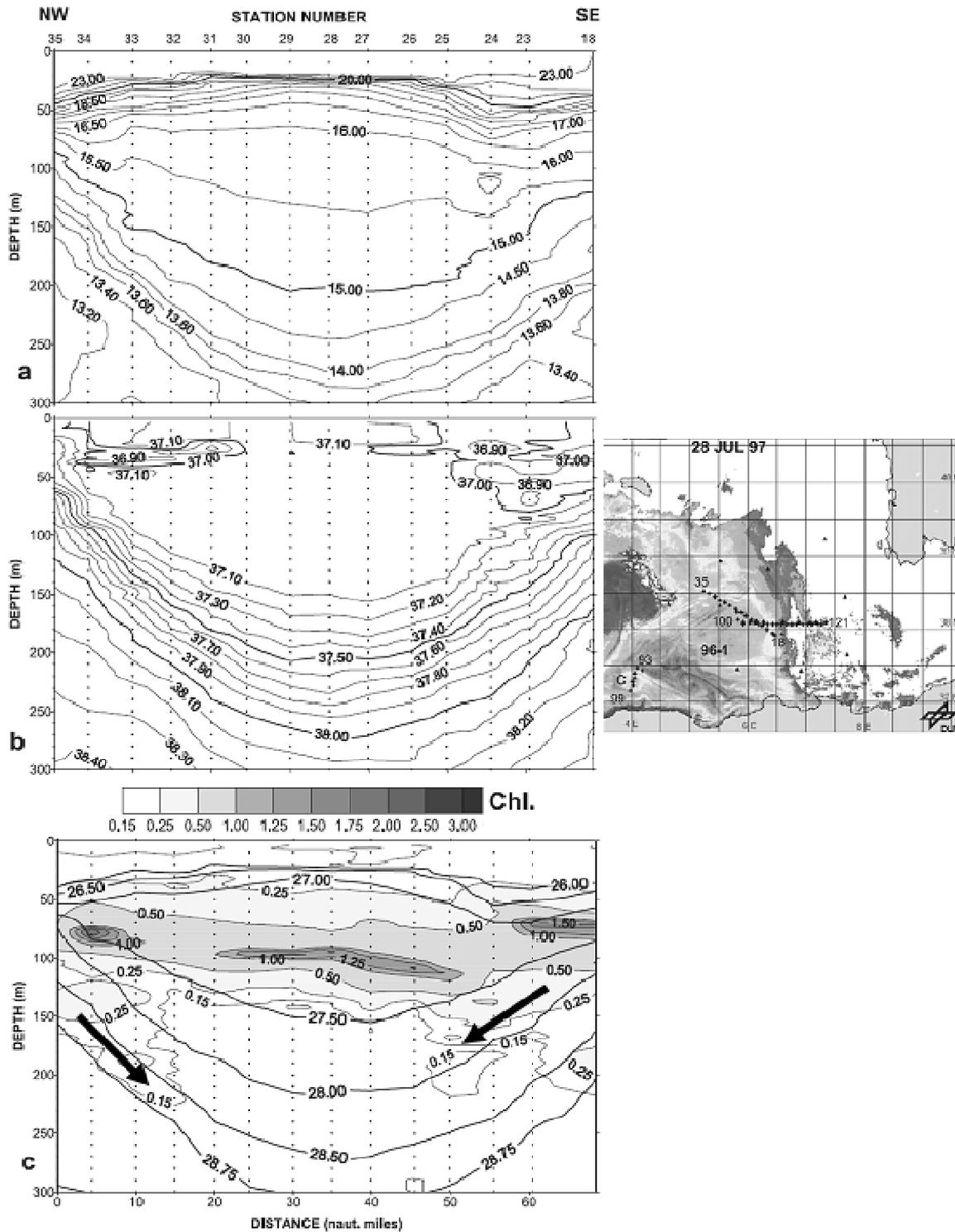


Fig. 2.6. Section d'un tourbillon Algérien anticyclonique (été 1997): (a) température (°C), (b) salinité, (c) concentration en chlorophylle (mg.m⁻³) et densité (lignes épaisses). L'entraînement de la chlorophylle en profondeur montre la subduction de la couche du maximum profond de jusqu'à plus de 150m, du bord vers le centre du tourbillon (symbolisé par les flèches). (tiré de Taupier-Letage et al. 2003)

3) Les cétacés du Bassin Occidental et le contexte du sanctuaire

La Méditerranée abrite une grande diversité de cétacés. Au cours du siècle dernier, 21 espèces de cétacés ont été rencontrées une fois au moins (Notarbartolo di Sciara 2002) et 8 d'entre elles sont considérées comme communes: rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), cachalot (*Physeter macrocephalus*), dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*), dauphin de Risso (*Grampus griseus*), globicéphale noir (*Globicephala melas*), grand dauphin (*Tursiops truncatus*), dauphin commun (*Delphinus delphis*), et ziphius (*Ziphius cavirostris*). Parmi eux, le rorqual commun est le seul mysticète (cétacé à fanons), les autres étant des odontocètes (cétacés à dents). Le rorqual commun se nourrit majoritairement de larges biomasses de krill (principalement *Meganyctiphanes norvegica*) (Viale 1985, Besson et al. 1982, Orsi Relini & Giordano 1992, Astruc 2005, Bentaleb et al. sous presse). Les dauphins et grands cétacés à dents s'alimentent de proies de plus grande taille comme des petits poissons pélagiques et des céphalopodes (Orsi Relini & Relini 1993, Würtz & Marrale 1993, Boutiba & Abdelghani 1995, Blanco et al. 1995, Cañadas & Sagarminaga 1996). Cette différence de régime alimentaire confère à ces cétacés une place différente au sein du réseau trophique Méditerranéen. Le rorqual commun se place donc à un niveau relativement bas en comparaison des cétacés à dents.

Ce travail de thèse s'est particulièrement axé sur deux espèces de cétacés, le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*) et le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*). La première raison est qu'ils se situent à différents niveaux trophiques qui peuvent correspondre à des écologies contrastées. De plus, il s'agit respectivement des grandes baleines et des odontocètes les plus abondants dans le Bassin Occidental (Forcada et al. 1996, Forcada & Hammond 1998). La raison supplémentaire est le manque de connaissances pour ces espèces qui font actuellement face à des contraintes accrues de leur environnement, souvent d'origine anthropique comme les collisions avec les navires (Panigada et al. 2006). Je me suis également intéressés au dauphin commun (*Delphinus delphis*) qui présente le statut d'espèce en danger et dont l'ACCOBAMS (Agreement on the Conservation of Cetaceans of the Black Sea, Mediterranean Sea and Contiguous Atlantic Area) dénote le manque d'information, en particulier sur leur abondance et leur cycle d'alimentation et de reproduction. Cette espèce a vu sa population considérablement décliner jusqu'à disparaître du Nord du Bassin Occidental dans les années 1970 (Bearzi et al. 2003).

Parce qu'il s'agit de l'unique étude à l'échelle du Bassin Occidental, les travaux de Forcada et al. (1996) font références sur la distribution et l'abondance estivale pour plusieurs cétacés (cf. également l'atlas préliminaire des cétacés, Beaubrun 1995). Ces auteurs ont estimé la population de rorquals communs en Méditerranée Occidentale (excluant la mer Tyrrhénienne) à environ 3500 (IC: 2100-6000) individus et ils ont montré une présence exclusive des rorquals dans la partie Nord du Bassin pendant l'été 1991 (Fig. 2.7). La présence des rorquals communs dans cette région est probablement reliée à la forte production biologique et à d'importantes biomasses de krill. En effet, le rorqual commun est le deuxième plus grand rorqual au monde, avec une taille moyenne de 23m, une masse de 70tonnes et des besoins alimentaires quotidiens équivalents à 1,5% de leur masse.

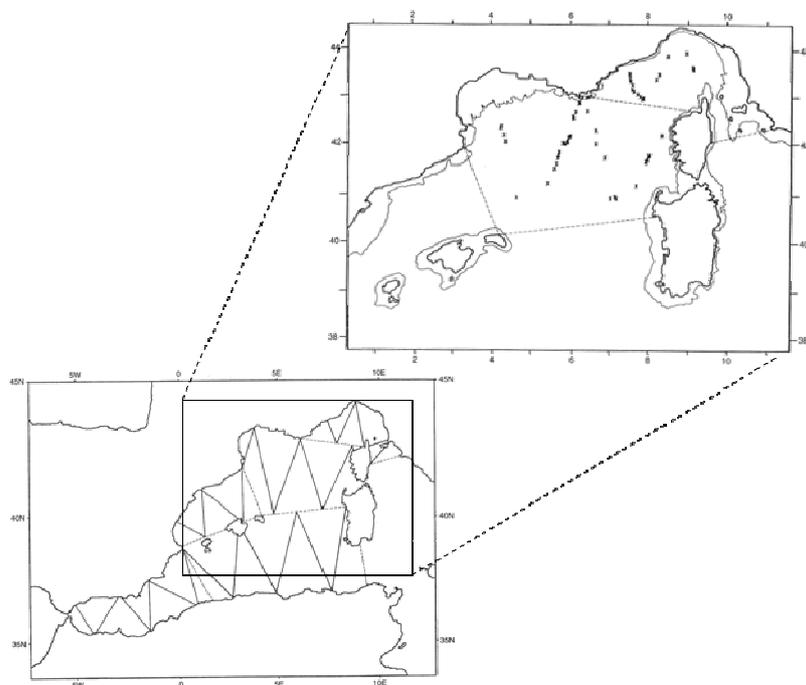


Fig. 2.7. Transects échantillonnés en 1991. Les croix représentent les observations de rorquals communs (tirés de Forcada et al. 1996)

D'après l'étude menée par Forcada & Hammond (1998) à partir du même échantillonnage de 1991, les dauphins bleu et blanc montrent également de fortes densités dans la partie Nord (Fig. 2.8). Contrairement aux rorquals communs, ils sont aussi présents à l'échelle du Bassin. Ces auteurs ont estimé la population de dauphins bleu et blanc en Méditerranée Occidentale (excluant la mer Tyrrhénienne) à environ 88000 (IC: 49000-155000) individus. Les dauphins bleu et blanc sont principalement localisés en domaine pélagique en comparaison à d'autres espèces de dauphins comme le dauphin commun et le

grand dauphin (Aguilar 2000). Le mode d'alimentation du dauphin bleu et blanc est opportuniste, et principalement composé de céphalopodes et de poissons pélagiques (Würtz & Marrale 1993, Blanco et al. 1995, Astruc 2005, Spitz et al. 2006). De nombreuses études ont été menées sur cette espèce en raison de l'impact majeur d'une épidémie de Morbilivirus qui s'est manifestée en 1990. Malgré une mortalité de masse, aucune étude n'a estimé les conséquences sur la population en termes d'effectif (Aguilar 2000).

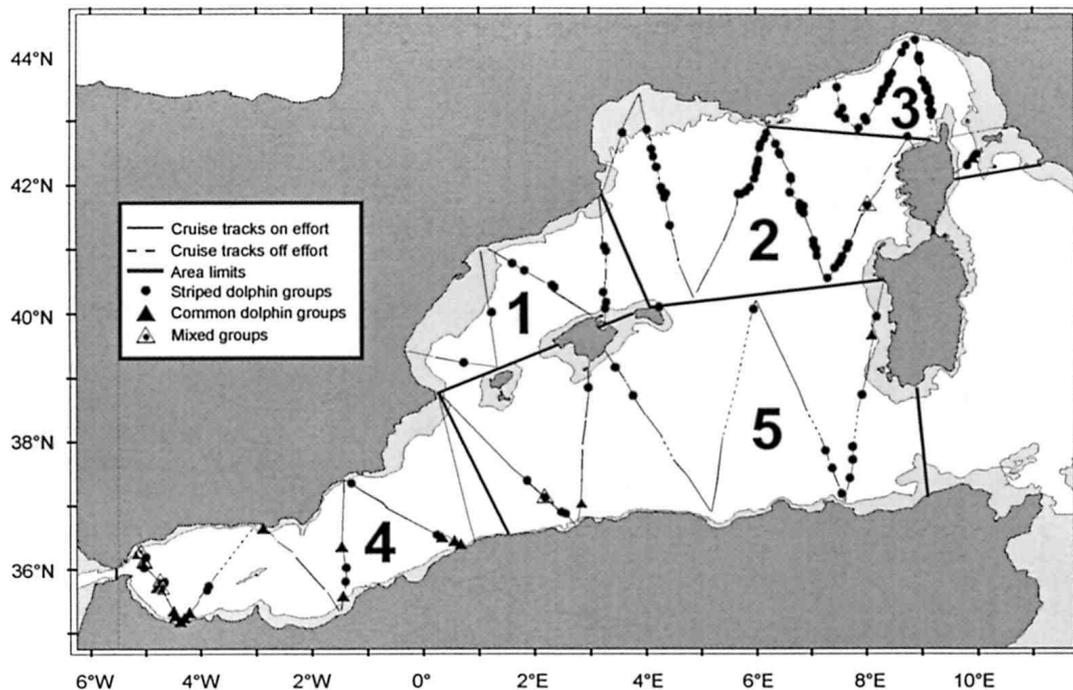


Fig. 2.8. Transects échantillonnés en 1991 et groupes de dauphins bleu et blanc et dauphin commun observés. 1 = Mer des Baléares; 2 = sous-bassin Provençal; 3 = Mer Ligure; 4 = Mer d'Alboran; 5 = sous-bassin Algérien (tirés de Forcada & Hammond 1998).

Monestiez et al. (2006) ont compilé les observations visuelles sur une dizaine d'années dans la partie Nord du Bassin (Fig. 2.9). Les rorquals montrent ainsi une distribution estivale hétérogène. Ils sont absents près des côtes, dans le Golfe du Lion et dans l'Est du Golfe de Gênes. En revanche, deux zones de forte densité apparaissent, l'une entre la Corse et le continent, et l'autre au large de Marseille. Cependant, les données disponibles à ce jour sur la distribution et l'abondance des rorquals communs et de nombreux cétacés sont limitées à la fois dans l'espace et dans le temps (Fig. 2.9). Ces données ne permettent donc pas de connaître la distribution des rorquals pendant un cycle annuel, et à l'échelle du Bassin Occidental.

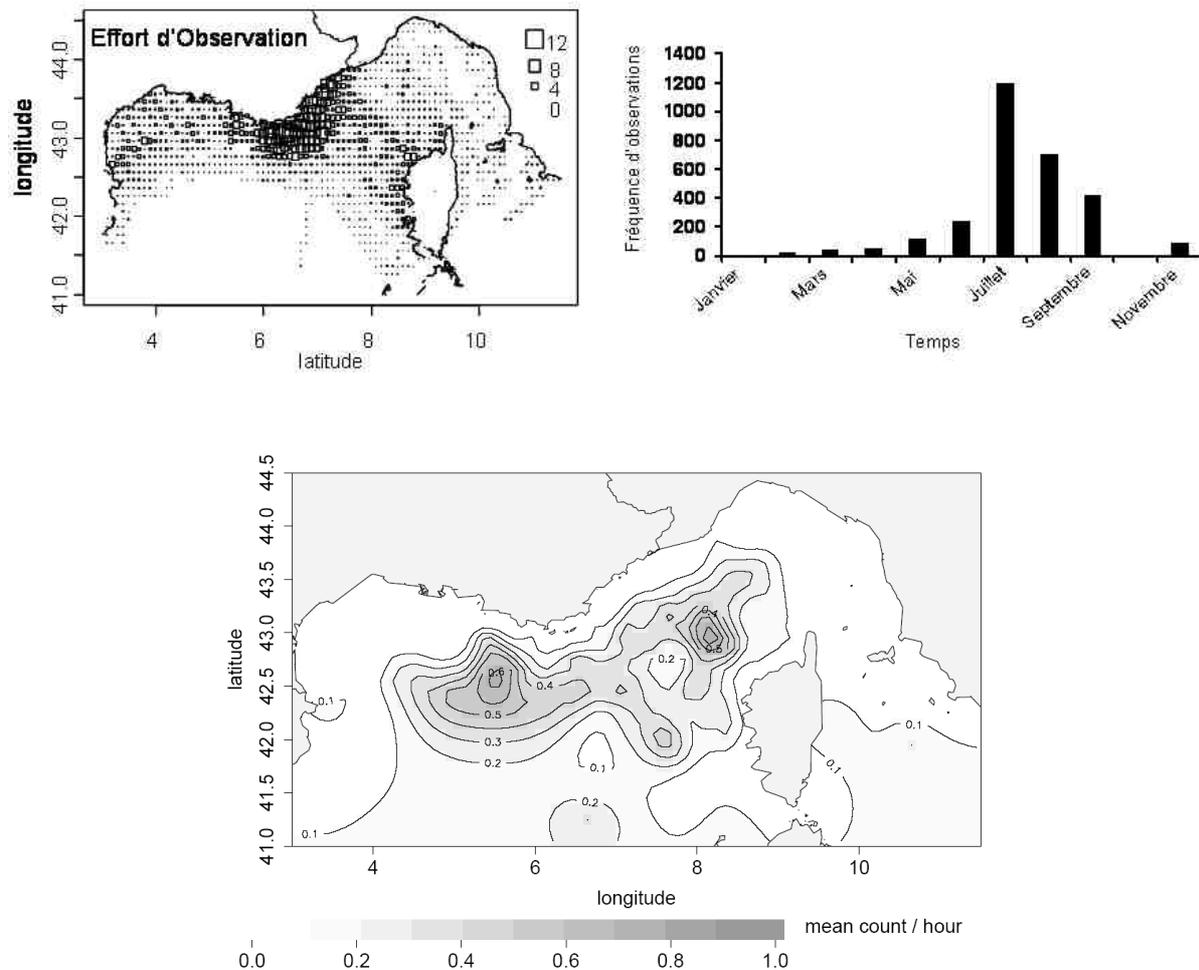


Fig. 2.9. Effort des observations visuelles de rorqual commun dans l'espace (en haut à gauche) et sur l'année (en haut à droite), compilé sur la période de 1993 à 2001, et carte krigée (en bas) du nombre d'observations de rorqual commun par heure de 1993 à 2001 (tiré de Monestiez et al. 2006)

Cette limitation a amené de nombreuses interrogations concernant des déplacements des rorquals en Méditerranée (pour une revue cf. Notarbartolo di Sciara 2002). Des études génétiques ont distingué les rorquals communs de Méditerranée de ceux de l'Atlantique (Bérubé et al. 1998). Cette constatation a amené à considérer les animaux de Méditerranée comme une population résidente, sans échanges avec les animaux Atlantiques. Des rorquals ont été observés au niveau du détroit de Gibraltar, sans cependant pouvoir leur attribuer d'éventuels passages Atlantique-Méditerranée (de Stephanis et al. 2008). Des déplacements à l'intérieur de la Méditerranée sont aussi proposés, de l'été dans la partie Nord du Bassin vers des zones d'hivernage. Une telle zone a été récemment rapportée à Lampedusa, située au voisinage de la Sicile, où plusieurs rorquals communs s'alimentaient (Canese et al. 2006). Cette hypothèse est intéressante car ces déplacements correspondraient aux floraisons

successives dans la partie Sud en hiver et dans la partie Nord au printemps. Cependant, la présence des rorquals a été rapportée en mer Ligure pendant la période hivernale par des données visuelles (Laran & Drouot-Dulau. 2007) et acoustiques (Clark et al. 2002). Par conséquent, aucun échantillonnage n'a permis d'obtenir une vue synoptique des schémas saisonniers de distribution et de déplacement des rorquals communs ni des dauphins bleu et blanc. Un échantillonnage régulier sur une année et à l'échelle du Bassin Occidental permettrait également d'établir des relations avec les processus physiques mésoéchelle observés dans le Bassin Occidental, et ainsi, de préciser les habitats des cétacés.

Le sanctuaire Pelagos pour les mammifères marins en Méditerranée (<http://www.sanctuaire-pelagos.org>) résulte de la volonté de la France, de l'Italie et de Monaco de protéger les cétacés, ainsi que les habitats, des impacts liés aux activités humaines. Cette zone, correspondant approximativement à la mer Ligure (Fig. 2.10), a notamment été choisie car elle a été rapportée comme une aire d'alimentation du rorqual commun (e.g. Panigada et al. sous presse). Or, cette zone ne représente qu'une partie de l'aire de distribution des rorquals communs et des dauphins bleu et blanc pendant l'été. De plus, le peu d'information obtenu durant l'hiver ne permet pas d'estimer l'importance de cette zone pendant toute l'année. L'amélioration des connaissances à l'intérieur comme à l'extérieur de cette zone est un élément important pour la gestion des animaux qui fréquentent le sanctuaire.

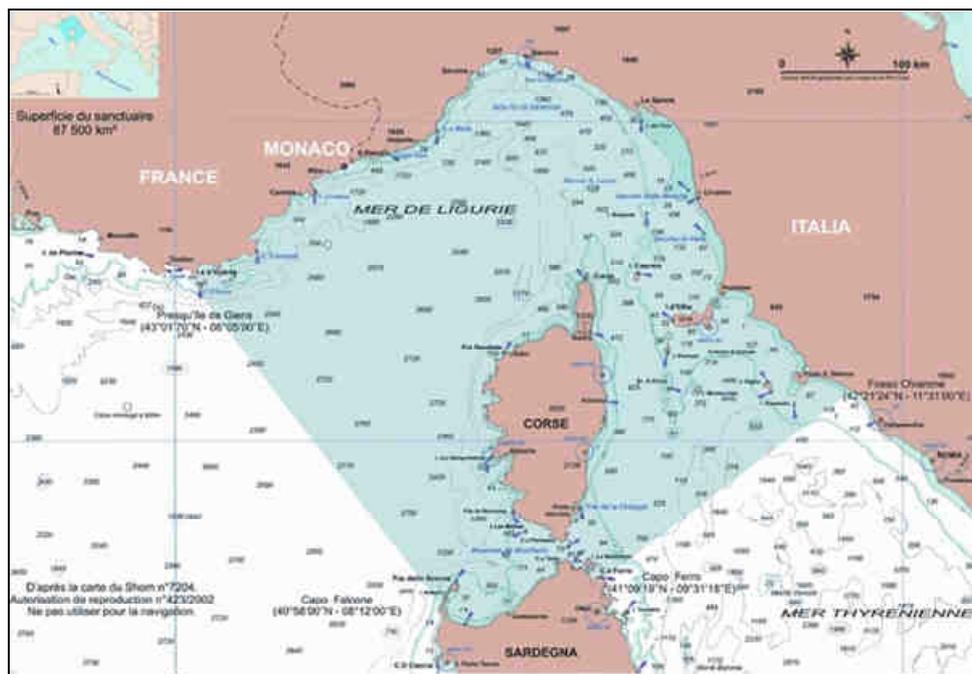


Fig. 2.10. Sanctuaire PELAGOS pour les mammifères marins en Méditerranée

B. Les Données

1) L'imagerie satellitaire et l'étude de la moyenne échelle

a. Les images de température et de concentration en chlorophylle

L'activité mésoéchelle nécessite d'échantillonner à une résolution spatiale élevée (< 5-10km) sur des distances de plusieurs centaines de kilomètres, avec un pas de temps journalier pendant plusieurs mois (plusieurs années dans le cas des tourbillons algériens). La télédétection est donc une approche fondamentale dans l'étude de ce type de phénomène (Taupier-Letage et al. 1998). On peut mesurer la température de surface de la mer (SST) par l'imagerie satellitaire, principalement NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) / AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) et MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer). La résolution thermique est de 0,1°C et la résolution spatiale est de un kilomètre avec une couverture de l'ordre de 3000km. L'imagerie de température est basée sur l'utilisation des canaux infrarouges qui n'ont accès qu'aux premiers microns superficiels. Afin que la signature de cette pellicule superficielle soit représentative de la température de la couche sous-jacente, il faut donc que la couche de surface soit mélangée. Ces conditions sont fréquemment satisfaites en Méditerranée (Taupier Letage et al. 1998). Par temps calme avec une insolation importante (condition estivale), la pellicule superficielle peut cependant se réchauffer localement de plusieurs degrés Celsius. Pour cette raison, il est préférable d'utiliser les images de nuit. Des images de concentration de la chlorophylle ont également été utilisées (MODIS). En plus de l'objectif d'estimer les concentrations de chlorophylle, la distribution de la chlorophylle est un excellent traceur des structures physiques, et en particulier de la moyenne échelle (Park et al. 2002). La méthode de calcul des gradients de température et de chlorophylle est détaillée dans l'Annexe 5.

Le principal problème des images satellites disponibles dans le visible et dans l'infrarouge est la présence de la couche de nuages. La couverture nuageuse constitue une limitation d'autant plus importante pendant l'hiver, période à laquelle nous nous sommes particulièrement intéressés en Méditerranée. Dans l'Océan Austral, la couverture de nuages est particulièrement présente, au point que des composites (images moyennes de l'ensemble des images disponibles sur une période) journalières et hebdomadaires sont souvent

insuffisantes. Dans le but d'étudier les phénomènes de moyenne échelle il est donc nécessaire de compléter ces images par l'altimétrie.

b. L'altimétrie: principes et données

La topographie dynamique (ADT) a été utilisée comme indicateur de la circulation marine (cf. encadré sur le principe de l'altimétrie). A partir des données altimétriques (0,125° de résolution), et en ne considérant que la balance entre la force de Coriolis et le gradient de pression, il est possible de calculer les composantes (\bar{u} , \bar{v}) des courants géostrophiques:

$$\bar{u} = -\frac{g}{f} \frac{\partial(ADT)}{\partial y}$$
$$\bar{v} = \frac{g}{f} \frac{\partial(ADT)}{\partial x}$$

Où g est l'accélération causée par la gravité, f est le paramètre de Coriolis, et ∂x et ∂y sont les distances sur l'axe Est-Ouest et Nord-Sud. La vitesse géostrophique v_θ , correspondant à l'amplitude des courants, est obtenue par la somme vectorielle: $v_\theta = \sqrt{\bar{u}^2 + \bar{v}^2}$.

Principe de l'altimétrie

Estimée avec une précision de 2 cm, la hauteur de la mer (hauteur SSH), correspond à la mesure du niveau des océans à un instant donné par rapport à une ellipsoïde de référence. La profondeur réelle de l'eau n'étant pas connue partout avec précision, cette référence permet un repérage précis et homogène. Le niveau des océans s'obtient par simple différence entre l'orbite du satellite et la distance altimétrique. Le niveau des océans SSH représente plusieurs effets combinés ; d'une part la surface de la mer en absence de toutes perturbations (vents, marées, courants, etc.), appelée géoïde, reflète les variations d'attraction terrestre d'un point à l'autre de la Terre, variations liées aux différences de masses et de densité importantes du sous-sol marin ; d'autre part, la circulation océanique appelée encore topographie dynamique (ADT) qui comprend une partie permanente stationnaire, la topographie moyenne (MDT) (circulation permanente liée à la rotation de la terre, aux vents permanents, etc.), et une partie fortement variable, l'anomalie de hauteur de la mer (SLA) (liée à la variabilité mésoéchelle, etc.).

Pour accéder au seul effet de la topographie dynamique, il suffirait de retrancher la hauteur de géoïde G à la hauteur du niveau de la mer SSH. En pratique, le géoïde n'est pas connu avec suffisamment de précision, et c'est donc le niveau moyen de la mer (géoïde plus circulation permanente) qui est retranché à SSH, donnant ainsi l'accès à la partie variable du signal océanique: $ADT = MDT + SLA = SSH - \text{géoïde}$

La circulation permanente n'est pas immédiatement déduite de l'altimétrie, qui permet de connaître plutôt la surface moyenne océanique, qui résulte de la hauteur due au géoïde, et de la hauteur due à la circulation océanique. Il est donc nécessaire de combiner les données altimétriques avec d'autres sources (*in-situ*, satellites gravimétriques,...) pour déterminer précisément le géoïde, et en déduire la circulation moyenne par soustraction. La méthode utilisée pour calculer la MDT se décline en trois étapes (d'après Rio et al. 2007):

- * La méthode directe fournit une première estimation à grande échelle de la MDT, via l'utilisation du modèle MFSTEP (Mediterranean Forecasting System: Toward Environment Predictions) model (Demirov et al. 2003) basé sur le code MOM 1.0 (Ocean Model Code).

- * La méthode synthétique appliquée ensuite améliore cette première estimation de la circulation océanique moyenne, grâce à l'utilisation de données hydrologiques et Lagrangiennes, ainsi que des données altimétriques sur la période 1993-2002. Cette méthode consiste à retirer pour chaque observation du signal océanique total la variabilité océanique vue par l'altimétrie.

- * Enfin, on teste la cohérence du modèle grâce à des données issues de bouées.

Les anomalies de vitesses géostrophiques mesurées par l'altimétrie sont ajoutées à chaque MDT de manière à obtenir les courants océaniques totaux; ces courants sont ensuite comparés aux courants mesurés par les flotteurs de surface.

La présence d'un minimum de deux satellites altimétriques est nécessaire pour bien cartographier l'océan et suivre ses mouvements, en particulier aux échelles de 100-300 km (mésoéchelle). La combinaison des données altimétriques améliore de façon conséquente la description de la mésoéchelle océanique, et permet de réduire jusqu'à 30% les erreurs de cartographie.

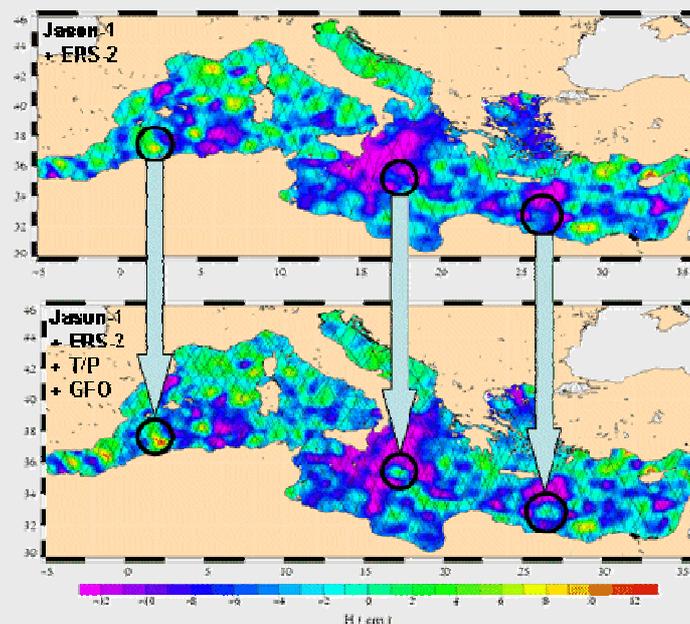


Fig. Cartes d'anomalies de hauteur de mer (SLA) le 11 juin 2003 obtenues avec Jason-1 + ERS-2 (haut) et Jason-1+ERS-2+T/P+GFO (bas). La combinaison des données des quatre satellites permet de révéler des tourbillons (zones entourées) qui étaient invisibles ou à peine discernables. (Crédits MFS/CLS).

2) Données *in-situ* (programme TRANSMED)

Le but étant de couvrir le Bassin Occidental de façon répétée, la stratégie d'échantillonnage la plus judicieuse était d'utiliser la ligne d'un navire couvrant régulièrement l'axe Nord-Sud. Cet objectif correspondait à celui d'un programme océanographique à l'échelle de toute la Méditerranée. Le programme TRANSMED a en effet pour but de développer un réseau permanent de mesures hydrologiques des eaux de surface de la Méditerranée en utilisant des navires d'opportunité. Ce réseau privilégierait les zones de formation d'eaux denses et la partie Sud des deux Bassins, jusqu'alors moins étudiée que la partie Nord. Les navires d'opportunité, comme les ferries, constituent une excellente plateforme d'échantillonnage océanographique en raison de la régularité et de la fréquence de leur trajet (Fig. 2.11).

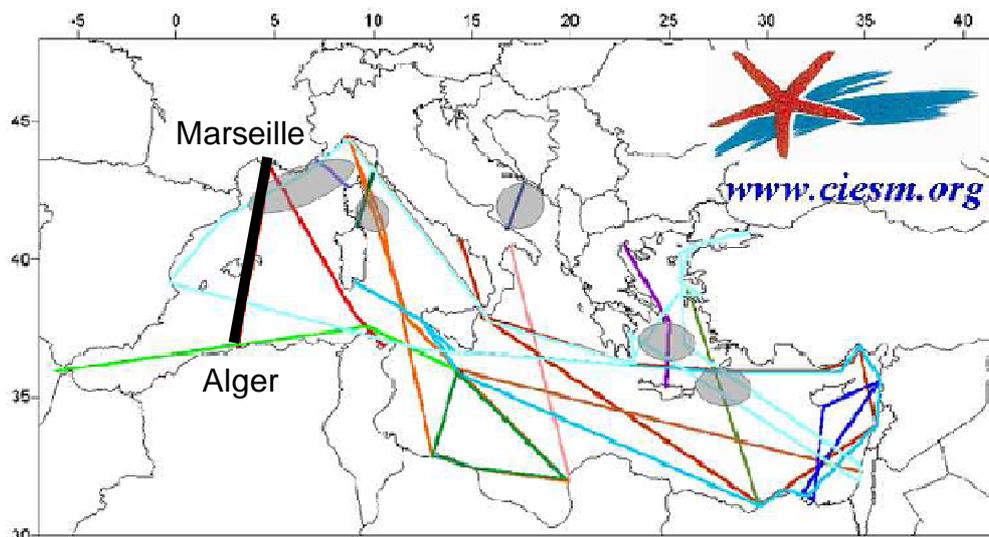


Fig. 2.11. Routes potentielles du réseau de surveillance de la Méditerranée TRANSMED. Les zones ombrées représentent les zones de formation d'eaux denses (<http://www.ciesm.org>)

L'installation d'un système composé d'un thermosalinomètre (acquisition de la température et de la salinité), et d'un fluorimètre (mesure de la concentration en chlorophylle *a*) sur le car-ferry « Le Méditerranée » de la SNCM correspond ainsi à la première phase de test de TRANSMED (Fig. 2.12). Le ferry traverse régulièrement (2 ou 3 fois par semaine) le Bassin Occidental du Nord (Marseille) au Sud (Algérie: Alger ou Bejaia, cf. figure 2.14). L'aller et le retour sont effectués en 2 jours.

La prise d'eau du système a été installée à une profondeur de ~5 m sous la ligne de flottaison. Afin d'éviter l'accumulation et le développement d'organismes vivant

(« biofouling ») dans le système, un cycle de chlorination de 20min tous les 24h a été mis en place. L'eau était pompée dans le système et une mesure par minute était réalisée. Des données à résolution dégradée (moyenne de 10min) étaient envoyées en temps réel toutes les heures par une transmission satellitaire (via le système INMARSAT), et disponibles sur un site internet. Après avoir appliqué un filtre Gaussien, les gradients de température, salinité et fluorescence sont calculés par la différence de la mesure maximum et minimum de 8 mesures successives de chaque paramètre, correspondant en moyenne à une distance de 5km. Le système a fonctionné du début septembre à la fin octobre 2006. Ensuite le car-ferry a été stoppé pour toute la période hivernale, suivi d'un arrêt technique prolongé. L'acquisition des mesures n'a pu reprendre que le 10 avril 2007, une panne intervenant le 7 juin 2007 (cf. figure 2.13).

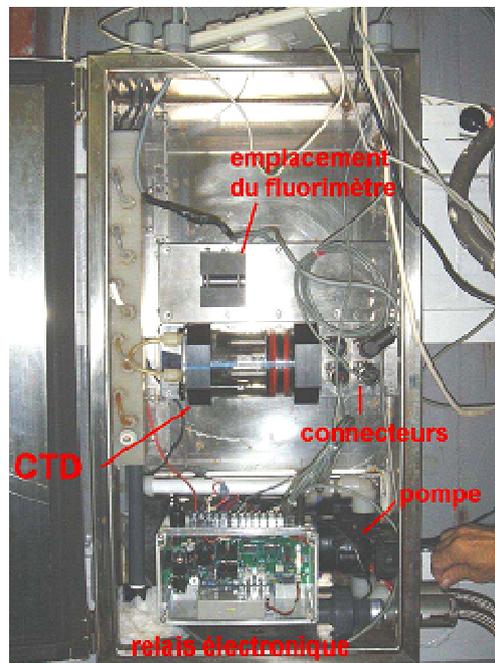


Fig. 2.12. Système Transmed

3) Les observations visuelles de cétacés dans le Bassin Occidental

Les données proviennent d'observations réalisées entre le 12 septembre 2006 et le 26 juillet 2007. Toutes les deux semaines, deux observateurs embarquaient sur un ferry de la SNCM réalisant un aller-retour entre Marseille et l'Algérie. La majorité des traversées ont été réalisées sur le ferry « Le Méditerranée », et quelques unes sur le ferry « Danielle Casanova » quand le précédent était indisponible. Afin d'avoir un suivi temporel du même trajet, la destination préférée était Alger. Lors de mauvaises conditions météorologiques, le trajet était

repoussé à la semaine suivante ou la destination se reportait sur Bejaia dans la même semaine. Cette dernière alternative évitait le décalage dans l'échantillonnage. Dix-huit traversées ont ainsi pu être menées. Les allers-retours effectués entre Marseille et Alger étant réalisés sur deux jours, ceux-ci étaient composés de 2 périodes d'observation correspondant aux périodes éclairées. Nous avons donc différencié le trajet (ou traversée), qui correspond à l'aller et retour, et le transect, qui correspond à la période d'observation allant de Marseille ou d'Alger (ou Bejaia) jusqu'au coucher du soleil. Un trajet était ainsi composé de 2 transects: le 1^{er} entre Marseille et la fin du transect au Nord des Baléares, et le 2^{ème} entre Alger (ou Bejaia) et la fin du transect au Sud des Baléares. Le planning des traversées est schématisé par la figure 2.13, et toutes les traversées sont cartographiées à la figure 2.14.

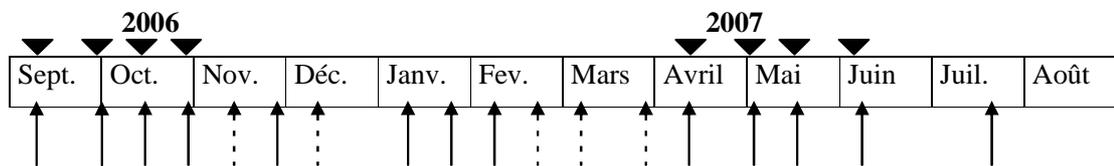


Fig. 2.13. Planning des traversées. Les flèches continues représentent les traversées à bord du ferry « Le Méditerranée », et en flèche pointillées, les traversées à bord du « Danielle Casanova ». Les triangles indiquent les traversées où le système TRANSMED fonctionnait.

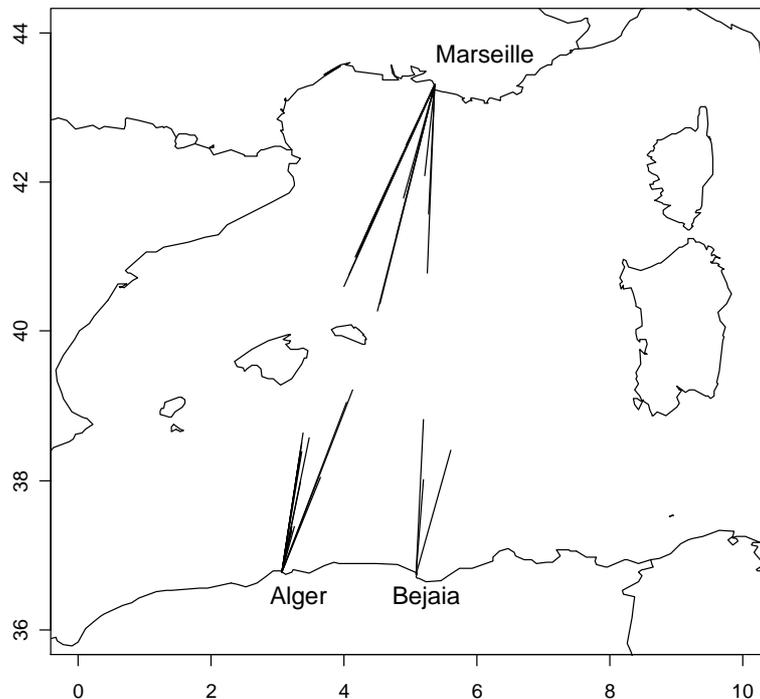


Fig. 2.14. Transects réalisés lors des 18 traversées. La partie centrale du Bassin n'a pu être échantillonnée en raison du passage de nuit dans cette zone.

Les observations visuelles étaient effectuées de la passerelle du ferry, entre l'heure de départ et le coucher du soleil. Afin de garantir l'efficacité de la surveillance et une attention soutenue, deux personnes se relayaient toutes les heures. L'observateur scrutait la mer jusqu'à l'horizon sur 45° de chaque côté de la proue, à l'œil nu et à l'aide de jumelles 7x50 réticulées et azimutées. Diverses informations étaient notées toutes les trente minutes jusqu'au crépuscule par la personne n'observant pas (= « au repos »). L'heure, la position et la vitesse du ferry étaient relevées, de même que des paramètres météorologiques et hydrologiques du ferry tels que la direction et la force du vent, la température de l'eau de surface, la température de l'air et la pression atmosphérique. Enfin, une estimation de la hauteur de houle ainsi que des indices de conditions d'observations étaient notés concernant la mer (selon l'échelle Beaufort de 0, mer d'huile, à 6, grandes vagues et spray), la nébulosité (de 0, aucun nuage, à 8, ciel entièrement couvert) et la visibilité générale (de 4, visibilité supérieure à 7 milles nautiques (mn), à 0, brouillard). (cf. feuille d'observation en Annexe 7)

Lorsqu'un groupe de cétacés était détecté, toutes ces informations étaient notées en même temps que les données concernant l'observation elle-même. L'espèce était déterminée, ainsi que l'origine de l'observation (souffle, saut, nageoire, etc.), l'activité des cétacés (alimentation, déplacement, repos, etc.), leur direction, la cohésion du groupe et enfin leur réaction par rapport au navire (indifférence, évitement, approche). Le nombre d'individus noté correspondait à la moyenne entre le nombre minimal et maximal estimé.

Des jumelles azimutées et réticulées ont été utilisées pour évaluer l'angle et la distance de l'observation. Ces 2 paramètres serviront par la suite au calcul de la fonction de détection des cétacés et à celui de l'abondance. L'angle entre l'animal observé au moment de sa détection et le cap du ferry était ainsi calculé grâce au compas. De même, le nombre de réticules entre l'horizon et l'observation au moment de sa détection était noté afin d'obtenir une estimation de la distance radiale (= distance « directe » entre l'observateur et l'objet). Les réticules employés ici sont une série de graduations allant de 0 à 14 (Fig. 2.15).

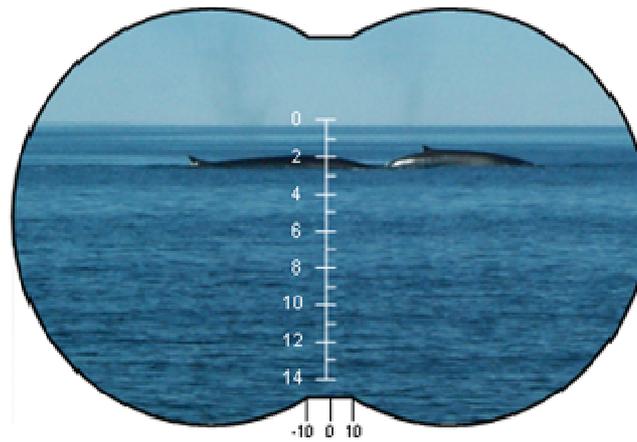


Fig. 2.15. Schéma de la vue à travers les jumelles réticulées et azimutées

La distance radiale est calculée à partir du nombre de réticules séparant l'horizon de l'observation. Cette méthode est d'autant plus adaptée que l'observateur est haut au-dessus de l'eau, ce qui était notre cas à bord du ferry. Cela permet d'augmenter la précision de la lecture du nombre de réticules, et donc de préciser la distance, pour des cibles lointaines. Afin d'effectuer la conversion des réticules en distance radiale, deux nouveaux paramètres doivent être évalués : la distance à l'horizon H et le facteur de conversion des réticules C (Kinzey et al. 2000). Le premier se calcule de la manière suivante :

$$H = (2 r \cdot h + h^2)^{1/2}$$

Où r est le rayon de la Terre, $r = 6371$ km, h est la hauteur au-dessus de l'eau à laquelle se trouvent les binoculaires (25m pour le ferry « Le Méditerranée » et 23m pour le « Danielle Casanova »). La distance théorique à l'horizon est donc de 17.8 km sur le ferry « Le Méditerranée » et de 17.1 km sur le « Danielle Casanova ». Le facteur de conversion correspond au nombre de radians par réticule. Pour les jumelles utilisées lors des observations est de 0.005 radians par réticule. On obtient alors la formule permettant de calculer la distance radiale D_r :

$$D_r = (r + h) \sin(\alpha + \lambda \cdot C) - (r^2 - [(r + h) \cos(\alpha + \lambda \cdot C)]^2)^{1/2}$$

Où $\alpha = \arctan(H/r)$ et λ est le nombre de réticules entre l'observation et l'horizon.

4) Le suivi télémétrique des rorquals communs

La télémétrie par balises Argos est basée sur la réception d'un signal radio émis par la balise à intervalle de temps programmé. Une classification est établie en fonction du nombre de messages reçus par le satellite et de la précision de la localisation obtenue. La dernière classe (Z= localisation invalide) est exclue des analyses. Au mois d'août 2003, 8 rorquals communs ont été équipés de balises Argos, en collaboration avec l'équipe de B. Mate (Université d'Oregon). Les balises sont constituées d'un tube en métal de 26cm de long et 1,9cm de diamètre sur lequel était incorporé un antibiotique, afin de prévenir les infections suite à la pose de la balise. Elles sont surmontées d'une antenne de 12,5cm. L'appareil était posé à l'aide d'un applicateur à air-comprimé à partir d'une plateforme montée sur un pneumatique. La pose de l'appareil nécessitait d'approcher le rorqual à moins de 3m afin de placer avec précision la balise jusqu'à 2m en avant de la nageoire dorsale de l'animal, et suffisamment sur la partie dorsale pour une transmission Argos optimale à chaque retour en surface du rorqual (Fig. 2.16). L'objectif était d'avoir une durée maximale de la période de suivi des rorquals, et surtout pendant la période hivernale. Les appareils étaient programmés pour optimiser la durée de vie des batteries, c'est-à-dire une période d'émission de 4x1h par jour pendant les 90 premiers jours et ensuite tous les 4 jours.



Fig. 2.16. Balise Argos utilisée pour le suivi satellitaire des rorquals communs.

C. Les Méthodes

1) Large échelle (cycle annuel et échelle du Bassin)

Dans un premier temps, la circulation a été caractérisée dans les zones où les cétacés ont été observés ou localisés afin de comparer avec leur environnement. Les anomalies de hauteur dynamique, $ADTa$, et d'amplitude de courants, Ca , ont été calculées:

$$ADTa = ADT_{obs} - ADT_{moy}$$

$$Ca = C_{obs} - C_{moy}$$

Dans le cas des observations visuelles, l' ADT_{moy} et C_{moy} (moyenne) sont calculées sur l'ensemble du transect correspondant à l'observation. Ils représentent les situations moyennes de l'environnement lors des transects. L' ADT_{obs} et C_{obs} (observée) correspondent à l'observation. Dans le cas des localisations Argos, l' ADT_{moy} et C_{moy} (moyenne) sont calculées sur l'ensemble de la zone préférentielle à la date de la localisation. Ils représentent les situations moyennes de l'environnement dans la zone préférentielle pour chaque date de localisation. L' ADT_{obs} et C_{obs} (observée) correspondent à la localisation. La zone préférentielle comprend la majorité des localisations Argos et correspond globalement à la partie Nord du Bassin (cf. Fig. 2.24).

Les vitesses de déplacement calculées à partir des suivis Argos correspondent aux localisations dont l'intervalle de temps avec la précédente localisation n'excède pas 1 ou 2 jours. Au-delà de cet intervalle, le calcul de la vitesse, sur une distance supposée rectiligne entre 2 localisations, n'est plus réaliste car la distance sera nécessairement sous-estimée en raison du trajet sinueux des animaux (la résolution maximale étant d'une localisation par jour).

2) Habitats mésoéchelle et localisations Argos relativement aux tourbillons

Afin de ressortir d'éventuelles préférences relatives des cétacés pour les paramètres océanographiques (température, salinité, fluorescence/concentration en chlorophylle, et leurs

gradients), une « anomalie de paramètre » (P_a) a été calculée pour chaque observation: $P_a = P_{obs} - P_{moy}$. P_{obs} est la valeur du paramètre correspondant à l'observation du cétacé et P_{moy} est la valeur moyenne sur l'ensemble du transect pendant lequel a eu lieu l'observation. De cette manière, les conditions océanographiques contrastées de la partie Nord et Sud, séparées au niveau du front Nord-Baléares, sont prises en compte.

La position relative des localisations Argos aux tourbillons a été examinée en utilisant la méthode de détection automatique des tourbillons par les « angles sinueux » (« winding angle », WA, cf. encadré sur la détection et le suivi des tourbillons par la méthode WA). Les tourbillons détectés et leur suivi sont comparés aux images afin d'apporter des éléments de validation de cette méthode WA à la zone méditerranéenne, appliquée par Chaigneau et al. (*sous presse*) au Pacifique Sud. Pour quantifier cette relation entre les localisations et les tourbillons, une estimation des positions des rorquals communs, relativement au centre et au bord du tourbillon le plus proche (par la méthode WA), est calculée par le rapport $p=d/r$ (Fig. 2.17); d étant la distance de la localisation du rorqual au centre du tourbillon le plus proche, et r correspondant au rayon du tourbillon sur l'axe d . Quand le rorqual est situé dans un tourbillon, p est <1 , et d'autant plus proche de 0 qu'il est près du centre. A l'inverse, si le rorqual est situé à l'extérieur du tourbillon, p est >1 , et d'autant plus grand qu'il en est éloigné.

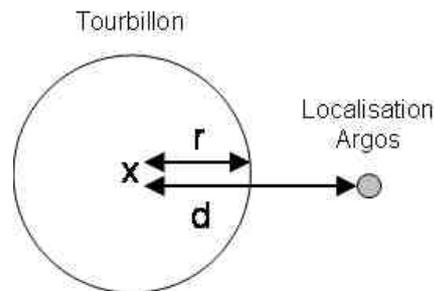


Fig. 2.17. Grandeurs calculées pour estimer la position relativement au bord et au centre du tourbillon le plus proche.

Afin d'estimer la significativité des résultats sur le positionnement des rorquals communs relativement aux tourbillons, ceux-ci ont été comparés à des distributions aléatoires. Pour ceci, p a été calculé pour 100 positions aléatoires pour chaque date où une localisation Argos a été enregistrée. Les localisations ayant été obtenues sur 98 dates, la distribution aléatoire correspond à 9800 localisations tirées au hasard dans la zone principalement fréquentée par les rorquals communs (cf. la zone en pointillé de la figure 2.24 en excluant le Golfe du Lion, i.e. bathymétrie $< 500\text{m}$).

Détection et suivi des tourbillons par la méthode WA (Chaigneau et al. sous presse)

Détection: A partir des données altimétriques, et en ne considérant que la balance entre la force de Coriolis et le gradient de pression, il est possible de calculer les composantes (\bar{u}, \bar{v}) des courants géostrophiques. La vitesse géostrophique v_θ , correspondant à l'amplitude des courants, est obtenue par la somme vectorielle: $v_\theta = \sqrt{\bar{u}^2 + \bar{v}^2}$. La méthode WA est basée sur un critère géométrique suivant la définition d'un vortex fourni par Robinson (1991), et selon laquelle un vortex existe quand les lignes d'écoulement instantané ont un schéma circulaire ou en spirale. Cette définition est à l'origine de l'utilisation des courbes de ces lignes d'écoulement pour la détection des tourbillons de moyenne échelle à l'aide de l'algorithme de détection des WA (Sadarjoen & Post 2000, Guo 2004). Cette méthode caractérise la structure des tourbillons par un point représentant son centre, et par une ligne fermée définissant la bordure du tourbillon. Pour chaque carte altimétrique, les centres des tourbillons cycloniques/anticycloniques détectés sont identifiés par les anomalies de hauteur d'eau minimum/maximum à l'intérieur d'une fenêtre mobile de $1.25^\circ \times 1.25^\circ$. Les lignes d'écoulement sont alors calculées en suivant les trajectoires de particules virtuelles lâchées dans le champ de courant géostrophique. Le processus d'identification du tourbillon est ensuite réalisé en 2 temps: la sélection des lignes d'écoulement associées au tourbillon, et le rassemblement de lignes distinctes correspondant au même vortex. En considérant une ligne d'écoulement commençant au point P_1 (Fig.), composée de plusieurs segments, le WA de la ligne correspond à la somme cumulée des angles formés par les paires de segments consécutifs.

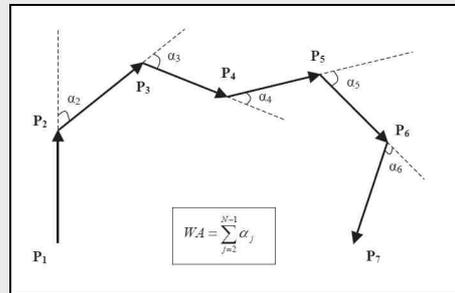


Fig. Représentation schématique des angles sinueux (WA) pour une ligne d'écoulement segmentée

La sélection permet d'associer les lignes d'écoulement présentant un WA élevé, $|\alpha| \geq 2\pi$, correspondant à une courbe complètement fermée, au centre d'un tourbillon. Puis ces lignes appartenant à un même tourbillon sont regroupées. Chaque regroupement consiste donc en un ensemble de lignes en rotation autour d'un même centre de vortex, et la ligne la plus à l'extérieure correspond au centre du tourbillon

Suivi: L'algorithme de suivi des tourbillons (Chaigneau et al. *sous presse*) est simplement basé sur la distance minimum D entre les tourbillons détectés sur 2 cartes consécutives (Penven et al 2005). Pour chaque tourbillon (e_1) identifié sur une carte à un temps t_1 et pour chaque tourbillon (e_2) identifié sur la carte suivante au temps t_2 , et tournant dans le même sens que e_1 , la distance non-dimensionnelle D_{e_1, e_2} est définie par:

$$D_{e_1, e_2} = \sqrt{\left(\frac{\Delta D}{D_0}\right)^2 + \left(\frac{\Delta R}{R_0}\right)^2 + \left(\frac{\Delta \zeta}{\zeta_0}\right)^2 + \left(\frac{\Delta EKE}{EKE_0}\right)^2}$$

Où ΔD est la distance spatiale entre e_1 et e_2 , ΔR , $\Delta \zeta$ et ΔEKE sont respectivement le rayon du tourbillon, la vorticité et les variations d'énergie cinétique ($EKE = \frac{1}{2}(\bar{u}^2 + \bar{v}^2)$) entre e_1 et e_2 . D_0 , R_0 , ζ_0 et EKE_0 sont respectivement les échelles de grandeur caractéristiques des tourbillons ($D_0 = 100$ km), le rayon caractéristique ($R_0 = 50$ km), la vorticité caractéristique ($\zeta_0 = 10^{-6} \text{ s}^{-1}$) et l'EKE caractéristique ($EKE_0 = 100 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-2}$).

D_{e_1, e_2} représente ainsi le degré de similitude entre les 2 tourbillons (c'est-à-dire que les valeurs faibles indiquent une grande similitude entre e_1 et e_2). L'algorithme sélectionne donc les paires de tourbillon (e_1 , e_2) qui minimise D_{e_1, e_2} , et considère cette paire comme étant le même tourbillon, suivi de t_1 à t_2 . En raison d'une vitesse de propagation n'excédant pas plusieurs kilomètres par jour (maximum de 10 km h^{-1} , Puillat et al. 2002), la distance ΔD cherchée est restreinte à 150 km. Les tourbillons peuvent également « disparaître » entre 2 cartes consécutives, en particulier s'ils sont localisés entre les traces au sol des satellites. Pour éviter ce problème le même tourbillon est recherché 2 semaines après sa disparition. Seuls les tourbillons présentant une amplitude supérieure à 2cm sont sélectionnés en raison de la précision altimétrique, évitant les fausses détections.

La méthode géométrique WA s'est révélée particulièrement efficace en comparaison de la méthode Okubo-Weiss (OW). Cette autre méthode, largement utilisée dans la détection des tourbillons, est basée sur des critères physiques, par la détection des vortex en utilisant le paramètre OW (Okubo 1970 ; Weiss 1991) qui attribue une importance relative de la pression et de la vorticité dans l'écoulement. Par une étude de comparaison, la méthode WA semble détecter les tourbillons avec plus de précision que la méthode OW (surestimation du nombre de tourbillons par la méthode OW, Chaigneau et al. *sous presse*).

3) Localisations Argos et filaments par la méthode des FSLE

L'approche des exposants de Lyapunov de taille finie (FSLE, cf. encadré sur la détection de filaments par la méthode des FSLE), prenant en compte l'évolution des courants géostrophiques dans le temps (Lagrangienne), est complémentaire de la méthode WA qui identifie les tourbillons à partir des courants à un instant donné (Eulérienne). Elle permet en effet d'évaluer la turbulence et l'advection chaotique par une méthode de traceur dans un environnement dynamique qui se traduit par un champ de vitesse évoluant dans le temps. Les filaments sont la conséquence de l'interaction et de l'évolution des structures tourbillonnaires de moyenne échelle. Afin d'estimer l'association entre les cétacés et l'activité filamentaire, nous avons, une nouvelle fois, utilisé les suivis satellitaires Argos de rorquals communs. Pour chaque date où une localisation était enregistrée, 100 positions étaient tirées aléatoirement dans la zone principalement fréquentée par les rorquals communs (cf. zone de la figure 2.24 en excluant le Golfe du Lion). Les FSLE correspondant à la localisation, ainsi que celles des positions aléatoires, étaient ensuite extraites. Les valeurs de filaments correspondants aux localisations des rorquals sont ainsi comparées à l'activité submésoséchelle de la zone.

Détection des filaments par la méthode des FSLE (d'Ovidio et al. 2004)

Les données d'altimétrie sont également utilisées pour les analyses Lagrangiennes permettant d'appréhender les propriétés de transport. La méthode des exposants de Lyapunov est ainsi capable de prédire les barrières de transport et la formation des structures filamentaires de (sub)mésoséchelle. À l'inverse des méthodes Eulériennes qui sont basées sur des instantanés du champ de courant à un temps donné, les méthodes Lagrangiennes permettent de suivre des particules dans le temps. Parmi ces méthodes, les exposants de Lyapunov en taille finie (« finite size Lyapunov exponent », FSLE, d'Ovidio et al. 2004) en est une des plus simple. La FSLE est une généralisation du concept des exposants de Lyapunov en séparations finies. La définition standard des exposants de Lyapunov se réfère au taux exponentiel de divergence, moyenné sur un temps infini, de points initiaux infinitésimalement proches.

Pour chaque point x à chaque instant t , on suit dans le temps l'évolution d'un traceur qui démarre en x et d'un autre traceur situé à une distance δ_0 . L'intégration est terminée lorsque les 2 traceurs ont atteint une séparation finale $\delta_f > \delta_0$. Considérant l'intervalle de temps, τ , pour atteindre la séparation des 2 traceurs, la FSLE est calculé:

$$\lambda(x, t, \delta_0, \delta_f) \equiv \frac{1}{\tau} \log \frac{\delta_f}{\delta_0}$$

Afin de réduire la dépendance de la direction du 2^{ème} traceur, l'algorithme choisit 3 points formant un triangle équilatéral autour de x . L'intégration se termine quand un de ces 3 traceurs a atteint la séparation δ_f . La valeur λ dépend de façon critique du choix des échelles de longueur: la séparation initiale δ_0 et finale δ_f . δ_0 doit être proche de la résolution de la grille spatiale de calcul des FSLE. Comme nous sommes intéressés à la (sub)mésoséchelle, nous avons choisi un $\delta_f = 0,05^\circ$. Les FSLE représentent ainsi l'inverse des échelles de temps nécessaire à l'étirement de particules agrégées le long d'un front. La même procédure peut être appliquée en intégrant les trajectoires des particules « en arrière » (backward in time). Dans ce cas, les FSLE sont plus importants dans les régions de convergence maximale, alors que l'intégration « en avant » (forward in time) attribue des FSLE plus importants aux régions de divergence maximale. Dans ce travail, nous nous sommes intéressés aux zones de convergence correspondant à des zones de front, que nous pouvons comparer avec d'autres catégories de traceurs (SST ou Chl a) et nous avons donc appliqué la procédure « backward in time ».

4) Utilisation des habitats, distribution et abondance par la modélisation spatiale

La méthode standard pour estimer l'abondance des populations animales, et en particulier pour les cétacés, est le « distance sampling » appliqué aux transects linéaires. Le principe est d'estimer la fonction de détection, c'est-à-dire la distance moyenne jusqu'à laquelle les cétacés sont détectés avec une probabilité de 1. Cette distance est appelée largeur de bande effective. En appliquant cette distance de part et d'autre des transects, les lignes parcourues par le navire deviennent des bandes d'épaisseur égale à 2 fois cette distance de détection. L'abondance totale des cétacés est estimée par extrapolation du nombre de cétacés observés, sur la surface totale parcourue par le navire, à toute la région échantillonnée, multiplié par le nombre moyen d'individus par groupe. Une condition à l'utilisation de cette méthode est un échantillonnage aléatoire assurant une couverture de l'ensemble de cette zone selon une probabilité égale (pour éviter les sur/sous échantillonnages de certaines régions de la zone). Dans notre cas, nous avons utilisé les ferries, appelés navires d' « opportunité » (on profite d'un navire qui a une ligne non-dédiée à l'observation) comme plateforme d'échantillonnage. La condition de l'échantillonnage aléatoire n'est pas respectée et il n'est donc pas possible d'appliquer l'extrapolation pour calculer l'abondance totale. Cependant, les deux paramètres de largeur de bande effective et de taille moyenne de groupe calculés par la méthode de « distance sampling » sont nécessaires pour calculer l'abondance par la modélisation spatiale des distances d'attente.

a. Estimation de la largeur de bande effective et de la taille de groupe par « Distance sampling »

Afin d'obtenir une bonne estimation de la largeur de bande effective, il faut s'assurer (i) que $g(0)$ (probabilité de détection sur l'axe du navire) est égale à 1, c'est-à-dire que tous les individus positionnés sur la ligne de transect sont détectés, et (ii) que les individus sont repérés à leur position d'origine, avant un éventuel mouvement de réponse, c'est-à-dire la fuite ou l'attraction des animaux par le navire.

- **La largeur de bande effective μ** (en mètres) est calculée à partir de la distance perpendiculaire entre la ligne de transect (i.e. le cap du navire) et l'observation. La distance

perpendiculaire D_x est calculée grâce à la distance radiale et l'angle d'observation selon la formule:

$$D_x = D_r \cdot \sin(\theta)$$

Où D_r est la distance radiale en mètres (m) et θ l'angle en degré entre la ligne de transect et l'observation (Fig. 2.18).

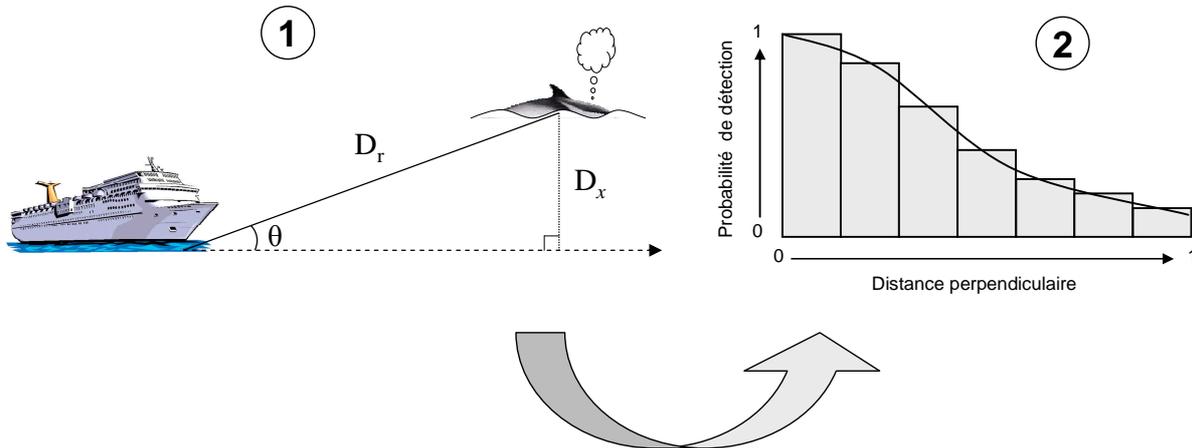


Fig. 2.18. (1) Calcul de la distance perpendiculaire (D_x) à partir de la distance radiale (D_r) et de l'angle d'observation (θ), et (2) histogramme de fréquence des distances perpendiculaires et fonction de détection.

L'ensemble de ces données est compilé dans le logiciel « Distance 5.0.Bêta 5 » afin d'ajuster une fonction de détection sur les distances perpendiculaires. Les observations correspondent à des conditions de visibilité toujours supérieures ou égales à 3 (visibilité supérieure à 4 milles nautiques) et à un indice d'état de la mer toujours faible. Cependant, suivant les recommandations de Buckland et al. (2001), une troncature des données les plus éloignées de la ligne a été effectuée afin d'éliminer d'éventuels points aberrants. La probabilité de détection $g(x)$ est ensuite estimée par différents types de modèles, incorporant ou non les covariables de conditions météorologiques pouvant affecter $g(x)$. Deux critères entrent en jeu afin de déterminer le meilleur modèle s'ajustant aux données: le Critère d'Information d'Akaike (AIC) doit être le plus faible possible et le test de χ^2 sur la qualité de l'ajustement doit être le plus proche de 1.

- **La taille de groupe attendue $E[s]$** est également calculée par le logiciel Distance afin d'estimer un possible biais de détection des groupes. Ce biais se traduirait par une meilleure détection des grands groupes en comparaison des petits groupes, à la même distance. Cette

approche ajuste une régression des moindres carrés du logarithme de la taille de groupe versus la distance, menant à une pente si un biais est présent, ce qui n'a pas été le cas.

b. Modélisation spatiale des distances d'attente

Une méthode alternative, pour estimer l'abondance à partir d'échantillonnage non dédié à la méthode standard « distance sampling », est l'approche basée sur les modèles (Hedley 2000, Marques 2000). Elle combine la méthode standard (line transect/distance sampling) et les analyses spatiales. Cette méthode présente 2 avantages :

- La densité étant modélisée à partir des données d'observations comme une fonction des données environnementales associées à ces observations, des cartes de densités peuvent être réalisées. Elles permettent la visualisation des variations spatiales (et non plus un découpage arbitraire de la zone d'étude en sous-zones) et le calcul d'abondance de n'importe quelle région de la zone d'étude par l'intégration des densités.
- Cette approche permet d'étudier les relations entre la densité et les différentes variables environnementales, c'est-à-dire l'étude des habitats. Les variables significatives serviront au calcul de l'abondance. Les variables environnementales testées sont: SST, Chl *a*, gradients de SST et Chl *a*, ADT, amplitude des courants géostrophiques, bathymétrie et pente. La période de l'année sera également testée

La méthode de modélisation des distances d'attente proposée par Hedley (2000) semble particulièrement bien adaptée à notre échantillonnage à partir des navires d'opportunité (Henry 2005). La distance d'attente est définie par la distance parcourue entre 2 observations i et $i+1$. Les distances d'attente sont exprimées en fonction des variables environnementales à l'aide de GAMs (Generalized Additive Models, Hastie & Tibshirani 1990). La raison de l'utilisation de ce type de modèle est qu'il ne requiert pas que les relations soient linéaires. Il est en effet facile d'imaginer à quel point les phénomènes biologiques ne sont pas linéaires. Les GAMs permettent ainsi plus de flexibilité par l'intégration de fonctions de lissage:

$$g[E(l_i)] = \beta_0 + \sum_k f_k(z_{ki}), \quad i=1, \dots, n$$

Où g est la fonction de lien entre les valeurs attendues de distance d'attente $E(l_i)$ et les covariables explicatives, β_0 est l'intercepte, f_k sont les fonctions de lissage des covariables explicatives, z_{ki} est la valeur de la $k^{\text{ième}}$ covariable explicative à la $i^{\text{ième}}$ observation, et n est le nombre d'observation.

Le lissage optimal est fixé par la fonction `mgcv` du logiciel R afin de limiter la flexibilité offerte par les fonctions de lissage. Une flexibilité excessive aboutirait à exagérer l'ajustement aux données par un lissage avec autant de degré de liberté qu'il y a de points, ce qui en ferait un mauvais prédicteur. Cependant, la décision d'inclure ou de retirer une covariable du modèle n'est pas automatique. La procédure de décision proposée par Wood (2001), essentiellement basée sur la valeur de validation croisée généralisée (generalized cross validation, GCV), a donc été utilisée. Le GCV estime l'efficacité de la prédiction d'observations non utilisées dans l'ajustement du modèle. Il choisit donc le modèle qui ajuste au mieux les données et qui présente également une prédiction efficace.

La densité de surface D est alors estimée à l'aide de la distance d'attente, par la relation inverse (plus la distance entre 2 détections est courte, plus la densité est élevée) démontrée par Hedley (2000) :

$$D(x_{i+1}, 0) = \frac{1}{2\mu \cdot l_{i+1}}$$

Où μ est la largeur de bande effective (estimée par la fonction de détection par la méthode de distance sampling), et l la distance d'attente. D est la densité de groupe, et il faut multiplier par la taille de groupe $E[s]$ pour obtenir la densité totale. L'abondance est estimée en intégrant l'ensemble des densités (=pixels) de la zone voulue sur la carte de prédiction. La méthode de bootstrap non-paramétrique permet de calculer un intervalle de confiance (à 95%) des estimations d'abondance. Pour ceci, le trajet a été choisi comme unité de ré-échantillonnage (1000 échantillons avec remise).

D. Résultats: interactions échelles-dépendantes entre les cétacés et les processus océanographiques

L'échantillonnage multidisciplinaire réalisé dans le Bassin Occidental avait pour objectif d'examiner les relations entre les cétacés et leur environnement océanographique à plusieurs échelles. Les résultats suivants décrivent ces relations à large échelle dans un premier temps, puis à mésoéchelle et à submésoéchelle. Ces interactions échelles-dépendantes sont enfin intégrées afin de modéliser les habitats, la distribution et l'abondance des cétacés. **Les résultats présentés ici font références aux articles placés en annexe 1 (pour les rorquals communs) et annexe 2 (pour les dauphins bleu et blanc).**

1) Distribution saisonnière des cétacés et interactions avec les processus océanographiques à l'échelle du Bassin Occidental

a. Les observations visuelles

Le tableau 2.1 synthétise les observations réalisées pendant les 18 traversées effectuées entre Marseille et l'Algérie (Alger ou Bejaia). Sur la totalité des traversées, 83% des rorquals communs et 85% des dauphins bleu et blanc ont été observés dans la partie Nord. En revanche, les dauphins communs n'ont été observés que dans la partie Sud.

Régionalisation des transects	Distance parcourue (km)	Nombre d'observations		
		Rorqual commun	Dauphin bleu et blanc	Dauphin commun
Nord des Baléares	4351	33	41	0
Sud des Baléares	3071	7	7	14
Total	7422	40	48	14

Tableau 2.1. Synthèse du nombre d'observations des 3 espèces de cétacé principalement rencontrées et des distances parcourues (=transects cumulés) pendant la campagne d'observation menée sur les ferries en 2006-2007.

Les distributions estivale (de juin à octobre) et hivernale (de novembre à mai) des observations sont relativement semblables pour chaque espèce de dauphin (Fig. 2.19). En

revanche, la distribution saisonnière des observations de rorqual commun est beaucoup plus variable. Les observations estivales sont concentrées dans la partie septentrionale du Bassin Occidental, tout en restant éloignées des côtes. En hiver, elles sont davantage dispersées sur l'ensemble de la partie Nord.

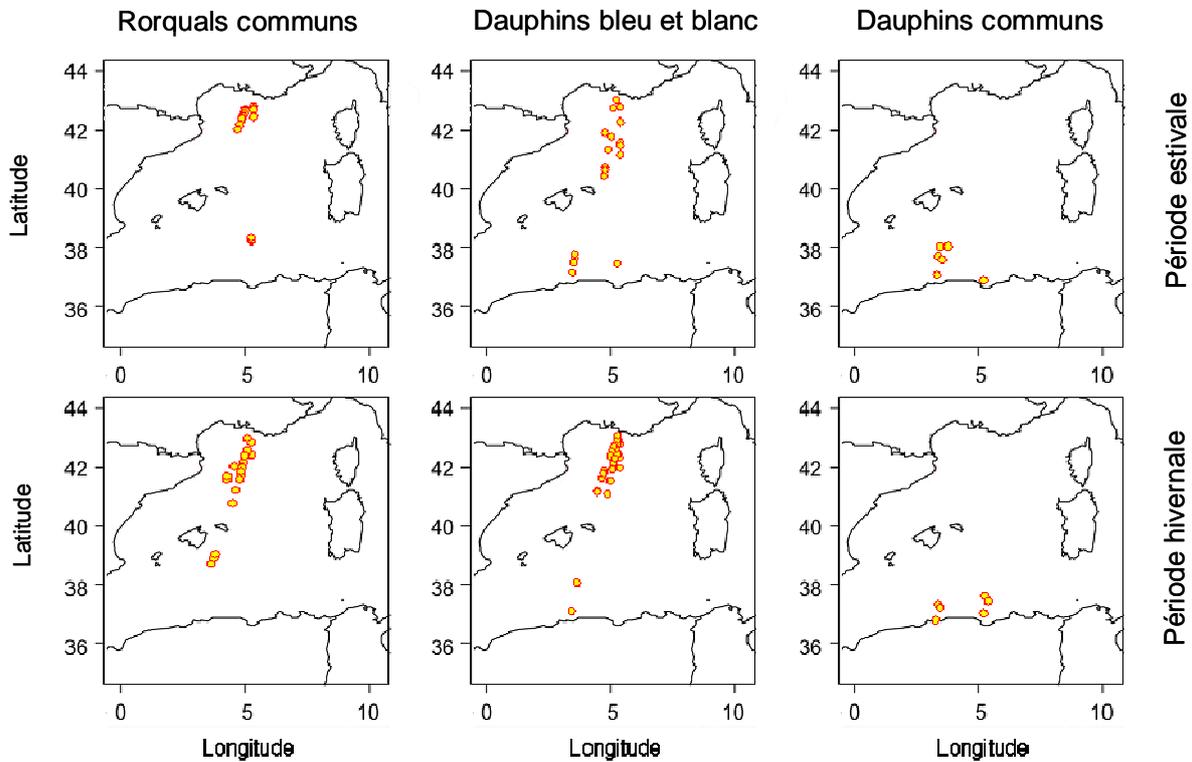


Fig. 2.19. Observations visuelles pendant la période estivale (juin à octobre) et hivernale (novembre à mai) pour les rorquals communs, les dauphins bleu et blanc et les dauphins communs.

La température et la salinité correspondant aux observations de cétacés sont représentées en comparaison des grandes masses d'eau rencontrées lors des transects (diagramme TS, Fig. 2.20). Cette représentation permet d'illustrer les caractéristiques des masses d'eau où les cétacés ont été observés. Les rorquals communs se distribuent majoritairement dans l'AW modifiée de la partie Nord (minimum: 37,7 et maximum: 38,4psu). Dans la partie Sud, les rorquals sont également associés aux eaux les plus salées (salinité correspondant aux observations: minimum 37,3, maximum: 37,5psu). Les dauphins bleu et blanc ont été rencontrés dans toutes les masses d'eau, même si la majorité des observations ont eu lieu dans les eaux salées de la partie Nord. Les dauphins communs ont été rencontrés uniquement dans la partie Sud, correspondant par conséquent à l'AW

nouvellement entrée et peu salée (salinité correspondant aux observations minimum: 36,7 et maximum: 37,3psu).

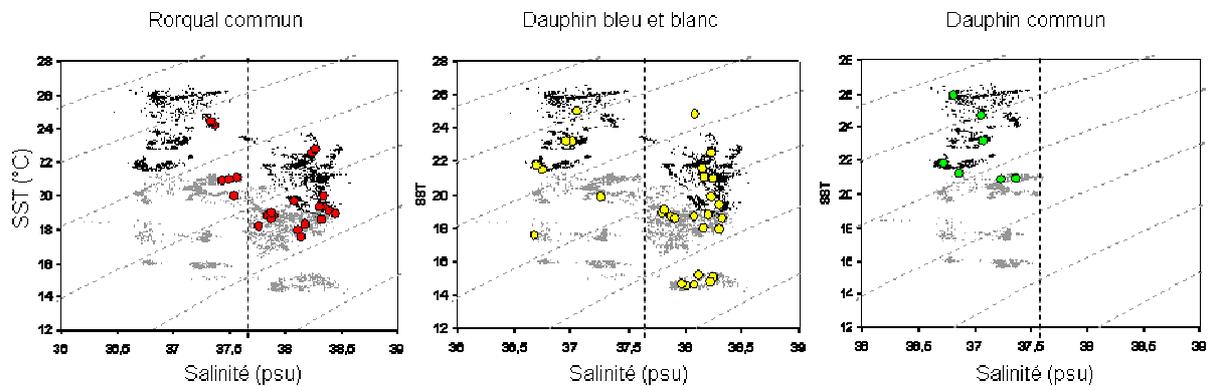


Fig. 2.20. Diagramme TS de surface, température (SST, °C) – salinité (psu), de l'ensemble des transects. Les points de couleurs représentent les valeurs TS mesurées lors des observations pour les rorquals communs, les dauphins bleu et blanc et les dauphins communs. Les points noirs correspondent à la période de fonctionnement du système TRANSMED du 12/9/2006 au 26/10/2006, et les points gris, du 10/4/2007 au 7/6/2007. La ligne pointillée sépare la partie Nord et Sud des Baléares, i.e. respectivement l'AW nouvellement entrée et peu salée de la partie Sud et l'AW plus ancienne, donc plus salée de la partie Nord.

Les observations ont principalement eu lieu dans des zones d'ADT négative, indicatrices de la circulation antihoraire de la partie Nord (Fig. 2.21). Ces résultats montrent également une légère association des rorquals communs avec les zones de courant intense. Une tendance saisonnière semble moduler ces associations puisque ces préférences pour les ADT négatives et les courants élevés semblent davantage marquées en été qu'en hiver.

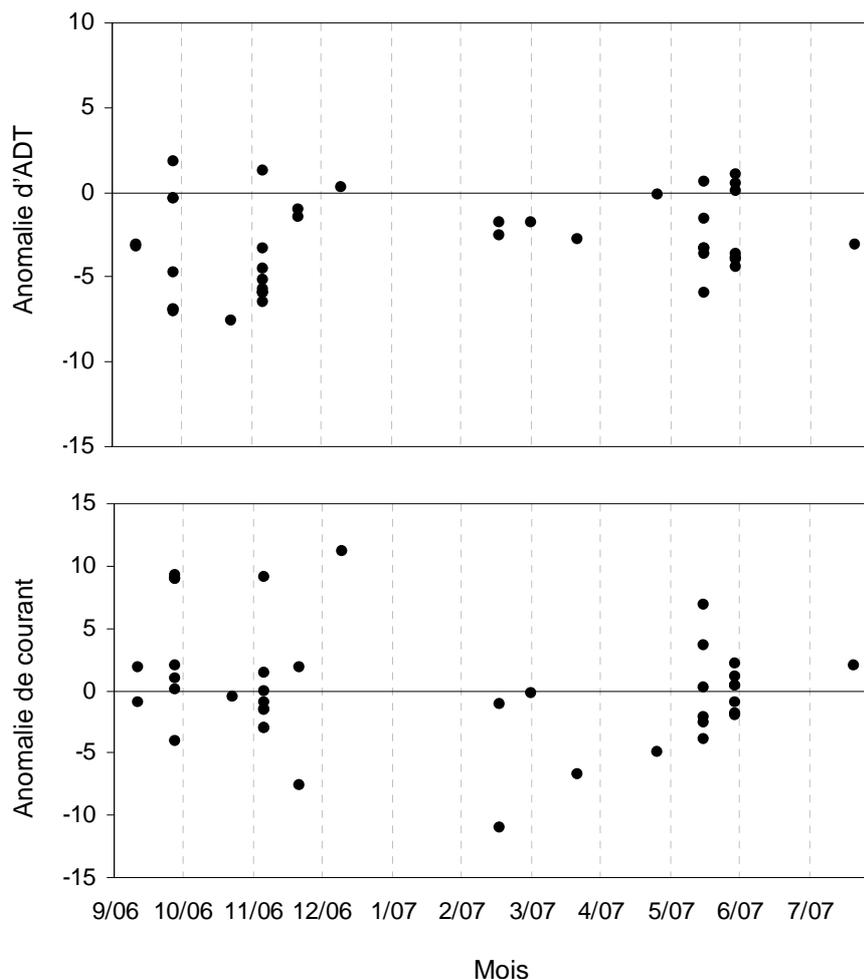


Fig. 2.21. Anomalies de hauteur dynamique (ADT) et d'amplitude des courants correspondant aux observations visuelles de rorquals communs de septembre 2006 à juillet 2007. Une anomalie est calculée par la différence entre l'ADT/courant correspondant à l'observation et la moyenne pour le transect correspondant à cette observation.

b. Les localisations Argos

Le tableau 2.2 synthétise les périodes couvertes par le suivi satellitaire Argos des rorquals communs ainsi que le nombre de localisations obtenues par chaque balise. Sur les huit balises, deux ont particulièrement bien fonctionnées. En comparaison des six autres, ces 2 balises ont transmis un plus grand nombre de localisations (meilleure transmission Argos) sur une même période de fonctionnement.

N° Balise	Première localisation	Dernière localisation	Nombre de localisations
2910836	12/8/2003	4/1/2004	9
2910838	18/8/2003	22/5/2004	57
2910842	16/8/2003	1/1/2004	43
2923029	18/8/2003	2/10/2003	12
2923032	18/8/2003	30/9/2003	10
2923033	4/8/2003	22/12/2003	9
2923041	8/8/2003	30/1/2004	5
2923042	16/8/2003	12/6/2004	18

Tableau 2.2. Synthèse du suivi satellitaire Argos réalisé sur huit rorquals communs. Toutes les balises ont été déployées en août 2003.

La distribution des localisations Argos de rorqual commun présente également une variation saisonnière (Fig. 2.22). Les localisations estivales sont concentrées dans la partie septentrionale du Bassin Occidental, tout en restant à distance des côtes et en dehors du Golfe du Lion. Pendant la période hivernale, les localisations sont dispersées sur l'ensemble de la partie Nord du Bassin. Cette variation saisonnière caractérisée par une distribution agrégée dans la partie septentrionale en été suivie d'une distribution dispersée en hiver confirme la tendance des observations visuelles. Sur les huit rorquals suivis, un individu (balise 2910842) est sorti du Bassin Occidental par le détroit de Gibraltar. Il est ensuite resté un mois et demi au large de la côte Sud du Portugal avant que la transmission Argos ne cesse. Un autre individu (balise 2910838) a franchi les bouches de Bonifacio pour ensuite retourné en mer Ligure. En revanche, tous les rorquals se déplacent sur l'ensemble de la zone Nord du Bassin et ils ne sont pas particulièrement résidents à la zone Ligure ou au large du Golfe du Lion (les 2 zones de concentrations reportées par Monestiez et al. 2006, cf. figure 2.9).

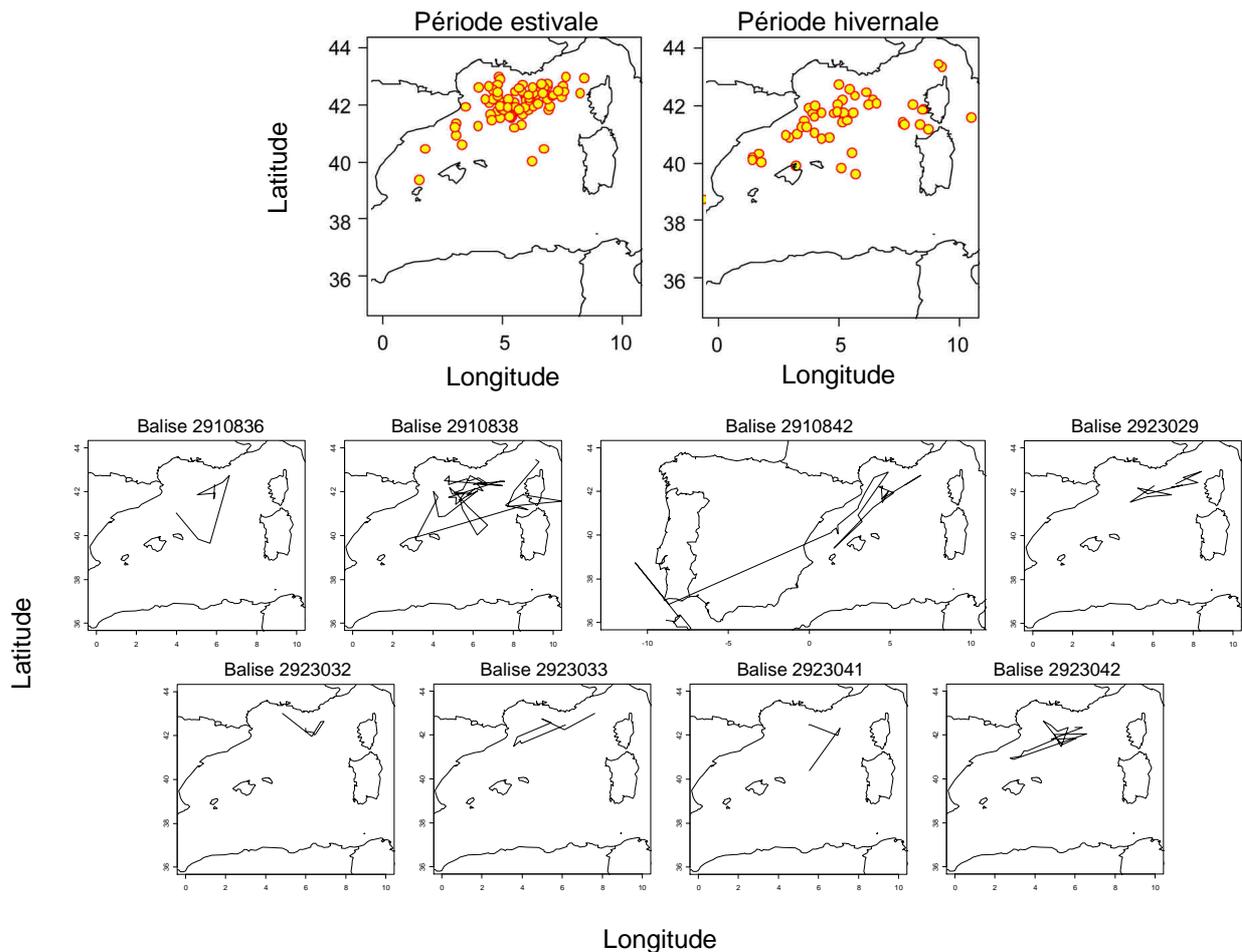


Fig. 2.22. Localisations des rorquals communs par suivi satellitaire pendant la période estivale (juin à octobre, en haut à gauche) et hivernale (novembre à mai, en haut à droite), et trajets individuels.

Les vitesses de déplacements estimées pour des intervalles de temps d'1 et 2 jours sont similaires (Fig. 2.23). La majorité des vitesses se situent entre 0 et 5 km/h. Les séries temporelles des vitesses sont également similaires pour des intervalles de temps d'1 et 2 jours. Les vitesses augmentent en août et septembre et sont ensuite assez variables, à l'exception des vitesses du rorqual qui a quitté la Méditerranée. Une fois en Atlantique, de mi-novembre à fin décembre, celui-ci a en effet fortement diminué sa vitesse. De janvier à juin 2004, aucune vitesse d'intervalle de temps inférieur à 2 jours n'a été obtenue.

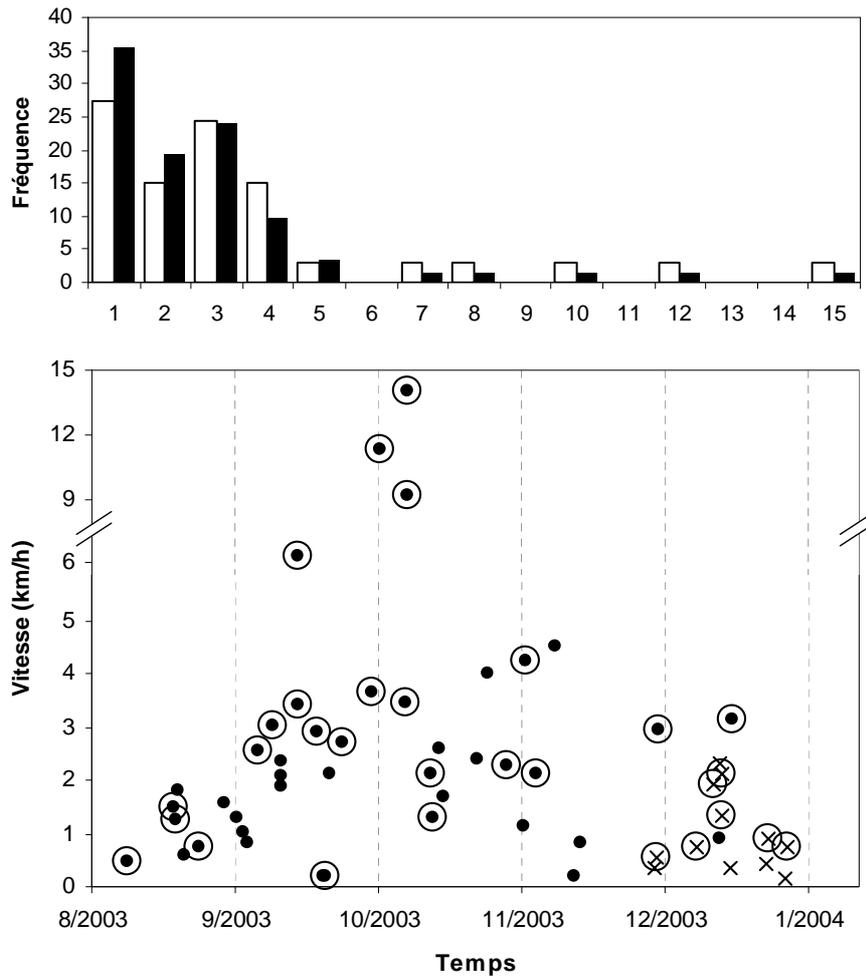


Fig. 2.23 Histogramme de fréquence et série temporelle des vitesses des rorquals communs suivis d'août 2003 à juin 2004. Les vitesses pour des intervalles de temps entre 2 localisations ≤ 1 jour sont représentées par des barres blanches sur l'histogramme et par les cercles dans la série temporelle. Pour des intervalles de temps ≤ 2 jours, les vitesses sont représentées par des barres noires et des points noirs. Les croix correspondent aux vitesses des localisations en Atlantique de l'individu portant la balise 2910842 (pour des intervalles de temps ≤ 2 jours).

Les modèles de circulation de la Méditerranée indiquent que la partie Nord du Bassin Occidental est totalement occupée par une circulation moyenne antihoraire. Cette circulation moyenne est limitée au Nord par le courant Nord et au Sud par le front Nord-Baléares (Rio et al. 2007). Superposées à cette circulation moyenne, les localisations de rorquals communs se situent au sein de ce circuit (Fig. 2.24).

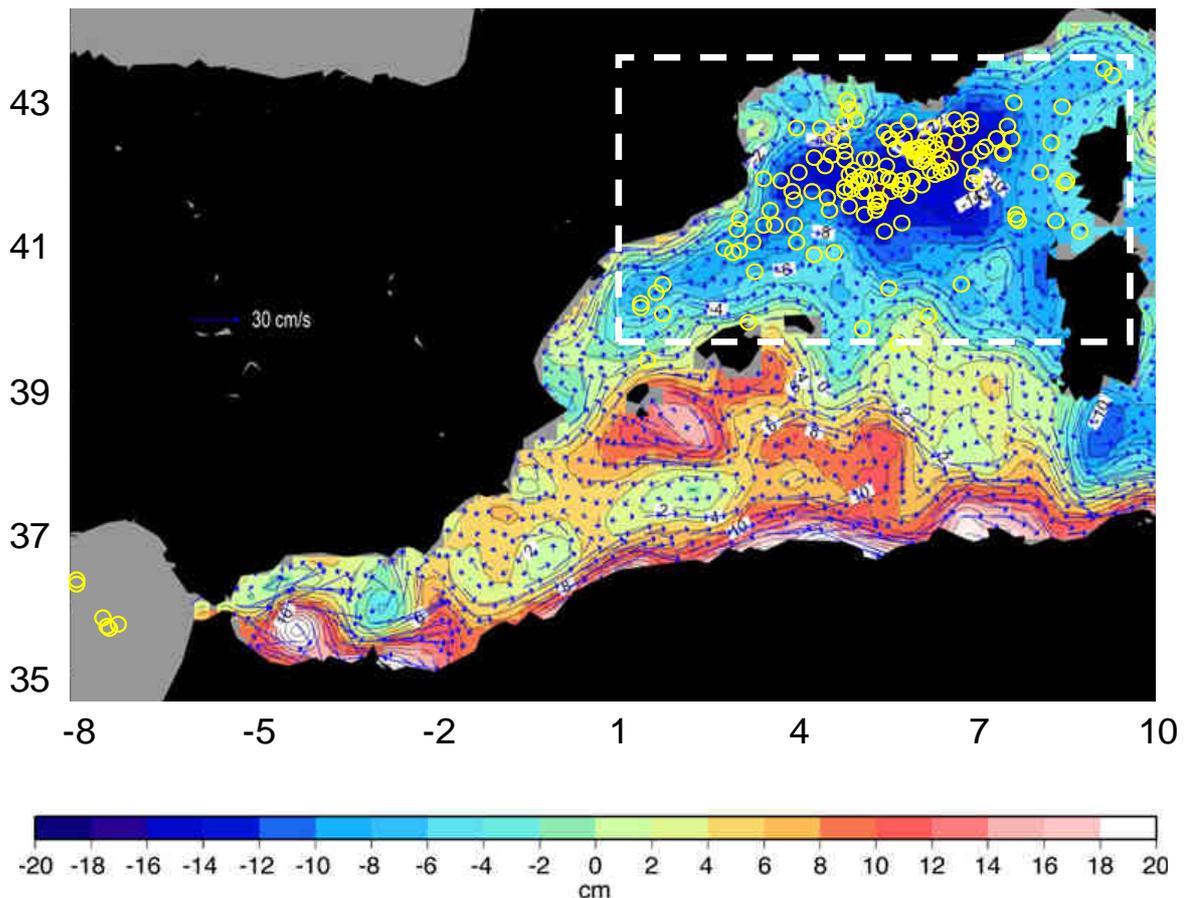


Fig. 2.24. Localisations satellitaires de rorquals communs superposées à la circulation permanente (Mean Dynamic Topography, MDT, tiré de Rio et al. 2007) issue de la moyenne 1993-1999 des sorties du modèle MFSTEP. La cadre en pointillé indique la zone contenant l'ensemble des positions.

La zone préférentielle des rorquals suivis par balise Argos est représentée par la zone en pointillé au Nord des Baléares (en excluant le Golfe du Lion, i.e. bathymétrie < 500m, Fig. 2.24). Cette zone exclue la région Atlantique prospectée par l'individu portant la balise 2910842. Une tendance saisonnière module l'association de la distribution des rorquals communs à la circulation antihoraire dans la partie Nord du Bassin (Fig. 2.25). En effet, les rorquals sont principalement situés dans des ADT négatives pendant l'été. Cette tendance paraît disparaître pendant l'hiver. La série annuelle permet également de mettre en évidence une préférence des rorquals pour les régions de courants relativement intenses. Là aussi, une tendance saisonnière paraît moduler cette association puisqu'elle est particulièrement marquée pendant l'été et semble s'annuler pendant l'hiver.

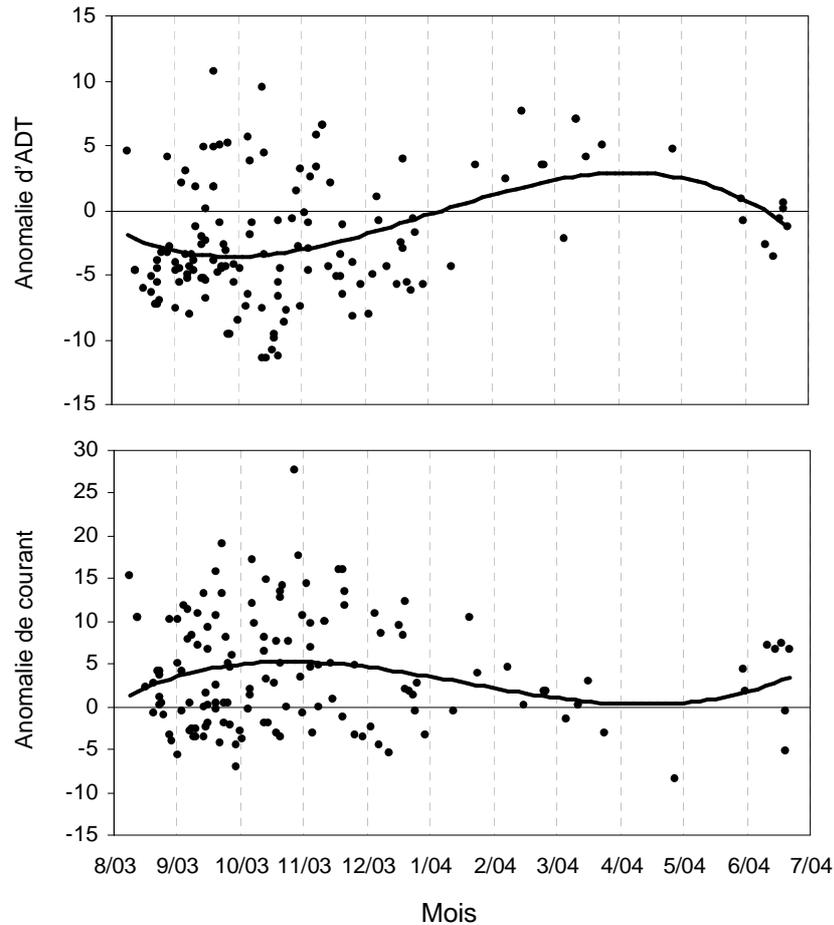


Fig. 2.25. Anomalies de hauteur dynamique (ADT) et d'amplitude des courants correspondant aux localisations Argos de rorquals communs d'août 2003 à juin 2004. Une anomalie est calculée par la différence entre l'ADT/courant correspondant à la localisation et la moyenne sur l'ensemble de la zone préférentielle (définie dans la figure 2.24) à la période de la localisation. Les courbes sont des ajustements polynomiaux d'ordre 3.

2) Interactions des cétacés avec les processus océanographiques à mésoéchelle (tourbillons)

a. Cas d'étude de l'influence de la mésoéchelle sur la distribution des cétacés

Les traversées du 28-29/09/2006 et celles, consécutives, du 22-23/05/2007 et du 05-06/06/2007 correspondent à une période où le système TRANSMED était opérationnel. La seconde raison pour laquelle ces traversées sont ici décrites est que le tourbillon 06-1, le seul à avoir concerné les transects de la partie Nord sur plusieurs traversées, est à son maximum d'activité (en amplitude et énergie cinétique) le 28-29/09/2006 (Fig. 2.26).

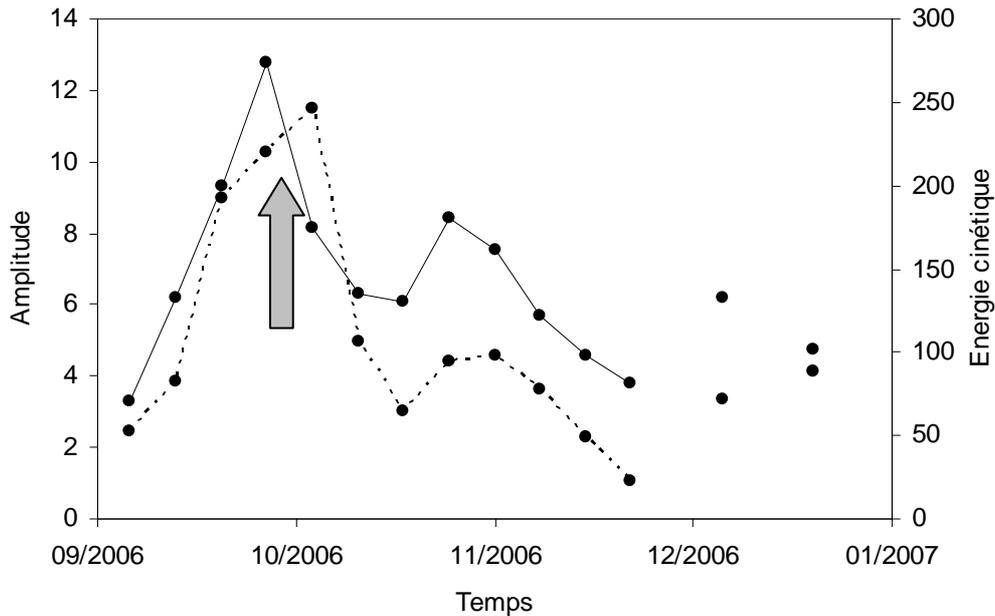
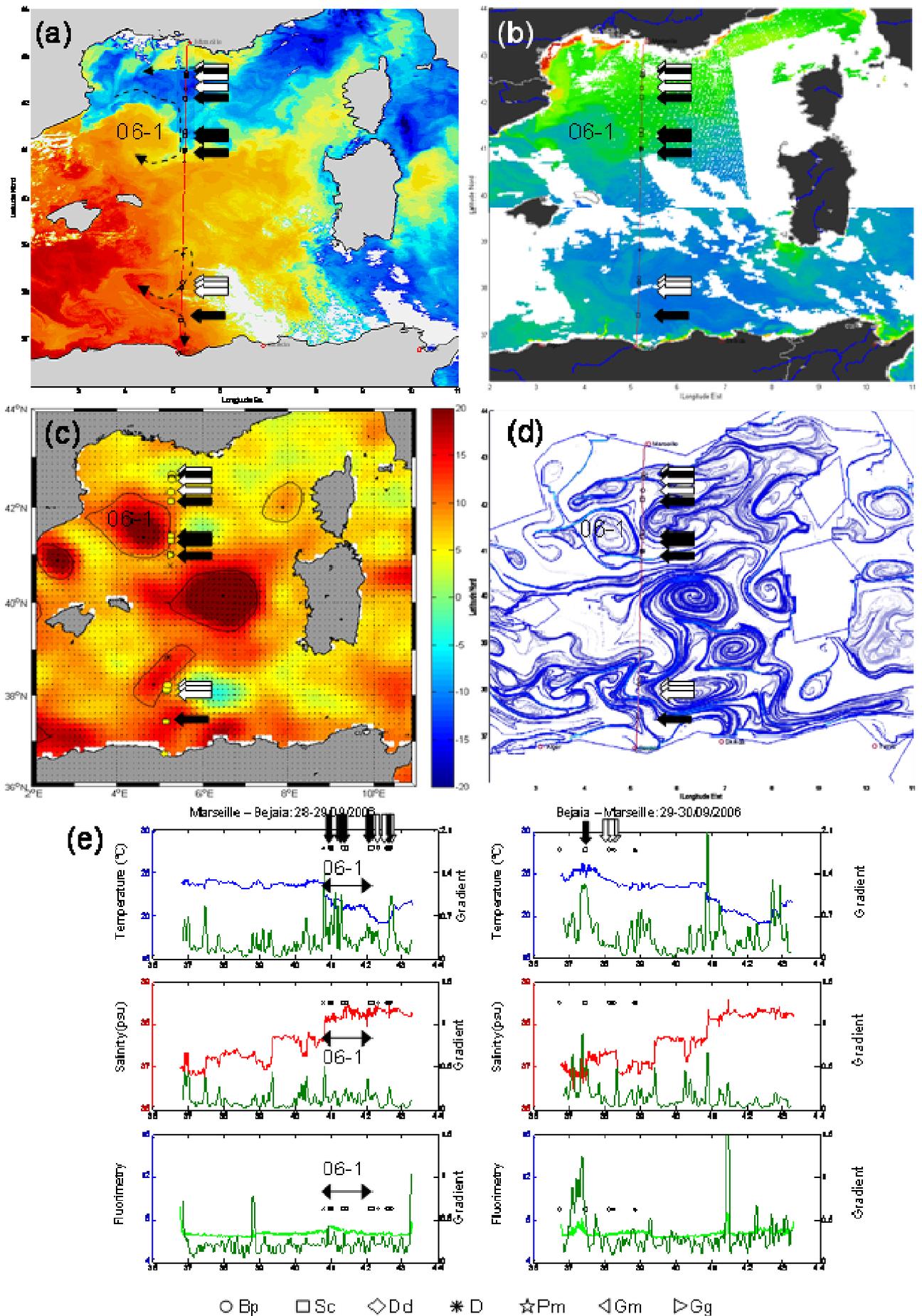


Fig. 2.26. Evolution temporelle des caractéristiques du tourbillon 06-1 (c.f Fig. 2.27). La ligne pleine représente l'amplitude (différence entre la SLA du centre et la SLA moyenne de la périphérie du tourbillon, en cm). La ligne pointillée représente l'énergie cinétique (EKE, en $\text{cm}^2.\text{s}^{-2}$, cf. encadré sur la détection et le suivi des tourbillons par la méthode WA) du tourbillon. La flèche indique le pic d'amplitude et d'énergie cinétique, correspondant à la traversée effectuée le 28/09/2006 (c.f. Fig. 2.27)

On peut clairement distinguer l'influence du tourbillon 06-1 au large du Golfe du Lion sur les images satellitaires (Fig. 2.27). Les observations sont situées entre le courant Nord et le front Nord-Baléares. Le courant Nord est surtout représenté par des températures élevées à la côte. Son bord est représenté par un gradient de 2°C en 14km, associée à l'observation de 2 groupes de rorquals et d'un groupe de dauphins. Au-delà s'étend une zone froide, qui résulte du mélange induit par un coup de vent. Le front Nord-Baléares, bien marqué par le front de salinité (de 0.5psu sur 7km) s'accompagne ici d'une remontée importante de la température (de 2°C). Les observations sont localisées sur l'axe filamentaire associé au tourbillon 06-1, bien visible sur l'image de température et de chlorophylle. De même, ce filament correspond à des gradients élevés de température sur les profils de surface. Dans la partie Sud, les observations de dauphins bleu et blanc et de rorquals communs sont associées à des gradients brusques de salinité de l'ordre de 0.5psu en 8km, indicateur de confrontation de masses d'eau (entre l'AW récente et résidente) dont le transport est attribué à 2 tourbillons. Le tourbillon atouchant à la côte n'est pas détecté par la méthode WA, probablement car sa signature altimétrique n'est pas suffisamment marquée.



←

Fig. 2.27. Traversée du 28-29/09/2006. (a) Image de température de surface (température croissante du bleu au rouge) et de la circulation en trait noir pointillé, (b) image des concentrations en chlorophylle (concentration croissante du bleu au rouge), (c) image des anomalies de hauteur de la mer, des courants géostrophiques et des tourbillons (cycloniques en rose, anticycloniques en noir) détectés par la méthode WA, et (d) image des filaments calculés par la méthode FSLE. Le trajet du ferry est indiqué par la ligne rouge et les observations visuelles des cétacés sont reportés le long du trajet (légende des cétacés en bas de la figure: Bp, **rorqual commun indiqué par une flèche blanche pleine**; Sc, **dauphin bleu et blanc indiqué par une flèche noire pleine**; Dd, dauphin commun ; pour les autres cétacés observés occasionnellement : D, delphinidés indéterminés ; Pm, cachalot ; Gm, globicéphale ; Gg, dauphin de Risso). (e) Les profils de surface de température, de salinité et de fluorescence, avec le profil du gradient (sur 5km) de chaque paramètre en vert foncé sont représentés en dessous des images pour le trajet aller (à gauche) et retour (à droite). Le tourbillon 06-1 est indiqué sur les images, et sa signature sur les profils de température est représentée par la double flèche. A noter les images coupées en 2, au niveau des Baléares, composites de 2 images proches dans le temps pour diminuer la nébulosité des parties Nord et Sud.

Pour les traversées successives du 22-23/05/2007 (Fig. 2.28) et du 05-06/06/2007 (Fig. 2.29), le tourbillon 07-1 a croisé, d'Est en Ouest, le chemin des 2 transects.

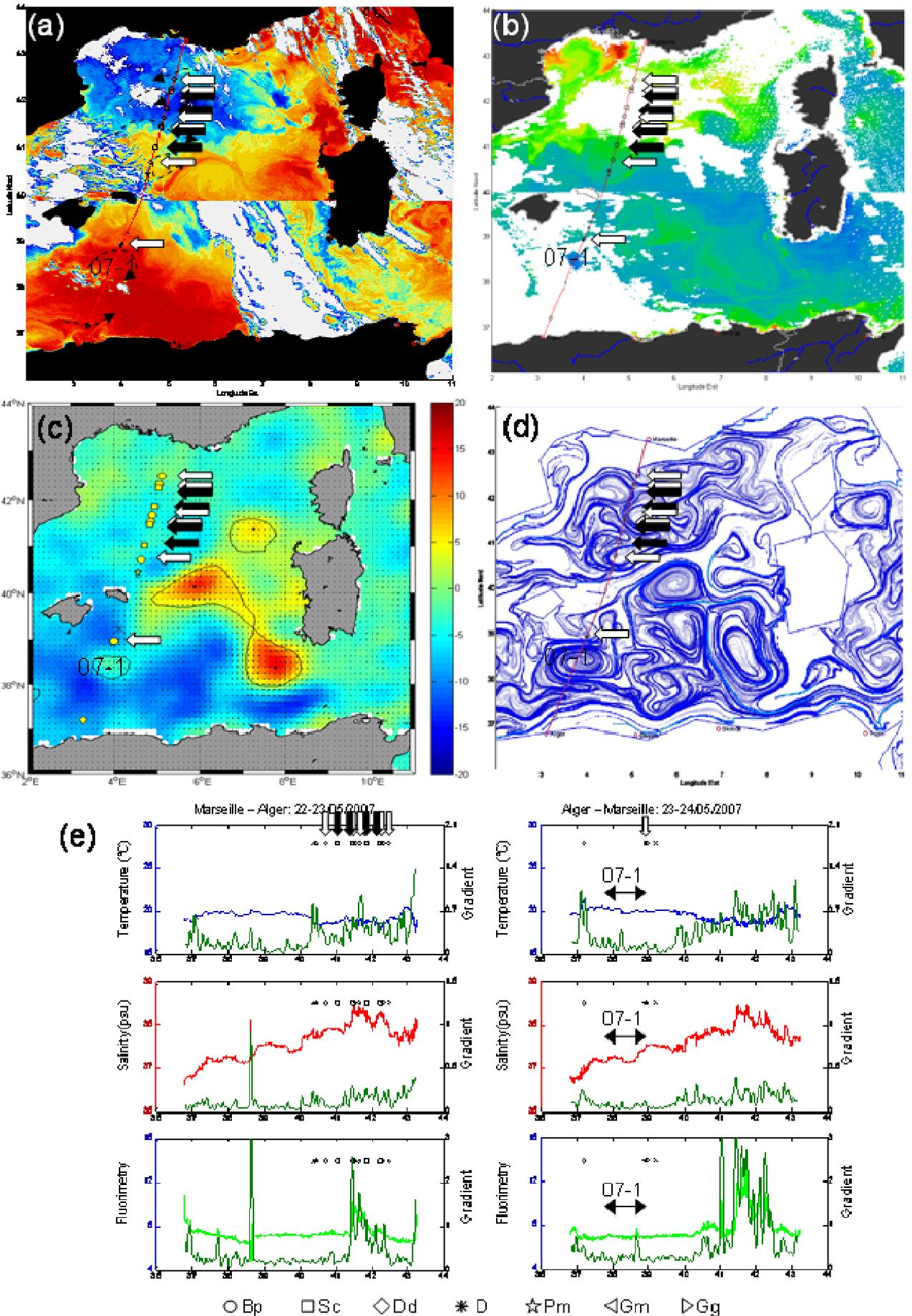
- Pendant le trajet du 22-23/05/2007, le transect traverse le tourbillon 07-1. Une diminution de la salinité de surface (0.5 psu sur 23km) et une petite augmentation de la fluorescence caractérise le bord du tourbillon tandis qu'une très légère diminution de la température est associée au centre. Un rorqual commun a été observé sur le bord Nord de ce tourbillon.
- Pendant le trajet du 05-06/06/2007, le transect longe le bord Est du tourbillon 07-1. C'est le raison pour laquelle l'influence du tourbillon est moins nette sur les profils, comparé au transect précédent. Ceci se traduit par une diminution faible et progressive de la salinité. Aucune signature de température n'est enregistrée sur le profil. Cependant, 3 observations de rorquals communs ont été enregistrées au Nord du tourbillon.

Pour tous les trajets décrits auparavant, le courant Algérien (qui longe les côtes sous la forme d'un «jet» bien visible sur l'activité filamentaire) est signé par une température relativement basse et surtout par une salinité faible. Celle-ci est caractéristique de l'AW

nouvellement entrée. Sur ces traversées, et sur beaucoup d'autres (annexe 6), des observations de dauphins bleu et blanc et de dauphins communs sont associées à des gradients de salinité et de température qui signent le bord Nord (vers le large) de ce courant Algérien.

Sur tous ces exemples, les observations de cétacés, rorquals ou dauphins, semblent avoir eu lieu aux segments des transects présentant une dynamique marquée, à la fois sur les profils TRANSMED, lorsque ceux-ci étaient disponibles, et sur les images satellitaires.

Fig. 2.28. Traversée du 22-23/05/2007. (a) Image de température de surface (température croissante du bleu au rouge) et de la circulation en trait noir pointillé, (b) image des concentrations en chlorophylle (concentration croissante du bleu au rouge), (c) image des anomalies de hauteur de la mer, des courants géostrophiques et des tourbillons (cycloniques en rose, anticycloniques en noir) détectés par la méthode WA, et (d) image des filaments calculés par la méthode FSLE. Le trajet du ferry est indiqué par la ligne rouge et les observations visuelles des cétacés sont reportés le long du trajet (légende des cétacés en bas de la figure: Bp, **rorqual commun indiqué par une flèche blanche pleine**; Sc, **dauphin bleu et blanc indiqué par une flèche noire pleine**; Dd, dauphin commun ; pour les autres cétacés observés occasionnellement : D, delphinidés indéterminés ; Pm, cachalot ; Gm, globicéphale ; Gg, dauphin de Risso). (e) Les profils de surface de température, de salinité et de fluorescence, avec le profil du gradient (sur 5km) de chaque paramètre en vert foncé sont représentés en dessous des images pour le trajet aller (à gauche) et retour (à droite). Le tourbillon 07-1 est indiqué sur les images, et sa signature sur les profils de température est représentée par la double flèche. Le pic de salinité et de fluorescence sur les profils de gauche est dû à la chlorination. A noter les images coupées en 2, au niveau des Baléares, composites de 2 images proches dans le temps pour diminuer la nébulosité des parties Nord et Sud.



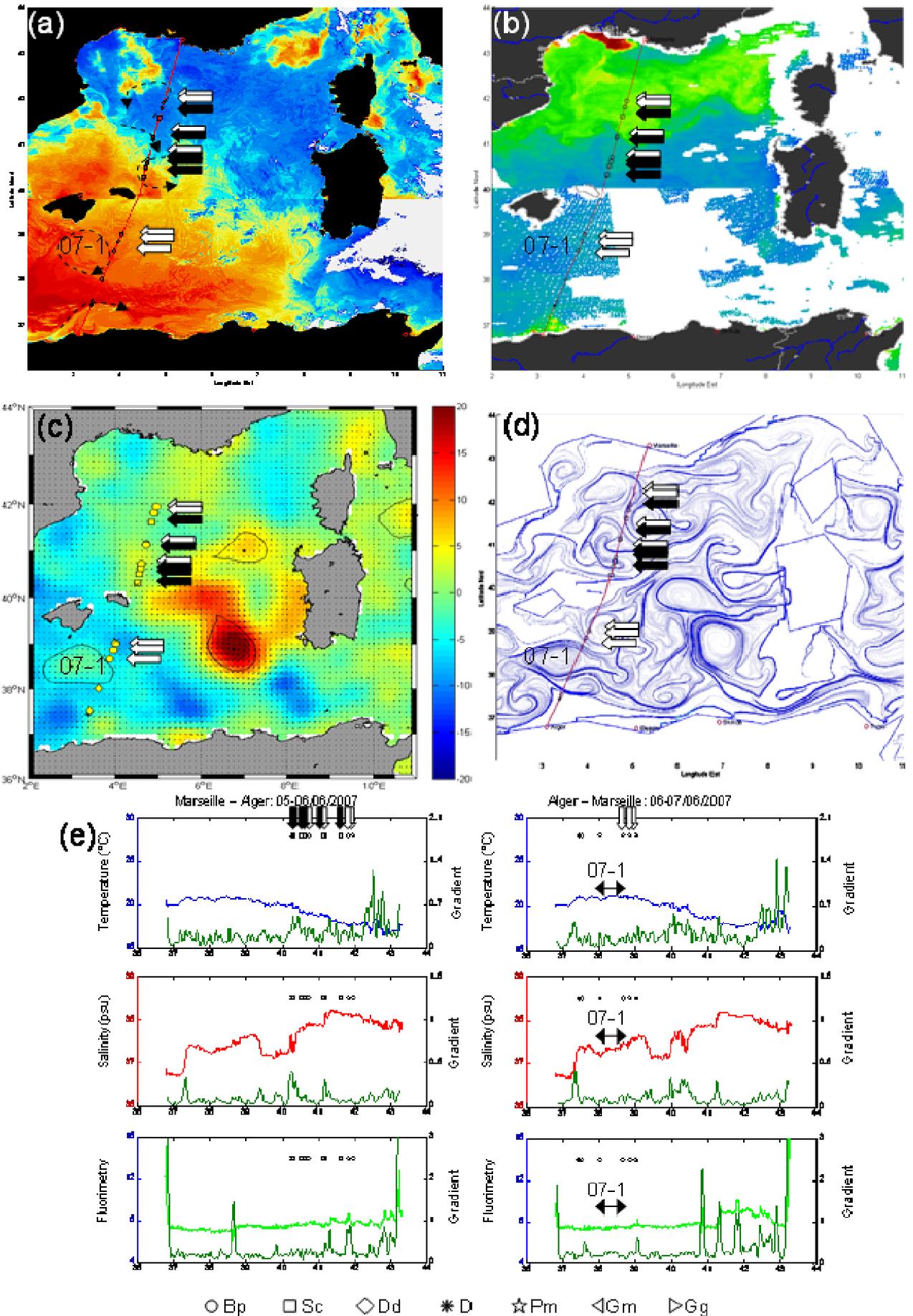


Fig. 2.29. Traversée du 05-06/06/2007. (a) Image de température de surface (température croissante du bleu au rouge) et de la circulation en trait noir pointillé, (b) image des concentrations en chlorophylle (concentration croissante du bleu au rouge), (c) image des anomalies de hauteur de la mer, des courants géostrophiques et des tourbillons (cycloniques en rose, anticycloniques en noir) détectés par la méthode WA (au milieu à gauche), et (d) image des filaments calculés par la méthode FSLE (au milieu à droite). Le trajet du ferry est indiqué par la ligne rouge et les observations visuelles des cétacés sont reportés le long du trajet (légende des cétacés en bas de la figure: Bp, **rorqual commun indiqué par une flèche blanche pleine**; Sc, **dauphin bleu et blanc indiqué par une flèche noire pleine**; Dd, dauphin commun ; pour les autres cétacés observés occasionnellement : D, delphinidés indéterminés ; Pm, cachalot ; Gm, globicéphale ; Gg, dauphin de Risso). (e) Les profils de surface de température, de salinité et de fluorescence, avec le profil du gradient (sur 5km) de chaque paramètre en vert foncé sont représentés en dessous des images pour le trajet aller (à gauche) et retour (à droite). Le tourbillon 07-1 est indiqué sur les images, et sa signature sur les profils de température est représentée par la double flèche. A noter les images coupées en 2, au niveau des Baléares, composites de 2 images proches dans le temps pour diminuer la nébulosité des parties Nord et Sud.

b. Les paramètres océanographiques *in-situ* et satellitaires associés aux observations de cétacés

L'objectif de cette analyse était de quantifier les relations entre la présence des cétacés et les variations à fine échelle de l'environnement marin. L'enregistrement simultané des observations des cétacés et des mesures océanographiques *in-situ* (température, salinité et fluorescence) par le système embarqué TRANSMED constitue un point fort de ce travail.

Le tableau 2.3 rapporte les proportions d'observations de cétacés dans des eaux dont les gradients de température et de salinité sont supérieurs aux gradients indiquant une zone frontale. Ces valeurs de fronts ont été définies par un gradient de température/salinité d'au moins un ordre de grandeur plus élevé que le gradient moyen d'une région (Federov 1986). Malgré le faible nombre de cétacés rencontrés dans des zones frontales marquées, leur proportion est relativement élevée en comparaison de la proportion de zones frontales rencontrées sur l'ensemble des transects. Cette association aux zones frontales, supérieure à ce qui est disponible dans l'environnement, semble concerner les 2 espèces de cétacés. Pour les dauphins bleu et blanc, l'association concerne les 2 types de gradient (température et salinité) dans la partie Nord et Sud du Bassin, alors que les rorquals communs ne sont associés qu'aux gradients de température de la partie Nord.

Espèces de cétacés	$N_{\text{obs}} > 0,15^{\circ}\text{C.km}^{-1}$	$N_{\text{obs}} > 0,05\text{psu.km}^{-1}$	N_{obs} total
Rorqual commun	N: 11 S: 0	N: 0 S: 0	$N_{\text{Nord}}= 18$ $N_{\text{Sud}}= 7$
Dauphin bleu/blanc	N: 8 S: 17	N: 4 S: 33	$N_{\text{Nord}}= 24$ $N_{\text{Sud}}= 6$
Environnement	N: $1,7\pm 1,3$ S: $1,1\pm 2,7$	N: $0,7\pm 1,0$ S: $10,2\pm 10,8$	$N_{\text{transects Nord}}= 8$ $N_{\text{transects Sud}}= 8$

Tableau 2.3. Proportion (en %) d'observations de cétacés dont les gradients de température et de salinité (mesures du système TRANSMED) sont supérieurs aux valeurs indiquées, pour les transects Nord (N) et Sud (S). Pour l'environnement, les proportions de gradients supérieurs à ces mêmes valeurs sont indiquées sur l'ensemble des transects Nord (N) et Sud (S).

En adoptant une distance de 7km comme distance de voisinage des zones frontales (Doniol-Valcroze et al. 2007), la proportion d'observations correspondant aux zones frontales augmente sensiblement pour les 2 espèces de cétacés (Tableau 2.4). En dépit de cette proportion d'observation de cétacés au voisinage de fronts de température et de salinité, le faible nombre d'observation ne permet pas de conclure sur une association significative avec les zones frontales.

Espèces de cétacés	$N_{\text{obs}[0-7\text{km}]>0,15^{\circ}\text{C.km}^{-1}}$	$N_{\text{obs}[0-7\text{km}]>0,05\text{psu.km}^{-1}}$	N_{obs} total
Rorqual commun	N: 17 S: 0	N: 6 S: 0	$N_{\text{Nord}}= 18$ $N_{\text{Sud}}= 7$
Dauphin bleu/blanc	N: 8 S: 17	N: 8 S: 33	$N_{\text{Nord}}= 24$ $N_{\text{Sud}}= 6$

Tableau 2.4. Proportion (en %) d'observations de cétacés dont les gradients de température et de salinité (mesures du système TRANSMED) sont supérieurs aux valeurs indiquées, sur une distance à l'observation inférieure à 7km, pour les transects Nord (N) et Sud (S).

Les anomalies, calculées sur les paramètres océanographiques mesurées lors des observations, permettent d'avancer des hypothèses quand aux habitats préférentiels des cétacés (Tableau 2.4 et 2.5). Les rorquals communs (Tableau 2.4) ont une préférence pour les eaux froides, relativement à l'environnement prospecté lors des transects. La préférence des rorquals pour les forts gradients de température est davantage marquée pour les données issues des images satellites que pour les données *in-situ*. Cette différence provient probablement de la sous-estimation des gradients par l'échantillonnage *in-situ*. Seuls les

gradients dans l'axe du transect sont détectés, comparés aux satellites qui permettent de détecter les gradients dans toutes les directions. Les dauphins (Tableau 2.5) montrent également une préférence pour les zones de gradients élevés (plus marquée aussi dans les données satellitaires que les données *in-situ*). De plus, les dauphins ont été observés dans des zones relativement productives. Malgré une proportion moins élevée d'observation dans la partie Sud, les dauphins semblent être associés à des gradients de salinité relativement élevés. Près des côtes, ces gradients de salinité correspondent souvent au bord du courant Algérien. Plus au large, il s'agit du bord des tourbillons.

Paramètres	Paramètres TRANSMED		Paramètres satellitaires	
	N _{Nord (N)} =18	N _{Sud (S)} =7	N _{Nord (N)} =33	N _{Sud (S)} =7
Température	N : -0.36 (\pm 0.73) S : -0.13 (\pm 0.27)		N : -0.58 (\pm 0.67) S : -0.03 (\pm 0.16)	
Gradient de température	N : 0.07 (\pm 0.24) S : -0.01 (\pm 0.12)		N : 1.31 (\pm 2.91) S : -0.22 (\pm 1.25)	
Salinité	N : 0.05 (\pm 0.17) S : 0.30 (\pm 0.05)			
Gradient de salinité	N : 0.00 (\pm 0.07) S : -0.09 (\pm 0.09)			
Fluorescence / Chlorophylle	N : 0.22 (\pm 0.87) S : -0.05 (\pm 0.08)		N : 0.09 (\pm 0.32) S : -0.01 (\pm 0.01)	
Gradient de Fluorescence / Chlorophylle	N : -0.01 (\pm 0.34) S : -0.17 (\pm 0.09)		N : 0.31 (\pm 1.10) S : -0.14 (\pm 0.07)	

Tableau 2.5. Habitats préférentiels des rorquals communs. Moyennes et écarts-types des « anomalies de paramètres ». Une anomalie est calculée par la différence entre le paramètre correspondant à l'observation et la moyenne sur l'ensemble du transect pendant lequel a eu lieu cette observation. Ces anomalies ont été calculées à partir des mesures *in-situ* et satellitaires. Les gradients des paramètres satellitaires sont en %.

Paramètres	Paramètres TRANSMED		Paramètres satellitaires	
	N _{Nord (N)} =24	N _{Sud (S)} =6	N _{Nord (N)} = 38	N _{Sud (S)} =7
Température	N : 0.08 (±0.68)	S : -0.01 (± 0.13)	N : -0.06 (±0.78)	S : 0.06 (± 0.52)
Gradient de température	N : 0.06 (±0.16)	S : 0.10 (±0.31)	N : 1.12 (±2.53)	S : 0.51 (± 2.67)
Salinité	N : 0.00 (±0.21)	S : -0.10 (±0.17)		
Gradient de salinité	N : 0.00 (±0.10)	S : 0.07 (±0.11)		
Fluorescence / Chlorophylle	N : 0.29 (±0.68)	S : 0.30 (±0.61)	N : 0.04 (±0.10)	S : 0.05 (±0.08)
Gradient de Fluo / Chloro	N : 0.06 (±0.58)	S : -0.17 (±0.10)	N : -0.04 (±0.40)	S : -0.02 (±0.32)

Tableau 2.6. Habitats préférentiels des dauphins bleu et blanc. Moyennes et écarts-types des « anomalies de paramètres ». Une anomalie est calculée par la différence entre le paramètre correspondant à l'observation et la moyenne sur l'ensemble du transect pendant lequel a eu lieu cette observation. Ces anomalies ont été calculées à partir des mesures *in-situ* et satellitaires. Les gradients des paramètres satellitaires sont en %.

c. Localisation Argos des rorquals communs relativement aux tourbillons détectés par la méthode WA

Avant d'utiliser la méthode des « winding-angle » (WA), il est essentiel de tester son application dans la Bassin Occidental et particulièrement dans la partie Nord où ont été suivis les rorquals communs. La détection et le suivi des tourbillons par la méthode WA peuvent ainsi être comparés avec les images de température hautes résolutions. La figure 2.30 montre le suivi d'un tourbillon anticyclonique au Sud du Golfe du Lion (nommé 06-1 dans la figure 2.27) par la méthode WA et à partir des images de température. Le trajet du tourbillon selon les deux méthodes est relativement similaire. La précision de la position du centre et du bord par la méthode WA est directement dépendante de la résolution de l'altimétrie (1/8^{ème} de degré).

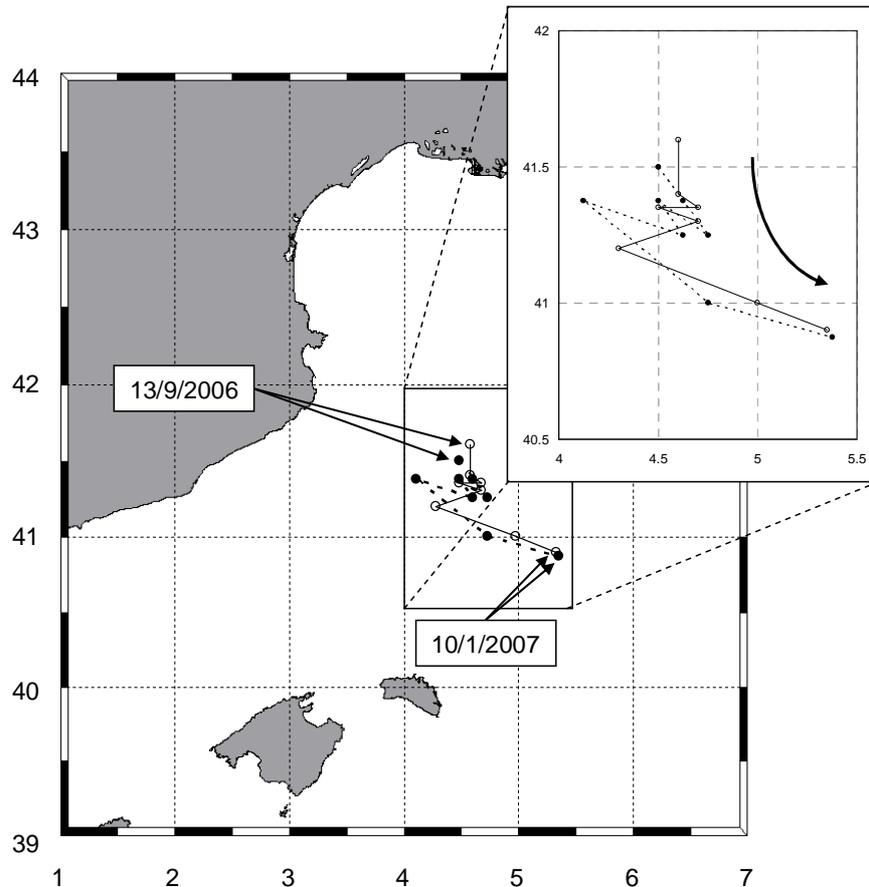


Fig. 2.30. Suivi du tourbillon 06-1 par les images de température à haute résolution selon la procédure décrite par Puillat et al. 2002 (trait plein) et par la méthode WA (trait pointillé)

Une autre validation de la détection des tourbillons par la méthode WA a été de superposer le bord et le centre des tourbillons aux images de température (Fig. 2.31). Pour éliminer les mauvaises, seuls les tourbillons détectés sur au moins deux situations hebdomadaires successives ont été conservés. Les centres et les bords montrent une correspondance correcte avec les images de température (et les images de concentration en chlorophylle). Un tourbillon anticyclonique (03-1) de longue durée (>4mois) au Sud du Golfe du Lion a été particulièrement bien détectés, malgré un léger décalage vers l'Est relativement aux images de température.

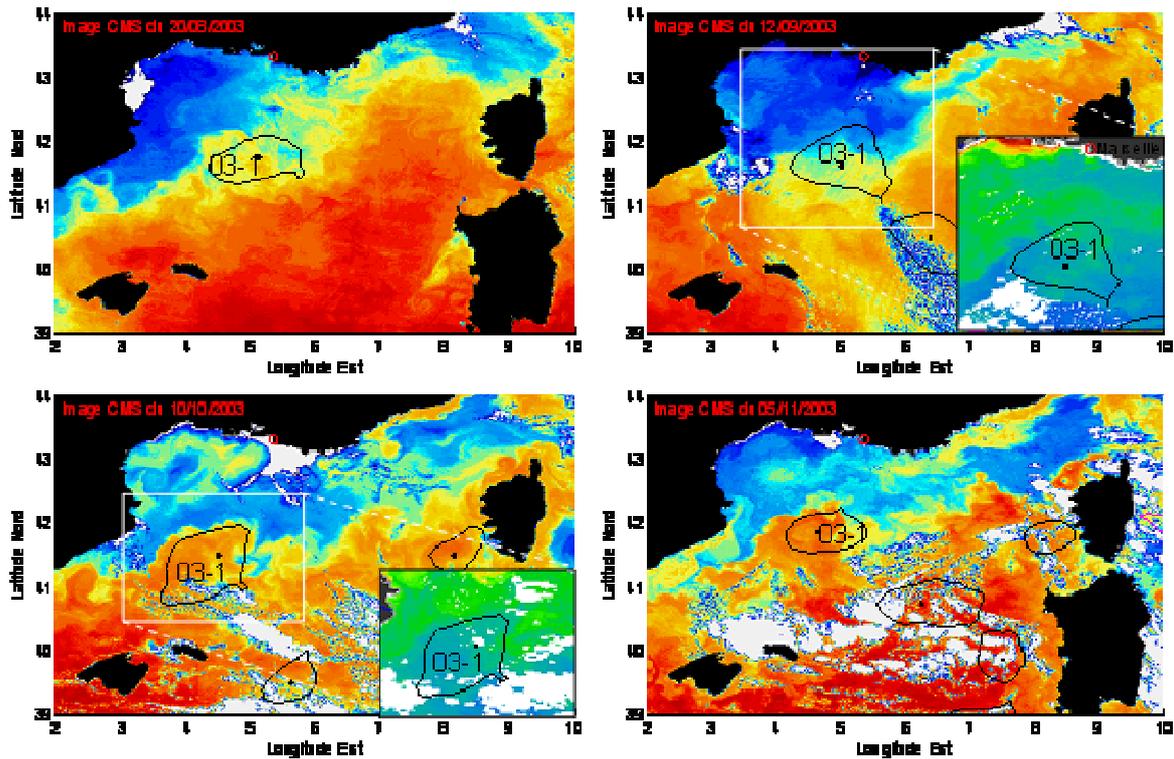


Fig. 2.31. Centres et bords des tourbillons, détectés par la méthode WA, superposés aux images de température et de concentration en chlorophylle (en encadrés), d’Août à Décembre 2003. Les tourbillons anticycloniques sont représentés en noir, et les tourbillons cycloniques en rose. Le tourbillon anticyclonique 03-1 se retrouve sur les 4 images de température.

A chaque image de température de la figure 2.32 sont superposées les localisations Argos de tous les rorquals communs le même jour ± 1 jour, i.e. sur une fenêtre de 3 jours. Il ressort tout d’abord que les localisations se retrouvent majoritairement dans les eaux les plus froides de la partie Nord du Bassin. Ensuite, les localisations correspondent à des zones de gradient important de la température de surface. Il est donc possible que la distribution des localisations Argos des rorquals communs soient associée à l’activité mésoéchelle de la partie Nord du Bassin. En effet, les structures tourbillonnaires, et particulièrement les tourbillons de longue durée comme 03-1, modulent la circulation et peuvent influencer la distribution des cétacés.

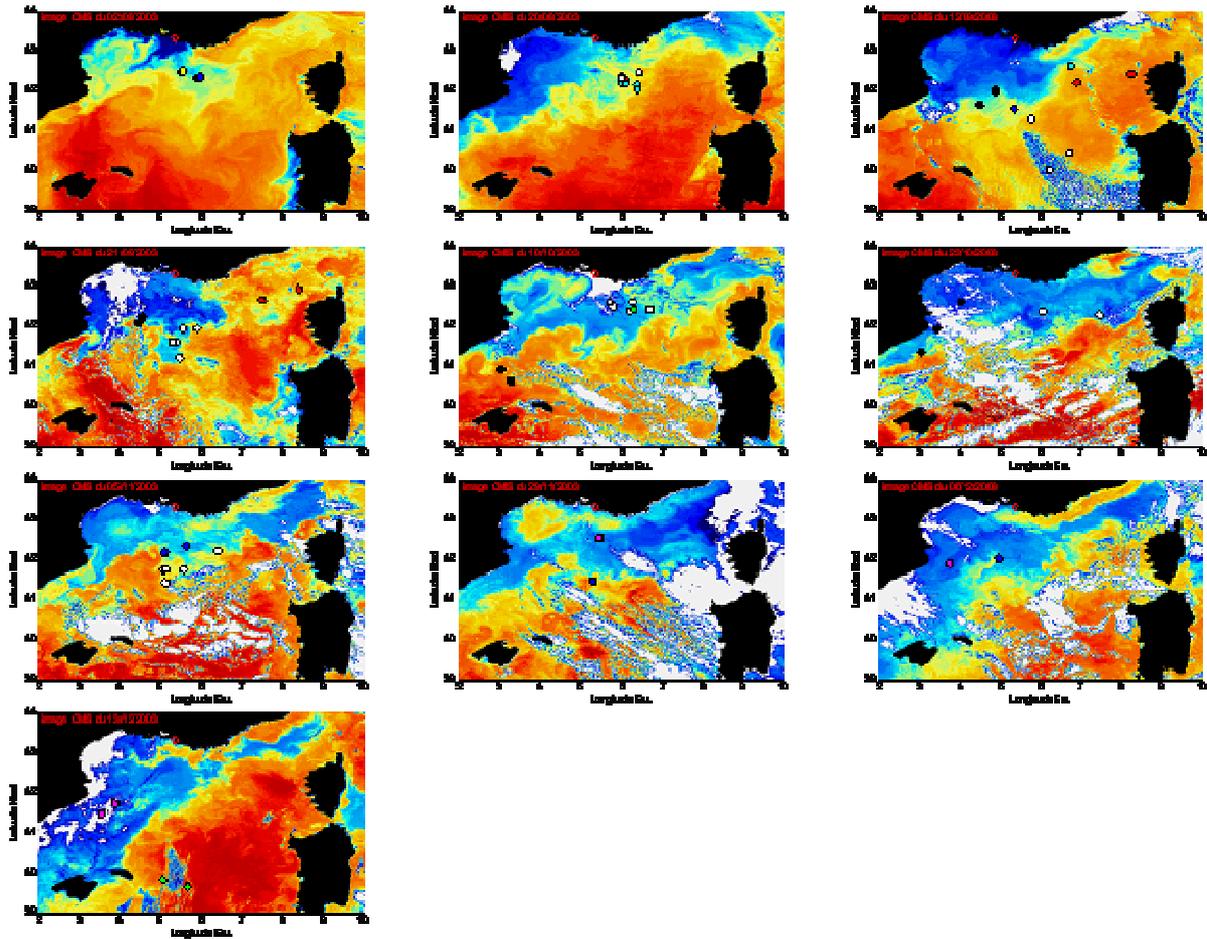


Fig. 2.32. Images de température instantanées et localisations Argos de la journée correspondante (± 1 jour, soit une fenêtre de 3 jours) de début août à mi-décembre (2 images par mois). Chaque couleur de localisation est attribuée à un individu.

L'analyse du positionnement relatif au centre et au bord des tourbillons, détecté par la méthode WA, indique que les rorquals communs étaient particulièrement localisés sur le bord des tourbillons pendant la période estivale (Nété=89, d'août à octobre, Fig. 2.33). Pendant la période hivernale (Nété=64, de novembre à avril), ils semblent être peu associés aux tourbillons. Les rorquals communs montrent ainsi un ajustement saisonnier à l'activité de moyenne échelle au sein même de leur zone préférentielle dans la partie Nord du Bassin Occidental. Dans cette analyse, seuls les tourbillons suivis sur 2 traces successives au minimum sont pris en compte pour éliminer les artéfacts.

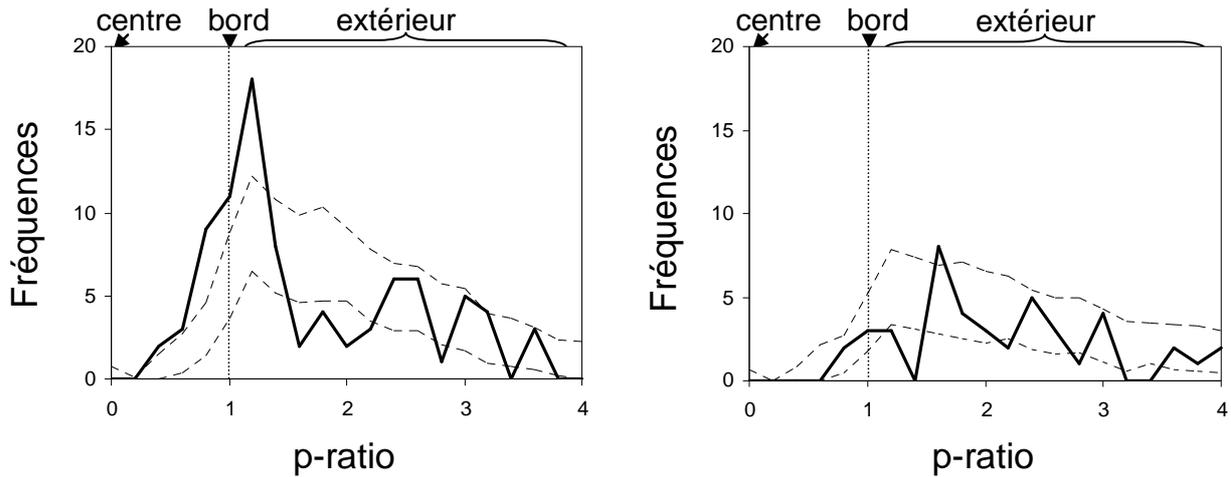


Fig. 2.33. Fréquence de la position des rorquals communs relativement aux tourbillons en trait plein. Les zones pointillées (représentant les fréquences moyennes \pm écart-types) sont issues des positions tirées aléatoirement dans la zone fréquentée par les rorquals communs. Les fréquences en dehors de la zone pointillée sont significativement différentes des fréquences aléatoires

3) Interactions des cétacés avec les processus océanographiques à submésoséchelle (filaments)

Les FSLE calculées pour chaque traversée (Fig. 2.27, 2.28 et 2.29, et les traversées en annexe 6) ont décrit l'activité filamentaire. Il semble qu'une proportion importante des observations de cétacés soit associée aux filaments. Ces filaments correspondent à des gradients de température et de salinité mesurés par le système TRANSMED (Fig. 2.27, 2.28 et 2.29, et les traversées en annexe 6). Comme le suggère la superposition des FSLE aux images de température et de concentration en chlorophylle (Fig. 2.34), les filaments indiquent la présence de zones frontales marquées. Les filaments intenses se retrouvent donc souvent aux bords des tourbillons.

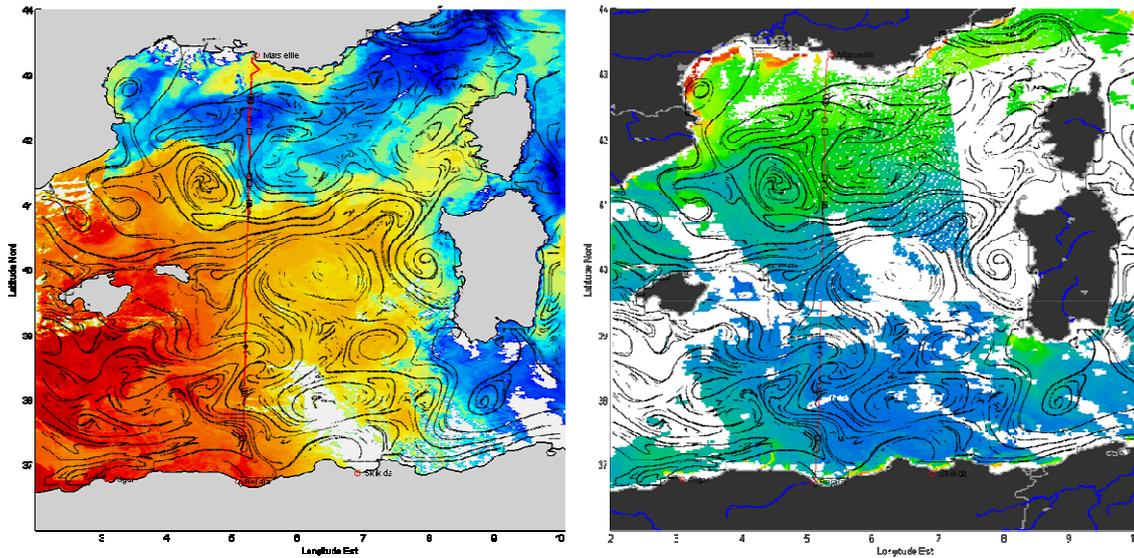


Fig. 2.34. FSLE superposées à une image de température (à gauche) et une image composite Nord/Sud de concentration en chlorophylle (à droite)

La figure 2.35 présente les fréquences cumulées des FSLE correspondants aux tirages aléatoires dans la zone préférentielle des rorquals communs (i.e. localisations simulées), et ceux correspondants aux localisations Argos. Les rorquals étaient fréquemment localisés au niveau de filaments marqués (FSLE plus élevés) en comparaison d'une distribution aléatoire (=simulée). Ceci montre une préférence des rorquals pour ces zones dynamiques de submésoséchelle.

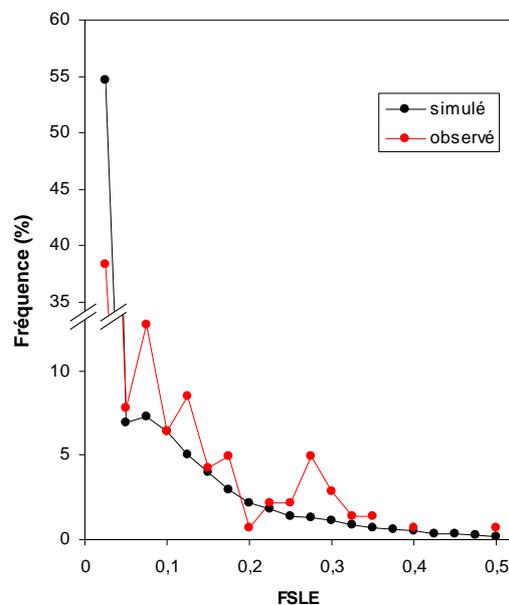


Fig. 2.35. Fréquence des valeurs de FSLE (en jour^{-1}) correspondant aux localisations des rorquals communs (=observé), et correspondant aux positions tirées aléatoirement dans toute la zone fréquentée par les rorquals communs (=simulé). Il est important de noter qu'il s'agit d'une échelle logarithmique.

La préférence des rorquals communs pour les filaments semble également présenter une variation saisonnière (Fig. 2.36). Pendant la période estivale, les rorquals sont retrouvés en partie sur des filaments particulièrement marqués (par des valeurs significativement supérieures à la moyenne) alors que cette tendance tend à disparaître en hiver. La diminution du nombre de données en hiver nous oblige cependant à une certaine prudence vis-à-vis de l'interprétation de ce résultat.

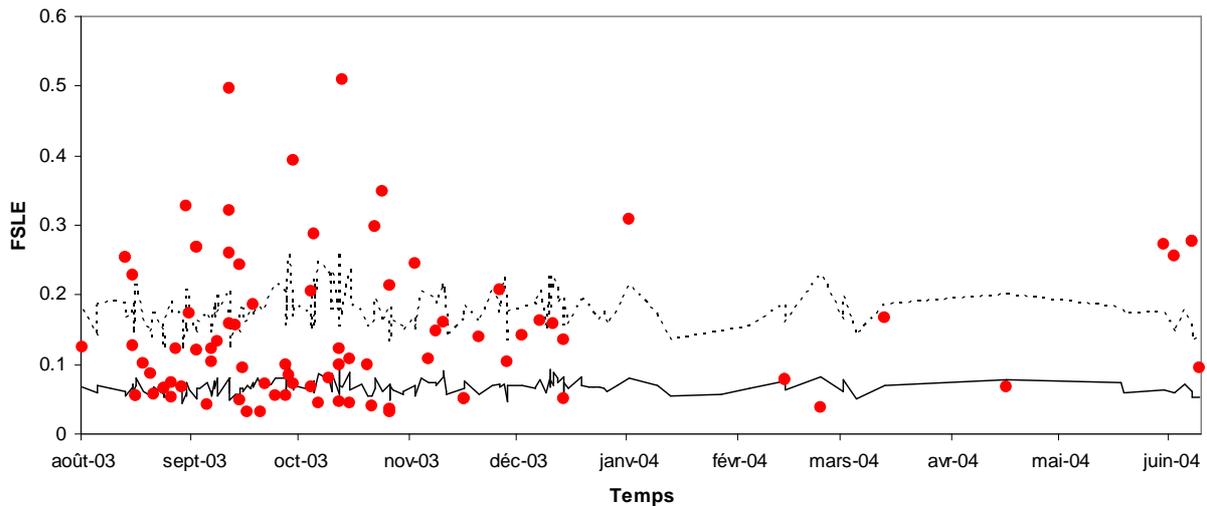


Fig. 2.36. Valeurs de FSLE (en jour⁻¹) correspondant aux localisations des rorquals communs (points rouges), et moyenne + écarts-types (trait plein + trait pointillé) des valeurs de FSLE correspondant aux positions tirées aléatoirement dans toute la zone fréquentée par les rorquals communs (=localisations simulées).

4) Combiner les interactions à différentes échelles pour modéliser les habitats, la distribution et l'abondance des cétacés

a. Modélisation des habitats des cétacés

Globalement, les résultats issus de la modélisation montrent que les fortes densités de rorquals communs et de dauphins bleu et blanc sont retrouvées à large échelle au niveau des ADT négatives, indicatrices du circuit antihoraire de la partie Nord du Bassin. A plus fine échelle, les cétacés sont situés dans des régions présentant des gradients élevés de paramètres physiques indicateurs d'un fort dynamisme.

Pour les rorquals communs, le modèle sélectionné inclut ainsi le paramètre temporel (période de l'année), l'ADT, la température, les gradients de températures et de chlorophylle ainsi que l'amplitude des courants. Les paramètres physiographiques (i.e. liés à la bathymétrie tels que la profondeur et la pente), habituellement utilisés pour ce type d'analyse, ne sont pas retenus (car non significatifs) par le modèle. La concentration en chlorophylle est également exclue du modèle. La figure 2.37 indique la forme des fonctions correspondantes aux covariables retenues dans le modèle. Les distances d'attentes faibles, indicatrices des fortes densités, sont présentes pour des zones froides, d'ADT négatives, de gradient de température élevé et de courants intenses. En revanche, la relation avec les gradients de chlorophylle est complexe, probablement en raison de la prise en compte de périodes de floraison, où les gradients sont importants, et de périodes oligotrophes, où les gradients sont faibles. A l'échelle du cycle annuel, les rorquals communs montrent une variation saisonnière nette avec de plus fortes densités rencontrées pendant l'été. Le pourcentage de la variance des données expliqué par le modèle est très élevé (81,8%).

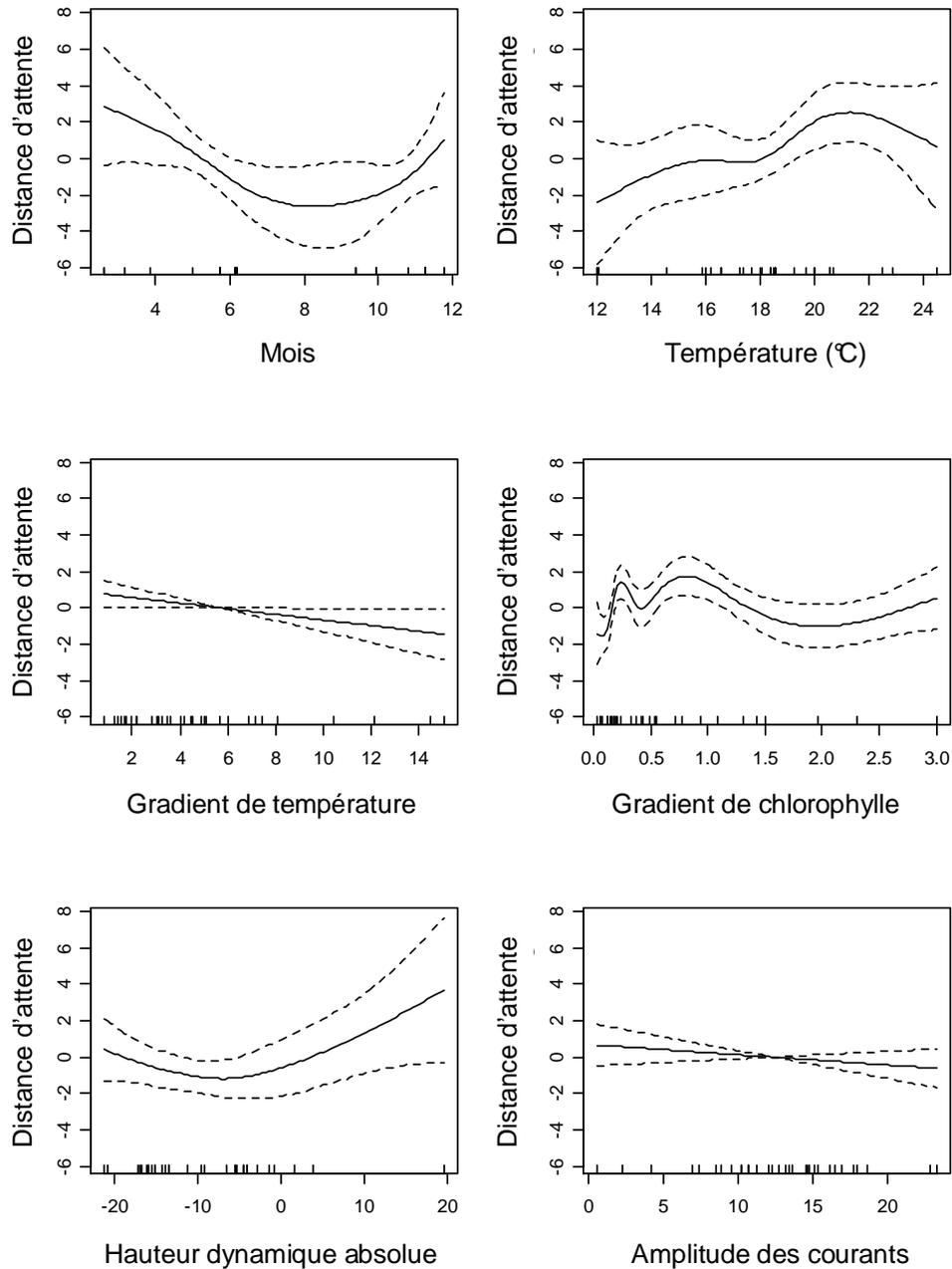


Fig. 2.37. Formes des fonctions de lissage des différentes covariables sélectionnées par le modèle. L'axe-y correspond aux distances d'attentes des rorquals communs. Les faibles distances d'attentes, i.e. les fortes densités de rorquals, sont identifiées par les valeurs inférieures à zéro. Les observations sont représentées par des traits le long de l'axe-x.

La validation de l'efficacité de prédiction a été réalisée en appliquant le modèle construit à partir des données d'observation de 2006-2007 au jeu de données indépendantes, issus du suivi Argos de rorquals communs de 2003-2004. En alimentant le modèle par les variables environnementales contemporaines à la période du suivi satellitaire, des cartes de

« prédictions » de densités ont pu être dessinées et comparées aux localisations Argos des rorquals. La figure 2.38 montre que la distribution des fréquences de densités prédites au niveau des localisations satellitaires de rorquals communs (en noir) est significativement différente (two-sample KS test, $P < 0.001$) de la distribution des fréquences de densités prédites dans toute la zone comprise entre 3°E et 6°E (correspondant à la zone échantillonnée lors des traversées, en gris). Cette comparaison indique que les localisations correspondent bien à des zones où les densités prédites sont relativement fortes, comme représenté sur une situation hebdomadaire par la carte (cf. annexe 1).

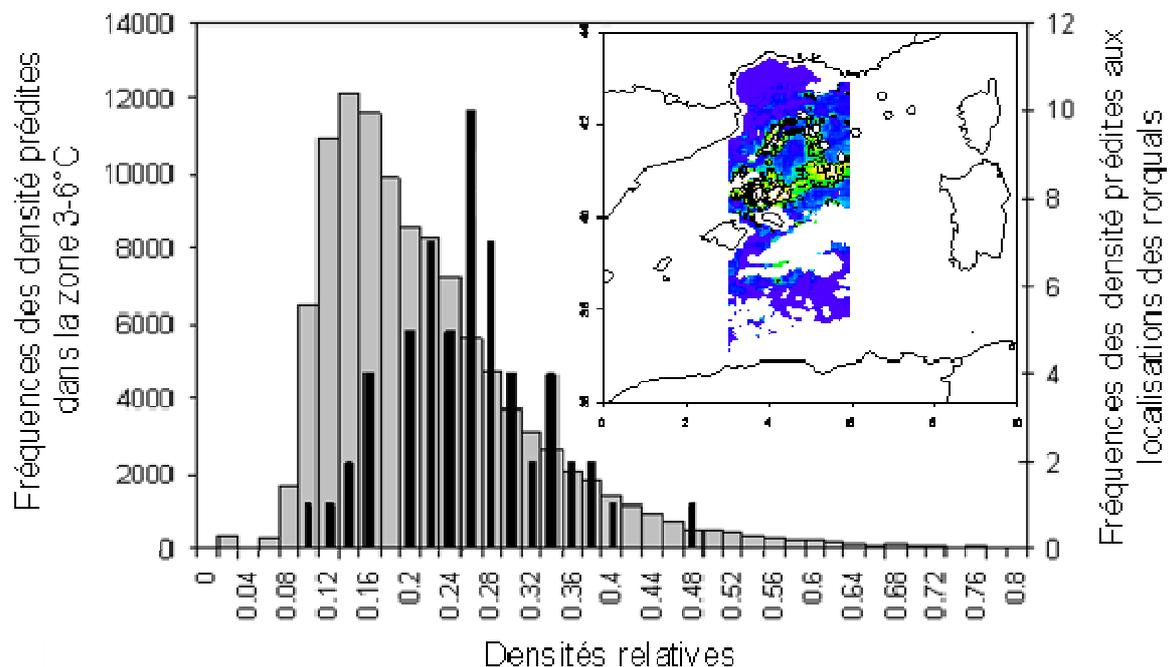


Fig. 2.38. Fréquence des densités prédites dans toute la zone (entre 3°E et 6°E) et pour toutes les périodes correspondant aux localisations satellitaires d'août à décembre 2003 (en gris), et fréquence des densités prédites correspondant aux localisations satellitaires (en noir). La carte représente une situation hebdomadaire de densités prédites avec les localisations correspondantes (cercles blancs).

Pour les dauphins bleu et blanc, le modèle sélectionné inclut l'ADT, les gradients de température et la concentration en chlorophylle. La figure 2.39 indique la forme des fonctions correspondantes aux covariables retenues dans le modèle. Les distances d'attentes sont faibles pour des zones productives et des gradients de température élevés, avec une préférence nette pour la zone de circulation cyclonique de la partie Nord. L'exclusion du paramètre temporel

(période de l'année) indique une absence de variations saisonnières, contrairement à ce qui a été obtenu pour les rorquals. Le pourcentage de la variance des données expliqué par le modèle est moins élevé que celui des rorquals communs (50,1%).

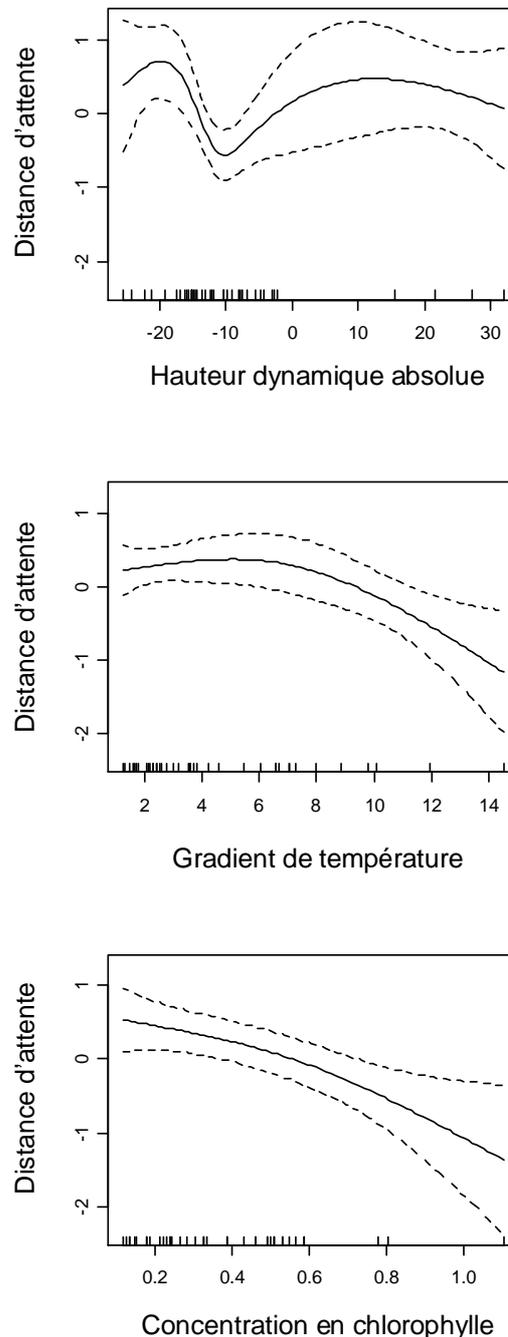


Fig. 2.39. Formes des fonctions de lissage des différentes covariables sélectionnées par le modèle. L'axe-y correspond aux distances d'attentes des dauphins bleu et blanc. Les faibles distances d'attentes, i.e. les fortes densités de dauphins, sont identifiées par les valeurs inférieures à zéro. Les observations sont représentées par des traits le long de l'axe-x.

b. Modélisation de la distribution et de l'abondance des cétacés

Aucune covariable de conditions environnementales n'a été retenue comme affectant la capacité de détection des rorquals communs et des dauphins bleu et blanc. Pour le rorqual commun, la taille de groupe attendue est estimée à 1,3 individus et la largeur de bande effective à 864 m. Pour les dauphins bleu et blanc, la taille de groupe attendue est estimée à 8,3 individus et la largeur de bande effective à 210 m.

L'abondance n'a été estimée que pour le dauphin bleu et blanc car notre période d'étude a tout juste précédé la résurgence d'une maladie causée par un Morbilivirus. Cette maladie touche les dauphins depuis l'été 2007. L'estimation d'abondance par la méthode de modélisation spatiale a déjà été testée en comparaison à la technique conventionnelle des transects en ligne (Gomez-Segura et al. 2006). Les estimations d'abondance ont été réalisées uniquement au mois d'août 2007 pour deux raisons; d'une part pour comparer nos résultats avec l'étude de référence existante sur la population de dauphins bleu et blanc (Forcada & Hammond 1998); d'autre part, la faible couverture nuageuse observée au mois d'août permet d'obtenir des images complètes du Bassin pour le modèle, c'est-à-dire une couverture spatiale complète des estimations de densités sur la bande située entre 3°E et 6°E (Fig. 2.40). Par l'intégration des densités dans cette zone, une abondance totale d'environ 38 000 (95% IC: 26 000-54 000) dauphins a ainsi pu être estimée. Les plus fortes densités sont situées au Nord des Baléares. En revanche, les densités du Golfe du Lion, au niveau du panache du Rhône, sont probablement surestimées en raison des concentrations très élevées de chlorophylle.

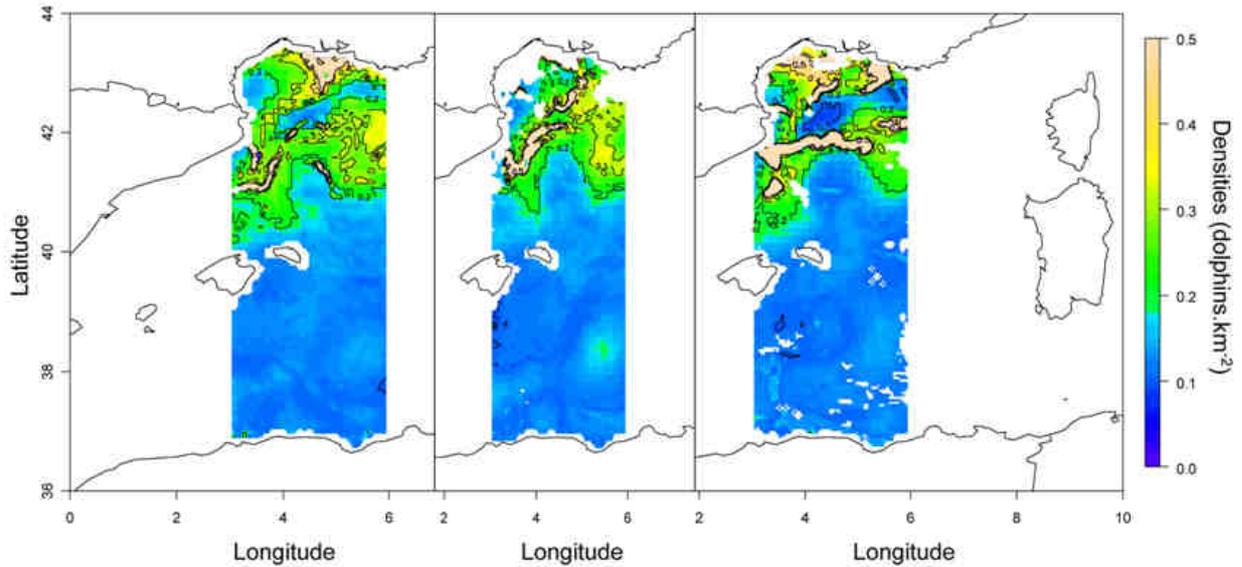


Fig. 2.40. Cartes de distribution des densités prédites de dauphins bleu et blanc pour 3 situations en août 2007. De gauche à droite: du 31/7/2007 au 2/8/2007, du 15 au 17/8/2007, et du 31/7/2007 au 2/9/2007. Les zones blanches entre 3 et 6° représentent la couverture nuageuse.

E. Discussion

1) La fidélité régionale, les mouvements saisonniers et les relations cétacés-environnement à large échelle

a. Les rorquals communs

A l'échelle du Bassin Occidental, les rorquals communs montrent une préférence marquée pour la partie Nord tout au long de l'année. La distribution estivale des localisations satellitaires et l'extension latitudinale des observations visuelles correspondent à la distribution estivale reportée par l'unique couverture globale du Bassin Occidental réalisée en 1991 (Forcada et al. 1996). Cette distribution se traduit dans le modèle par la relation avec les hauteurs dynamiques négatives indicatrices du circuit antihoraire de la partie Nord du bassin. La fréquentation de cette zone par les rorquals est une réponse aux importantes biomasses de krill, proie quasi-exclusive des rorquals en Méditerranée (e.g. Orsi Relini & Giordano 1992, Astruc 2005, Bentaleb et al. in press). Cette distribution correspond globalement aux relations obtenues par des études précédentes avec les paramètres physiographiques (fond, pente et

distance à la côte). En effet, les observations de rorquals correspondent toutes au large, en dehors du plateau continental et de la pente (e.g. Zanardelli et al. 1992, Gannier 1995, Forcada et al. 1996, Azzelino et al. 2008). La relation avec les eaux relativement froides, également rapportée en mer Ligure (Panigada et al. 2008), peut s'interpréter comme un habitat du krill en Méditerranée pour des raisons physiologiques. En effet, la présence du krill, *Meganyctiphanes norvegica*, en Méditerranée correspond à sa distribution la plus méridionale dans l'hémisphère Nord (Labatt & Cuzin-Roudy 1996). En plus d'une forte production, le krill trouverait des conditions physiologiques favorables dans les eaux plus froides de la partie Nord du Bassin.

A l'échelle d'un cycle annuel, les densités de rorquals issues du modèle montrent une nette variabilité saisonnière. Cette tendance, confirmée par les suivis satellitaires, indique une distribution estivale agrégée (fortes densités) et septentrionale, et une distribution hivernale dispersée (faibles densités), mais toujours dans la partie Nord du Bassin. Cette variation saisonnière de la distribution des rorquals correspond à celle de la position du front Nord-Baléares qui fixe la limite Nord du réservoir d'AW. En effet, le front Nord-Baléares, qui occupe une position relativement septentrionale pendant l'été, est poussé vers le sud par les vents pendant l'hiver (Lopez-Garcia et al. 1994, Millot & Taupier-Letage 2005). De plus les rorquals modulent leur vitesse en fonction de la saison. Des vitesses faibles en été caractériseraient une activité alimentaire. L'augmentation de la vitesse en hiver indiquerait un changement d'activité orienté vers le déplacement des animaux, possiblement pour l'activité de reproduction. Le rorqual qui a quitté la Méditerranée fait exception à ce cycle saisonnier. Une fois sorti par Gibraltar, il a en effet fortement ralenti sa vitesse de nage pour séjourner un mois dans une région en Atlantique, probablement pour s'alimenter. En effet, cette région est une ancienne zone de chasse au rorqual commun où les animaux venaient se nourrir en nombre (Bentaleb et al. sous presse).

Nos résultats apportent, par conséquent, des éléments de réponse sur les mouvements saisonniers des rorquals communs de Méditerranée Occidentale. Ils infirment l'hypothèse proposée au début de la thèse, selon laquelle les rorquals migreraient en réponse aux floraisons différées entre la partie Nord et Sud du Bassin pour profiter successivement des conditions trophiques favorables des 2 zones. Cependant, un suivi télémétrique de rorqual, quittant la Méditerranée, et quelques observations de rorquals dans le sous-bassin Algérien témoignent également de mouvements hors de la partie Nord du Bassin. En utilisant une

approche isotopique (appliquée sur les fanons des rorquals échoués) permettant de connaître les zones fréquentées, Bentaleb et al. (sous presse) ont estimé que 20% des rorquals quittent saisonnièrement la Méditerranée. A cela s'ajoute les observations rapportées au sud du Bassin en hiver à Lampedusa, au sud de la Sicile (Canese et al. 2006). Nous proposons donc le schéma selon lequel la majeure partie des rorquals montre une fidélité annuelle à la zone Nord du Bassin Occidental selon un schéma de distribution agrégée en été et dispersée en hiver. Cependant, des mouvements saisonniers à l'extérieur ou à l'intérieur de la Méditerranée, ou bien encore quelques individus présents au Sud du Bassin, semblent concerner une proportion mineure de la population.

b. Les dauphins bleu et blanc

Les densités obtenues de dauphins bleu et blanc ne présentent pas de variation saisonnière. L'absence de tendance saisonnière chez ces dauphins a également été observée au large des côtes espagnoles, dans la zone côtière centrale (du Golfe de Valence jusqu'au sud de Carthagène, Gómez de Segura et al. 2006). A l'inverse, la zone Ligure est moins fréquentée par les dauphins pendant l'hiver (Laran & Drouau-Dulau 2007). La zone Ligure serait principalement une zone d'alimentation estivale. Il semble donc que les dauphins utilisent de façon contrastée les différentes zones du Bassin Occidental. En raison de la stabilité des densités, la zone au sud du Golfe du Lion présenterait des conditions trophiques favorables pour les dauphins à l'année. Les conditions dynamiques de la zone juste au sud du Golfe du Lion, particulièrement pendant l'hiver (convection, upwellings, échanges avec le Golfe du Lion), permettraient le maintien d'une production suffisamment élevée pour que les dauphins trouvent des proies (poissons et céphalopodes) toute l'année. Ces conditions ne seraient pas remplies dans la mer Ligure en hiver. Par ailleurs, la relation avec les eaux froides est absente chez les dauphins, probablement car elles ne reflètent pas l'habitat de leur proie, différent de celui des rorquals communs. Ces interprétations restent largement hypothétiques en raison du manque important de connaissances sur les proies (céphalopodes) des dauphins.

Le modèle spatial obtenu pour les dauphins bleu et blanc a permis d'estimer leur abondance, i.e. 38 000 individus dans la bande traversant le Bassin Occidental entre 3 et 6°E au mois d'août 2007. Celle-ci est plus élevée de 42% par rapport à l'étude de référence de Forcada & Hammond (1998), qui a estimé 22 000 dauphins bleu et blanc dans cette bande, à partir de la couverture globale du bassin réalisée en 1991. Les densités de dauphins calculées

(0,38 dauphin.km⁻²) sont en revanche assez similaires à celles rapportées dans d'autres régions du Bassin Occidental, en mer Ligure en été (i.e. 0.56; Gannier 1998) ou dans la zone du Golfe de Valence jusqu'au sud de Carthagène (i.e. 0.49; Gómez de Segura et al. 2006). Ces chiffres indiquent que les effectifs de dauphins bleu et blanc ont augmenté depuis 1991. Cependant, les populations de dauphins étaient déjà diminuées en 1991 puisque l'échantillonnage avait suivi l'épisode épidémique de Morbilivirus en 1990 (Aguilar & Raga 1993). Or l'échantillonnage que nous avons réalisé en 2006-2007 précède de façon fortuite une résurgence du Morbilivirus au cours de l'été 2007 (Raga et al. 2008). Par conséquent, l'abondance estimée par la modélisation montre une augmentation de la population suite à l'épisode de 1990, i.e. un indice de rétablissement de la population. Elle donne également la situation des effectifs juste avant la résurgence épidémique de l'été 2007 (cf. annexe 2).

2) Distribution des cétacés et relations avec les structures (sub)mésoéchelle en Méditerranée Occidentale

Les zones frontales générées par les tourbillons et les filaments influencent la distribution des rorquals et des dauphins. Les tourbillons les plus importants du Bassin se rencontrant surtout dans la partie Sud, et les densités de cétacés étant largement plus faibles dans cette même partie Sud, on comprendra que les relations sont donc plus particulièrement établies dans la partie Nord, où se trouve la majorité des cétacés. L'association des rorquals communs avec le bord des structures tourbillonnaires traduit une préférence pour les zones dynamiques marquées par des courants importants et des zones frontales. Dans le sous-bassin Algérien, les cétacés sont le plus souvent associés au bord des tourbillons (par exemple le tourbillon 07-1) et du courant Algérien. Viale & Frontier (1994) avait également proposé l'influence des structures mésoéchelle sur la distribution des prédateurs (cétacés, requins, tortues) dans cette zone. Les dauphins communs, présents uniquement dans la partie méridionale du sous-bassin Algérien, ont été observés soit très proches de la côte, soit plus au large, au bord du courant Algérien. Ceci s'explique par la distribution relativement côtière de ce cétacé (Aguilar 2000). Dans la zone du Golfe du Lion, s'étendant au sud jusqu'à 42°N, Royer et al. (2005) ont montré que les thons rouges présentaient une distribution hétérogène. Ces auteurs ont attribué leurs observations à la présence de zones frontales pendant la période d'alimentation estivale des thons. Il est probable que ces zones frontales soient associées au bord du courant Nord ou au bord des cellules d'upwellings liées au Mistral. La relation avec des zones frontales a également été observée chez le thon Atlantique et Pacifique (Lutcavage

et al. 2000, Inagake et al. 2001). Les observations de cachalot, odontocète se nourrissant de céphalopodes comme les dauphins, effectuées dans la partie Nord du Bassin Occidental de la mer Ligure aux Baléares seraient aussi associées aux zones frontales (définies par un gradient supérieur à $0,1^{\circ}\text{C.km}^{-1}$, Gannier & Praca 2007). Dans le Golfe du St-Laurent, les grands rorquals sont liés à des zones frontales pendant leur période d'alimentation. Ces fronts sont très marqués en raison de remontées régulières d'eau d'origine polaire (Doniol-Valcroze et al. 2007).

Les séries temporelles de relations des rorquals avec les courants et les tourbillons ont révélé une évolution de ces associations au cours d'un cycle annuel. Ces séries temporelles, issues des suivis satellitaires et des observations visuelles, montrent que le lien avec les courants est particulièrement marqué pendant l'été. Pendant cette période, les rorquals recherchent intensément les agrégations de krill. Cette relation diminue à l'approche de l'hiver, suggérant un changement de l'activité des rorquals et un arrêt d'une activité alimentaire intense (pour une variation temporelle de la stratégie alimentaire, cf. Boyd 1996, Charrassin & Bost 2001). En hiver, les rorquals ne seraient alors plus à la recherche des concentrations de krill les plus denses. Cette variation saisonnière des relations avec les structures mésoéchelle est concordante avec les variations saisonnières de distribution. Il faut cependant être prudent sur l'interprétation de ces séries temporelles en raison de la diminution des données obtenues pour la période hivernale, en particulier pour les suivis satellitaires.

3) Eléments de validation et problèmes de la méthode de détection et de suivi automatique des « Winding Angle » (WA) appliquée à la Méditerranée Occidentale

L'étude des phénomènes de mésoéchelle est souvent réalisée par l'utilisation de l'imagerie satellitaire thermique à haute résolution. En vue d'étudier les relations entre les phénomènes physiques issues des données des satellites et la distribution des animaux sur de longues périodes, l'analyse de ces images devient rapidement considérable en raison du nombre d'images disponibles (plusieurs par jours). L'utilisation de méthodes automatiques et objectives est rapidement devenue indispensable. En revanche, si les méthodes automatiques se sont révélées adaptées aux analyses présentées dans cette thèse, la comparaison avec les images thermiques a permis de mettre en évidence quelques problèmes de détection/suivi, en particulier pour la méthode WA appliquée à la Méditerranée. Cette méthode des WA n'a pour

le moment été testée qu'en domaine océanique (en particulier en comparaison de la méthode OW qui a tendance à surestimer le nombre de tourbillons, Chaigneau et al. sous presse). Dans le Bassin Occidental, un biais semble concerner la détection de la bordure des tourbillons situés le long de la côte, dans le cas où ceux-ci présentent des dimensions asymétriques avec un centre près de la côte. La somme angulaire des vecteurs courants autour de ce centre devant être égale à 360° , la bordure sera plus proche que celle montrée par les images thermiques. C'est le cas des tourbillons le long de la côte Algérienne. De plus, au vue des connaissances actuelles et des schémas acceptés (Milot & Taupier-Letage 2005), il n'existe pas de tourbillons cycloniques analogues aux tourbillons anticycloniques. En effet les tourbillons cycloniques observés sont des phénomènes secondaires, de dimension ($\sim 10\text{km}$) et de durée de vie réduites (1- 2 semaines), comme les tourbillons cycloniques de cisaillement observés dans le sous-bassin Algérien, ou en liaison avec la formation d'eau dense (Lévy et al 1998).

CHAPITRE III

LES MANCHOTS ROYAUX DE CROZET

A. Les manchots royaux de Crozet et l'environnement physique et biologique de l'Océan Austral

1) L'Océan Austral

a. Circulation de l'Océan Austral et les grands fronts

L'Océan Austral a été défini par Deacon (1933) longitudinalement par la combinaison des parties Sud des océans Indien, Atlantique et Pacifique, et latitudinalement par son extension du front subtropical au continent Antarctique (Fig. 3.1). Il en résulte une masse d'eau représentant 20% de l'Océan Mondial. Sa spécificité provient du fait qu'il ne présente pas de barrière continentale comme les autres océans. Sa principale caractéristique est donc la présence du courant Antarctique circumpolaire (ACC), un courant intense circulant d'Ouest en Est sans obstacle, à l'exception d'un resserrement bathymétrique formé par la péninsule Antarctique et la pointe de l'Amérique du Sud. L'Océan Austral se décompose latitudinalement en différentes masses d'eau séparées par des fronts. Trois grands fronts se distinguent ainsi du Nord au Sud (Fig. 3.1): le front subtropical (FST), le front subantarctique (FSA) et le front polaire (FP). Le FST constitue la limite Nord de l'ACC (Orsi et al. 1995) et de l'Océan Austral (d'après la définition de Deacon 1933). Plus au Sud, le FSA correspond à la limite Sud des eaux subantarctiques et se définit par l'isotherme de surface de 8°C (Park et al. 1993, Orsi et al. 1995). Au Sud du FSA, le FP correspond à la limite Nord des eaux antarctiques et se définit par l'isotherme de 2°C à 200m. Cette signature profonde correspond à une isotherme de 5°C en surface pendant l'été (Park et al. 1993, Park et al. 1998).

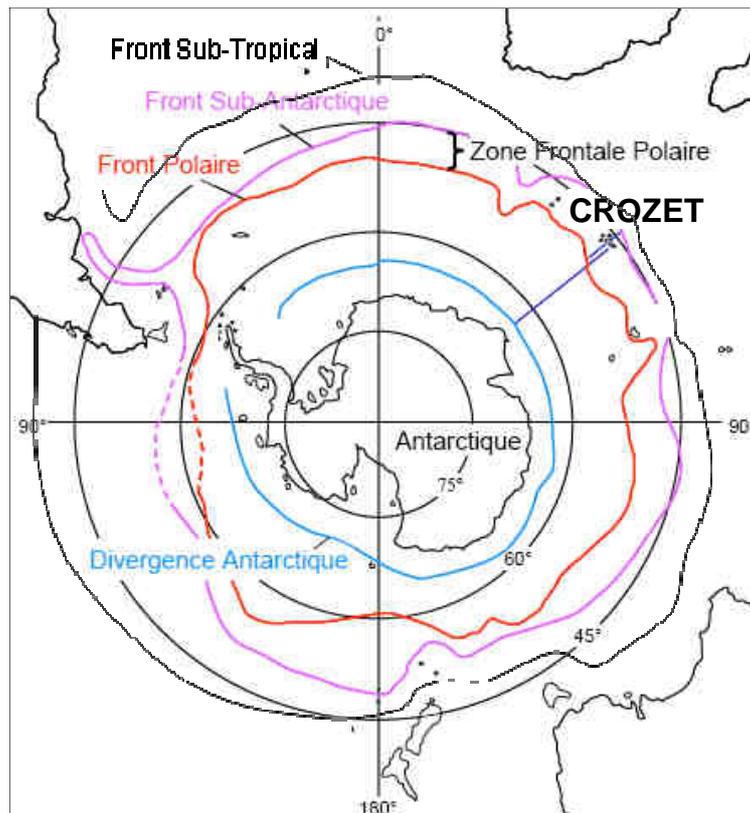


Fig. 3.1. Carte de l'Océan Austral et des principaux fronts (d'après Belkin & Gordon 1996, Park & Gambéroni, 1997, Charrassin et al. 1999)

b. L'activité tourbillonnaire de l'Océan Austral

Les données satellitaires témoignent d'une forte activité mésoéchelle tout le long de l'ACC (Fig. 3.2). Ces tourbillons sont suspectés de jouer un rôle essentiel dans le transport de chaleur (Morrow et al. 2004). Bien que la jonction du FSA et du FST, associé au courant de retour des Aiguilles, génère l'activité mésoéchelle la plus marquée de l'hémisphère Sud, le FP est une zone présentant une activité tourbillonnaire importante (Fig. 3.2 et 3.3).

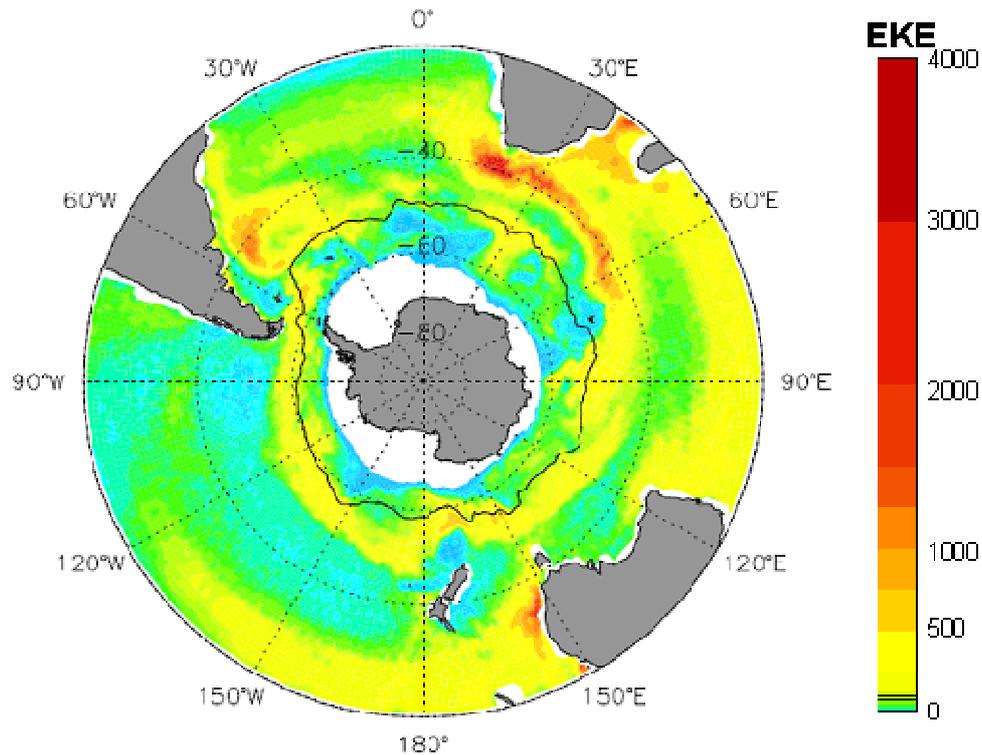


Fig. 3.2. Energie cinétique tourbillonnaire (Eddy kinetic energy, EKE) moyenne (en $(\text{cm/s})^2$) estimée à partir de l'altimétrie, et FP représenté par le trait noir (tiré de Screen & Gillett 2008)

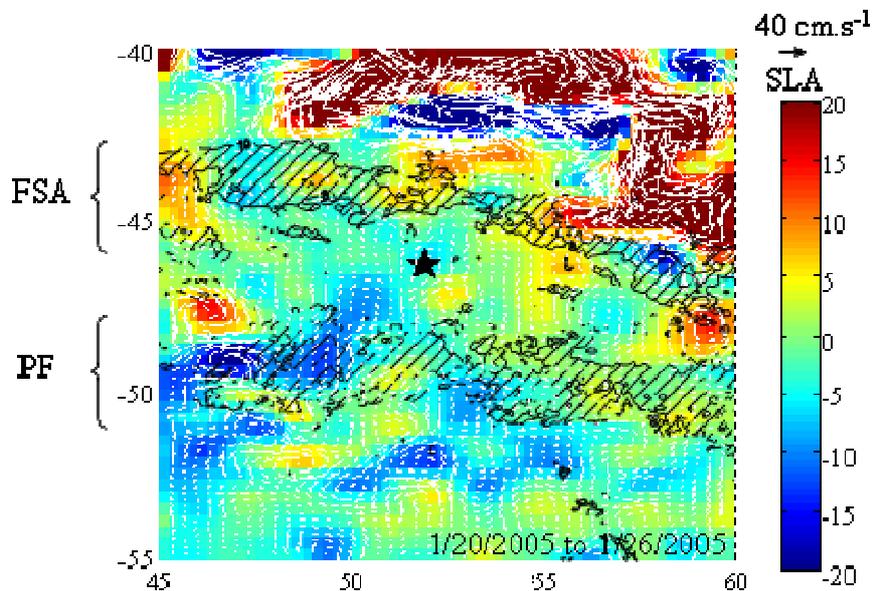


Fig. 3.3. Situation dynamique hebdomadaire dans la région de Crozet. Les fronts subantarctique (FSA) et polaire (FP), représentés en zones hachurées, sont définis respectivement par les isothermes de surface 8-11°C et 4-5°C (d'après Park et al. 1993). Crozet est représenté par l'étoile.

2) Milieu trophique de l'Océan Austral

L'Océan Austral est caractérisé par un paradoxe unique; il présente de faibles concentrations en chlorophylle malgré des nutriments abondants, en particulier les nitrates et les phosphates (« high nutrient and low chlorophyll paradox »; pour une revue cf. de Baar 1994). Cette faible production primaire a été attribuée à la conjonction d'une disponibilité limitée en fer (e.g. Martin et al. 1990, de Baar et al. 1995, Blain et al. 2007), des conditions de lumière défavorables dues à un mélange profond (e.g. Tranter 1982, Sakshaug et al. 1991), une limitation en silice (Tréguer & Jacques 1992, Sullivan et al. 1993), et une forte pression de broutage (Smetacek et al. 1990). Les zones frontales sont cependant des régions présentant globalement une production biologique supérieure aux zones inter frontales. Les petits poissons pélagiques (les myctophidés) présentent des biomasses élevées au niveau des fronts, notamment au niveau du FP (Pakhomov et al. 1996)

Au niveau du FP, la production primaire est associée à l'instabilité de moyenne échelle (Abbott et al. 2001, Strass et al. 2002). Une explication mise en avant serait la mise à disposition des nutriments en surface, où les conditions de lumière sont favorables, par le mélange verticale associé aux tourbillons. Les grands fronts (FSA et FP) sont des régions très énergétiques où règnent alors une activité intense de moyenne échelle (Fig. 3.2 et 3.3), stimulant la production biologique (Fig. 3.4) et jouant un rôle important dans les bilans de carbones (Strass et al. 2002).

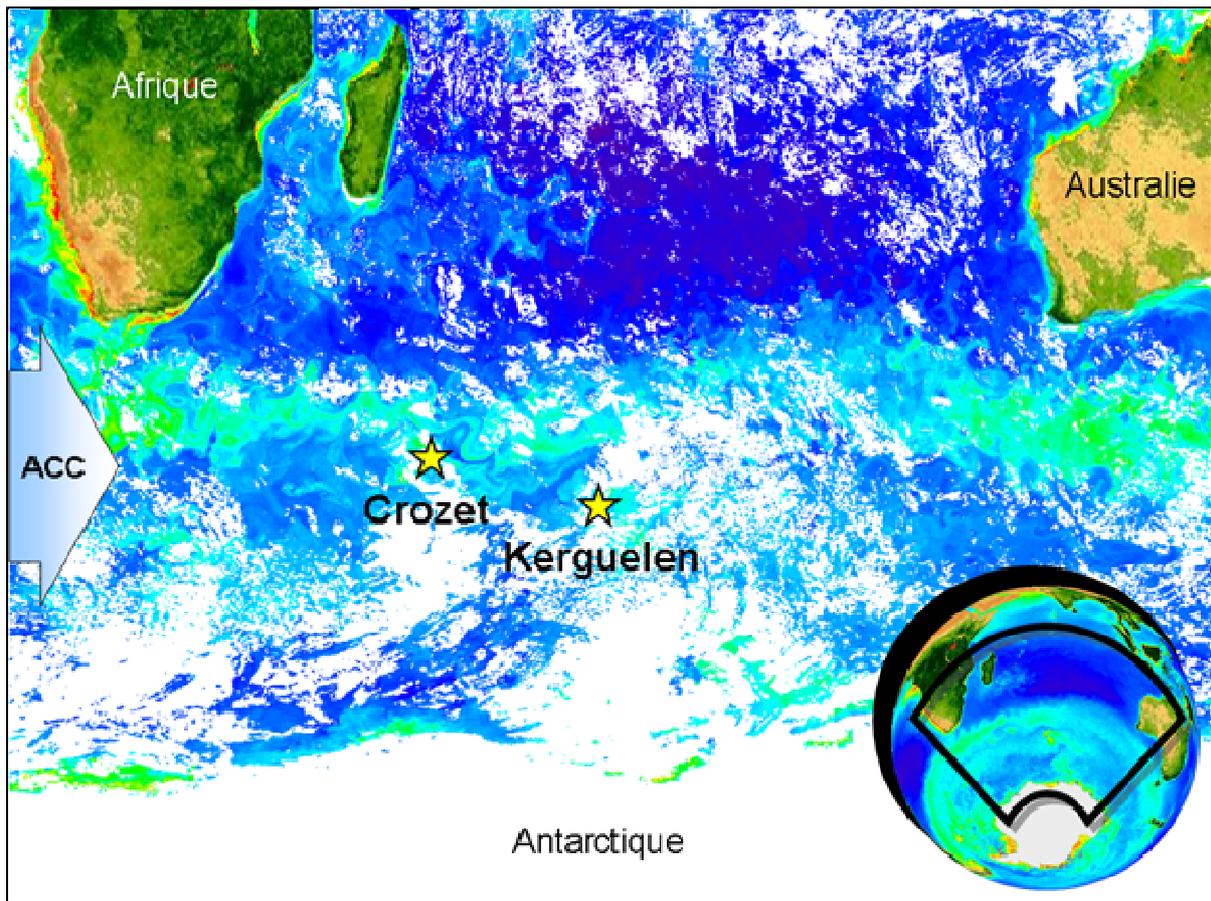


Fig. 3.4. Concentration en chlorophylle (croissante du bleu au rouge) dans la partie indienne de l'Océan Austral, la dernière semaine de février 2008. L'ACC représente le courant circumpolaire Antarctique, et les zones blanches représentent les nuages. (Image MODIS)

3) Le manchot royal de Crozet

Les manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) vivent en colonies (pour la mue et la reproduction) sur les îles subantarctiques entre 45° et 56°S. La principale population mondiale se trouve à Crozet, avec environ un million de couples reproducteurs (soit 2/3 des effectifs mondiaux, Woehler 1995), et consomme annuellement un million de tonnes d'organismes marins (Guinet et al. 1996). L'archipel Crozet, situé dans le Sud Ouest de l'Océan Indien (île de la Possession: 51°45' E, 46°25'S, Fig. 3.1 et 3.4), est localisé dans la zone polaire frontale, délimité au Nord par le FSA et au Sud par le FP.

La reproduction du manchot royal se divise en 3 périodes (Weimerskirch et al. 1992). Pendant la première période d'incubation, les partenaires se relaient tour à tour, l'un jeûne et couve l'œuf tandis que son partenaire s'alimente en mer pour reconstituer ses réserves énergétiques. L'incubation a lieu au début de l'été (décembre et janvier, Fig. 3.5). Une fois

l'œuf éclos, les manchots entrent dans la deuxième phase : l'élevage, où les adultes gardent le poussin (Fig. 3.5). Pendant cette phase, ils vont devoir s'alimenter activement en mer pour reconstituer leurs propres réserves énergétiques et rapporter de la nourriture au poussin (jusqu'à 4kg). Cette période s'étale de février à mars, jusqu'à l'émancipation thermique du poussin. Celle-ci constitue le début de la troisième phase de la reproduction pendant laquelle les poussins se rassemblent en crèche au sein de la colonie. Pendant cette période, les deux parents participent simultanément à l'alimentation de leur poussin.

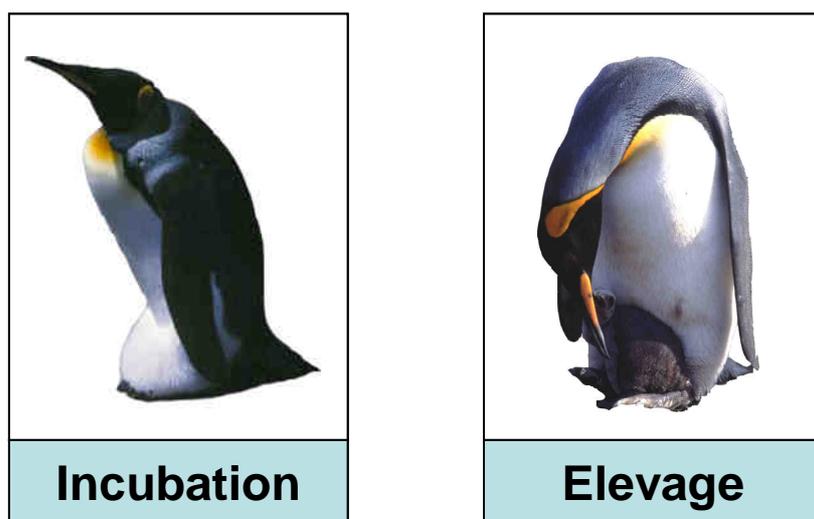


Fig. 3.5. Manchot royal, en incubation (œuf sous la poche ventrale) et en élevage du poussin

Le suivi satellitaire des manchots, réalisé pendant leur voyage en mer au cours de cette période de reproduction, a permis de mettre en évidence une stratégie de recherche alimentaire bien définie (Fig. 3.6). Bien que quelques individus se dirigent vers le FSA, la très large majorité des manchots partent vers le Sud, avec une zone de recherche alimentaire active correspondant au FP (Bost et al. 1997, Guinet et al. 1997, Charrassin & Bost 2001). De même que le suivi Argos des animaux a mis en évidence une préférence pour cette structure frontale, des enregistreurs de plongées y ont également révélé une activité de plongées nettement plus intense (Charrassin & Bost 2001, Bost et al. *en preparation*). Ce choix pour le FP plutôt que le FSA a été attribué à la disponibilité des proies (Guinet et al. 1997). En effet, les manchots royaux se nourrissent de poissons pélagiques, les myctophidés (Cherel et al. 1993) que l'on retrouve en abondance au niveau des deux fronts (Pakhomov et al. 1996). Cependant, les manchots semblent devoir plonger moins profondément au niveau du FP, par

rapport au FSA, pour trouver leurs proies. Cette minimisation de la contrainte énergétique associée à la recherche alimentaire semble ainsi orienter le comportement en mer de ces animaux. De plus l'activité de plongée des manchots royaux se concentre pendant la journée (Pütz et al. 1998, Bost et al. 2002, Charrassin et al. 2002). Leur profondeur de plongée est alors liée à la thermocline, ce qui suggère une concentration des proies au niveau de cette structure hydrologique (Charrassin & Bost 2001).

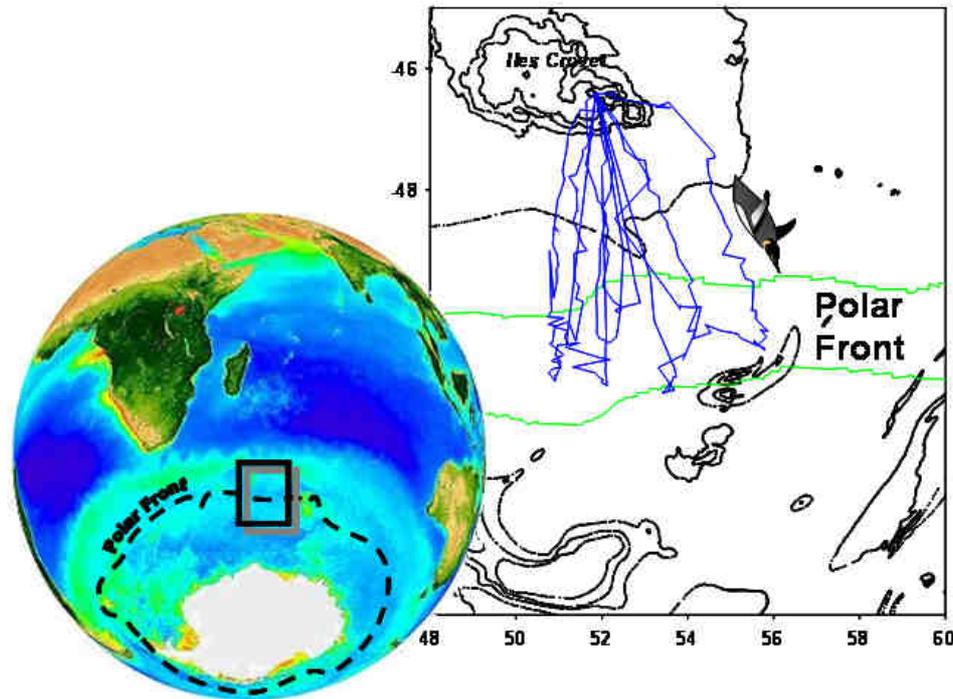


Fig. 3.6. Trajets de manchots royaux (en bleu) de Crozet au Front Polaire.

L'analyse des comptages de la population reproductrice de l'île de la Possession depuis les années 1960 a montré une rapide augmentation des effectifs, particulièrement dans les années 1980 (Fig. 3.7). La stabilisation de la population à la fin des années 1980 a été attribuée au processus de densité-dépendance (Delord et al. 2004), qui est un facteur de limitation intrinsèque de la taille de la population. La capacité d'accueil par l'environnement limite également la taille de la population. Une forte chute intervient dans la 2^{ème} partie des années 1990, dont l'origine proposée est une anomalie environnementale pour le moment inconnu. Après être restée à un niveau relativement bas, la population semble augmenter à nouveau depuis 2002.

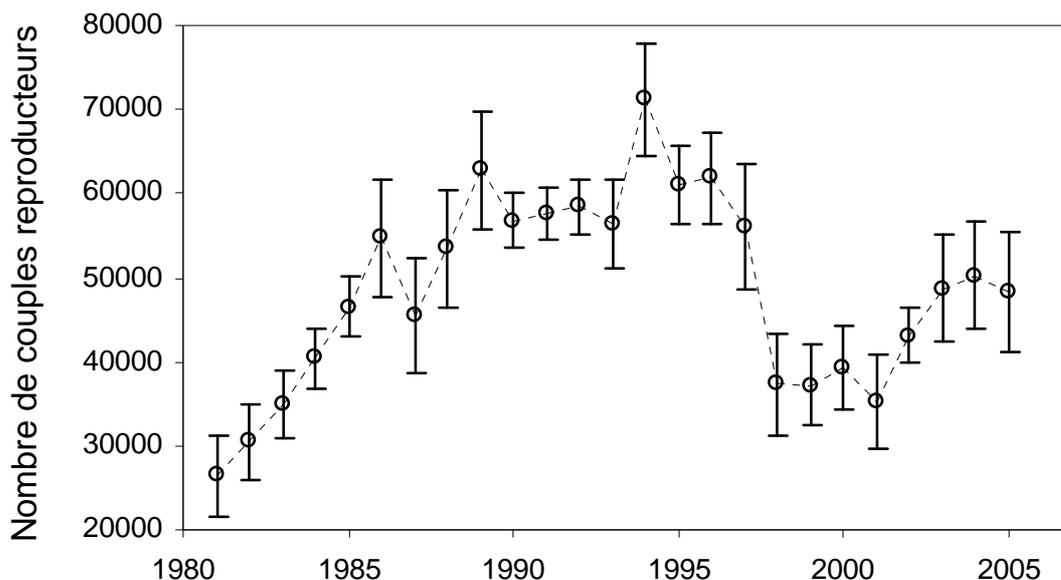


Fig. 3.7. Nombre de couples reproducteurs de la population de manchots royaux à Crozet (combinant les effectifs des 2 grandes colonies de l'île de la Possession)

B. Les données

1) Les données océanographiques satellitaires

a. Les images de température et de concentration en chlorophylle

La télédétection et l'utilisation des images de température et de concentration en chlorophylle ont été détaillées dans le chapitre II §B-1-a. La température de surface de la mer (SST) provient de l'imagerie satellitaire NOAA/AVHRR et MODIS. La résolution spatiale est de 9km. La résolution temporelle est hebdomadaire (composite hebdomadaire) en raison d'une couverture nuageuse quotidienne trop importante dans l'Océan Austral. La limite Nord du Front Polaire est définie par l'isotherme 5°C et la limite Sud est définie par l'isotherme 4°C (Park et al. 1993, Park et al. 1998).

Les fronts mésoéchelle sont identifiés par l'intermédiaire des gradients de SST. Pour ceci, une fenêtre glissante de 5x5 pixels appliquée sur les images de SST permet de calculer la pente (%):

$$\text{pente} = \sqrt{\left(\frac{\delta SST}{\delta x}\right)^2 + \left(\frac{\delta SST}{\delta y}\right)^2} \times 100$$

Où x est la longitude et y est la latitude. Un filtre passe-bas Gaussien, calculé sur une fenêtre glissante de 3x3 pixels, a ensuite été appliqué sur les pentes pour retirer le bruit de haute fréquence. Ceci permet de lisser les structures frontales

b. Les données altimétriques

L'anomalie de hauteur de la mer (SLA) a été utilisée comme indicateur de la circulation tourbillonnaire (cf. encadré sur le principe de l'altimétrie, Chapitre II §B-1-b). A partir des données altimétriques, et en ne considérant que la balance entre la force de Coriolis et le gradient de pression, il est possible de calculer les composantes (\bar{u} , \bar{v}) des courants géostrophiques:

$$\bar{u} = -\frac{g}{f} \frac{\partial(SLA)}{\partial y}$$

$$\bar{v} = \frac{g}{f} \frac{\partial(SLA)}{\partial x}$$

Où g est l'accélération causée par la gravité, f est le paramètre de Coriolis, et ∂x et ∂y sont les distances sur l'axe Est-Ouest et Nord-Sud. La vitesse géostrophique v_θ , correspondant à l'amplitude des courants, est obtenue par la somme vectorielle: $v_\theta = \sqrt{\bar{u}^2 + \bar{v}^2}$. Les analyses ont été réalisées à partir de cartes hebdomadaires de SLA de 0,3° de résolution.

2) Le suivi télémétrique des manchots royaux

Les trajets en mer des manchots ont été étudiés depuis 1992 à l'aide de balises Argos. Contrairement au suivi des rorquals communs dont l'objectif était de connaître les grands déplacements saisonniers, le suivi des manchots royaux de Crozet avait pour but de connaître leurs mouvements et leurs zones d'alimentation sur des trajets relativement courts. Les manchots étant suivis sur environ 2 semaines, la contrainte n'était pas la durée des batteries et l'acquisition des localisations a alors été beaucoup plus soutenue. L'intervalle de transmission

était de 45s avec une période active/inactive de 6h. L'appareil pèse 208g, soit 1,8% du poids de l'animal.

Afin de minimiser l'impact sur le succès de la reproduction, les manchots étaient capturés sur la plage à leur départ en mer, suite à la relève du partenaire sur l'œuf ou le poussin. Pour réduire le stress de la manipulation, lors de la pose de l'équipement, un capuchon opaque était posé sur la tête de l'animal. La balise (PTTs; model Kiwisat 101, Sirtrack Ltd., Havelock North, New Zealand) était attachée dans le bas du dos des oiseaux (Fig. 3.8) de manière à limiter son impact sur l'hydrodynamisme (Bannasch et al. 1994). Pour les mêmes raisons, l'appareil est profilé et courbé pour épouser la forme du dos de l'animal. Les appareils étaient collés sur les plumes avec de la résine à prise rapide époxy et renforcés au moyen de serreflex. Les animaux étaient déséquipés à leur retour de mer. De 1992 à 2007, 125 manchots ont ainsi été équipés.



Fig. 3.8. Manchot royal équipé d'une balise.

Afin d'obtenir des informations sur l'activité de plongées des manchots et les conditions de température dans lesquelles ils évoluent, les animaux ont été équipés d'enregistreurs de plongées (« Time Depth Recorder », TDR) pendant 8 saisons sur la période 1995-2004. Les oiseaux équipés étaient soit au stade d'incubation soit en élevage du poussin. Les TDRs déployés étaient des Mk5 3.0 (95x38x15 mm, 60g (Wildlife Computers, USA). L'intervalle de temps de 6s entre 2 mesures de profondeur et de température était constant.

Les profils de température étaient moyennés entre la descente et la remontée d'une même plongée. La profondeur de la thermocline a été définie par le pallier de profondeur la plus élevée à laquelle la température ne diminue plus.

3) Les effectifs de couples reproducteurs à Crozet

Les comptages des couples reproducteurs sont réalisés de façon intermittente à partir de photographies prises début janvier, période à laquelle les individus reproducteurs sont aisément identifiables en raison de leur espacement régulier au sein de la colonie. Les premiers comptages datent de 1962. Ils sont réalisés régulièrement depuis 1981 (Delord et al. 2004).

C. Les méthodes

1) Analyse interannuelle des trajets des manchots royaux et des conditions océanographiques

a. Anomalies de température et de position du Front Polaire

Dans un premier temps, la variabilité environnementale a été caractérisée par la température. Une anomalie de température estivale $SSTa$ a été calculée dans la zone principalement prospectés par les manchots (Longitude 50° à $54^{\circ}E$, et latitude 46° à $52^{\circ}S$, cf. figure 3.11) :

$$SSTa = SSTy - SST_{moy}$$

Où $SSTy$ est la température estivale pour une année donnée, moyennée de décembre à février, et SST_{moy} correspond à la moyenne des températures estivales sur la période d'étude (de 1992 à 2006).

Afin de caractériser la variabilité interannuelle du FP, ciblé par les manchots, une anomalie de position FPa a également été estimée sur la zone comprise entre 50 et $54^{\circ}E$:

$$FPa = FPy - FPmoy$$

Où FPy est la latitude estivale pour une année donnée, moyennée de décembre à février, et $FPmoy$ correspond à la moyenne des latitudes estivales sur la période d'étude (de 1992 à 2006). La latitude prise en compte est la limite Nord du FP, définie par l'isotherme de 5°C.

b. Caractéristiques des trajets des manchots royaux

Les anomalies de température et de position du FP ont été confrontées à 2 périodes décrivant la durée d'activité des manchots au cours de leur trajet. La première période est comprise entre le départ de la colonie et l'arrivée au FP (limite Nord définie par l'isotherme de 5°C). La deuxième période correspond au temps où le manchot est resté au FP (entre la limite Sud et Nord définies par les isothermes 4° et 5°C).

c. Les paramètres démographiques des manchots royaux

Afin d'évaluer les impacts des fluctuations environnementales sur la population de manchots de Crozet, nous avons utilisé la série à long terme du nombre de couple reproducteur de l'île de la Possession (Delord et al. 2004). Pour ceci, nous avons considéré les deux principales colonies, c'est à dire « Petite Manchotière » et « Jardin Japonais ». Pour analyser la tendance globale de la population, nous avons combiné les comptages avec les années manquantes des deux colonies en utilisant un modèle de régression log-linéaire avec une erreur de type Poisson à l'aide du programme « Trends and Indices for Monitoring Data » (TRIM, Pannekoek and van Strien, 1996) (cf. Delord et al. 2004 pour une description plus détaillée de cette méthode).

2) **Analyse des mouvements des manchots royaux et des structures mésoéchelle**

Les phases de déplacement et de recherche alimentaire active sont définies sur la base des vitesses calculées entre les localisations successives (Bost et al. 1997). Cette décomposition est donc basée sur le principe que les épisodes de recherche active sont caractérisés par une diminution de l'activité horizontale, i.e. une diminution de l'activité de

déplacement. Celle-ci est remplacée par une augmentation de l'activité verticale, i.e. l'activité de plongée, qui se traduit alors par des vitesses faibles. Sur cette base de vitesse instantanée, comparée à la moyenne des vitesses de tout le trajet, trois phases se distinguent: (1) La **phase de transit**, correspond au déplacement de la colonie jusqu'au premier épisode de ralentissement. (2) La **phase centrale** comprend la partie du trajet entre le début du premier épisode de ralentissement jusqu'à la fin du dernier épisode (la phase centrale peut ne présenter qu'un épisode de ralentissement). Durant cette phase centrale, les *épisodes de ralentissement* sont séparés entre eux par des *épisodes d'accélération*. Les épisodes de ralentissement sont définis par une moyenne mobile de 5 vitesses successives inférieure à la moyenne des vitesses du trajet. (3) La **phase de retour** correspond au retour à la colonie, à la suite du dernier épisode de ralentissement.

a. Relations avec les zones frontales mésoéchelle

Le but était d'examiner le rôle des zones frontales dans la stratégie de recherche alimentaire des manchots royaux. Pour ceci, l'hypothèse suivante a été testée: les épisodes de ralentissement de la phase centrale des manchots, indicateur d'une recherche intense, sont associés à des gradients de température plus élevée que les autres phases. A chaque localisation est donc attribuée le gradient de température le plus proche à partir des grilles hebdomadaires de 9km de résolution.

b. Relations avec les courants mésoéchelle

Une première analyse a concerné les mouvements des manchots par leur direction réelle (et non apparente) en comparaison de la direction du courant dérivé des anomalies de hauteur d'eau. En effet, la direction apparente des manchots entre 2 localisations est la résultante du mouvement réel de l'animal et du mouvement des masses d'eau dans lesquelles il évolue, i.e. les courants. Le mouvement réel du manchot, défini par les paramètres \bar{u}_N (sur l'axe Est-Ouest) et \bar{v}_N (sur l'axe Nord-Sud), est donc calculé en retirant la composante liée aux courants, définie par les paramètres \bar{u}_C (sur l'axe Est-Ouest) et \bar{v}_C (sur l'axe Nord-Sud):

$$\bar{u}_R = \bar{u}_N - \bar{v}_C$$

$$\bar{v}_R = \bar{v}_N - \bar{v}_C$$

Les vecteurs totaux sont calculés par $\sqrt{\bar{u}^2 + \bar{v}^2}$. L'angle formé par les vecteurs du courant et du mouvement réel du manchot est appelé la déviation angulaire (Fig. 3.9). Cette déviation entre la direction réelle du manchot et celle du courant sous-jacent est comprise entre 0° et 360° . Une déviation comprise entre 0° et 90° et entre 270° et 360° correspond à des directions dites similaires. A l'inverse, une déviation comprise entre 90° et 270° correspond à des directions opposées. Ces 2 situations ont été distinguées car une direction similaire se traduit pour l'animal par une force dans le même sens du mouvement du manchot alors qu'une direction opposée représente une force contre le mouvement du manchot.

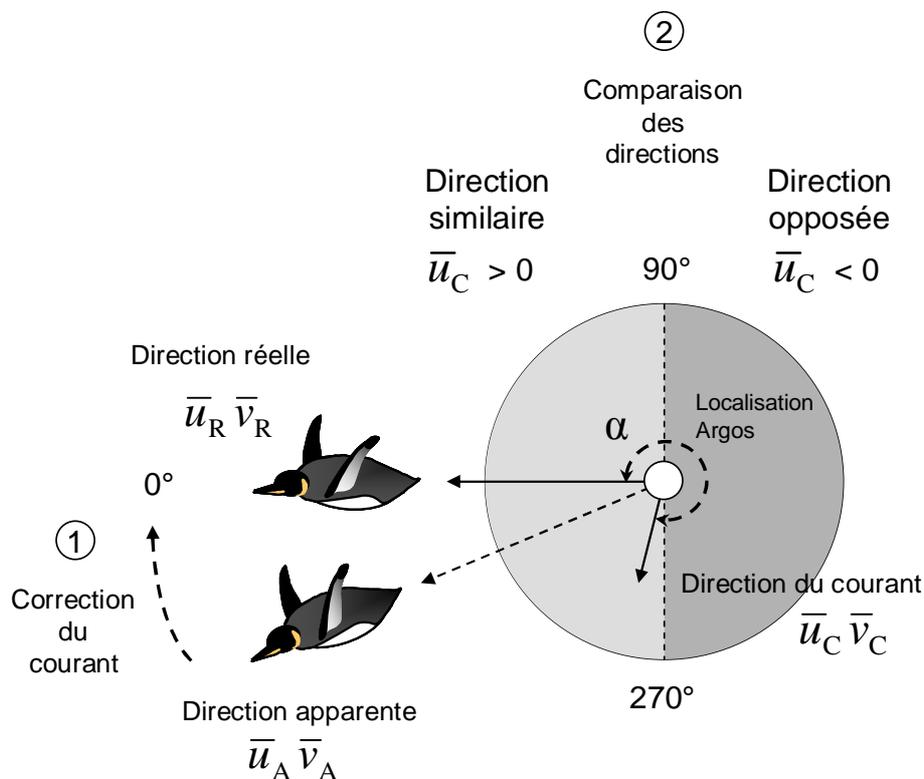


Fig. 3.9. Calcul de la déviation angulaire (en 2 temps) entre la direction réelle de nage du manchot et celle du courant géostrophique sous-jacent.

Le rôle des courants sur les phases de recherche alimentaire des manchots a également été examiné. Sachant que les courants sont plus intenses sur le bord des tourbillons, l'hypothèse suivante a été testée: les épisodes de ralentissement de la phase centrale des manchots, indicateur d'une recherche intense, sont associés à des courants plus intenses (i.e. au bord des tourbillons) que les autres phases. A chaque localisation est attribuée la mesure de courant le plus proche à partir des grilles hebdomadaires de $0,3^\circ$ de résolution.

D. Résultats

La série des suivis Argos des manchots de Crozet a permis d'examiner les interactions avec leur environnement marin à 2 niveaux. La première analyse présente la variabilité interannuelle de l'environnement et l'ajustement des trajets des manchots, ainsi que les impacts sur la population (cf. annexe 3). La deuxième analyse étudie les mouvements et la stratégie de recherche alimentaire par rapport à l'activité tourbillonnaire, estimée par les zones frontales et les courants mésoéchelle (cf. annexes 4 et 5). **Les résultats présentés ici font référence aux articles placés en annexe 3 (pour l'analyse interannuelle) et en annexe 4 et 5 (pour l'analyse mésoéchelle).**

1) Variabilité interannuelle des trajets des manchots royaux et des conditions océanographiques

- Suivi des conditions océanographiques

La région prospectée par les manchots montre une grande variabilité des conditions de température mesurée par les satellites (Fig. 3. 10). Les fluctuations de position du FP sont fortement reliées aux conditions de température. Lorsque les températures augmentent, le FP est déplacé vers le Sud. En plus de cette variabilité, un événement exceptionnel s'est produit en 1997. Cet événement est une forte augmentation de la température associée à un déplacement important du FP vers le Sud, i.e. un éloignement de Crozet. Pendant l'année 1997, les eaux étaient plus chaudes de plus de 2°C au-dessus de la moyenne de 1992 à 2006. Le FP était à 590km de Crozet en janvier 1997 alors que la distance moyenne du FP en janvier est de 270km, soit une distance multipliée par plus de deux.

A plus large échelle que la zone prospectée par les manchots (50°/54°E, 46°/52°S), cette anomalie chaude de 1997 concerne le bassin de Crozet en entier, de 35° à 80°E en longitude et de 30° à 55°S en latitude. Elle enveloppe donc la zone de Crozet et est probablement à l'origine de l'éloignement anormal du FP vers le Sud.

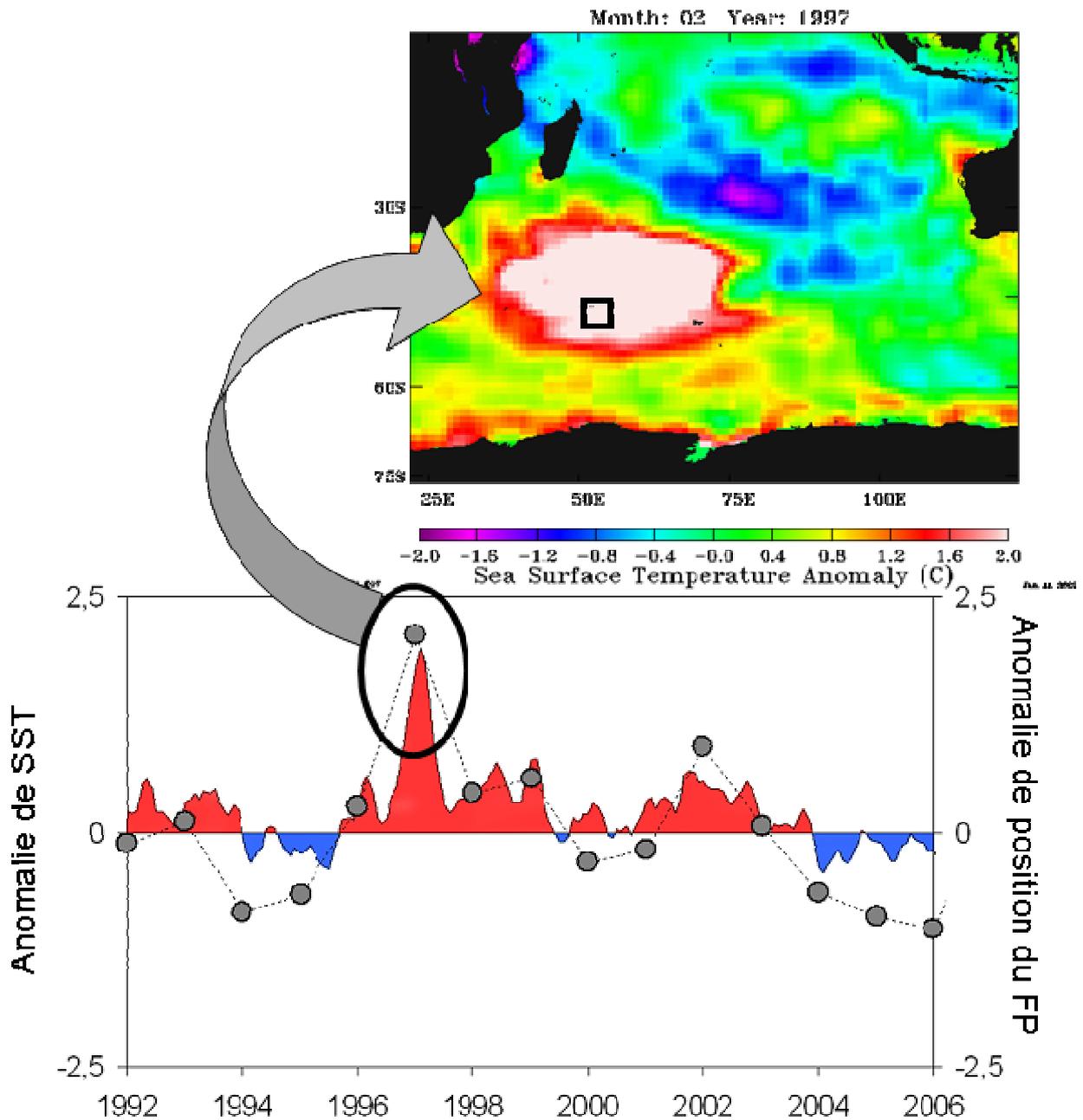


Fig. 3.10. Séries des anomalies de température dans la zone prospectée par les manchots ($50^{\circ}/54^{\circ}\text{E}$, $46^{\circ}/52^{\circ}\text{S}$), et des anomalies de position du FP calculée par la latitude estivale moyenne de l'isotherme 5°C entre 50 et 54°E (en bas). La carte des anomalies de température correspond à l'événement chaud de 1997 (en haut).

- Suivi horizontal des manchots

La figure 3.11 illustre l'ensemble des trajets et la position moyenne du FP polaire pour chaque année de suivi des manchots. Ce suivi pluriannuel confirme la fidélité des manchots à leur zone d'alimentation estivale pendant la période de reproduction. En effet, les manchots ciblent le FP, et les variations de position du FP s'accompagne de variations des distances

parcourues par les manchots. Pour l'année 1997, le FP très éloigné au Sud de Crozet est ainsi associé aux trajets les plus longs en termes de distance à la colonie et de latitude atteinte. Par comparaison, le FP est proche de Crozet pendant les années relativement « froides », et les trajets sont très courts (par exemple en 2006).

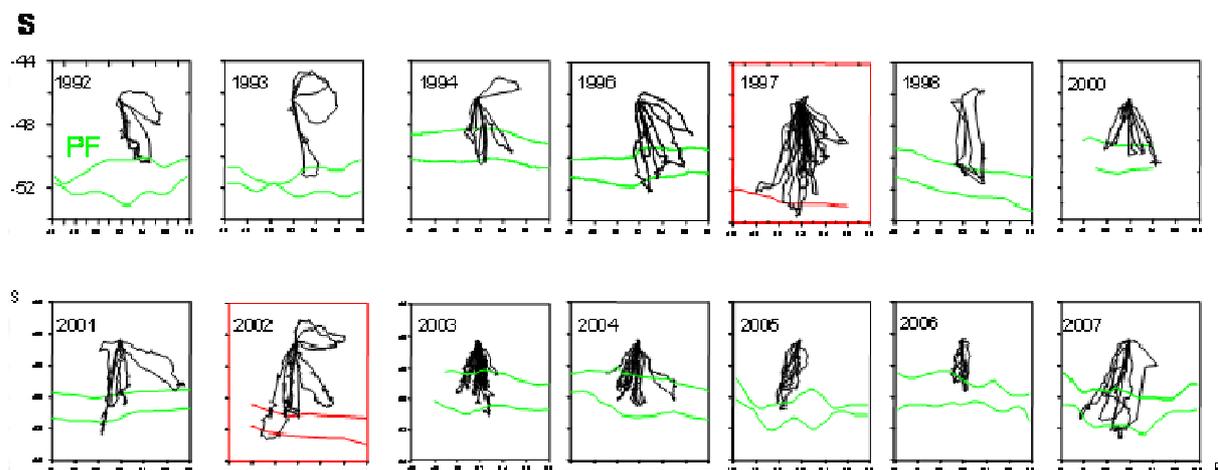


Fig. 3.11. Série interannuelle des trajets Argos des manchots royaux et des positions du FP de 1992 à 2007. Les 2 traits indiquent les limites Nord (isotherme 5°C) et Sud (isotherme 4°C) du FP.

En plus de la distance parcourue par les manchots, il est intéressant d'examiner le temps passé par les manchots en élevage pour rejoindre leur zone d'alimentation et le temps qu'ils y passent. Ces paramètres sont examinés en relation avec les variations de la position du FP dans la figure 3.12. Selon une relation linéaire très nette et significative ($p < 0,01$), les manchots mettent d'autant plus de temps pour rejoindre le FP que celui-ci est éloigné de Crozet. Sachant que la vitesse (v) est une fonction de la distance (d) et du temps (t) selon $v = d/t$, cette relation linéaire signifie que les manchots ne varient pas leur vitesse pour atteindre le FP, qu'il soit éloigné ou proche de Crozet. La relation suivante décrit le lien, également fort et significatif ($p < 0,01$), entre le temps passé par les manchots au niveau du FP et sa position. Les manchots passent ainsi plus de temps au niveau du FP lorsque celui-ci est éloigné. En prenant 2 années contrastées, ces relations se traduisent par un trajet de 3 jours pour atteindre le FP et un temps de résidence au niveau du FP de 3 jours. En 1997, les manchots ont mis 8 jours pour atteindre le FP et ils y ont résidé plus de 9 jours.

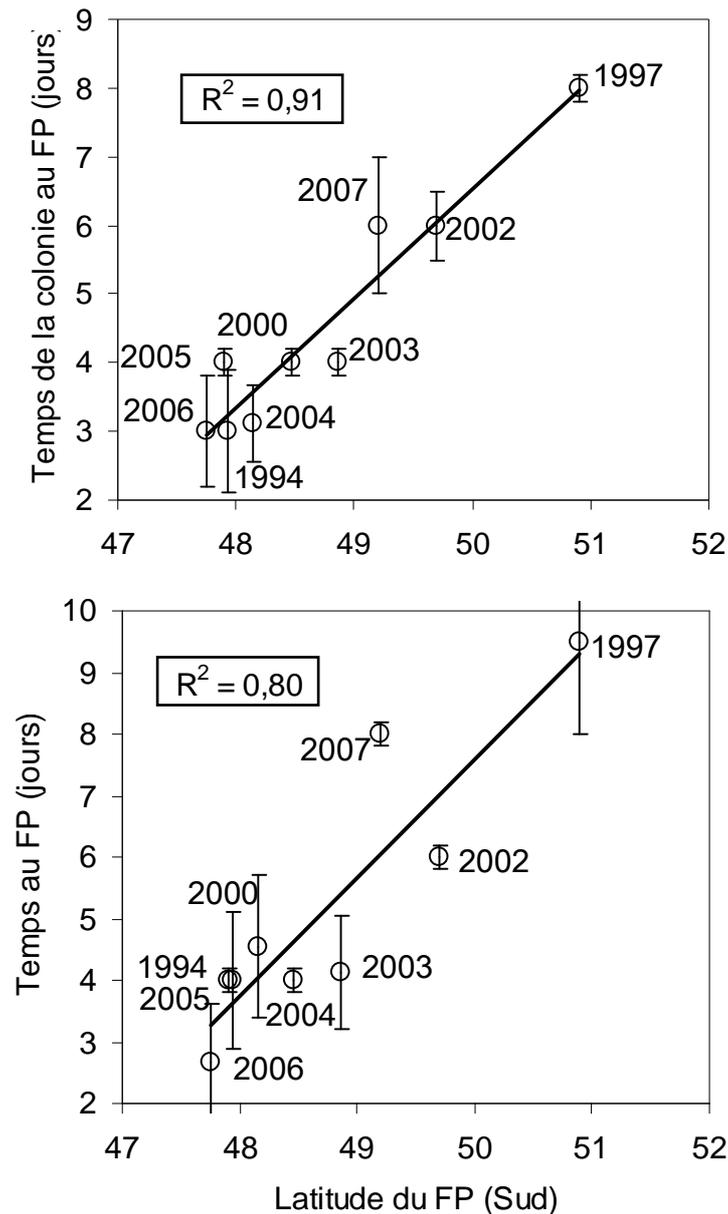


Fig. 3.12. Temps passé par les manchots en élevage pour atteindre le FP en fonction de la position du FP (en haut), et temps passé au niveau du FP en fonction de la position du FP (en bas) (moyenne \pm écart-type).

- *Suivi vertical des manchots*

Après avoir décrit l'activité horizontale des trajets des manchots, il était important d'avoir des informations sur l'activité verticale. L'activité de plongées a donc aussi été examinée en fonction de la variabilité interannuelle des conditions océanographiques. La profondeur moyenne de plongées des animaux équipés pour une année donnée a été comparée à la profondeur de la thermocline pour cette même année, sur la période 1995-2004 (Fig. 3.13). Il a en effet été établi que les manchots plongeaient préférentiellement à la base de la

thermocline au cours de leurs plongées alimentaires (Charrassin & Bost 2001). La relation significative ($p < 0.01$) indique alors que la profondeur moyenne de plongée des manchots augmente avec l'enfoncement de la thermocline dans la colonne d'eau (Fig. 3.13). Une différence maximum de 50m des profondeurs de plongée correspond à une différence équivalente au niveau de la thermocline. Même si ces prédateurs sont capables d'atteindre de grandes profondeurs (300m), l'enfoncement important de la thermocline certaines années comme en 1997 signifie pour les manchots un effort de plongée plus important.

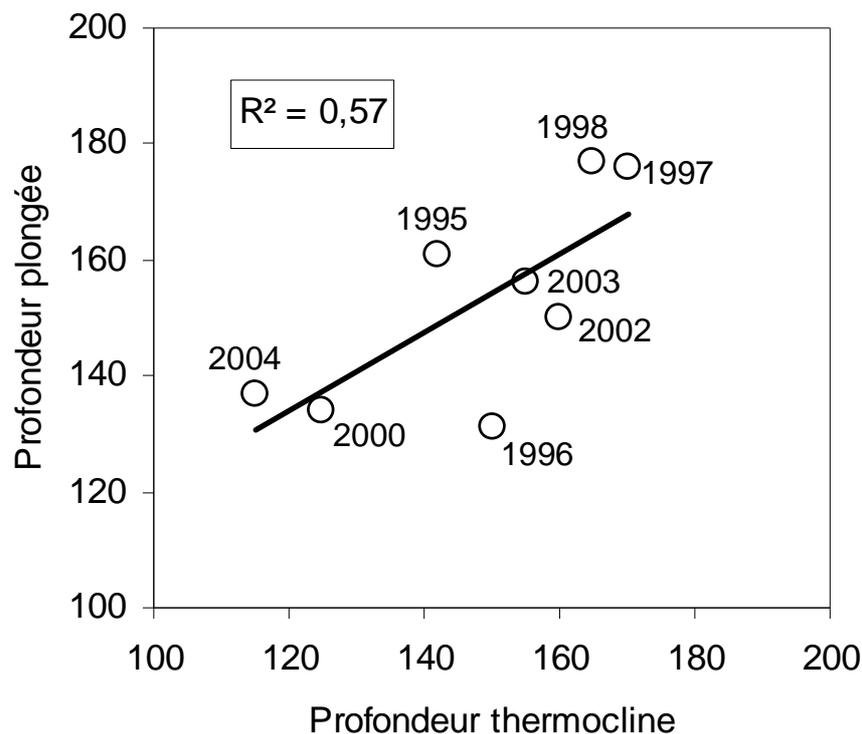


Fig. 3.13. Profondeurs moyennes des plongées en fonction de la profondeur moyenne de la thermocline sur de 1995 à 2004.

- Suivi démographique : Impacts sur la population

Pendant la série des suivis Argos entre 1992 et 2006, la population a présenté de fortes fluctuations (Fig. 3.14). Elle voit en particulier les effectifs de couples reproducteurs chuter brutalement en 1998, soit 1 an après l'événement chaud de 1997. Cette chute représente une diminution d'environ 60000 à 35000 couples reproducteurs, soit une chute de 40%. Auparavant, la population avait atteint un seuil, probablement en raison de l'effet densité-dépendance (Delord et al. 2004), malgré une variation naturelle autour de ce seuil. Les effectifs sont restés bas pendant 4 ans avant d'amorcer une remontée jusqu'en 2004.

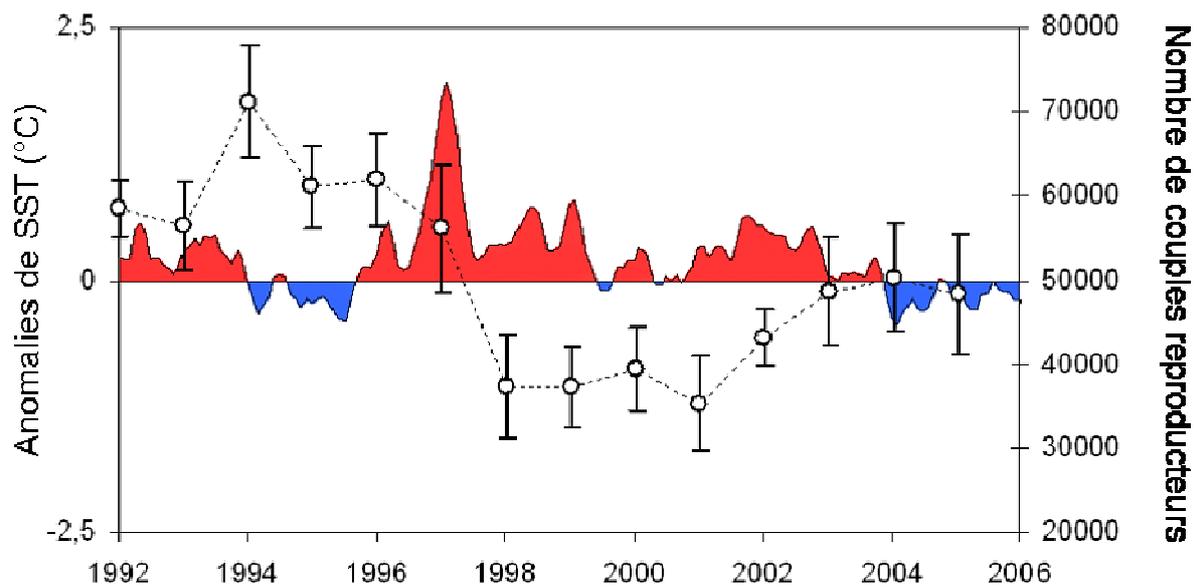


Fig. 3.14. Séries des anomalies de température dans la zone prospectée par les manchots ($50^{\circ}/54^{\circ}\text{E}$, $46^{\circ}/52^{\circ}\text{S}$), et du nombre de couple reproducteurs à Crozet (moyenne \pm écart-type).

2) Les relations entre les mouvements des manchots et l'activité mésoéchelle

a- Les relations avec les zones frontales mésoéchelle

La figure 3.15 présente l'exemple d'un trajet caractéristique de manchot, présentant les vitesses, les mesures de SST et les gradients de SST correspondant à chaque localisation. Le trajet est composé des différentes phases, et notamment des épisodes de ralentissement de la phase centrale, indicateurs d'une recherche alimentaire plus intense. Ce trajet démontre que, malgré un trajet vers le FP, les épisodes de ralentissement ne correspondent pas systématiquement aux eaux les plus froides. Cependant, ces épisodes correspondent à des gradients de température plus élevés que la phase de transit.

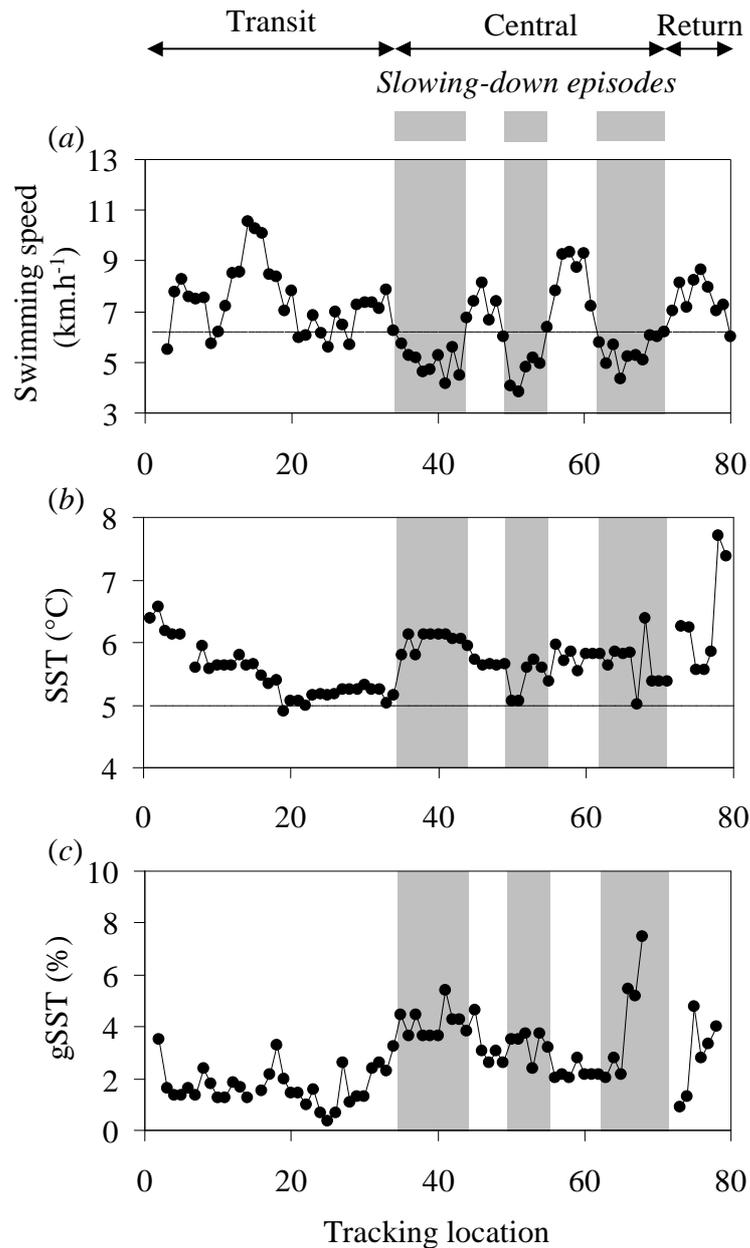


Fig. 3.15. Paramètres mesurés lors d'un trajet de manchot (a) vitesse de nage calculée par une moyenne mobile sur 5 localisations successives (la ligne pointillée est la vitesse moyenne), (b) température, SST (la ligne pointillée représente la limite Nord du FP) et (c) gradients de température (gSST). Les barres grises indiquent les épisodes de ralentissement de la phase centrale.

Lorsque l'ensemble des trajets (N=43) est analysé, les résultats indiquent que les épisodes de recherche intensive, sous forme de ralentissement pendant la phase centrale, correspondent à des zones de gradients de température significativement plus importants que ceux rencontrés pendant les déplacements. Ces déplacements comprennent les phases de transit et de retour, mais aussi les épisodes d'accélération de la phase centrale (tableau 3.1).

Trip phases	gSST (%)	U-test (vs <i>slowing-down episodes</i>)
Transit	2.13 ± 1.28	P < 0.001
Central		
<i>Slowing-down episodes</i>	2.95 ± 1.80	P = 0.023
<i>Speedup episodes</i>	2.65 ± 1.61	
Return	2.19 ± 1.36	P < 0.001

Tableau 3.1. Gradients de température (gSST, moyenne±écart-type) de l'ensemble des trajets.

Les épisodes de ralentissement ont lieu préférentiellement au voisinage ou à l'intérieur du FP (Fig. 3.16). Cependant ces ralentissements peuvent également intervenir entre la colonie et le FP. Les zones frontales mésoéchelle sont générées par l'activité tourbillonnaire, plus intense au niveau des fronts (FSA et FP). Cette activité mésoéchelle module donc la distribution des masses d'eau à mésoéchelle, expliquant l'importante irrégularité du FP (Fig. 3.16)

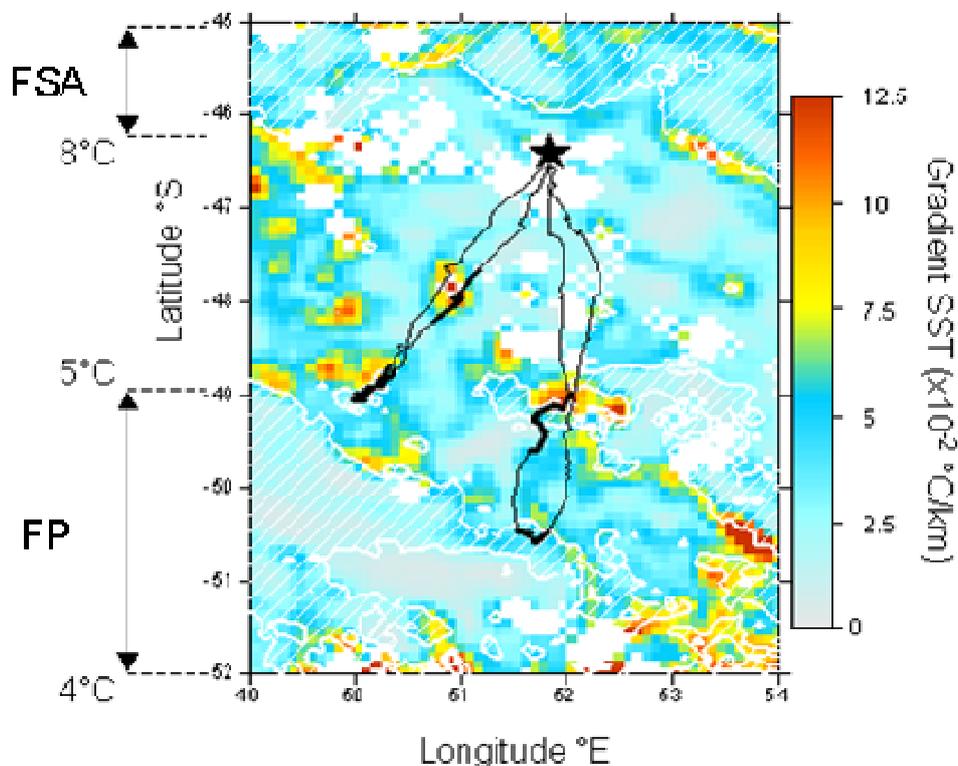


Fig. 3.16. Trajets simultanés de manchots superposés aux gradients de température. Les régions hachurées indiquent le Front Subantarctique (FSA) et le Front Polaire (FP).

b- Les relations avec les courants mésoéchelle

Il est important de noter que les vitesses de nage des manchots sont en moyenne d'un ordre de grandeur plus élevé que l'intensité des courants (tableau 3.2). Pendant les épisodes de ralentissement, les courants rencontrés par les manchots sont significativement plus intenses que lors des phases de transit et de retour. Ils sont également plus intenses que lors des épisodes d'accélération de la phase centrale. Les gradients élevés de température et les courants intenses sont caractéristiques des conditions physiques du bord de tourbillon (tableaux 3.1 et 3.2). Les manchots sont, par conséquent, particulièrement associés à ces zones de bord de tourbillons pendant leur recherche intensive de nourriture.

Trip phases	Swimming speed (km.h ⁻¹)	U-test (vs <i>slowing-down episodes</i>)	Current speed (km.h ⁻¹)	U-test (vs <i>slowing-down episodes</i>)
Transit	5.8 ± 4.0	P < 0.001	0.23 ± 0.14	P < 0.001
Central				
<i>Slowing-down episodes</i>	3.9 ± 3.6		0.31 ± 0.18	
<i>Speedup episodes</i>	5.7 ± 4.1	P < 0.001	0.23 ± 0.13	P < 0.001
Return	6.4 ± 4.8	P < 0.001	0.24 ± 0.14	P < 0.001

Tableau 3.2. Moyenne±écart-type des vitesses de nage des manchots et des courants sous-jacents de toutes les localisations de l'ensemble des trajets.

Les statistiques circulaires montrent que, sur l'ensemble des trajets, la majorité (74%) des manchots présentent une direction similaire à celle du courant pendant la phase de transit alors que la tendance semble inverse à la phase retour (39%) (Fig. 3.16). Pendant la phase centrale, les épisodes de ralentissement ne présentent aucune tendance (53%) relativement à la direction des courants. En revanche, les manchots ont à nouveau tendance (63%) à se diriger dans le sens des courants sous-jacents durant les épisodes d'accélération. Les manchots semblent donc nager avec le courant à la fois pour se rendre sur les zones d'alimentation, c'est-à-dire vers le Sud en direction du FP, mais également pour se déplacer entre les épisodes de recherche active. A l'inverse, les manchots revenant à la colonie nageraient majoritairement à contre-courant.

- Influence du stade de reproduction

Nous avons ensuite séparés les stades d'incubation et d'élevage du poussin (Fig. 3.17) pour évaluer si la contrainte énergétique, moins élevée pendant l'incubation que pendant l'élevage du poussin, peut influencer ces comportements. Tout d'abord, les manchots en incubation présentent d'avantage d'épisodes de ralentissement pendant la phase centrale que les manchots en élevage. Les manchots en incubation auraient ainsi plusieurs épisodes de recherche active alors que les manchots en élevage ne se concentrent que sur un épisode, probablement du fait de la contrainte de temps. Notons que la différence majeure entre les manchots pendant l'incubation et l'élevage s'observe lors de la phase retour où les manchots en élevage semblent davantage nager à contre courant que les manchots en incubation.

La figure 3.18 illustre les relations obtenues entre les trajets et les courants tourbillonnaires, malgré les vitesses des manchots bien supérieures à celles des courants. Les trajets montrent ainsi que les manchots nagent préférentiellement dans le sens du courant pendant la phase de transit et les épisodes d'accélération, quelque soit le stade de reproduction. Les mouvements de recherche intensive, situés sur le bord des tourbillons, ne semblent pas tenir compte de la direction des courants. La phase de retour à la colonie est directe et en ligne droite. Lors du trajet retour, les manchots ont donc tendance à se retrouver en sens opposé des courants qui étaient auparavant dans le même sens que les mouvements de transit et d'accélération.

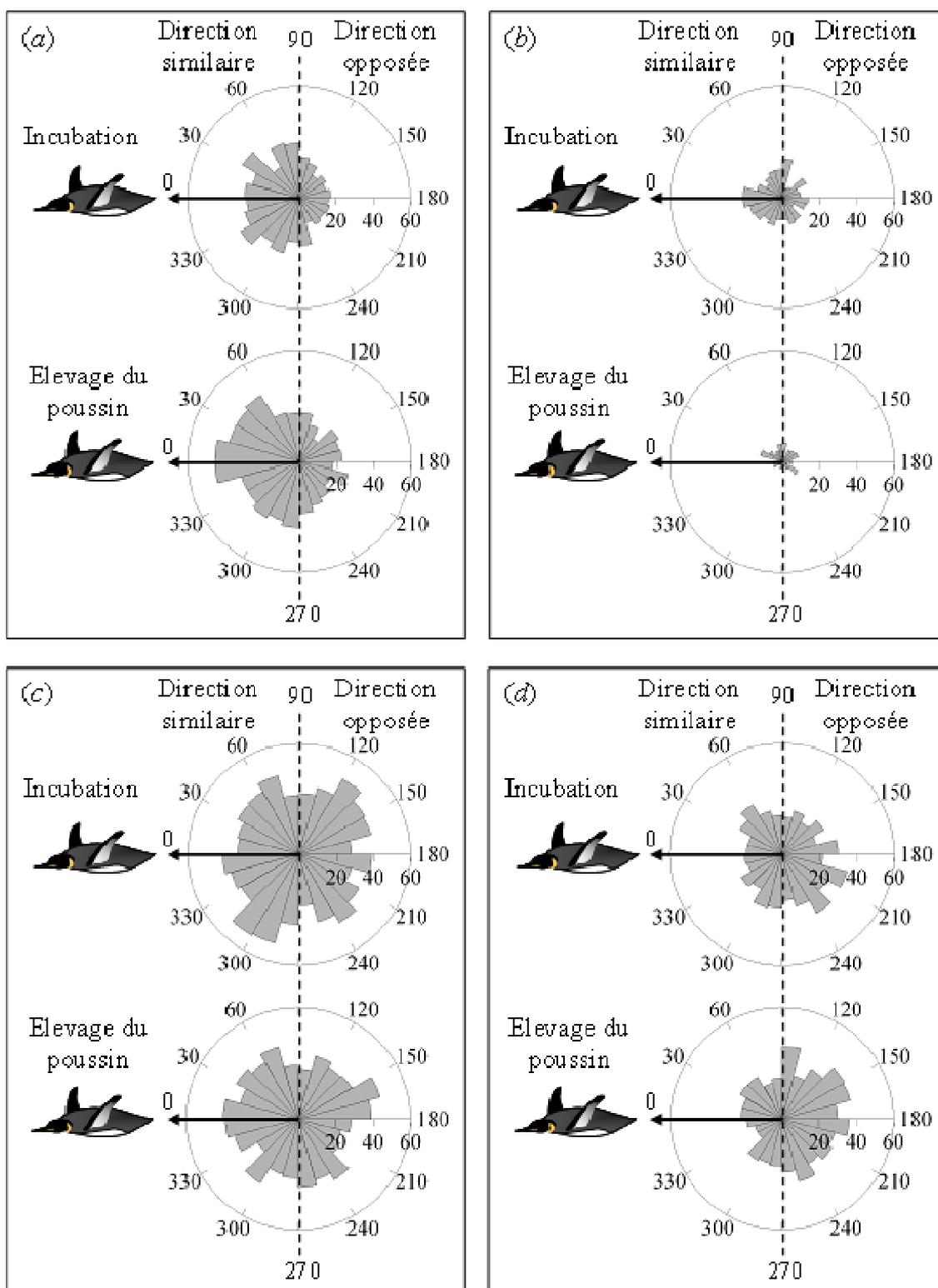


Fig. 3.17. Fréquences circulaires des déviations angulaires entre la direction réelle du manchot (sur toutes les localisations des 43 trajets) et celle du courant sous-jacent pour les stades de d'incubation et d'élevage du poussin à différentes phases du trajet (a) transit, (b) accélérations et (c) ralentissements de la phase centrale et (d) retour. Pour chaque calcul de déviation, la direction de référence ($=0^\circ$, désignée par la flèche) est celle du manchot, et les lignes pointillées séparent les directions similaires et opposées.

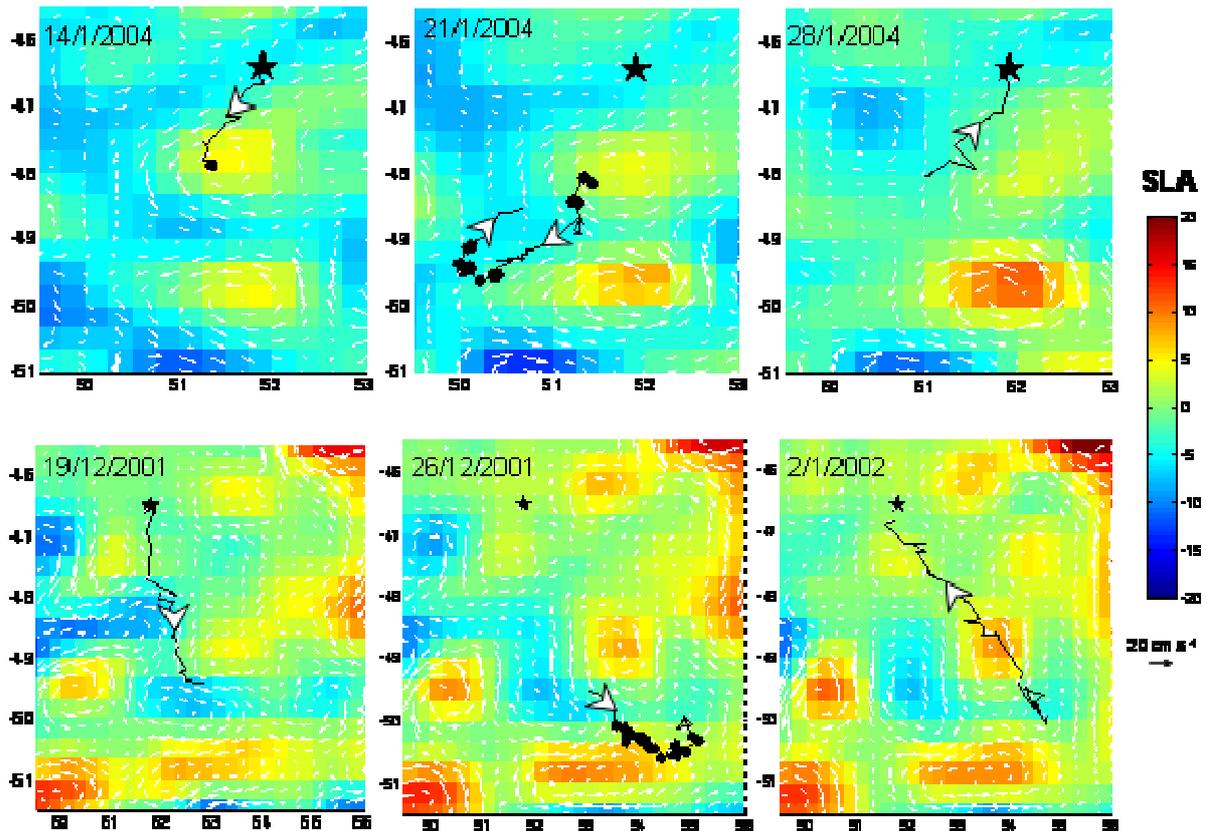


Fig. 3.18. Exemples de 2 trajets (1 en haut et 1 en bas). Chaque segment du trajet, superposé à la carte des anomalies de hauteur de la mer (SLA) et des courants, correspond à une situation hebdomadaire. Les localisations indiquées par des points représentent les épisodes de ralentissement. La flèche blanche indique la direction du trajet et l'étoile indique la position de Crozet.

E. Discussion

1) La fidélité interannuelle des manchots royaux de Crozet au Front Polaire

En été, les manchots royaux de Crozet montrent une fidélité marquée pour le FP pendant leur voyage alimentaire (Bost et al. 1997, Guinet et al. 1997, Charrassin & Bost 2001). Cette fidélité au FP se retrouve par ailleurs chez la majorité des populations de manchot royal distribuées autour de l'Antarctique (e.g. Bost et al. sous presse). Le suivi satellitaire des manchots réalisé depuis 1992 a montré un ajustement interannuel remarquable dont font preuve les manchots face à la variabilité de la position du FP, et en particulier lors d'un événement environnemental exceptionnel (Bost et al. en préparation, annexe 3). Cette

fidélité est probablement liée à l'habitat de leurs proies préférentielles. En effet, de fortes biomasses de myctophidés ont été mesurées au niveau des fronts qui entourent Crozet au Nord et au Sud, respectivement le FSA et le FP (Pakhomov et al. 1996). La stratégie des manchots est donc basée à la fois sur des biomasses élevées de leurs proies, trouvées au niveau des fronts, mais aussi sur une accessibilité accrue des proies au niveau du FP. Le preferendum thermique peu profond auquel sont associés les myctophidés induit un effort de plongée moindre pour les manchots au niveau du FP en comparaison du FSA (Charrassin & Bost 2001). L'importance de l'accessibilité à la ressource, facilitée au niveau du FP, explique les relations obtenues entre les temps des trajets et l'éloignement du FP. Les relations montrent une très nette corrélation positive à la fois pour le temps passé pour atteindre le FP, mais également le temps de résidence au niveau du FP. Ces relations indiquent que les manchots mettent d'autant plus de temps pour atteindre le FP, et qu'ils y résident d'autant plus longtemps, que celui-ci est éloigné de Crozet. Ceci signifie que les animaux mettent plus de temps à reconstituer les réserves énergétiques quand le FP est éloigné. On en déduit que les manchots peuvent difficilement s'adapter à des événements exceptionnels comme celui de 1997. En effet, à vitesse constante et en raison d'un temps de résidence proportionnel à l'éloignement du FP, les manchots doivent ajuster le temps et la distance de trajet en mer. Sur le plan vertical, l'activité de plongée est directement liée à la thermocline, où les manchots trouvent leur proie (Charrassin & Bost 2001). Un enfoncement de la thermocline signifie donc pour les manchots un enfoncement des proies dans la colonne d'eau. Cet approfondissement des proies se traduit pour les prédateurs par une activité de plongées accrue pour les atteindre. Un réchauffement des eaux de surface implique donc non seulement un éloignement du FP, mais aussi un enfoncement de la thermocline. Ces effets combinés ont d'importantes conséquences sur l'activité horizontale et verticale des manchots royaux.

Cette stratégie de fidélité au FP pour l'alimentation des manchots peut donc se révéler un désavantage dans le cas d'événement exceptionnel comme celui de 1997. La zone de réchauffement a concerné une large région, des latitudes tropicales jusqu'aux régions océaniques polaires en englobant Crozet et la zone prospectée par les manchots. En effet, l'épisode anormalement chaud a doublé la distance de la colonie au FP et a approfondi la thermocline d'environ 30m par rapport à la profondeur moyenne sur l'ensemble des années. Ces conditions environnementales ont conduit les animaux à augmenter leurs dépenses énergétiques. La plupart des oiseaux ont abandonné leur reproduction en cours. De telles difficultés d'approvisionnement ont été renforcées par une banquise (zone d'alimentation

hivernale des manchots) anormalement peu étendue l'hiver précédent. La conjugaison de ces facteurs a été fortement négative pour la survie des manchots puisque une forte diminution des effectifs s'est produite à la suite de cet événement. La conclusion de cet événement est un épisode de mortalité massive des adultes reproducteurs puisque les effectifs de la population sont restés à un faible niveau pendant 4 ans, ce qui correspond au temps de recrutement, i.e. l'âge de première reproduction des manchots. La population des manchots royaux semble donc pouvoir se remettre de cet événement exceptionnel, mais des répétitions successives de tels événements ne permettraient pas à la population une croissance suffisante pour compenser les chutes d'effectifs.

2) Mouvements des manchots de Crozet en relation avec l'activité mésoéchelle

Les zones frontales mésoéchelle semblent créer des conditions particulièrement favorables à la recherche alimentaire des manchots royaux (Cotté et al. 2007, Trathan et al. 2008). Les gradients de température sont supérieurs pendant la phase centrale en comparaison des phases aller et retour. Ils sont également supérieurs pendant les épisodes de ralentissement en comparaison des épisodes d'accélération de la phase centrale, globalement située au niveau du FP. Comme pour les cétacés, les zones frontales sont probablement des zones où les manchots trouvent leurs proies de façon agrégée. Les poissons (myctophidés) sont pourtant des organismes mobiles et ils ne sont pas advectés dans les zones frontales (zone de convergence) au même titre que les organismes planctoniques. Cependant ils sont certainement attirés par les concentrations en zooplancton dont ils se nourrissent (Pakhomov et al. 1996). Les manchots augmentent leur activité de recherche en diminuant leur vitesse au niveau de zones où les courants sont relativement intenses. Ces animaux concentrent, par conséquent, leur activité de recherche alimentaire au bord des tourbillons plutôt qu'au centre où les gradients de température et les courants sont faibles. Les manchots nagent dans le même sens que les courants pendant la phase de transit et les épisodes d'accélération de la phase centrale. Cette tendance disparaît pendant les ralentissements et le retour à la colonie. Pendant qu'ils se déplacent, les manchots peuvent tirer un avantage des courants pour augmenter leur vitesse de nage. En effet, les manchots doivent rapidement reconstituer leurs réserves énergétiques et stocker la nourriture pour la ramener rapidement au poussin (Kooyman et al. 1992). Nager avec les courants représentent également un gain énergétique supplémentaire en diminuant l'effort de nage. Ce gain est non-négligeable puisque les

animaux qui partent en mer viennent de jeûner pendant plusieurs semaines afin de couvrir ou de nourrir le poussin. Les courants peuvent fournir une aide aux manchots pour qu'ils progressent vers le FP et qu'ils atteignent rapidement une zone frontale favorable dans ce contexte dynamique à mésoéchelle au voisinage ou à l'intérieur du FP. Cette activité mésoéchelle génère, par conséquent, des zones favorables à la fois pour les déplacements et pour l'alimentation des manchots dans la région du FP. Il est important de noter que, pendant la phase de transit et les accélérations de la phase centrale, les relations obtenues avec les gradients de température et les courants sont les mêmes. Ces accélérations sont donc bien des déplacements, caractérisés par des mouvements des manchots dans le sens du courant et des faibles gradients de température, d'un épisode de ralentissement à un autre. Plus simplement, ces accélérations sont des épisodes de déplacement entre le bord de tourbillons voisins. Les accélérations présentent par conséquent les mêmes « propriétés » que le transit de la colonie jusqu'au premier ralentissement.

La plus forte proportion de mouvements contre les courants en phase de retour chez les manchots en élevage, en comparaison des manchots en incubation, s'explique par des trajets différents. En effet, les différentes contraintes pour les deux stades de reproduction impliquent des trajets de type boucle (« loop ») pendant l'incubation et de type aller-retour rectiligne (« commuting ») pendant la phase d'élevage (Bost et al. 1997, Charrassin & Bost 2001). Pendant la phase d'élevage, les manchots exploitent au maximum une unique période d'alimentation. Le trajet retour est donc très semblable au trajet aller, mais en sens inverse. Si l'animal a tendance à nager avec le courant pendant la phase aller, il se retrouve alors face aux courants au retour. Une telle flexibilité du comportement de recherche a été proposée par Hays et al. (2006). Ces auteurs ont décrit le cas des voyages longs post-reproducteurs des tortues, pendant lesquels ont été observées des relations contrastées entre le trajet du prédateur et son environnement.

POSSIBLE

CHAPITRE IV

DISCUSSION GÉNÉRALE

**STRONG
CURRENT**

Ce travail de thèse est basé sur l'étude de deux types de prédateurs marins supérieurs, les cétacés en Méditerranée Occidentale, et les manchots royaux de Crozet, situé dans la partie Australe de l'Océan Indien. Malgré des cycles de vie et des environnements très contrastés, des résultats similaires ont été obtenus chez les cétacés et les manchots: (i) Tout d'abord, nous avons mis en évidence que les interactions entre les prédateurs et leur environnement obéissent à des processus biologiques et physiques à plusieurs échelles spatiales et temporelles. En Méditerranée Occidentale, les suivis Argos et les observations annuelles ont apporté des éléments de réponses importants sur les grands schémas de distribution saisonniers des cétacés, en particulier du rorqual commun et du dauphin bleu et blanc. Le suivi Argos des manchots royaux sur 15 ans, constituant la plus grande série de suivis en mer de prédateur, a permis de quantifier l'ajustement interannuel des manchots à leur principale zone d'alimentation, i.e. le FP. (ii) Ensuite, ces prédateurs paraissent particulièrement associés aux paramètres océanographiques indicateurs des structures (sub)mésoéchelle pour s'alimenter et pour se déplacer. L'originalité de ce travail tient beaucoup aux interactions avec les tourbillons et les filaments, jusqu'alors très peu abordées dans l'étude des facteurs environnementaux influençant les prédateurs marins. La discussion de ces principaux résultats s'articule, par conséquent, en deux parties. La première partie discute les avantages de l'approche multidisciplinaire et des analyses échelle-dépendantes dans le but d'étudier les interactions entre la distribution et les trajets des prédateurs avec les processus océanographiques. La deuxième partie aborde les mécanismes physiques et biologiques (sub)mésoéchelle influençant la distribution et les trajets, et les conséquences sur les stratégies d'acquisition des ressources des prédateurs marins supérieurs.

A. Importance de l'approche multidisciplinaire pour étudier les relations échelle-dépendantes entre les prédateurs marins et l'environnement

1) Des méthodes adaptées à l'étude échelle-dépendante des habitats des prédateurs supérieurs

Les études multidisciplinaires fournissent le plus souvent un « instantané » correspondant à une situation donnée de l'écosystème (Thiele et al. 2000, Johnston et al.

2005, Friedlaender et al. 2006, Tynan et al. 2005). Les écosystèmes des moyennes et hautes latitudes présentent pour la plupart une large gamme de variabilité, comme c'est le cas pour la Méditerranée et pour la zone Australe. Cette variabilité ne peut être complètement appréhendée par ce type d'échantillonnage ponctuel. La complémentarité des approches adoptées dans ce travail (i.e. approche descriptive, modélisation, suivi satellitaire des animaux, méthodes automatiques de détection des structures (sub)mésoéchelle)) a été nécessaire pour comprendre les interactions entre les prédateurs et leur environnement à plusieurs échelles. L'échantillonnage répété des observations des cétacés couplé aux paramètres océanographiques à partir des navires d'opportunité s'est ainsi révélé particulièrement pertinent.

L'échantillonnage par les navires d'opportunité présente cependant des limitations: 1) Les profils obtenus sur un seul axe de l'espace (c'est-à-dire la ligne de transect) ne détectent que les gradients dans l'axe du transect. Les gradients perpendiculaires à l'axe du navire ne peuvent être détectés. Par conséquent, il est indispensable de coupler ces gradients unidirectionnels aux gradients omnidirectionnels provenant des mesures des satellites. 2) En raison de la nature même de l'« échantillonnage d'opportunité », il n'est pas possible de cibler les structures les plus marquées sur les images satellitaires du Bassin Occidental. C'est pourquoi nous n'avons pu échantillonner les tourbillons Algériens les plus marqués et de plus longues durées (au moins l'année d'échantillonnage), semblables à ceux décrits et suivis sur 3 ans par Puillat et al. (2003). De tels tourbillons étaient présents pendant notre année d'échantillonnage dans la partie Est du sous-bassin Algérien. En effet, les tourbillons échantillonnés lors des transects étaient des tourbillons de plus faibles durées (quelques semaines), rarement re-échantillonnés d'une traversée à une autre.

Les méthodes adoptées pour l'étude des cétacés et de leur environnement ont été très complémentaires. Dans le cas des navires d'opportunité, l'objectif était le suivi répété des interactions entre la distribution des animaux et la variabilité des conditions océanographiques sur une même zone. Le choix était donc porté sur la zone d'étude. Dans le cas du suivi Argos des rorquals communs, comme dans celui des manchots royaux de Crozet, l'individu est au centre de la méthode. Le choix n'est donc plus porté sur la zone d'étude, mais sur le suivi individuel des animaux et leur trajet quelle que soit la région prospectée. La combinaison des méthodes de suivi d'une zone et du suivi individuel des prédateurs est particulièrement pertinente. Dans le cas des manchots royaux, l'activité de plongée et la température en

profondeur étaient également enregistrées en plus des trajets de surface. Les informations provenant de ces profils de plongées sont très importantes puisqu'elles indiquent les relations entre la variabilité de la structuration de la colonne d'eau et le comportement de plongée des manchots lors de leurs recherches alimentaires. Ce travail a donc mis en évidence la pertinence de l'approche multidisciplinaire par une analyse des structures océanographiques et de la distribution, des trajets et du comportement des prédateurs à plusieurs échelles, de l'interannuelle à la submésoséchelle. Cet objectif est également celui du programme TOPP (« Tagging Of Pacific Pelagics ») du Recensement de la Vie Marine (« Census Of Marine Life », CoML), qui vise à mieux comprendre l'utilisation de l'habitat pélagique par les vertébrés et les grands céphalopodes du Pacifique Nord. Ce programme a utilisé toute une gamme de marques électroniques pour déterminer la distribution et le comportement d'organismes pélagiques. Les animaux marqués ont également servi de « profileurs » océaniques autonomes pour améliorer les observations rares pour l'océan du large (Block et al. 2003).

2) Les habitats échelle-dépendants chez les cétacés de Méditerranée Occidentale et les manchots royaux de Crozet

Les fortes valeurs explicatives des modèles obtenus pour les deux espèces de cétacés proviennent probablement du fait que la variabilité des densités de cétacés est correctement estimée par les variables environnementales à plusieurs échelles. A large échelle, les rorquals communs et les dauphins bleu et blanc sont globalement retrouvés dans le circuit antihoraire de la partie Nord, alors que les dauphins communs sont exclusivement localisés dans le sous-bassin Algérien. A plus fine échelle, les habitats semblent différer, les rorquals préférant les zones relativement froides, et les dauphins bleu et blanc, les zones productives. Chez les manchots, les variations interannuelles des temps et des distances de trajets ainsi que leur activité de plongées sont remarquablement proportionnelles aux variations de l'environnement, en particulier au FP. Cet ajustement se vérifie dans le cas d'un événement extrême dont les importantes répercussions se mesurent jusqu'au niveau de la population. Malgré des habitats à grande échelle très différents, les cétacés de Méditerranée Occidentale et les manchots royaux de Crozet se situent dans des zones de fort dynamisme provoquée par la dynamique de (sub)mésoséchelle.

Les interactions à grande échelle, décrites en détail dans les chapitres II et III, correspondent globalement aux habitats des proies. Les ajustements de distributions des prédateurs aux variations saisonnières des masses d'eau ont été rapportés dans le cas des thons au niveau des côtes Californienne (Schaefer et al. 2007). Comme le suggère également nos résultats, l'ajustement de la distribution indique une affinité pour une région présentant une importante disponibilité de proies. La fidélité des rorquals et des dauphins pour la partie Nord du Bassin Occidentale et la forte affinité des manchots royaux au FP sont des stratégies pour s'alimenter sur des biomasses importantes de proies en minimisant la dépense énergétique. C'est probablement la raison pour laquelle les cétacés sont plus présents à l'année dans la partie Nord du Bassin. Ils trouveraient des conditions favorables d'alimentation, mais aussi pour d'autres activités comme la reproduction, ne nécessitant pas de migration. C'est également la raison pour laquelle les manchots ciblent le FP plutôt que FSA. Ce front présente pourtant des biomasses de poissons aussi importantes mais elles sont situées plus en profondeur (Pakhomov et al. 1996). Elles sont donc moins accessibles pour les prédateurs qui doivent fournir un effort supplémentaire lors de la plongée (Guinet et al. 1997). Les interactions (sub)mésoéchelle concernent davantage les phénomènes d'augmentation locale d'abondance des proies et leur structuration (Rodhouse et al. 1996, Nel et al. 2001, Johnston et al. 2005, Hyrenbach et al. 2006). Pour toutes les espèces considérées dans cette étude, nos résultats montrent clairement l'importance des zones de gradients horizontaux élevés en surface qui définissent les zones frontales (Sims & Quayle 1998). L'activité d'alimentation des prédateurs est donc fortement reliée à ces structures.

3) Comparaison méthodologique des échelles de recherche alimentaire des prédateurs

Les techniques d'analyse de la structure spatiale d'une distribution ou d'un trajet permettent également d'identifier les échelles d'interaction avec l'environnement. L'analyse fractale est une méthode qui utilise la dimension fractale en mesurant les changements dans la tortuosité d'un trajet sur plusieurs échelles, fournissant ainsi des éléments sur le comportement des animaux dans un environnement complexe hiérarchique. Cette analyse fractale, menée aussi sur les oiseaux marins (Fritz et al. 2003), montre que les prédateurs ajustent leur trajet en fonction de la distribution spatiale hiérarchique des ressources en proies et des facteurs environnementaux. Le trajet d'un rorqual commun équipé au large du Golfe du Lion a démontré des changements de comportement à plusieurs échelles à l'aide de cette

analyse (Mouillot & Viale 2001). En accord avec nos résultats sur la (sub)mésoéchelle, cette analyse, menée sur un trajet uniquement, a été interprétée par les auteurs comme une réponse aux phénomènes d'agrégation des proies dans une gamme d'échelles de 5 à 200km. Leur dimension fractale proche de 1, indique que le rorqual adoptait un comportement de recherche avec une alternance de grands déplacements en ligne droite et d'épisodes de sinuosité. Nous n'avons pu mener cette analyse fractale sur les suivis satellitaires des rorquals en raison d'une résolution insuffisante des données. La méthode de First Passage Time (Fauchald & Tveraa 2003, Pinaud & Weimerskirch 2005), analysant également la sinuosité d'un trajet, permet d'évaluer les échelles d'interaction des animaux avec leur environnement physique et biologique. Elle est basée sur des comportements de recherche active, appelée recherche en zone restreinte (area-restricted search, ARS). Chez les albatros étudiés dans la zone Australe de l'Océan Indien, cette recherche en zone restreinte est de l'ordre de la centaine de kilomètres, attribuant ainsi les interactions de ces oiseaux aux phénomènes mésoéchelle (Pinaud & Weimerskirch 2005). Enfin, les géostatistiques, et particulièrement l'analyse de krigeage, constituent une approche différente en prenant en compte la structure spatiale d'une distribution. La portée de cette structure est une information particulièrement intéressante, car elle correspond à la distance maximum à laquelle deux points sont corrélés. Cette analyse, menée par Dubroca et al. (2004), Dubroca (2005) et Monestiez et al. (2006) sur la compilation d'observations de rorqual commun dans la partie Nord du Bassin Occidental, montrent l'existence de deux portées (80 et 160km). Ces distances correspondent grossièrement à la dimension des phénomènes mésoéchelle.

Toutes ces approches, en Méditerranée comme dans la zone Australe, soulignent ainsi l'importance de la moyenne échelle pour l'activité alimentaire des prédateurs. Cependant, encore très peu d'études ont cherché à comprendre quels sont les mécanismes d'interactions entre l'activité de moyenne échelle et les prédateurs marins. La seconde partie de cette discussion présente quelques mécanismes importants que suggèrent nos résultats.

B. Influence des tourbillons et des filaments sur les stratégies d'approvisionnement des prédateurs marins

1) Les mécanismes des structures (sub)mésoéchelle

a. Stimulation biologique et effets structurant de la (sub)mésoéchelle

Les interactions des prédateurs avec les phénomènes dynamiques obtenus dans ce travail suggèrent que les processus de (sub)mésoéchelle jouent un rôle important sur l'écologie alimentaire des prédateurs. Précédemment, il était évoqué que cette influence était double, par un effet structurant du milieu marin et/ou par la stimulation biologique le long de la chaîne trophique (e.g. Flierl & McGillicuddy 2003). Cependant, nos résultats ne permettent pas de faire la distinction entre l'effet de la stimulation biologique liée au tourbillon et le simple effet structurant de la ressource. Cette différenciation est d'autant plus difficile à établir dans le cas des prédateurs marins car elle nécessite la prise en compte d'un décalage spatial et temporel dû au passage des différents niveaux trophiques. L'effet de la stimulation biologique est difficilement estimable à cause de l'absence de données de biomasses de proies. Les hypothèses que nous pouvons émettre concernent, par conséquent, les relations avec la production primaire. L'effet structurant des processus de (sub)mésoéchelle est plus facilement interprétable à la vue des résultats obtenus sur les paramètres océanographiques. De plus, les phénomènes structurant la ressource semblent particulièrement importants pour un prédateur comme le rorqual commun dont la stratégie alimentaire est basée sur la densité des proies (Nemoto 1970).

Les localisations des rorquals communs suivis par télémétrie indiquent que les animaux se situent préférentiellement au niveau du bord des tourbillons pendant l'été. Pendant la période hivernale, nous suspectons que la sous-utilisation des tourbillons est due à une modification de l'activité des rorquals. La préférence des rorquals pour le bord des tourbillons anticycloniques correspondrait à une production relativement élevée en profondeur (~100m), où a lieu la subduction d'une partie de la production vers le centre en raison de l'inclinaison de la pycnocline (cf. Fig 2.6; Puillat 2000, Taupier-Letage et al. 2003). Le bord des tourbillons semblent les zones les plus favorables à des lieux de concentration des proies des rorquals. Par comparaison, la distribution des cétacés en mer Ligure répond à la distribution

du krill (Molinero et al. 2007). Dans cette zone, de fortes concentrations de krill semblent reliées à la présence de la zone frontale qui caractérise le bord externe du courant Nord. En plus d'établir des barrières de transport où les particules vont s'agréger, l'activité filamentaire agit aussi directement sur le transport horizontal de la production en modulant sa distribution (en forme de filaments, de spirales, ou bien encore de lobes; Lehahn et al. 2007). Les zones de courants intenses vont avoir tendance à agir comme des barrières de transport en structurant et agrégeant les organismes zooplanctoniques comme le krill qui se comporte comme une particule dérivante sur le plan horizontale, malgré les migrations nyctémérales. Polovina et al. (2006) ont montré que les tortues concentraient leur activité alimentaire dans ces zones dynamiques au sein du Kuro-shivo en nageant à la fois avec et contre le courant. Domokos et al. (2006) explique que ce schéma d'accumulation des proies, notamment le zooplancton/micronecton, sur le bord des tourbillons n'est pas toujours observé et dépend probablement de la dynamique et de l'âge du tourbillon. Ces zones seraient donc ciblées par les prédateurs en raison de la convergence créée par les courants intenses. Cette hypothèse est également avancée dans le cas du suivi interannuel d'oiseau marin en fonction des situations dynamiques au sein du Courant de Californie (Yen et al. 2006). Afin de synthétiser les résultats obtenus, un schéma explicatif est proposé en figure 4.1.

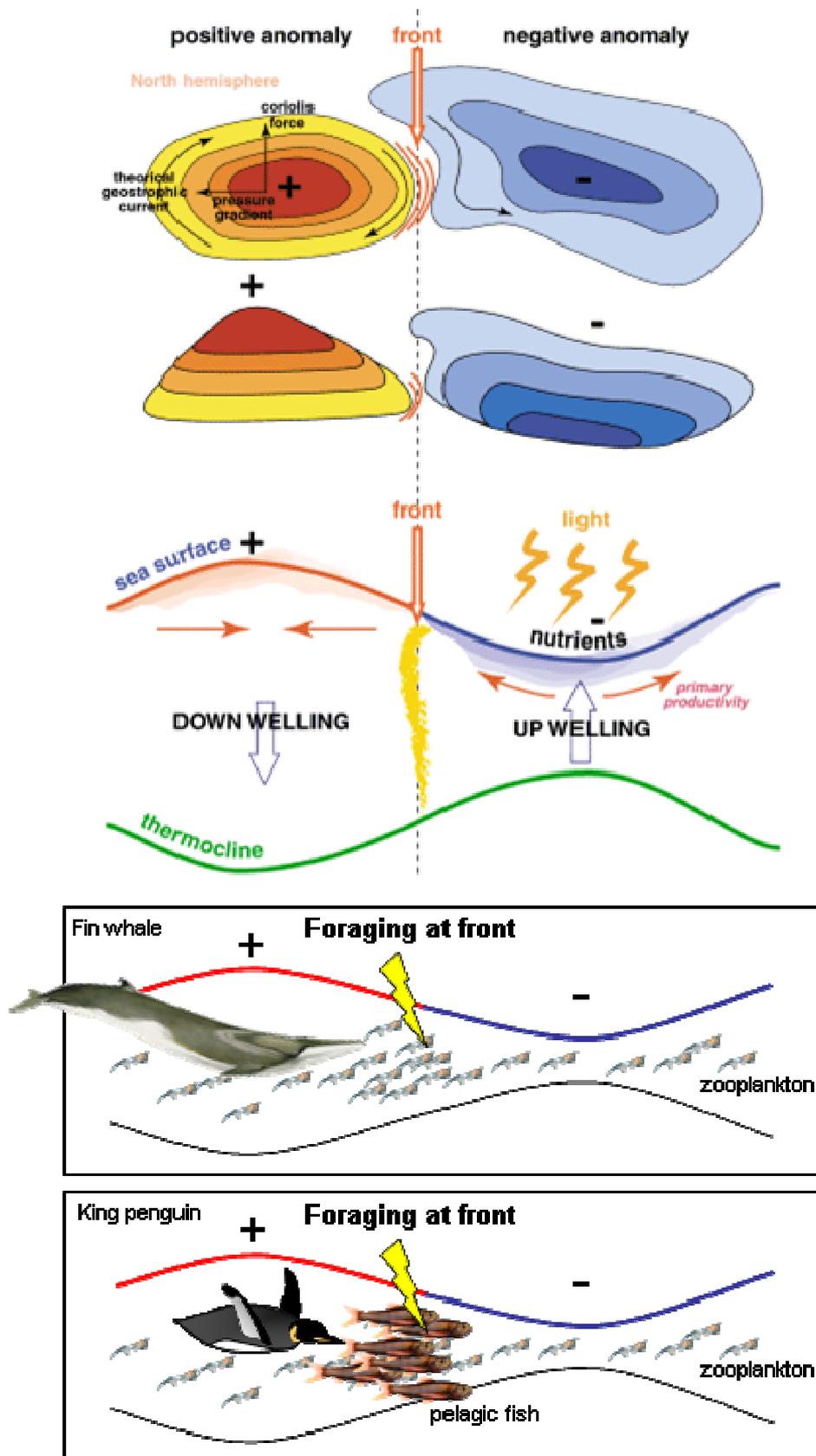


Fig. 4.1. Schéma explicatif de l'influence des tourbillons sur la stratégie alimentaire des prédateurs marins supérieurs.

La capacité structurante des tourbillons dépend donc à la fois des caractéristiques des tourbillons mais aussi de celles de la proie considérée. Le krill, bien qu'effectuant des migrations nyctémérales marquées lui permettant d'ajuster sa distribution (McGehee et al. 2004, Warren et al. 2004), sera ainsi plus sujet à l'advection causée par l'activité tourbillonnaire que les poissons pélagiques. Ces derniers, présentant une plus grande capacité natatoire, seront en revanche attirés par des conditions favorables à son alimentation, mais aussi à sa physiologie (métabolisme optimal à une certaine température par exemple, e.g. Kirby et al. 2000). En plus de l'effet structurant des tourbillons sur les ressources, il est également important de considérer leur histoire et leur durée de vie, en termes de production associée au tourbillon. Cette histoire (trajet et âge) du tourbillon conditionne le développement trophique, pouvant en faire une structure potentiellement intéressante pour le prédateur. Pour schématiser, un tourbillon naissant n'aura pas eu le temps suffisant au développement d'un réseau trophique, alors qu'à l'inverse, un vieux tourbillon sera appauvri en biomasse en raison de l'utilisation de la totalité des éléments nutritifs (Bakun 2006). Ce schéma se complexifie quand on considère qu'à tout âge, les tourbillons peuvent faire l'objet d'interactions et d'échanges avec les tourbillons voisins ou avec la côte via les filaments, apportant potentiellement éléments nutritifs et/ou organismes.

b. Effet de la (sub)mésoéchelle sur l'accessibilité des prédateurs à la ressource

Les structures (sub)mésoéchelle peuvent également influencer l'efficacité d'alimentation des prédateurs en raison des mouvements verticaux des masses d'eau (d'Ovidio et al. 2004, Lévy 2008). Ces mouvements vont avoir pour effet d'élever ou de descendre les masses d'eau, par la déformation des isopycnes, auxquelles sont associées les proies. Un affaiblissement de la stratification aura aussi pour conséquence un mélange plus facile, puis une injection de nutriment en surface, suivie d'une augmentation du phytoplancton qui attire le zooplancton. Trouver des proies à une profondeur moindre est avantageux pour un prédateur plongeur car elle se traduit par une meilleure accessibilité à la ressource alimentaire induisant, par conséquent, une diminution du coût énergétique associé à la plongée. De plus, cette élévation des proies peut s'accompagner d'une agrégation sur la verticale, élément important pour l'exploitation optimale des ressources par le prédateur. Ces conditions favorables se retrouvent soit à la bordure des tourbillons anticycloniques,

renforçant encore l'attrait de la bordure en termes de production et d'agrégation horizontale, soit au centre des tourbillons cycloniques (Bakun 2006).

c. Prévisibilité des processus (sub)mésoéchelle pour les prédateurs

La prévisibilité de l'activité mésoéchelle structurant la distribution des ressources est d'abord liée aux structures instables qui la créent. Dans le cas de la Méditerranée, il s'agit du courant Algérien, du courant Nord, et du front nord Baléares. Les tourbillons observés dans la partie Nord du Bassin Occidental, comme 06-1, semblent aussi récurrents puisque leur origine est attribuée aux vents soutenus en provenance du Nord (Pascual et al. 2002). Dans le cas de la zone Australe, il s'agit des fronts (FSA et FP). Les cétacés, non contraints de revenir à une place centrale (i.e. la colonie), peuvent ainsi rester dans une structure favorable et se déplacer avec elle jusqu'à ce que la ressource associée soit épuisée ou bien qu'ils aient reconstitué leurs réserves énergétiques. Les manchots doivent revenir à leur place centrale (« central place forager », Orians & Pearson 1979), puis repartir à la prochaine relève du partenaire. La recherche de la même structure définira la notion de fidélité au site d'alimentation. Weimerskirch (2007) propose que cette fidélité des oiseaux marins, en réponse à la prévisibilité de la ressource, soit déterminée par l'éloignement au site d'alimentation. Chez les manchots, le temps moyen du trajet en mer est d'environ deux semaines, ce qui signifie qu'un manchot peut revenir au site d'alimentation à un mois d'intervalle. Or, Cette période correspond au temps mis par un tourbillon pour se déplacer d'une distance égale à son diamètre (Park et al. 2002). Une analyse préliminaire de trajets consécutifs enregistrés sur quelques manchots semble montrer que les animaux tendent effectivement à présenter un deuxième trajet similaire au premier avec un ajustement à la nouvelle situation mésoéchelle dans la phase de recherche alimentaire du trajet.

d. Influence des courants tourbillonnaires sur les mouvements des prédateurs

La stratégie de recherche alimentaire par les prédateurs marins est un compromis entre les coûts et les bénéfices énergétiques (Costa 1991). Or, le déplacement des prédateurs nageurs, malgré un hydrodynamisme développé, représente un coût énergétique important en comparaison de la dépense énergétique des oiseaux volants (Costa 1991, Butler 2000). On peut donc s'attendre à un ajustement des mouvements des animaux nageurs par rapport à la

direction des courants, et notamment des courants tourbillonnaires, afin de diminuer la perte énergétique associée à l'effort de nage. Plusieurs études, en particulier chez les tortues (e.g. Luschi et al. 2003) ont établi un effet important des courants sur le déplacement des animaux soit de façon passive (i.e. à la façon de bouées dérivantes), soit de façon active, pour atteindre les zones de recherche alimentaire (Luschi et al. 1998, Lambardi et al. 2008). Cependant, très peu de travaux ont examiné cette influence chez d'autres prédateurs marins (Ream 2005). Chez les manchots, la relation obtenue avec les courants est particulièrement intéressante car ces prédateurs présentent des vitesses de nage très élevées, d'un ordre de grandeur en comparaison de l'amplitude des courants. Malgré ces vitesses, nager avec le courant pour atteindre le FP peut représenter une diminution de la dépense énergétique et du temps de transit qui n'est pas négligeable pour ces animaux fortement contraints, sortant d'une période de jeûne à l'incubation ou à l'élevage. Les tourbillons seraient donc importants à la fois pour les zones de recherche intense, par la création de zones frontales stimulant et/ou concentrant les proies, mais aussi pendant le déplacement, pour diminuer la dépense énergétique et le temps de transit jusqu'à ces zones favorables. On notera cependant que des situations nuancées sont reportées sur les trajets des prédateurs par rapports aux tourbillons (Hays et al. 2006, Revelles et al. 2007) où le statut et les conditions individuelles peuvent agir sur les stratégies d'acquisition des ressources relativement à ces structures. Les relations sont en effet modulées en fonction de la contrainte associée au stade de reproduction des manchots. Par comparaison au stade d'incubation, le stade d'élevage nécessite que les manchots reviennent rapidement à la colonie, avec une réserve de nourriture allouée au poussin; ce qui n'est pas le cas en incubation où le manchot ne reconstitue que ses propres réserves. Par comparaison, la contrainte est encore moins élevée chez les cétacés puisqu'ils ne sont pas soumis à une colonie. Il leur est donc possible de rester dans une structure favorable alors que les manchots ne peuvent y rester qu'un temps limité. Les manchots doivent alors obéir à un compromis entre le temps d'exploitation d'une zone favorable et les niveaux d'agrégation des proies qui peuvent rapidement évoluer en raison de la nature dynamique des structures (sub)mésoéchelle.

CHAPITRE V

CONCLUSION & PERSPECTIVES



CONCLUSION

De l'océanographie à l'écologie...

Les interactions entre les prédateurs et leur environnement à large échelle ont été interprétées comme une fidélité régionale propre à chaque prédateur, les cétacés dans la partie Nord de la Méditerranée Occidentale et les manchots au niveau du Front Polaire de l'Océan Austral. Cette fidélité est reliée à la stratégie alimentaire des prédateurs et aux habitats préférentiels de leur proie. Cette dépendance des manchots au Front Polaire se manifeste particulièrement lors d'évènement exceptionnel et impacte directement les populations. En revanche, les interactions des prédateurs avec les phénomènes mésoéchelle et submésoéchelle révèlent des mécanismes similaires entre des prédateurs aussi différents que les rorquals communs, les dauphins bleu et blanc et les manchots royaux, dans des milieux aussi contrastés que la Méditerranée Occidentale et l'Océan Austral. Strass (CIESM 2005) définit l'importance des phénomènes mésoéchelle dans l'Océan Austral: « les corrélations observées des différents niveaux du réseau trophique, de la physique aux prédateurs supérieurs, amènent à la conclusion que la dynamique mésoéchelle du Courant Circumpolaire Antarctique crée les conditions limites qui déterminent le taux et l'amplitude des processus biologiques, et ainsi de la structure de l'écosystème ». Par conséquent, l'activité tourbillonnaire et filamentaire, qui caractérise l'ensemble des environnements instables, apparaissent jouer un rôle déterminant sur la distribution des prédateurs marins, leur mouvement et leur stratégie alimentaire à mésoéchelle. Ceci se traduit concrètement pour le prédateur par des augmentations locales de l'abondance des proies en raison de la stimulation biologique, par des phénomènes d'agrégations sur le plan horizontal et vertical, ou encore par une accessibilité accrue à la ressource. Nous supposons donc que cette activité de (sub)mésoéchelle, qui caractérise de nombreux environnements, influence une large gamme de prédateurs pendant leur recherche alimentaire. En effet, pendant les autres périodes du cycle de vie des prédateurs, les relations avec leur environnement peuvent être modifiées quand ils ne sont plus en recherche alimentaire. Ceci est suggéré par la variation saisonnière des relations avec la dynamique (sub)mésoéchelle chez les cétacés et par la modulation de ces relations selon le stade de reproduction chez les manchots royaux.

... de l'écologie à la conservation

Cette étude démontre également l'importance de prendre en compte les échelles spatiales et temporelles pour une compréhension globale des relations entre la distribution des prédateurs marins et leur environnement. Ces relations échelle-dépendantes doivent être intégrées dans les modèles afin d'expliquer l'ensemble de la variabilité de distribution des observations de cétacés dans la zone échantillonnée. En choisissant les paramètres environnementaux pertinents à ces différentes échelles, les modèles obtenus peuvent présenter une forte capacité explicative. La modélisation, construite à partir des observations visuelles, présentée dans cette thèse a ainsi permis de définir les habitats des rorquals et des dauphins bleu et blanc. De plus, la distribution et l'abondance ont pu être estimées pour les dauphins bleu et blanc qui ont subi les effets d'une épidémie pendant la période qui a suivi la fin de notre échantillonnage. L'utilisation des modèles pour étudier les habitats, la distribution et l'abondance des cétacés se révèle un outil particulièrement important en termes de gestion et de conservation. En effet, les informations qui en découlent apportent ainsi des éléments de connaissances sur les cétacés répondant aux objectifs avancés par le sanctuaire pelagos. L'utilisation des navires d'opportunité constitue donc une plateforme d'échantillonnage pertinente. En effet, la mise en place d'un réseau coordonné de suivi par les plateformes d'opportunités, comme les ferries, est relativement simple en comparaison de moyens à la mer, coûteux au niveau financier aussi bien qu'en personnes. De plus, la mise en place d'un tel réseau, en choisissant comme nous l'avons fait des lignes de ferry stratégiques, permettrait un suivi fin de la distribution et de l'abondance des animaux. Ce suivi pourrait ainsi constituer une surveillance des populations qui se révèle extrêmement utile pour estimer les tendances des populations à court, moyen et long termes, comme par exemple l'effet de l'épidémie de Morbilivirus qui sévit depuis l'été 2007. En effet, la pérennité de l'échantillonnage que nous avons réalisé pendant l'année 2006-2007 sur les années suivantes permettrait de quantifier l'impact de cet évènement sur les populations de delphinidés.

PERSPECTIVES

L'ensemble des relations établies dans ce travail de thèse aborde essentiellement le plan horizontal, aussi bien pour les données concernant les animaux (observations visuelles et suivi satellitaire) que pour les mesures environnementales *in situ* et satellitaires. Les processus intervenant sur le **plan vertical** ne sont inférés que par leur signature de surface. Afin de comprendre les mécanismes d'interaction des prédateurs avec les tourbillons et les filaments, en particulier les hypothèses sur l'influence des mouvements verticaux des masses d'eaux et l'effet structurant sur les proies, il serait utile 1) d'étudier des animaux équipés de balise Argos couplée à un enregistreur de plongées, comme cela est fait depuis les toutes dernières années sur les manchots royaux et sur les otaries à Kerguelen (les enregistreurs de plongées utilisés dans le cadre de cette thèse n'étaient pas couplés à la télémétrie), 2) d'obtenir des profils verticaux et des sections de la colonne d'eau. Pour ceci les balises Argos-CTD utilisées dans le cadre du programme « éléphants de mer océanographes » sont des outils idéaux permettant à la fois d'avoir la localisation de l'animal mais aussi ses profils de plongées et les mesures de température et de salinité associées. Ceci a fait l'objet d'un travail en collaboration dont un article est actuellement en préparation (Bailleul et al. en préparation), et qui confirme nos résultats sur l'importance de la périphérie des tourbillons. Dans le cadre du programme IPSOS-SEAL et du développement de ces balises, un nouveau capteur permettra d'avoir accès à la concentration en chlorophylle. 3) d'obtenir des données sur la ressource. Ce paramètre est un point crucial pour l'écologie des prédateurs marins, mais pourtant très rarement disponible. L'estimation de ce paramètre, à travers la distribution et l'abondance de la ressource, pourrait être réalisée par échosondage. En effet, équiper les navires d'opportunités d'échosondeur serait une approche extrêmement intéressante et complémentaire des données biologiques et physiques déjà récoltées. Cette approche permettrait de vérifier les interactions proposées dans ce travail entre les facteurs océanographiques et les prédateurs en activité alimentaire qui n'ont de sens qu'au travers des ressources.

Les relations entre les trajets des prédateurs et les structures submésoséchelle trouvent une limite dans la mesure Argos dont la résolution de la localisation est de l'ordre de quelques kilomètres. La précision Argos peut donc masquer les relations et il est par conséquent nécessaire d'utiliser des outils ayant une plus grande résolution spatiale, mais aussi

temporelle. Les **balises GPS** seraient donc particulièrement recommander dans l'étude des liens avec les structures filamenteuses puisque cette technologie présente une résolution spatiale de l'ordre du mètre, et une résolution temporelle pouvant atteindre la seconde.

Afin d'aborder la **prévisibilité** liée aux structures tourbillonnaires, j'ai entamé un travail sur l'effet de l'expérience à court terme sur la stratégie alimentaire des manchots. Pour ceci, les mêmes individus ont été suivis sur deux trajets consécutifs. Il s'agit alors d'examiner le rôle de l'activité tourbillonnaire, qui évolue d'un trajet de manchot au suivant, sur ces trajets successifs. Comme il a été évoqué dans la partie discussion, les analyses préliminaires montrent que la forme globale et la direction des trajets successifs sont très semblables. A l'inverse, la partie la plus éloignée de la place centrale s'adapte à la nouvelle situation tourbillonnaire rencontrée par l'animal en raison d'un changement de l'activité tourbillonnaire dans la zone à laquelle s'est intéressé l'animal lors du trajet précédent.

Il serait également intéressant de pousser plus loin l'analyse de l'influence des courants sur les mouvements des animaux en étudiant l'**optimalité** des trajets des manchots relativement aux courants (collaboration avec P. Gaspard). De même que le CLS estime l'optimalité des routes de navire en termes de temps et de consommation de carburant dans le champ de courant Mercator, le but serait de transposer cette approche aux manchots. Le trajet réellement observé de l'animal pourrait alors être comparé aux trajets optimaux pour se déplacer d'un point A à un point B, le point A représentant l'endroit où l'animal s'est alimenté, et le point B représentant la colonie. La différence serait alors estimée en termes d'énergie dépensée ou économisée (comme le carburant) par l'animal.

Comme toute étude portant sur un domaine environnemental, il convient de terminer ces perspectives sur une note climatique. En effet, l'activité tourbillonnaire semble présenter une **variabilité annuelle et interannuelle** (Stammer & Wunsch 1999). Chaigneau et al. (sous presse) mettent en évidence une **tendance** significative de diminution de l'activité tourbillonnaire au niveau des principaux upwellings de l'océan mondial à partir des données altimétriques disponibles sur la période 1992-2007. Cette décroissance énergétique est attribuée aux conditions globales du réchauffement climatique. Il serait donc intéressant d'examiner en parallèle s'il existe des tendances liées à l'activité de recherche alimentaire (temps passé en mer plus long par exemple) pour les prédateurs fréquentant ces régions.

A photograph of a whale breaching the ocean surface. The whale's dark, sleek body is visible above the water, and a large, misty splash of water is rising from the point of entry. The ocean is a deep blue with small waves. The sky is a pale, clear blue.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT M.R., RICHMAN J.G., NAHORNIK J.S. & BARKSDALE B.S. 2001. Meanders in the Antarctic Polar Frontal Zone and their impact on phytoplankton. *Deep-Sea Research II* 48, 3891–3912
- ACEVEDAVO-GUTIEREZ A., CROLL D.A. & TERSHY B.R. 2002. High feeding costs limit dive time in the largest whales. *Journal of Experimental Biology* 205, 1747–1753.
- AINLEY D.G. & DEMASTER D.P. 1990. The Upper Trophic Levels in Polar Marine Ecosystems. In Smith Jr, W.O. (Ed.), *Polar Oceanography, Part B, Chemistry, Biology and Geology*, Academic Press, San Diego, pp. 599–630.
- AGUILAR A. & RAGA J.A. 1993. The striped dolphin epizootic in the Mediterranean Sea. *Ambio* 22, 524–528.
- AGUILAR A. 2000. Population biology, conservation threats, and status of Mediterranean striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*). *Journal of Cetacean Research and Management* 2, 17–26
- ALBÉROLA C., MILLOT C. & FONT J. 1995. On the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern Current during the PRIMO-0 experiment in the western Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta* 18 (2) 163–192.
- ANDERSEN V. & PRIEUR L. 2000. one-mouth study in the open NW Mediterranean Sea (DYNAPROC experiment, May 1995): overview of the hydrobiogeochemical structures and effects of wind events. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 47, 397–422.
- ARNONE R.A., WIESENBERG D.A. & SAUNDERS K.D. 1990. The origin and characteristics of the Algerian Current. *Journal of Geophysical Research* 95, 1587– 1598.
- ARISTEGUI J., SANGRA P., HERNANDEZ-LEON S., CANTON M., HERNANDEZ-GUERRA A. & KERLING J.L. 1994. Island-induced eddies in the Canary islands, *Deep Sea Res. Part I* 41, 1509.
- ASTRUC G. 2005. Exploitation des chaînes trophiques de Méditerranée par les populations de cétacés. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes, Université de Montpellier.
- AZZELINO A., GASPARI S. AIROLDI S. & NANI B. 2008. Habitat use and preferences of cetaceans along the continental slope and the adjacent pelagic waters in the western Ligurian Sea. *Deep-Sea Research sous-pressé*
- BAKUN A. 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: Opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina* 70 S2, 105–122.
- BANNASCH R., WILSON R.P. & CULIK B. 1994. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *Journal of Experimental Biology* 194, 83–96.

- BEARZI G, REEVES RR, NOTARBARTOLO DI SCIARA G, POLITI E, CANADAS A, FRANTZIS A, & MUSSI B. 2003. Ecology, status and conservation of short-beaked common dolphins (*Delphinus delphis*) in the Mediterranean Sea. *Mammal Review* 33, 224-52.
- BEAUBRUN, P.C. 1995. Atlas préliminaire de distribution des cétacés de Méditerranée. Monaco: Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée (CIESM), Musée Océanographique.
- BELKIN I.M. & GORDON, A.L. 1996. Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *Journal of Geophysical Research* 101(C2), 3675–3696.
- BENITEZ-NELSON C.R. & MCGILLICUDDY D.J. JR. 2008. Mesoscale physical–biological–biogeochemical linkages in the open ocean: An introduction to the results of the E-Flux and EDDIES programs. *Deep-Sea Research II*. 55, 1133–1138.
- BENTALEB I., GUINET C., MATE B., MARTIN C., MAYZAUD P. & DE STEPHANIS R. 2008. The foraging ecology of Mediterranean fin whales in a changing environment elucidated by satellite tracking and stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series sous presse*.
- BENZOHRRA M. & MILLOT C. 1995A. Characteristics and circulation of the surface and intermediate water masses off Algeria, *Deep Sea Research Part I* 42, 1803– 1830.
- BENZOHRRA M. & MILLOT C. 1995B. Hydrodynamics of an open sea Algerian Eddy, *Deep Sea Research Part I* 42, 1831–1847.
- BÉRUBÉ M., AGUILAR A., DENDANTO D., LARSEN F., NOTARBARTOLO DI SCIARA G., SEARS R., SIGURJONSSON J., URBÀN R. & PALSBOËLL P. 1998 Population genetic structure of North Atlantic, Mediterranean Sea and Sea of Cortez fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758); analysis of mitochondrial and nuclear loci. *Molecular Ecology* 7, 585–599.
- BIDIGARE R.R., BENITEZ-NELSON C., LEONARD C.L., QUAY P.D., PARSONS M.L., FOLEY D.G. & SEKI M.P. 2003. Influence of a cyclonic eddy on microheterotroph biomass and carbon export in the lee of Hawaii. *Geophysical Research Letters* 30 (6), 51, 1-4.
- BLAIN S., QUEGUINER B., ARMAND L., BELVISO S., BOMBLED B., BOPP L., BOWIE A., BRUNET C., BRUSSARD C., CARLOTTI F., CHRISTAKI U., CORBIERE A., DURAND I., EBERSBACH F., FUDA J.-L., GARCIA N., GERRINGA L., GRIFFITHS B., GUIGUE C., GUILLERM C., JAQUET S., JEANDEL C., LAAN P., LEFEVRE D., LOMONACO C., MALITS A., MOSSERI J., OBERNOSTERER I., PARK Y.-H., PICHERAL M., PONDAVEN P., REMENY T., SANDRONI V., SARTHOU G., SAVOYE N., SCOUARNEC L., SOUHOUT M., THUILLER D., TIMMERNANS K., TRULL T., UITZ J., VAN-BEEK P., VELDHUIS M., VINCENT D., VIOLLIER E., VONG L. & VAGNER T. 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446
- BLANCO C., AZNAR J. & RAGA J.A. 1995 Cephalopods in the diet of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* from the western Mediterranean during an epizootic in 1990. *Journal of Zoology of London* 237, 151–158.

- BLOCK B., COSTA D., BOEHLERT G., & KOICHEVAR R. 2002. Revealing pelagic habitat use: the tagging of Pacific pelagics program. *Oceanologica Acta* 25,255–266.
- BLOCK W.M. & BRENNAN. 1993 The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology*, D.M. Power (ed.) 11 Plenum Press, NY. pp. 35–91.
- BOGGS C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology* 6, 508-518.
- BOSC E., BRICAUD A., & ANTOINE D. 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18, GB1005, 1-17.
- BOST C.A., GEORGES J.Y., GUINET C., CHEREL Y., PÜTZ K., CHARRASSIN J.B., HANDRICH Y., ZORN T., LAGE J. & LE MAHO Y. 1997. Foraging habitat and food intake of satellite tracked King penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 150, 21-33.
- BOST C.A., ZORN T., LE MAHO Y. & DUHAMEL G. 2002. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguin 'diet versus trawl sampling at Kerguelen islands. *Marine Ecology Progress Series* 227, 51-62.
- BOST C.A., COTTÉ C., BAILLEUL F., CHEREL Y., CHARRASSIN J.-B., GUINET C., AINLEY D.G. & WEIMERSKIRCH, H. (sous presse) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* *sous presse*. annexe 3.
- BOUTIBA Z. & ABDELGHANI F. 1995 Food of the common dolphin (*Delphinus delphis*, L.) in Algerian waters. *European Research on Cetaceans* 9, 182.
- BOYD I.L. 1996. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology* 77, 426-434.
- BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R., BURNHAM K.P., LAAKE J.L., BORCHERS D.L. & THOMAS L. 2001. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford University Press, pp.1-133, 189-190, 254-259, 269-271, 351-361
- BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R., BURNHAM K.P., LAAKE J.L., BORCHERS D.L. & THOMAS L. 2004. Advanced distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford University Press.
- BUTLER P.J. 2000. Energetic costs of surface swimming and diving of birds. *Physiological Biochemical Zoology* 73, 699-705.
- CAÑADAS A. & SAGARMINAGA R. 1996. A long-term survey of distribution and dynamics of cetaceans along the south-eastern coast of Spain: fourth year of research 1992–1995. *European Research on Cetaceans* 10, 125–129.
- CANESE S., CARDINALI A., FORTUNA C.M., GIUSTI M., LAURIANO G., SALVATI E. & GRECO S. 2006. The first identified winter feeding ground of fin whales (*Balaenoptera physalus*)

- in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 86, 903– 907.
- CARR M.E. & KEARNS E.J. 2003. Production regime in four Eastern Boundary Current systems. *Deep-Sea Research Part II-Tropical studies in Oceanography* 50, 3199-3221.
- CASANOVA B. 1974. Les euphausiacés de Méditerranée. Systématique et développement larvaire. *Biogéographie et Biologie*. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Université Aix-Marseille I.
- CHAIGNEAU A., GIZOLME A. & GRADOS C. 2008. Mesoscale eddies off Peru in altimeter records: identification algorithms and eddy spatio-temporal patterns. *Progress in Oceanography* *sous presse*.
- CHAIGNEAU A., ELGIN G & DEWITTE B. 2008. Eddy activity in the four major upwelling systems from satellite altimetry (1992-2007). *Progress in Oceanography* special issue EBUS *sous presse*.
- CHARNOV E.L. 1976. Optimal foraging: attack strategy in a mantid. *American Naturalist* 110, 141-145.
- CHARRASSIN J.B. & BOST C.A. 2001. Utilisation of the oceanic habitat by King penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series* 221, 285-297
- CHARRASSIN J.B., LE MAHO Y., BOST C.A. 2002 Seasonal changes in the diving parameters of king penguins. *Marine Biology*, 141:581–589.
- CHEREL Y., VERDON C. & RIDOUX V. 1993B. Seasonal importance of oceanic myctophids in King penguins diet at Crozet Islands. *Polar Biology* 13 355-357.
- CLAUSTRE H., MARTY J.C. & CASSIANI L. 1989. Intraspecific differences in the biochemical composition of a diatom during a spring bloom in Villefranche-sur-Mer Bay Mediterranean Sea. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 129, 17-32.
- CLARK C.W., BORSANI F. & NOTABORTOLO DI SCIARA G. 2002. Vocal activity of fin whales, *Balaenoptera physalus*, in the Ligurian Sea. *Marine Mammal Science* 18, 286–295.
- CONAN P. 1996. Variabilité et bilan de la production primaire en zone côtière (Méditerranée Nord occidentale : entrée du golfe du Lion) en relation avec les systèmes biologique, chimique et hydrodynamique (Courent Nord Méditerranéen). Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée.
- CONAN P. & MILLOT, C. 1995. Variability of the Northern Current off Marseilles, western Mediterranean Sea, from february to June 1992. *Oceanologica acta* 18, 193-205.
- COSTA D.P. 1991. Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *American Zoology* 31, 11–130.

Bibliographie

- COTTÉ C. & SIMARD Y. 2005. The formation of rich krill patches under tidal forcing at whale feeding ground hot spots in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 288, 199-210.
- COTTÉ C., PARK Y.H., GUINET C., & BOST C.-A. 2007. Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of Royal Society of London B*. 274: 2385–2391.
- CROCKER D.E., COSTA D.P., LE BOEUF B.J., WEBB P.M. & HOUSER D.S. 2006. Impact of El Nino on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Marine Ecology Progress Series* 309:1-10.
- CROLL D.A., MARINOVIC B., BENSON S., CHAVEZ F.P., BLACK N., TERNULLO R., TERSHY B.R. 2005. From wind to whales: trophic links in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*. 289, 117–130.
- CROXALL J.P. 1992. Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transaction of Royal Society of London B* 338, 219-328.
- DAVOREN G.K., MONTEVECCHI W.A. & ANDERSON J.T. 2003. Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73, 463-481.
- DEACON G.E.R. 1933. A general account of the hydrology of the South Atlantic Ocean. *Discovery Report VII*, 177-238.
- DE BAAR, H.J.W. 1994. Von Liebig's Law of the Minimum and plankton ecology (1899–1991). *Progress in Oceanography* 33 (4), 347–386.
- DE BAAR H.J.W., DE JONG J.T M., BAKKER D.C.E., B.M. LÖSCHER, VETH C., BATHMANN U. & SMETACEK V. 1995. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* 373, 412–415.
- DELORD K., BARBRAUD C., & WEIMERSKIRCH H. 2004. Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology* 27, 793-800.
- DE STEPHANIS R., CORNULIER T., VERBORGH P., SIERRA J.S., GIMENO N.P. & GUINET C. 2008 Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology Progress Series* 353, 275–288.
- D'OVIDIO F., FERNANDEZ V., HERNANDEZ-GARCIA E. & LOPEZ C. 2004. Mixing structures in the Mediterranean sea from Finite-Size Lyapunov Exponents. *Geophysical Research Letters* 31, 17 203.
- DOMOKOS R., SEKI M.P., POLOVINA J.J. & HAWN D.R. 2007. Oceanographic investigation of the American Samoa albacore (*Thunnus alalunga*) habitat and longline fishing grounds. *Fisheries Oceanography* 16(6) 555–572.

- DONIOL-VALCROZE T., BERTEAUX D., LAROUCHE P. & SEARS R. 2007. Influence of thermal fronts on habitat selection by four rorqual whale species in the Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series* 335, 207–216.
- DUBROCA L. 2004. De l'importance des effets d'échelle dans les relations organismes et milieu. Méthodologie géostatistique multivariée appliquée aux prédateurs marins supérieurs. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille II.
- DUBROCA L., ANDRE J.-M., BEAUBRUN P.-C., BONIN E., DAVID L., DURBEC J.P., MONESTIEZ P. & GUINET C. 2004. Summer fin whales (*Balaenoptera physalus*) distribution in relation to oceanographic conditions: conservation implications. Investigating the roles of cetaceans in marine ecosystems. CIESM workshop Monograph n° 25. pp. 77-84.
- DUGDALE R. & WILKERSON F. 1992. Nutrient limitation of new production in the sea. In *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*, Plenum Press, New York, pp. 107–122.
- DURANT J.M., HJERMANN D., ANKER-NILSSEN T., BEAUGRAND G., MYSTERUD A., PETTORELLI N. & STENSETH N.C. 2005. Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters* 8 , 952-958.
- EGGERS D.M. 1976. Theoretical effects of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 33, 1964-1971.
- EPPLEY R.W. & PETERSON B.J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282, 57–70.
- FAUCHALD P. 1999. Foraging in a hierarchical patch system. *American Naturalist* 153, 603–613.
- FAUCHALD P., ERIKSTADT K.E. & SKARSFJORD H. 2000. Scale-dependant predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabird and prey. *Ecology* 81 (3), 773-783.
- FAUCHALD P. & ERIKSTAD K.E. 2002. Scale-dependent predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Marine Ecology Progress Series* 231, 279-291.
- FAUCHALD P. & TVERAA T. 2003 Using first-passage time in the analysis of area restricted search and habitat selection. *Ecology* 84, 282–288.
- FEDOROV K.N. 1986. *The Physical Nature and Structure of Oceanic Fronts*. Springer-Verlag, Berlin. 333 pp.
- FERRAROLI S., GEORGES J.Y., GASPAR P. & LE MAHO Y. 2004 Endangered species: where leatherback turtles meet fisheries. *Nature* 429, 521–522.
- FLIERL G. & MCGILLICUDDY D.J. 2002. Mesoscale and submesoscale physical–biological interactions. In *The sea*. Wiley, New York.

- FONT J., GARCIA-LADONA E. & GARCIA-GORRIZ E. 1995. The seasonality of mesoscale motion in the Northern Current of the western Mediterranean : several years of evidence. *Oceanologica Acta* 18, 207-219.
- FORCADA J., AGUILAR A., HAMMOND P., PASTOR X. & AGUILAR, R. 1996. Distribution and abundance of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the western Mediterranean Sea during the summer. *Journal of Zoology, London* 238 23–34.
- FORCADA J. & HAMMOND P. 1998 Geographical variation in abundance of striped and common dolphins of the western Mediterranean. *Journal of Sea Research* 39, 313–325.
- FRIEDLAENDER A. S., HALPIN P.N., QIAN S.S., LAWSON G.L., WIEBE P.H., THIELE D. & READ A.J., 2006. Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 310, 297–310.
- FRITZ H., SAID S. & WEIMERSKIRCH H. 2003. Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 1143–1148.
- FURNESS R.W. & GREENWOOD J.J.D. 1993. *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall (Eds). London.
- GANNIER A. 1995. Les Cétacés de Méditerranée nord-occidentale: estimation de leur abondance et mise en relation de la variation saisonnière de leur distribution avec l'écologie du milieu. Thèse de Doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université de Montpellier.
- GANNIER A. & PRACA E. 2007. SST fronts and the summer sperm whale distribution in the north-west Mediterranean Sea. *Journal of Marine Biology Association UK* 87, 345–352
- GIRARD C., SUDRE J., BENHAMOU S., ROOS D. & LUSCHI P. 2006. Homing in green turtles *Chelonia mydas*: oceanic currents act as a constraint rather than as an information source. *Marine Ecology Progress Series* 322, 281–289.
- GÓMEZ DE SEGURA A., CRESPO E.A., PEDRAZA S.N., HAMMOND P.S. & RAGA J.A. 2006. Abundance of small cetaceans in waters of the central Spanish Mediterranean. *Marine Biology* 150: 149–160.
- GORSKY G., PRIEUR L., TAUPIER-LETAGE I., STEMMANN L., & PICHERAL M. 2002. Large particulate matter (LPM) in the western Mediterranean I. LPM distribution related to hydrodynamics. *Journal of Marine Systems* 33-34, 274-289.
- GUINET C., CHEREL Y., RIDOUX V. & JOUVENTIN, P. 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962–85. *Antarctic Science* 8(1), 23–30
- GUINET C., KOUDIL M., BOST C.A., DURBEC J.P., GEORGES J.Y., MOUCHOT M.C. & JOUVENTIN P. 1997. Foraging behaviour of satellite tracked King penguins in relation

- to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Islands, a study during three austral summers. *Marine Ecology Progress Series* 150, 11-20.
- GUINET C., CHASTEL O., KOUDIL M. DURBEC J.P., & JOUVENTIN P. 1998. Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of Royal Society of London B* 265, 1001-1006.
- GUINET C., DUBROCA L., LEA M.A. GOLDSWORTHY S., CHEREL Y., DUHAMEL G., BONADONNA F. & DONNAY J.P. 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series* 219, 251-264.
- HAMER K.C., HUMPHREYS E.M., GARTHE S., HENNICKE J., PETERS G., GRÉMILLET D., PHILLIPS R.A., HARRIS M.P. & WANLESS S. 2007. Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology Progress Series* 338, 295-305.
- HAMNER W.M., JONES M.S., CARLETON O., HAURI I.R. & WILLIAMS D.M. 1988. Zooplankton, planktivorous fish and water currents on a windward reef face, Great Barrier Reef, Australia. *Bulletin of Marine Science* 42, 841-843.
- HASTIE T.J., & TIBSHIRANI R.J. 1990. *Generalized additive models*, Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- HAURY L.R., MCGOWAN J.A. & WIEBE P.H. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In J.H. Steele (Ed.), *spatial pattern in plankton communities*. Springer-Verlag, pp. 279-327.
- HAYS G.C., HOBSON V.J., METCALFE J.D., RIGHTON D., SIMS D.W. 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology* 87, 2647-2656.
- HEDLEY S.L. 2000. *Modelling heterogeneity in cetacean surveys*. Thèse de doctorat, Université de St Andrews, Ecosse.
- HENRYS P. 2005. *Spatial distance sampling modeling of cetaceans observed from platforms of opportunity*. Thèse de Master, Université de St Andrews, Ecosse.
- HITCHCOCK G.L., MARIANO A.J. & ROSSBY T. 1993. Mesoscale pigment fields in the Gulf Stream: observation in a meaner crest and trough. *Journal of Geophysical Research* 98, 8425-8445.
- HUNT, G.L. JR. 1991. Occurrence of polar seabirds at sea in relation to prey concentrations and oceanographic factors. *Polar Research* 10, 553-559.
- HUNT G.L. JR, MEHLUM F., RUSSELL R.W., IRONS D., DECKER M.B. & BECKER P.H. 1999. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In Adams, N.J., Slotow, R.H. (Eds). *Proc.22 International Ornithological Congress, Durban*, pp. 2040-2056.

- HYRENBACH K.D., VEIT R.R., WEIMERSKIRCH H. & HUNT JR G.L. 2006. Seabirds associations with mesoscale eddies: the subtropical Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 324, 271–279.
- INAGAKE D., YAMADA H. SEGAWAK., OKAZAKI M. NITTA A. & ITOH T. 2001. Migration of young bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, through archival tagging experiments and its relation with oceanographic conditions in the Western North Pacific. *Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries* 38, 53-81.
- JACQUET N., WHITEHEAD H., LEWIS M. 1996. Coherence between 19th century sperm whale distributions and satellite-derived pigments in the tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 145, 1–10.
- JENOUVRIER S., WEIMERSKIRCH H., BARBRAUD C., PARK Y.-H. & CASTELLA B. 2005C. Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabirds dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272, 887-895.
- JONKER F.C. & BESTER M.N. 1994. The diving behaviour of adult southern elephant seal, *Mirounga leonina*, cows from Marion Island. *South African Journal of Antarctic Research* 24, 75–93.
- JOHNSTON D.W., THORNE L.H. & READ, A.J. 2005. Fin whales *Balaenoptera physalus* and minke whales *Balaenoptera acutorostrata* exploit a tidally driven island wake ecosystem in the Bay of Fundy. *Marine Ecology Progress Series* 305, 287–295.
- JOUVENTIN P. & WEIMERSKIRSH H. 1990. Satellite tracking of Wandering albatrosses. *Nature* 343, 746-748.
- KAISER M.J., ATTRILL M.J., JENNINGS S., THOMAS D.N., BARNES D.K.A., BRIERLEY A.S., POLUNIN N.V.C., RAFFAELLI D.G. & WILLIAMS, P.J. LE B. 2005. *Marine Ecology. Processes, Systems, and Impacts*. Oxford, University Press. 557pp.
- KIRBY D.S., FILSKEN Ø. & HART P.J.B. 2000. A dynamic optimization model for the behaviour of tunas at ocean fronts. *Fisheries and Oceanography* 9, 328-342.
- KOTLIAR N.B. & WIENS J.A. 1990. Multiple scale of patchiness and patch structure : a hierachical framework fort he study of heterogenety. *Oikos* 59, 253-260.
- KOORYMAN G.L., PONGANIS P.J., CASTELLINI M.A., PONGANIS E.P., PONGANIS K.V., THORSON P.H., ECKERT S.A., & LEMAHO Y. 1992. Heart rates and swim speeds of emperor penguins diving under sea ice. *Journal of Experimental Biology* 165, 161-180.
- LABAT J.P. & CUZIN-ROUDY, J. 1996. Population dynamics of the krill *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars, 1857) (Crustacea: Euphausiacea) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). Size structure, growth and mortality modeling. *Journal of Plankton Research* 18, 2295–2312.
- LARAN S. & DROUOT-DULAU V. 2007. Seasonal variation of striped dolphins, fin- and sperm whales' abundance in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 87 345–352.

- LA VIOLETTE P.E., TINTORE J. & FONT J. 1990. The surface circulation of the Balearic Sea. *Journal of Geophysical Research* 95, 1559-1568.
- LEHAHN Y., D'OVIDIO F., LÉVY M. & HEIFETZ E. 2007. Stirring of the northeast Atlantic spring bloom: A Lagrangian analysis based on multisatellite data. *Journal of Geophysical Research* 112, C08005.
- LEVIN S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73,1943-1967.
- LEVY M. 1996. Modélisation des processus biogéochimiques en Méditerranée Nord-Occidentale Cycle saisonnier et Variabilité mésoéchelle. Thèse de doctorat de l'Université de Paris VI.
- LEVY M. 2003. Mesoscale variability of phytoplankton and of new production: JBJimpact of the large scale nutrient distribution. *Journal of Geophysical Research* 108 C11 3358.
- LÉVY M. 2008. The Modulation of Biological Production by Oceanic Mesoscale Turbulence. *Lecture Notes In Physics. Transport in Geophysical flow: Ten years after.* pp. 219-261. J.B. Weiss & A. Provenzale (Eds), Springer, pp. 744.
- LÉVY M., MÉMERY L. & MADEC G. 1998. The onset of a bloom after deep winter convection in the North Western Mediterranean sea: mesoscale process study with a primitive equation model. *Journal of Marine Systems* 16, 7–21.
- LÉVY M., MEMERY L. & MADEC G. 1999. The onset of the spring bloom in the MEDOC area: mesoscale special variability. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 46, 1137-1160.
- LÉVY M., MEMERY L. & MADEC G. 2000. Combined effects of mesoscale processes and atmospheric high frequency variability on the spring bloom in the MEDOC area. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 47, 27-53.
- LÉVY M., KLEIN P. & TRÉGUIER A.M. 2001. Impacts of submesoscale physics on phytoplankton production and subduction. *Journal of Marine Research* 59 (4), 535–565
- LÉVY M., M. GAVART, L. MÉMERY, G. CANIAUX & A. PACI. 2005A. A four dimensional map of the spring bloom in the northeast Atlantic (POMME experiment): Results of a prognostic model. *Journal of Geophysical Research* 110.
- LÉVY M., Y. LEHAHN, J.-M. ANDRE, L. MÉMERY, H. LOISEL & E. HEIFETZ. 2005B. Production regimes in the northeast Atlantic: A study based on A study based on Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) chlorophyll and OGCM mixed layer depth. *Journal of Geophysical Research* 110.
- LOMBARDI, P., LUTJEHARMS, J.R.E., MENCACCI, R., HAYS, G.C., LUSCHI, P. 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 353, 289–301.

- LONGHURST A.R. & HARRISON W.G. 1989. The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography* 22, 47–123.
- LOPEZ-GARCIA M.J., MILLOT C., FONT J & GARCIA-LADONA E. 1994. Surface circulation variability in the Balearic Basin. *Journal of Geophysical Research* 99, 3285-3296.
- LUSCHI P., HAYS G.C., DEL SEPPIA C., MARSH R. & PAPI F. 1998 The navigational feats of green turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265, 2279–2284.
- LUSCHI P., SALE A., MENCACCI R., HUGHES G.R., LUTJEHARMS J.R.E. & PAPI F. 2003. Current transport of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270: 129–132.
- LUTJEHARMS J.R.E., WALTERS N.M. & ALLANSON B.R. 1985. Oceanic frontal systems and biological enhancement. In Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (Eds), *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 11-21.
- LUTCAVAGE M. BRILL R. SKOMAL G.B., CHASE B.C., GOLDSTEIN J. & TUTEIN J. 2000. Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Marine Biology* 137, 347-358.
- MANN K.H. & LAZIER J.R.N. 2006. *Dynamics of marine ecosystems*. Third Edition (Eds), Blackwell Publishing. 496pp.
- MARQUES, F.F.C. 2001. *Estimating Wildlife Distribution and Abundance from Line Transect Surveys Conducted from Platforms of Opportunity*. Ph.D. thesis, University of St. Andrews, Scotland.
- MARRA J. 1978. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in the mixed layer. *Marine Biology* 46, 203–208.
- MARTIN J.H. 1990. Glacial-interglacial CO₂ change: the iron hypothesis. *Paleoceanography* 5 (1), 1–13.
- MARTIN A.P. 2003. Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing. *Progress in Oceanography* 57, 125-174.
- MARTY J.-C. & CHIAVERINI J. 2002. Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research II* 49, 2017-2030.
- MCGEHEE D., DEMER D & WARREN J. 2004. Zooplankton in the Ligurian Sea. Part I. Characterization of their dispersion, relative abundance and environment during summer 1999. *Journal of Plankton Research* 26 1409-1418.
- MCGILLICUDDY JR D.J., ROBINSON A.R., SIEGEL D.A., JANNASCH H.W., JOHNSON R., DICKEY T.D., MCNEIL J., MICHAELS A.F. & KNAP A.H. 1998. Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* 394, 263.

- MILLOT C. 1979. Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. *Oceanologica Acta* 2 (3) 261-274.
- MILLOT C. 1987. The circulation of the levantine intermediate water in the Algerian Basin. *Journal of Geophysical Research* 92 8265-8276.
- MILLOT C. 1990. The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10 (9-11) 885-894.
- MILLOT C. & TAUPIER-LETAGE I. 2005. Circulation in the Mediterranean Sea. *The Mediterranean Sea: the handbook of environmental chemistry. Volume 5: water pollution.* Saliot A. (ed). Springer-Verlag, N.Y. pp. 1–30
- MOLINERO J.C., IBANEZ F., SOUISSI S., BOSC E. & NIVAL P. 2007. Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *Journal of Marine Systems* 69, 271-282.
- MONESTIEZ P., DUBROCA L. BONNIN, E. DURBEC J.-P. & GUINET C. 2006. Geostatistical modelling of spacial distribution of *Balaenoptera physalus* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecological Modelling* 193 615-628.
- MOORE J.K., ABBOTT M.R. & RICHMAN J.G. 1999. Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research*. 104, 3059–3073.
- MOREL A. & ANDRÉ J.M. 1991. Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean as derived and modeled from Coastal Zone Color Scanner observations. *Journal of Geophysical Research* 96, 12 685– 12 698.
- MORRIS D.W. 1987. Ecological Scale and Habitat Use. *Ecology* 68 (2), 362-369.
- MORROW R., BIROL F., GRIFFIN D., & SUDRE J. 2004 Divergent pathways of cyclonic and anti-cyclonic ocean eddies. *Geophysical Research Letter* 31, L24311.
- MOUILLOT D. & VIALE D. 2001. Satellite tracking of a fin whale (*Balaenoptera physalus*) in the north-western Mediterranean Sea and fractal analysis of its trajectory. *Hydrobiologia* 452, 163–171.
- NEL D.C., LUTJEHARMS J.R.E., PAKHOMOV E.A. ANSORGE I.J., RYAN P.G. & KLAGES N.T.W. 2001. Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 217, 15-26.
- NEMOTO T. 1970. Feeding pattern of baleen whales in the ocean. *Marine Food Chains.* J.H. Steele (ed). University of California Press, Berkeley, CA. pp. 241–252.

- NEVITT G.A., LOSEKOOT M. & WEIMERSKIRCH H. 2008. Evidence for olfactory search by wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 105 (12), 4576-4581.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA G., ZANARDELLI M., JAHODA M., PANIGADA S. & AIROLDI S. 2003. The fin whale *Balaenoptera physalus* (L. 1758) in the Mediterranean Sea. *Mammal Review* 33, 105–150.
- OBATON D., MILLOT C., D'HIÈRES G.C. & TAUPIER-LETAGE I. 2000. The Algerian Current: Comparisons between in situ and laboratory measurements. *Deep Sea Research* 47, 2159–2190.
- OKUBO A. 1970. Horizontal dispersion of floatable particles in the vicinity of velocity singularities such as convergences. *Deep Sea Research* 17, 445-454.
- ORIANI G.H. & PEARSON N.E. 1979. On the theory of central place foraging. *Analysis of Ecological systems*. Horen D.J., Stairs G.R. & Mitchell R.D. (Eds), Ohio State University Press, Columbus.
- ORSI A.H., WHITWORTH I.I.I., NOWLIN JR W.D. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research I* 42, 641-673.
- ORSI RELINI L. & GIORDANO A. 1992. Summer feeding of the fin whale, *Balaenoptera physalus*, in the Liguro-Provençal Basin. *European Research on Cetaceans*, 6, 138–141.
- ORSI RELINI L. & RELINI M. 1993. The stomach content of some common dolphins (*Delphinus delphis* L.) from the Ligurian Sea. *European Research on Cetaceans* 7, 99–102.
- PAKHOMOV E.A., PERISSINOTTO R. & MCQUAID C.D. 1994. Comparative structure of the macro-zooplankton/micronecton communities of the Subtropical and Antarctic Polar Fronts. *Marine Ecology Progress Series* 111, 155-169.
- PAKHOMOV E.A., PERISSINOTTO R. & MCQUAID C.D. 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 134, 1-14.
- PANIGADA S., PESANTE G., ZANARDELLI M., CAPOULADE F., GANNIER A. & WEINRICHE M.T. 2006. Mediterranean fin whales at risk from fatal ship strikes. *Marine Pollution Bulletin* 52 1287–1298.
- PANIGADA S., ZANARDELLI M., MACKENZIE M., DONOVAN C., MÉLIN F. & HAMMOND P.S. 2008. Modelling habitat preferences for fin whales and striped dolphins in the Pelagos Sanctuary (Western Mediterranean Sea) with physiographic and remote sensing variables. *Remote Sensing of the Environment* *sous presse*.
- PANNEKOEK J., & VAN STRIEN A. 1996. Trends and Indices for Monitoring Data. Statistics Netherlands, Voorburg.

- PARK Y.H., GAMBERONI L. & CHARRIAUD E. 1993. Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research* 98, 12 361– 12 385.
- PARK Y.H., CHARRIAUD E. & FIEUX, M. 1998. Thermohaline structure of the antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 17, 5-23.
- PARK Y.H., POLLARD R.T., READ J.F. & LÉBOUCHER V. 2002. A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. *Deep Sea Research II* 49, 1823–1842.
- PASCUAL A., BUONGIORNO NARDELLI B., LARNICOL G., EMELIANOV M., & GOMIS D. 2002. A case of an intense anticyclonic eddy in the Balearic Sea (western Mediterranean), *Journal of Geophysical Research* 107, 3183.
- PICHEVIN T. & NOF D. 1996. The eddy cannon. *Deep Sea Res. Part I* 43, 1475
- PINAUD D. 2005. Relations entre les variations spatio-temporelles de l'environnement et les processus d'acquisition et d'allocation des ressources chez les procellariiformes. Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur-Strasbourg.
- PINAUD D. & WEIMERSKIRCH H. 2005. Scale-dependent habitat use in along ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*. 74, 852–863.
- PINOT J.-M., LOPEZ-JURADO J.L. & RIERA M. 2002. The CANALES experiment (1996-1998). Interannual seasonal, and mesoscale variability of the circulation in the Balearic Channels. *Progress in Oceanography* 55, 335-370.
- POLOVINA J.J., BALAZS G.H., HOWELL E.A., PARKER D.M., SEKI M.P., DUTTON M.P. 2004. Forage and migration habitat of Loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography* 13, 36–51.
- POLOVINA J., UCHIDA I., BALAZS G., HOWELL E.A., PARKER D. & DUTTON P. 2006. The Kuroshio Extension Bifurcation Region: A pelagic hotspot for juvenile loggerhead sea turtles. *Deep-Sea Research II* 53, 326–339.
- PULLAT I. 2000. Etude des tourbillons de moyenne échelle du bassin algérien et de leurs conséquences biologiques. Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée.
- PULLAT I., TAUPIER-LETAGE I. & MILLOT C. 2002. Algerian eddies lifetimes can near 3 years. 2002. *Journal of Marine System* 31 (4) 245-259.
- PÜTZ K., WILSON R.P., CHARASSIN J.-B., RACLOT T., LAGE J., LE MAHO Y. KIERSPEL M.A.M., CULIK B.M. & ADELUNG D. 1998. Foraging strategy of King Pinguins (*Aptenodytes patagonicus*) during summer at the Crozet Islands. *Ecology* 79, 1905-1921.
- RAGA J.-A., BANYARD A., DOMINGO M., CORTEYN M., VAN BRESSEM M.-F., FERNÁNDEZ M., AZNAR F.-J. & BARRETT T. 2008. Dolphin morbillivirus epizootic resurgence, Mediterranean Sea. *Emerging Infectious Disease* 14: 471–473

- REAM R.R., STERLING J.T. & LOUGHLIN T.R. 2005. Oceanographic features related to northern fur seal migratory movements. *Deep-Sea Research II* 52, 823–843.
- REID K. & CROXALL J.P. 2001. Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in the Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268, 377-384.
- REVELLES M., ISERN-FONTANET J., CARDONA L., SAN FÉLIX M., CARRERAS C. & AGUILAR A. 2007. Mesoscale eddies, surface circulation and the scale of habitat selection by immature loggerhead sea turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 347, 41–57.
- RIANDEY V., CHAMPALBERT G., CARLOTTI F., TAUPIER-LETAGE I. & THIBAUT-BOTHA D. 2005. Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997. *Deep-Sea Research I* 52, 2029–2048.
- RICHARDSON W.J., GREENE J.C.R., MALME C.I., THOMSON D.H. 1995. *Marine mammals and noise*. Academic Press, San Diego, CA. p. 576.
- RIO M.-H, POULAIN P.-M., PASCUAL A., MAURI E., LARNICOL G. & SANTOLERI R. 2007. A Mean Dynamic Topography of the Mediterranean Sea computed from altimetric data, in-situ measurements and a general circulation model. *Journal of Marine Systems* 65 484–508
- RODHOUSE P.G., PRINCE P.A., TRATHAN P.N., HATFIELD E.M.C., WATKINS J.L., BONE D.G., MURPHY E.J. & WHITE, M.G. 1996. Cephalopods and mesoscale oceanography at the Antarctic Polar Front: satellite tracked predators locate pelagic trophic interactions. *Marine Ecology Progress Series* 136, 37-50.
- ROSENZWEIG M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62, 327-335.
- ROYER F., FROMENTIN J.-M., FARRUGIO H. & GASPAR P. 2005. Determining bluefin tuna habitat through frontal Features in the mediterranean sea. *ICCAT* 58(4), 1275-1284.
- SABATES A., OLIVAR M.P., SALAT J., PALOMERA I. & ALEMANY F. 2007. Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography* 74, 355-376.
- SADARJOEN A. 1999. Extraction and visualization of geometries in fluid flow fields. Thèse de doctorat. Delft University, Allemagne.
- SADARJOEN, A. & POST, F.H. 2000. Detection, quantification, and tracking of vortices using streamline geometry. *Visualization and Computer Graphics* 24, 333–341.
- SAKSHAUG E., SLAGSTAD D. & HOLM-HANSEN, O. 1991. Factors controlling the development of phytoplankton blooms in the Antarctic Ocean—a mathematical model. *Marine Chemistry* 35 (1–4), 259–271.

- SAMMARI S., MILLOT C. & PRIEUR L. 1995. Aspects of the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern Current in the western Mediterranean Sea inferred from PROLIG-2 and PROS-6 experiments. *Deep Sea Research I* 42 (6), 893-917.
- SCHAEFER K.M., FULLER D.W., & BLOCK B.A. 2007. Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the northeastern Pacific Ocean, ascertained through archival tag data. *Marine Biology* 152, 503-525.
- SCHOTT F., & LEAMAN K.D. 1991. Observations with Moored Acoustic Doppler Current Profilers in the Convection Regime in the Golfe du Lion. *Journal of Physical Oceanography* 21, 558–574.
- SCREEN J.A., GILLET N.P., STEVENS D.P., MARSHALL G.J., & ROSCOE H.K. In Press The role of eddies in the Southern Ocean temperature response to the Southern Annular Mode. *Journal of Climate*.
- SIMARD Y. & LAVOIE D. 1999. The rich krill aggregation of the Saguenay—St. Lawrence Marine Park: hydroacoustic and geostatistical biomass estimates, structure, variability and significance for whales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1182-1197.
- SIMS D.W. & QUAYLE V.A. 1998 Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a smallscale front. *Nature* 393, 460–464.
- SMETACEK V., SCHAREK R. & NÖTHIG E.-M., 1990. Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. *Antarctic Ecosystems: Ecological Change and Conservation*. Kerry, K.R. & Hempel, G. (Eds.), Springer, Berlin, pp. 103–114.
- SPITZ J., RICHARD E., MEYNIER L., PUSINERI C. & RIDOUX V. 2006. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic waters of the Bay of Biscay. *Journal of Sea Research* 55, 309–320
- STAMMER D. & WUNSCH C. 1999. Temporal changes in eddy energy of the oceans. *Deep Sea Research Part II* 46, 77-108.
- STEARNS S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- STEELE, J.H. 1991. *Marine Ecosystem Dynamics: Comparison of Scales*. *Ecological Research* 6, 175-183.
- STEMMANN L., PRIEUR L., LEGENDRE L., TAUPIER-LETAGE I., PICHERAL M., GUIDI L., & GORSKY G. 2007. Effects of frontal processes on marine aggregate dynamics and fluxes : an interannual study in a permanent geostrophic front NW Mediterranean. *Journal of Marine Systems* 70, 1-20.
- STEPHENS D.W. & KREBS J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press. Princeton NJ.

- STEVICK P.T., INCZE L.S., KRAUS S.D., ROSEN S., WOLFF N. & BAUKUS A. 2008. Trophic relationships and oceanography on and around a small offshore bank Marine Ecology Progress Series 363:15-28.
- Strass V.H. 1992. Chlorophyll patchiness caused by mesoscale upwelling at fronts. Deep-Sea Research A 39, 75-96.
- STRASS V.H., NAVEIRA GARABATO A.C., POLLARD R.T., FISCHER H.I., HENSE I., ALLEN J.T., READ J.F., LEACH H. & SMETACEK V. 2002. Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 49, 3735.
- SULLIVAN C.W., ARRIGO K.R., MCCLAIN C.R., COMISO J.C., & FIRESTONE J. 1993. Distributions of phytoplankton blooms in the Southern Ocean, Science, 262, 1832–1837.
- SYDEMAN W.J., BRODEUR R.D., GRIMES C.B., BYCHKOV A.S., & MCKINNELL S.M.. 2006. Marine habitat “hotspots” and their use by migratory species and top predators in the North Pacific Ocean: introduction. Deep Sea Reserach II 53(3-4), 247-249.
- TAUPIER-LETAGE I. 1988. Biodynamique du Bassin Algérien. Estimation de la réponse biologique à certaines structures hydrodynamiques de moyenne échelle par télédétection (AVHRR et CZCS) et mesure in situ. Thèse de doctorat, Université d’Aix-Marseille II.
- TAUPIER-LETAGE I. & MILLOT C. 1986. General hydrodynamical features in the Ligurian Sea inferred from the DYOME experiment. Oceanologica Acta 9 (2) 119-131.
- TAUPIER-LETAGE I. & MILLOT C. 1988. Surface circulation in the Algerian Basin during 1984, Oceanologica Acta 9, 119–131.
- TAUPIER-LETAGE I., MILLOT C., DECH S., MEISNER R., FUDA J.L., PULLAT I., BEGUE C., REY B. & ALBEROLA C. 1998. Suivi des structures dynamiques de mésoéchelle pendant l’opération ELISA (1997 – 1998) dans le Bassin Algérien par l’imagerie satellitaire thermique NOAA/AVHRR: Les obstacles potentiels à une reconnaissance automatique. Océanis 24, 101– 122.
- TAUPIER-LETAGE I, PULLAT I, MILLOT C, RAIMBAULT P. 2003 Biological response to mesoscale EDDIES IN THE ALGERIAN BASIN. JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH 108: 3245.
- THIELE D., CHESTER E.T. & GILL P.C. 2000. Cetacean distribution off Eastern Antarctica (80-150°E) during the austral summer of 1995/1996. Deep-Sea Research II 47, 2543-2572.
- TINTORE J., WANG D.P. & LA VIOLETTE P.E. 1990. Eddies and thermohaline intrusions of the shelf/slope front off the northeast Spanish coast. Journal of Geophysical Research 95, 1627-1633.
- TINTORE J., GOMIS D., ALONSO S. & PARRILLA G. 1991. Mesoscale Dynamics and Vertical Motion in the Alborán Sea. Journal of Physical Oceanography 21, 811–823

- TRANTER D.J. 1982. Interlinking of physical and biological processes in the Antarctic Ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 20, 11–35.
- TRATHAN P.N., BISHOP C., MACLEAN G., BROWN P., FLEMING A., & COLLINS M.A. 2008. Linear tracks and restricted temperature ranges characterise penguin foraging pathways. *Marine Ecology Progress Series* 370, 285-294.
- TRÉGUER P. & JACQUES G. 1992. Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen, and silicon in the Antarctic Ocean, *Polar Biology* 12, 149–162.
- TUSSEAU-VUILLEMIN M.H., MORTIER L. & HERBAUT C. 1998. Modeling nitrate fluxes in an open coastal environment (Gulf of Lions): Transport versus biogeochemical processes. *Journal of Geophysical Research* 103, 7693-7708.
- TYNAN C.T. 1998. Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature* 392, 708-710.
- TYNAN C.T., AINLEY D.G., BARTH J.A., COWLES T.J., PIERCE S.D. & SPEAR L.B. 2005. Cetacean distributions relative to ocean processes in the northern California Current System. *Deep-Sea Research II* 52, 145–167.
- VAN FRANEKER J.A., VAN DEN BRINK N.W., BATHMANN U.V., POLLARD R.T., DE BAAR H.J.W., & WOLFF W.J. 2002. Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila* sp.), to small-scale processes in the Antarctic Polar Front. *Deep Sea Research II* 49, 3931-3950.
- VIALE D. 1985 Cetaceans in the northwestern Mediterranean: their place in the ecosystem. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, 23, 491–571.
- VIALE D. & FRONTIER S. 1994. Surface megafauna related to western Mediterranean circulation. *Aquatic Living Resources* 7, 105–126.
- VIUDEZ A., HANEY R.L. & TINTORE J. 1996. Circulation in the Alboran Sea as determined by quasi-synoptic hydrographic observations. Part II: Mesoscale ageostrophic motion diagnosed through density dynamical assimilation. *Journal of physical oceanography* 26, 706-724.
- WANG D.P., VIEIRA M., SALAT J., TINTORE J. & LA VIOLETTE P.E. 1988. A shelf /slope frontal filament off the NE Spanish coast. *Journal of Marine Research* 46, 321-332.
- WARREN J.D., DEMER D.A., MCGEHEE D.E., DI MENTO R. & BORSANI J.F. 2004. Zooplankton in the Ligurian Sea: Part II. Exploration of their physical and biological forcing functions during summer 2000. *Journal of Plankton Research* 26, 1419-1427.
- WEIMERSKICH, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea research II* 54: 211-223.

- WEIMERSKIRCH H., STAHL J.C. & JOUVENTIN P. 1992. The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134, 107-117.
- WEIMERSKIRCH H., BONNADONNA F., BAILLEUL F., MABILLE G., DELL'OMO G., LIPP H.P. 2002. GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295, 1259.
- WEISS J. 1991. The dynamic of enstrophy transfer in two dimensional hydrodynamics. *Physica D* 48, 273-294.
- WILLIAMS T.D., BRIGGS D.R., CROXALL J.P., NAITO Y. & KATO, A.1992. Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the Gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *Journal of Zoology* 227, 211–230.
- WILSON R.P., CULIK B.M., BANNASCH R. & LAGE J. 1994. Monitoring Antarctic environmental variables using penguins. *Marine Ecology Progress Series* 106, 199-202.
- WOEHLER E.J. 1995. Consumption of Southern ocean resources by penguins. *The Penguins, Ecology and Management*. Dann P., Norman I. Reilly, P. (Eds), Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, pp. 267-291.
- WOOD S.N. 2001. mgcv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R. *R News* 1: 20–25.
- WOODS J.D. 1977. Parameterization of unresolved motions. *Modelling and Prediction of the Upper Layer of the Ocean*, E.B. Kraus (Ed), Pergamon Press, N.Y. pp. 118-140.
- WÜRTZ M. & MARRALE D. 1993 Food of striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the Ligurian Sea. *Journal of Marine Biology Association UK* 73, 571–578
- YODER J.A., AIKEN J., SWIFT R.N., HOGE F.E. & STEGMANN P.M.1993. Spatial variability in near-surface chlorophyll a fluorescence measured by the Airbone Oceanographic Lidar (AOL). *Deep-Sea Research* 40, 33–53.
- ZANARDELLI M., NOTARBARTOLO DI SCIARA G. & JAHODA M. 1992 Photo-identification and behavioural observations of fin whales summering in the Ligurian Sea. *European Research on Cetaceans*, 6, 86–89.

ANNEXES

ANNEXE 1

**SCALE-DEPENDENT HABITAT USE BY A LARGE FREE-RANGING PREDATOR,
THE MEDITERRANEAN FIN WHALE.**

Cotté, C., Guinet, C., Taupier-Letage, I., Mate, B. & Petiau, E.

Deep-Sea Research (*sous presse*)



Contents lists available at ScienceDirect

Deep-Sea Research I

journal homepage: www.elsevier.com/locate/dsrI

Scale-dependent habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale

Cédric Cotté^{a,b,*}, Christophe Guinet^b, Isabelle Taupier-Letage^a, Bruce Mate^c, Estelle Petiau^b

^a Université de la Méditerranée, OSU/Centre d'Océanologie de Marseille, CNRS, Laboratoire d'Océanographie Physique et de Biogéochimie, Antenne de Toulon, BP330, 83507 La Seyne, France

^b Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Villiers en Bois, France

^c Department of Fisheries and Wildlife, Coastal Oregon Marine Experimental Station, Oregon State University, Hatfield Marine Science Center, Newport, OR 97365, USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 16 May 2008

Received in revised form

9 December 2008

Accepted 21 December 2008

Keywords:

Foraging predator

Mesoscale oceanographic processes

Habitat use

Spatial and temporal scales

Whale

ABSTRACT

Since the heterogeneity of oceanographic conditions drives abundance, distribution, and availability of prey, it is essential to understand how foraging predators interact with their dynamic environment at various spatial and temporal scales. We examined the spatio-temporal relationships between oceanographic features and abundance of fin whales (*Balaenoptera physalus*), the largest free-ranging predator in the Western Mediterranean Sea (WM), through two independent approaches. First, spatial modeling was used to estimate whale density, using waiting distance (the distance between detections) for fin whales along ferry routes across the WM, in relation to remotely sensed oceanographic parameters. At a large scale (basin and year), fin whales exhibited fidelity to the northern WM with a summer-aggregated and winter-dispersed pattern. At mesoscale (20–100 km), whales were found in colder, saltier (from an on-board system) and dynamic areas defined by steep altimetric and temperature gradients. Second, using an independent fin whale satellite tracking dataset, we showed that tracked whales were effectively preferentially located in favorable habitats, i.e. in areas of high predicted densities as identified by our previous model using oceanographic data contemporaneous to the tracking period. We suggest that the large-scale fidelity corresponds to temporally and spatially predictable habitat of whale favorite prey, the northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*), while mesoscale relationships are likely to identify areas of high prey concentration and availability.

© 2009 Published by Elsevier Ltd.

1. Introduction

Spatio-temporal variations in the distribution of foraging marine top predators are interpreted as a direct response to changes in prey distribution, density and availability, which in turn largely depend on biophysical processes at different spatio-temporal scales (Hunt et al.,

1999). Very large-scale oceanographic features such as the circumpolar boundary (Tynan, 1998) to fine-scale processes such as small fronts (Sims and Quayle, 1998) were therefore reported to affect prey distribution, which in turn influenced the distribution of foraging predators. However, direct information on prey abundance and distribution are generally lacking because of the difficulty of assessing these parameters over large areas. As a consequence, the spatial distribution of large marine predators, such as large baleen whales, is investigated in relation to biophysical oceanographic features that are known to structure the abundance of prey (e.g., Tynan et

* Corresponding author at: Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Villiers en Bois, France. Tel.: +33 5 49 09 78 39; fax: +33 5 49 09 65 26.

E-mail address: cecotte@cercb.cnrs.fr (C. Cotté).

al., 2005; Friedlaender et al., 2006). In the context of the heterogeneous marine environment, where biophysical processes are highly dynamic in space and time, interactions of predators with their marine environment must be investigated at adequate spatial but also temporal scales. Environmental variability, which affects the foraging activities of predators, has been found to be decisive at some scales and not others (Jacquet et al., 1996; Guinet et al., 2001; Austin et al., 2006). Identification of appropriate scales of environmental processes is thus important to understanding of the predator–environment relationship.

Fin whales are the largest free-ranging predators of the semi-enclosed Mediterranean Sea. This species feeds primarily on the northern krill *Meganyctiphanes norvegica*, which is common in the North Atlantic but is also found in the Western Mediterranean (WM), the southernmost location of the species. Numerous studies have reported that high densities of fin whales are located in the northern WM during summer (Forcada et al., 1996), although the geographical imbalance between eastern and western basin is partly due to a lack visual effort in the eastern basin (Notarbartolo di Sciara et al., 2003). Fin whales have also been reported to be markedly pelagic and are typically found in areas of colder surface water relatively to the whole WM (Forcada et al., 1996) and in areas of high productivity during the preceding spring season (Notarbartolo di Sciara et al., 2003; Littayé et al., 2004). However, very little information is available concerning the habitat of fin whales and their possible movement patterns because of the paucity of data from the southern part of the WM and from the winter season. To our knowledge, spatial and temporal scales have rarely been taken into account in studies of the interactions of large free-ranging predators, such as fin whales, with their environment. There is growing evidence of the importance of biophysical processes at the mesoscale, spatially considered to be 20–100 km and temporally to be weeks to months (Lévy, 2008) in the foraging strategies of various land-based predators such as turtles (Hayé et al., 2006; Polovina et al., 2006; Lombardi et al., 2008), seals (Rean et al., 2005), and penguins (Cotté et al., 2007). Along the marine circulation of the WM, mesoscale processes, such as eddies, modulate biological activity, implying high spatial and temporal variability (Morel and André, 1991; Lévy et al., 1998; Taupier-Letage et al., 2003). This mesoscale activity could substantially affect interactions between the physical environment, prey, and their predators through the local enhancement of productivity, aggregation processes, and availability of prey to free-ranging predators.

In order to examine interactions of a predator with its environment, a properly designed sampling protocol is needed to detect patterns over a range of temporal and spatial scales. As specified by ecologists (Fauchald et al., 2000) and oceanographers (Taupier-Letage, 2008), this leads to a trade-off between the spatial coverage of large areas to detect large-scale patterns and small sampling intervals to examine small-scale processes. Indeed, environment–predator interactions at scales smaller than the nominal resolution would be missed because of unsuitable sampling. Here we carried out such a sampling

strategy through surveys across the WM at high spatial resolution for both predators and environmental parameters during one year. Obtaining such fine-scale data is needed to analyze the variability of cetacean distribution appropriate to the spatio-temporal variability of the environmental features. The challenge of developing habitat-use models that take into account the spatio-temporal environmental variability has been recently put forward by Redfern et al. (2006). This approach relies on careful selection of environmental variables that have their own spatio-temporal scale of variability, requiring previous knowledge of the variability of each of them.

In this study, we conducted an interdisciplinary investigation of the scale-dependent habitat use of a large free-ranging predator, the fin whale, to understand the consequence of predator–environment interactions on foraging activity. We used the combination of year-long whale sighting data and in-situ/remote sensing oceanographic data, collected along transects crossing the WM, to model fin whale densities according to oceanographic parameters. Using an independent dataset from satellite tracking of several individual fin whales, we then compared the observed Argos locations of the tagged whales to predicted habitat use estimated from oceanographic data contemporaneous to the tracking period.

2. Methods

2.1. Observation, tracking, and environmental data

We used so-called “platforms of opportunity” to collect whale sighting data because of the ships’ regular and frequent paths over the WM. Data were collected during 18 surveys between 12 September 2006 and 26 July 2007 on a ferry crossing from Marseille (France) to Algiers and Bejaïa (Algeria) (Fig. 1). Observations were made from the bridge (25 m high) of the ship, with the unaided eye and binoculars equipped with eyepiece reticles and compass. A visual angle of 90° centered on the trackline was surveyed to ensure as much as possible that all animals directly on the trackline were spotted, the $g(0) = 1$ assumption of distance sampling protocols (Buckland et al., 2001). The ferry travelled at 20 knots mean speed. Two observers alternated observation duties continuously during daytime at 1-h intervals. This defined the on-effort period, the off-effort period corresponding to nighttime. When a cetacean school (single or several individuals) was sighted, the ship’s location, the time, the radial distance and angle from the ship to the sighting, and group size were recorded. Information on meteorological factors that could affect sighting conditions was also recorded.

Environmental data were obtained from in-situ and satellite sources. The oceanographic and meteorological in-situ data were collected underway with a system installed on-board the ferry in TRANSMED program framework (test phase to develop a network to monitor the surface of the Mediterranean using ships of opportunity, from a CIESM (Commission Internationale pour l’Exploration Scientifique de la Méditerranée) initiative). It is composed of a thermosalinometer, which records

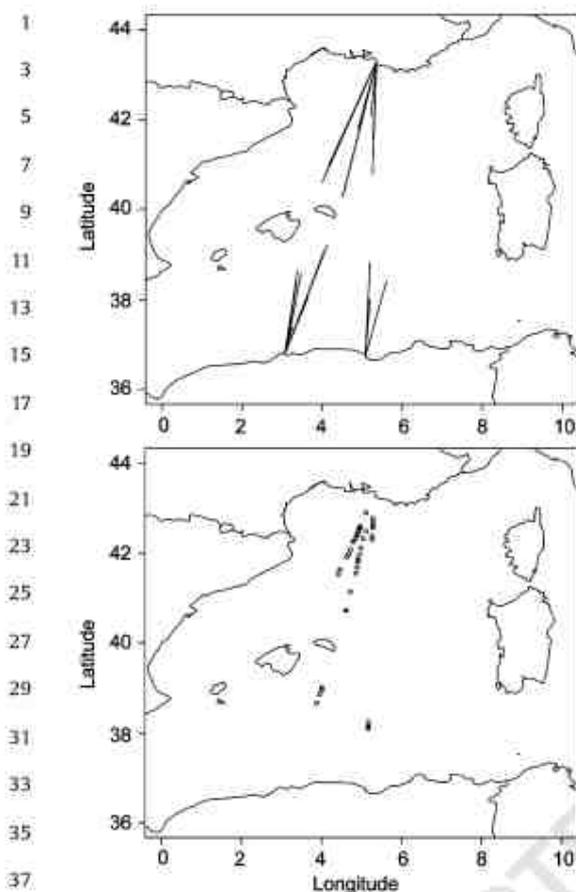


Fig. 1. Surveys tracks in the study area and locations of fin whale sightings.

hydrological parameters of sea-surface temperature (SST) and salinity, and a fluorometer that estimates the phytoplankton chlorophyll concentration from the fluorescence signature of sampled seawater. Surface water (~3 m depth) was pumped to the on-board system that took one measurement per minute. We also used satellite observations of the SST, of the chlorophyll concentrations (visible/ocean color imagery) and of sea level (altimetry). The NOAA/AVHRR (National Oceanic and Atmospheric Administration/Advanced Very High Resolution Radiometer, available at <http://poet.jpl.nasa.gov/>) sensor, measuring the SST, is an extremely efficient tool for tracking mesoscale oceanographic features (e.g. Taupier-Letage, 2008). Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) images are obtained from MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, available on <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). The spatial resolution of both data sets ranges from ~1 to 4 km, and the WM is fully covered within one daytime period. To

reduce gaps in the satellite data coverage due to cloud coverage, we used 3-day composite images corresponding to the environmental conditions at the time and location of the corresponding observation data. For sea circulation we used satellite-derived sea-surface altimetry data in the form of weekly merged products of absolute dynamic topography (ADT) at 1/8° resolution (Ssalto/Duacs distributed by Archiving Validation and Interpretation of Satellite and Oceanographic data (AVISO), available on <http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com>). These high temporal and spatial resolutions were relevant in our investigations of mesoscale interactions between whale distribution and fast-moving environmental processes. Bathymetric data were extracted from the ETOPO2 database (from the national geophysical data center, available on <http://www.ngdc.noaa.gov>). Temperature and chlorophyll gradients, bottom slope, and geostrophic currents were computed as described in Cotté et al. (2007).

During August 2003, 8 fin whales were equipped with satellite tracking devices. These semi-implantable tags (26 cm in length × 1.9 cm in diameter) consisted of a Telonics® Argos ST-15 transmitter in a stainless steel tube, incorporating a flexible 12.5-cm whip-antenna, a flexible 4-cm saltwater switch (SWS), and two solid flanges (0.9 × 1.5 cm) to prevent inward migration. Half of the upper housing was coated with 2.5 g of Gentamycin® sulfate antibiotic in methacrylate (Eudragit®), designed for extended time-release of the antibiotic. The tag was applied using an air-powered applicator (Heide-Jørgensen et al., 2001) with 7 bar pressure from an elevated 1-m bow pulpit mounted on a 6-m rigid-hull inflatable boat with a 115 hp outboard motor at a distance of <3 m from the whale. Tags were deployed 2–0 m in front of the dorsal fin area on the dorsal surface of the whale. To conserve batteries and extend tag operation, tags transmitted for only four 1-h periods daily for 90 days and then every 4th day thereafter. A saltwater switch and microprocessor were used to conserve battery power by limiting transmissions to times when the tag was out of the water and coinciding with optimal Argos satellite coverage. We used screening criteria for Argos location classes 0–3 based on feasible swimming speeds (Mate et al., 1999).

2.2. Modeling whale densities

Line transect sampling from design-based methods is the standard tool to provide information on abundance and distribution in cetacean population (Buckland et al., 2001). An alternative technique relevant to surveys that have not initially been designed to achieve equal coverage probability is the model-based approach (Hedley et al., 1999; Marques, 2001), in which line transect sampling is combined with spatial analysis. Data from such surveys can then be combined when fitting descriptive models of heterogeneity in animal density, thus imparting information on how animals use their habitat, and how populations behave over time (Williams et al., 2006). We used here a method based on modeling distances between detections, called waiting distances (Hedley, 2000). This

method has theoretical appeal as it avoids the subjective choice of cell size and zeros inflated datasets generated by the classical method of dividing transects into separate cells (Henry, 2005). Waiting distance models have been used to estimate density because in areas of high density the waiting distance between detections is short (Buckland et al., 2004). The waiting distances were modeled using generalized additive models (GAMs, Hastie and Tibshirani, 1990) with a logarithmic link function to the set of spatial environmental covariates. Data were fitted to GAMs in package "mgcv" of the statistics program R (Wood, 2001). We used GAMs in our analysis because they offer flexibility through smooth functions applied to each explanatory variable (Wood, 2003). Smoothing splines were fitted using multiple generalized cross-validation (mgcv). The amount of flexibility given to a model term is determined in a maximum likelihood framework by minimizing the GCV scores of the whole model. The general structure of the model was

$$g[E(l_j)] = \beta_0 + \sum_k f_k(z_{jk}), \quad j = 1, \dots, n \quad (1)$$

where l_j is the waiting distance, β_0 the intercept, f_k the smoothed functions of the explanatory covariates, z_{jk} the value of the k th explanatory covariate in the j th observation, and n is the number of observations. While the optimal amount of smoothing is automatically determined by mgcv, the decision on including/dropping a model term is not. We adopted the model specification procedure proposed by Wood (2001), essentially based on the lowest generalized cross-validation (GCV) score. To handle over-dispersion, a gamma distribution was used. The density surface was then obtained by calculating the inverse of the waiting area, defined as twice the effective strip half-width times the waiting distance:

$$D(N_{s+1}, 0) = \frac{1}{2\hat{\mu}l_{s+1}} \quad (2)$$

where $\hat{\mu}$ is the effective strip half-width and l_{s+1} the waiting distance. We then multiplied by the estimated cluster size to calculate the total whale density.

To obtain $\hat{\mu}$, we estimated the best (from AIC) detection function from distance sampling method using the software DISTANCE 5.0 beta 5 (Thomas et al., 2002). We selected the multiple covariate distance sampling (MCDs) method (Marques, 2001; Thomas et al., 2002), as covariates, particularly meteorological parameters, may influence the detection probability. The perpendicular distances were right truncated prior to the analysis, following the recommendation of Buckland et al. (2001). The best detection function was selected using Akaike's information criterion (AIC) and chi-squared goodness of fit test. Effective strip half-width and estimated cluster size were computed and used in the formula for density estimation using waiting distance. The mean cluster size was estimated by DISTANCE to detect school size bias, i.e. the tendency of detection for large and small school at the same distance range. The approach fits a least-squares regression of log of school size versus distance, which yields a slope when bias is present (which is not the case here).

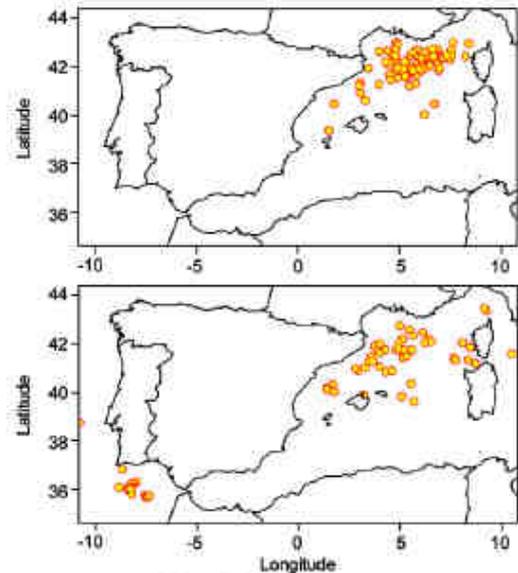


Fig. 2. Locations of the eight satellite telemetry tagged fin whales during the summer (August–October, upper panel) and winter (November–May, lower panel).

2.3. Habitat use and predicted densities

The analysis of habitat use compared environmental conditions corresponding to the visual observations or Argos locations and the environmental conditions available within the entire sampled area. For the whale sighting dataset, the sampled area was the ferry transect corresponding to a given observation. For the Argos location dataset, we considered the sampled area as the area covered by most of the locations, i.e. between 3°E and 9°E north of the Balearic Islands (Fig. 2).

Since we had two independent datasets at our disposal (ferry observations in 2006–2007 and Argos locations in 2003–2004), we were able to test the efficiency of our model constructed from the transect dataset by comparing the distribution of Argos location data within the habitat predicted by the model. We considered our model efficient whenever fin whale Argos location distribution skewed toward predicted favorable fin whale habitat, i.e. areas of high predicted whale densities as derived from the transect study and using the weekly satellite oceanographic parameters temporally appropriate to the fin whale tracking period being analyzed.

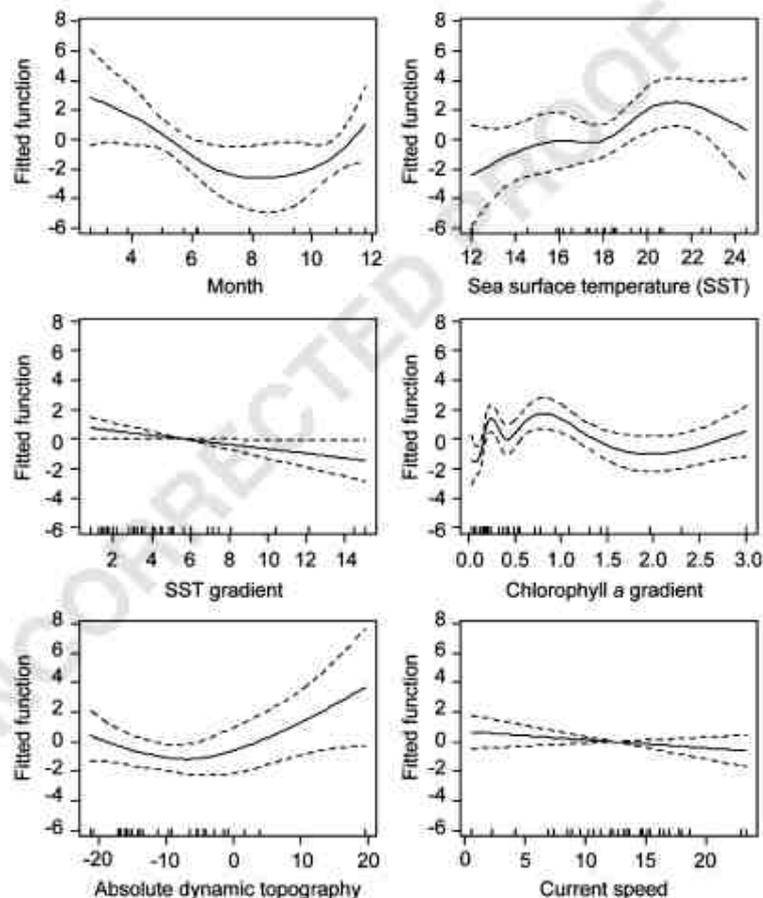
3. Results

A total of 7422 km were surveyed on-effort during which 40 sightings of fin whale schools were observed over the year. The Balearic area was not covered by transects. Most of the sightings ($N = 33$) occurred in the

1 northern part of the WM, i.e., north of the Balearic Islands
 2 (Fig. 1). Satellite locations from the eight tracked fin
 3 whales from August 2003 to June 2004 were also found
 4 mainly in the northern WM, and only one whale made a
 5 short excursion out into the Atlantic Ocean (Fig. 2). The
 6 tracked fin whales were thus found mostly in the northern
 7 part of the WM, where they were aggregated during
 8 summer. Their winter distribution was more dispersed but
 9 still north of the Balearic Islands for all but one individual.

10 The best fitting model of detection probability was a
 11 half-normal key function with no adjustment terms, i.e.,
 12 no covariate effects on the probability of detection. The
 13 lack of influence of sea state on detection function may be
 14 due to the high platform of ferries allowing a better
 15 detection of whales (as in Williams et al., 2006). The
 16 expected mean cluster size of fin whales was 1.27, and the
 17 effective strip half-width was estimated to be 864 m (see
 18 Web Appendix B). Based on the lowest GCV score, the

19 selected spatial model includes months ($F_{3,25} = 2.26$,
 20 $p = 0.081$), SST ($F_{3,73} = 4.29$, $p = 0.018$), SST gradient
 21 ($F_1 = 5.15$, $p = 0.039$), Chl-*a* gradient ($F_{3,25} = 4.47$,
 22 $p = 0.010$), ADT ($F_{2,36} = 2.76$, $p = 0.061$), and geostrophic
 23 current amplitude ($F_1 = 3.06$, $p = 0.099$). Depth, bottom
 24 slope, and Chl-*a* failed to enter the model as covariates.
 25 The explanatory power of this model was very high; the
 26 adjusted R^2 score (Wood, 2001) for the model was 0.68,
 27 and the deviance explained by the model was 81.8% of the
 28 observed data distribution. The shapes of the functional
 29 forms for the smoothed covariates, conditional on the
 30 other covariates being included in the models, are shown
 31 in Fig. 3. Waiting distance was low, i.e., density was high,
 32 during the summer season and, conversely, waiting
 33 distance was high in winter, corresponding to a decrease
 34 in whale density from summer to winter. Density was
 35 high in colder water and in areas with a high-temperature
 36 gradient. The relationship with the Chl-*a* gradient is quite



37 Fig. 3. Functional forms for the smoothed covariates included in the GAM. Units are °C for SST, % for SST and Chlorophyll-*a* gradients, cm for absolute
 38 dynamic topography, and cm s^{-1} for current speed.

Please cite this article as: Cotté, C., et al. Scale-dependent habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale. Deep-Sea Research I (2009), doi:10.1016/j.dsr.2008.12.008

1 complex since it included periods of phytoplankton bloom
2 (high Chl_a) and oligotrophic (low Chl_a) periods. Density
3 was also high in areas with low (negative) ADT and where
4 the speed of derived geostrophic current was high.

5 When the environmental parameters at each observa-
6 tion were compared to the corresponding mean value of the
7 transect when on-effort, fin whales were found in
8 colder and saltier waters where the gradients of SST, and
9 Chl_a to a lower extent, were marked (Table 1). This
10 confirmed the relationships in the model between whale
11 density and the measured environmental parameters. One
12 illustrative survey is given in Fig. 4, where fin whales were
13 observed in northern and southern WM (corresponding to

15 **Table 1**

17 Mean±SE of difference between environmental parameters at each
18 observation and the corresponding mean value of the transect (from
19 the departure of the boat until dusk, corresponding to the southern or
20 northern part of the trip).

21 Environmental parameters	TRANSMED in- 22 situ measurements	Satellite measurements
25 SST (°C)	-0.31±0.65	-0.50±0.69
SST gradient (‰)	-	0.64±1.86
27 Fluorimetry (relative unit)	0.14±0.76	-
Chl_a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	-	0.04±0.13
Chl_a gradient (‰)	-	0.13±0.34
29 Salinity	0.12±0.18	-

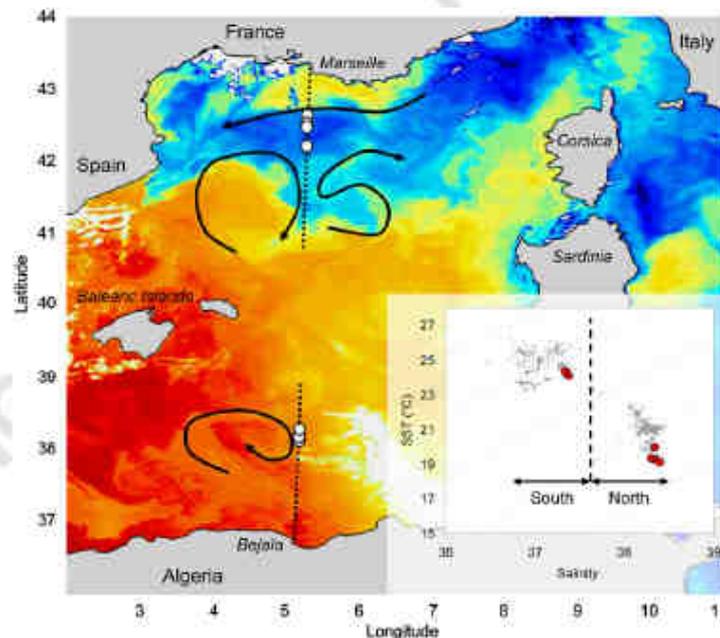
the colder and saltier waters in the temperature–salinity
30 diagram).

31 A similar analysis was conducted with tracking data,
32 where environmental parameters from satellite altimetry
33 corresponding to each Argos location were compared to
34 the mean value over the entire area at the tag location
35 period (Fig. 5). Fin whales were located mostly in areas of
36 lower ADT and stronger currents in summer and through
37 late fall (see the animation in Appendix A). In winter these
38 tendencies tend to disappear, before strengthening in late
39 spring. However, the scarcity of data for that latter period
40 could lead to incorrect interpretations.

41 As a validation of the model, frequency distribution of
42 predicted densities at whale locations from Argos tracking
43 is significantly different from the distribution of predicted
44 densities in the whole area, i.e. all the pixels between 3°
45 and 6°E (two-sample KS test, $p < 0.001$) (Fig. 6). Thus, the
46 tracked whales were found in areas where high densities
47 of whales were predicted by the model, showing that
48 tracked whale locations correspond to predicted favorable
49 areas.

50 4. Discussion

51 The necessity of using interdisciplinary approaches to
52 understand the foraging tactics of marine predators has
53 been established through comparison of their distribution,
54 abundance, and at-sea movements with environmen-
55 tal processes, as well as their associations with prey



56 **Fig. 4.** Map of sea surface temperature, plotted locations of whale observations, and TS (temperature–salinity) diagram for the survey period 28–30
57 September 2006. Arrows indicate circulation, white circles are fin whale observations, dotted lines are on-effort transects, and red points in the TS
58 diagram are TS condition at the locations of whale observations.

Please cite this article as: Cotté, C., et al., Scale-dependent habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale, *Deep-Sea Research I* (2009), doi:10.1016/j.dsr.2008.12.008

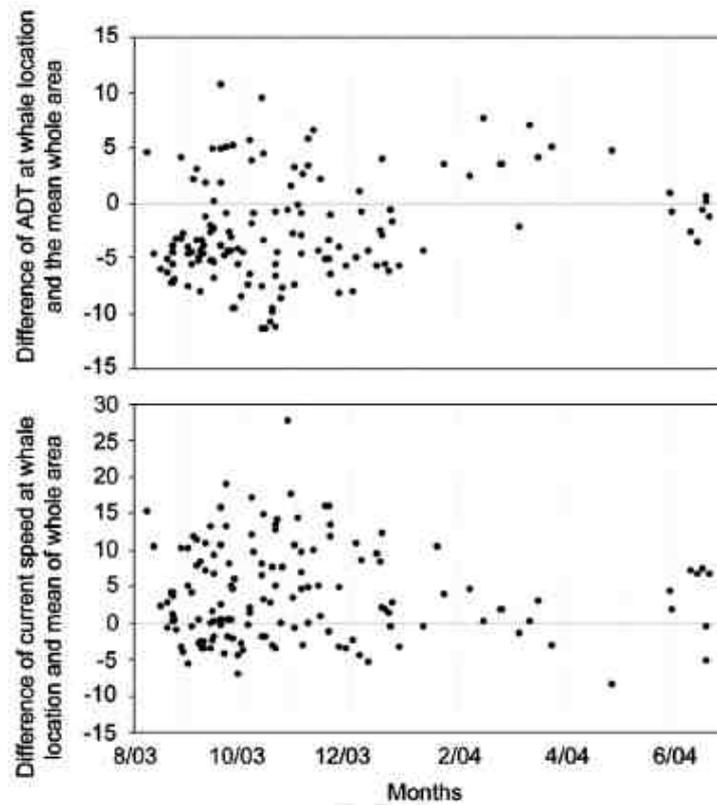


Fig. 5. Temporal altimetry preferences of remotely sensed fin whales; Difference between ADT at the whale's location and the mean ADT of the whole area covered by all whale locations (upper panel). Idem for current speed (lower panel), over time.

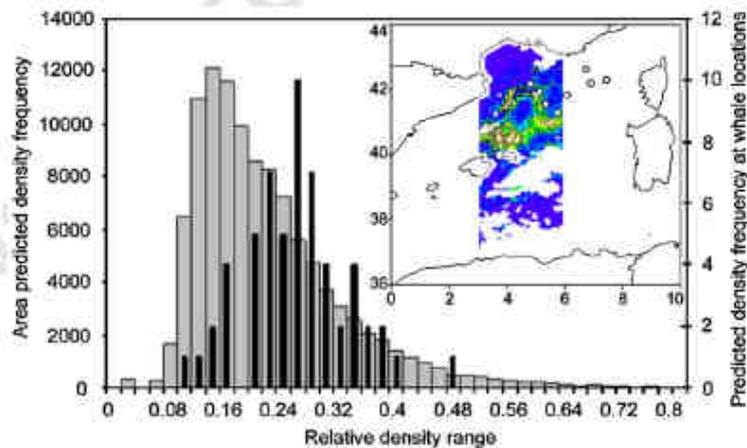


Fig. 6. Frequencies of predicted densities in the whole area (3–6°E), in gray, and frequencies of predicted densities at remotely sensed whale locations, in black, from August to December. The inside panel shows a weekly situation of predicted densities corresponding to the period of plotted whale locations (white circles).

Please cite this article as: Cotté, C., et al., Scale-dependent habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale, *Deep-Sea Research I* (2009), doi:10.1016/j.dsr.2008.12.008

1 distribution data (Johnston et al., 2005; Friedlaender et al.,
2 2006; Tynan et al., 2005). However, these interdisciplinary
3 studies are usually snapshots of a given situation at a
4 given period and do not consider the temporal scales.
5 Adaptive sampling strategies are therefore required to
6 catch spatial and temporal interactions from large to fine
7 scales, implying that sampling effort must achieve large-
8 scale coverage with high sampling intensity.

9 Our results reveal two distinct scales of interactions
10 between predators and their environment. At large scale,
11 fin whales exhibited a well-marked seasonal cycle in time,
12 and basin-wide pattern in space. The link with ADT
13 suggests that whales were found mostly within the mean
14 cyclonic circulation in the northern part of the WM,
15 limited to the north by the Northern Current and to the
16 south by the North Balearic front (Rio et al., 2007). Since
17 most historical information on fin whale distribution in
18 the WM had been obtained only from the northern part of
19 the WM and from the summer season, fin whale seasonal
20 movement patterns were the subject of considerable
21 speculation, but little substantive data. In our study,
22 change in density of whale sighting along transects and
23 satellite tracking established that fin whales do not
24 migrate during winter, but instead dispersed with a clear
25 tendency to remain north of the Balearic Islands, reflect-
26 ing a regional fidelity to the northern WM exhibited by
27 most individuals. However, we could not delimit precisely
28 the southern boundary of whale distribution from the
29 sightings since the Balearic area was not covered by
30 transects. Our results confirm year-round presence of
31 whales, even if less abundant during winter, as reported
32 from observations in the Ligurian Sea (Laran and Drouot-
33 Dulau, 2007) and from acoustic records (Clark et al.,
34 2002). Movements were also recorded across the Tyr-
35 rhenian Sea and Gibraltar Strait, confirming the linkage of
36 recently reported wintering areas within the Mediterrane-
37 an, where fin whales were observed feeding on another
38 krill species *Nyctiphanes couchi* (Canese et al., 2006), and
39 in Atlantic Ocean (Bentaleb et al., in revision). However,
40 combining the approaches of stable isotopes (in the balearic
41 plates and satellite tracking, Bentaleb et al., in revision)
42 report that fin whales migrating in the Atlantic are a small
43 proportion of the population (less than 20%). Most of fin
44 whale seasonal movements appear to be better character-
45 ized as movements across a flexible habitat margin, i.e.
46 aggregation and dispersal in the northern WM, than the
47 dispersal of individuals between discrete habitats, i.e.
48 migration outside the northern WM including the Atlan-
49 tic. Colder and saltier waters are important parameters at
50 basin scale, as they are generally characteristic of the
51 northern water of the WM (Millot, 1999), the preferred
52 habitat of the northern krill in the WM. Indeed, modified
53 Atlantic water in the northern part of the WM, where
54 most whales have been observed or remotely located, are
55 globally more productive than recent Atlantic water in the
56 southern part of the WM (Morel and André, 1991). These
57 environmental factors, particularly the high spring pro-
58 ductivity in the northern modified Atlantic water, sustain
59 krill occurrence and population dynamics (Labat and
60 Cuzin-Roudy, 1996).

63 The high explanatory power of the model proposed
64 here for WM fin whales is probably due to the fact that
65 both large and mesoscale whale–environment interac-
66 tions have been captured through the multiple covariates.
67 While the large-scale pattern is characterized by higher
68 densities of fin whales during summer than winter in the
69 northern colder water of the WM, other relationships
70 reveal that mesoscale processes affect whale distribution.
71 At mesoscale, higher whale densities are found in areas
72 defined by high current speed and steep change in
73 temperature. High-temperature change and geostrophic
74 current speed, estimated on a weekly resolution (i.e., non-
75 smoothed by monthly or seasonal composites) are
76 indicative of dynamic areas generated by the mesoscale
77 processes in the WM. Nested within large-scale patterns
78 actually corresponding to their prey habitat, whales
79 seemed to specifically target dynamic areas at mesoscale.
80 Since the mesoscale activity modulates the distribution of
81 primary production and probably krill distribution, taking
82 into account mesoscale processes through relevant ocea-
83 nographic parameters permit one to cope with the large
84 interannual variability observed in fin whale distribution
85 (Panigada et al., 2005; Monestiez et al., 2006), which is
86 not possible with static physiographic parameters. That is
87 why our model, constructed from 2006 to 2007 visual
88 data, is able to retrospectively predict whale locations in
89 2003–2004.

90 Mesoscale features in the WM are mostly depicted by
91 eddies, meanders, and fronts, and they are particularly
92 variable in time and space. Association of top predators
93 with mesoscale fronts has also been reported in the open
94 ocean (Sims and Quayle, 1998; Cotté et al., 2007) and
95 within the Mediterranean for red tuna (Royer et al., 2004).
96 As they have a strong aggregative potential, mesoscale
97 processes can be important for whales since they
98 consume large zooplankton biomasses. Indeed krill
99 patchiness is often associated to advective processes
100 (Fiedling et al., 2001; Cotté and Simard, 2005). The
101 northern krill is an active vertical swimmer (diel vertical
102 migration) but is strongly influenced by horizontal
103 currents as it cannot sustain swimming speeds equivalent
104 to the speeds of these currents (Cotté and Simard, 2005).
105 In addition to this prey patchiness generated at the
106 mesoscale, oceanographic processes probably also influ-
107 ence the availability of these prey to predators. Indeed,
108 these mesoscale processes are often linked to vertical and
109 shearing movements of water masses that can lead to a
110 localized elevation of prey in the water column. This
111 increase of prey accessibility is likely important for
112 Mediterranean fin whales as their dives are the deepest
113 recorded for mysticete species (470 m from Panigada et al.,
114 1999) because of the atypically deep krill layer in the WM
115 (Sardou et al., 1996). Energy expenditure associated with
116 diving activity should be substantially decreased in the
117 case of shallower prey patches. Although most whales in
118 this study were observed or satellite tracked in the
119 northern WM, whale observations in the southern WM
120 were also systematically associated with the edge of
121 eddies (as shown in Fig. 4). Eddies are dynamical features
122 that dominate the circulation of the Algerian basin along a
123 basin-wide path limited by the Northern Balearic front.

1 They propagate at up 3–5 km/day, and they evolve in
2 shape, amplitude and depth, with a lifetime that was
3 reported to reach 3 years (Puilat et al., 2002), so they are
4 supposed to be extremely important in term of condition-
5 ing and structuring the production of the whole area. High
6 densities of zooplankton acoustical detection have been
7 reported to co-occur with the presence of cetaceans in the
8 highly dynamic context of the Algerian basin (Viale and
9 Frontier, 1994).

11 The seasonal pattern of **mesoscale** habitat use by
12 remotely tracked fin whales (Fig. 5) suggests that the close
13 association of predators with dynamic areas decreases in
14 winter. This denotes a seasonal foraging strategy, with an
15 active summer foraging season during which fin whales
16 aggregated in the regional habitat of krill, especially
17 within areas of highly **mesoscale** dynamics, while during
18 the winter season, whales dispersed within the northern
19 WM and tended to target less specifically dynamic areas.
20 Even if opportunistic feeding events can occur, the winter
21 period may be allocated to other activities of the whale
22 life cycle such as reproduction. This shows that whale-
23 **environment** interactions could be season-dependent
24 corresponding to a shift of whale activity, probably in
25 response to seasonal changes in prey availability. While
26 habitat use has been reported to be dependent on spatial
27 scale several times, the influence of temporal scale, i.e.,
28 change of habitat use of large marine predators over time,
29 has rarely been investigated (Boyd, 1996). These results
30 are particularly interesting since they suggest that most
31 fin whales remain all year in Mediterranean, mostly in the
32 northern WM, as a means of coping with the seasonal
33 changes in the life cycle of their prey. Blue whales were
34 also reported to use the region off southern Chile as both a
35 feeding and nursing area (Hucke-Gaete et al., 2004),
36 contradicting the general pattern of whales to fast and
37 breed in temperate waters and migrate to polar waters to
38 feed. This peculiarity of staying in the northern WM all
39 year long is, to our knowledge, the first described for fin
40 whales as evoked by Notarbartolo di Sciarra et al. (2003).

41 The large-scale pattern of whale habitat **use** is
42 probably driven by the cycle of krill in association with
43 environmental conditions. Biological production in the
44 WM is defined by a seasonal cycle, with intense mixing in
45 winter, stratification of the water column and increasing
46 light conditions in spring, leading to higher phytoplankton
47 grazing by krill in summer (Labat and Cuzin-Roudy, 1996).
48 However, the abundance and distribution of the krill,
49 constituting the variable part of the production of whale
50 prey patches, is likely to be modulated by the major
51 mesoscale dynamic processes. These mesoscale processes
52 are characterized by lower predictability than the large-
53 scale production and distribution of krill (for a review of
54 the predictability of resources for marine predators, cf.
55 Weimerskirch, 2007). However, although the mesoscale
56 prey concentration processes are highly variable in time
57 and space, they are associated with physical processes, i.e.
58 frontal zones and strong currents. These environmental
59 features can potentially indicate areas of prey aggregation
60 at the mesoscale. This foraging behavior was suggested by
61 fractal analysis on a previous Mediterranean whale
62 trajectory (Mouillot and Viale, 2001). The foraging

63 strategy of whales implies a trade-off between searching
64 for the most concentrated food while remaining in the
65 large and persistent area of krill habitat, i.e. the northern
66 WM relatively to the whole Mediterranean Sea, which is
67 generally known to be "oligotrophic". It can be supposed
68 that whales associated with the edge of eddies in the
69 southern WM, i.e., outside the main krill habitat, may not
70 yet be engaged in intense but opportunistic foraging, as
71 they were observed in the early and late foraging periods,
72 or they be representative of animals feeding on prey other
73 than krill, possibly copepods, an alternative feeding
74 strategy suggested by low isotopic nitrogen ratios (Bent-
75 leeb et al., in revision) and macrozooplankton biomasses
(Riandey et al., 2005).

76 Investigations of **environment-predator** interactions to
77 understand their foraging strategy is now possible thanks
78 to the greater availability of remote sensing data and
79 imagery products for large areas of the world's oceans,
80 containing information on a variety of physical and
81 biological parameters at several temporal and spatial
82 scales. The modeling approach we used in this study, and
83 which we have validated with an independent satellite
84 tracking dataset, enabled us to examine which environ-
85 mental processes possibly drive the distribution and
86 foraging scale-dependant tactics of a large, wide-ranging
87 marine predator, the fin whale. However, these analyses
88 require previous knowledge of temporal and spatial scales
89 of environmental parameters supplied to the models that
90 may affect these interactions. In addition to addressing
91 important ecological questions, our predictive distribution
92 and density modeling approach could be a useful tool to
93 predict whale habitat in the context of growing human
94 maritime traffic that has produced unusually high rates of
95 collisions between ships and whales in recent decades,
96 usually with lethal consequence for the whales (Panigada
97 et al., 2006).

99 Acknowledgments

100 We are grateful to the Société Maritime Corse Médi-
101 terrannée (SNCM) and the ferry crews for their help, and for
102 the contribution of the Commission Internationale pour
103 l'Exploration Scientifique de la Méditerranée (CIESM) and
104 SeaKeepers for the **Trans-Mediterranean Network**
105 (TRANSMED) on-board system. We appreciate the statis-
106 tical comments of Pascal Monestiez, and we wish to thank
107 Robert Gisinier and the editor for revising the English of
108 this paper. Comments of anonymous reviewers improved
109 the paper. The Physical Oceanography Distributed Active
110 Archive Center at the Jet Propulsion Laboratory (National
111 Aeronautics and Space Administration, NASA), the Ocean
112 Biology Processing Group (NASA), the Collecte Localisation
113 Satellites (Space Oceanography Division, support from the
114 Centre National d'Études spatiales), and Météo France are
115 thanked for the distribution of satellite images.

116 This study was supported by the US Office of Naval
117 Research (ONR awards: N0014-02-1-0885 and N0-176A),
118 Cédric Cotté is funded by a Provence Alpes Côte d'Azur
119 regional council fellowship.

Appendix A. Supplemental data

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at doi:10.1016/j.dsr.2008.12.008.

References

- Austin, D., Don Bowen, W., McMillan, J.I., Iverson, S.J., 2006. Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology* 87, 3095–3108.
- Bentaleb, I., Guinet, C., Mate, B., Martin, C., Mazyzaud, P., de Stephanis, R., in revision. The foraging ecology of Mediterranean fin whales in a changing environment elucidated by satellite tracking and stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*.
- Boyd, I.L., 1996. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology* 77, 426–434.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L., Thomas, L., 2001. *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L., Thomas, L., 2004. *Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Canese, S., Cardinali, A., Fortuna, C.M., Giusti, M., Lauriano, G., Salvati, E., Greco, S., 2006. The first identified winter feeding ground of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 86, 903–907.
- Clark, C.W., Borsani, F., Notarbartolo di Sciara, G., 2002. Vocal activity of fin whales *Balaenoptera physalus* in the Ligurian Sea. *Marine Mammal Science* 18, 286–295.
- Cotté, C., Simard, Y., 2005. The formation of rich krill patches under tidal forcing at whale feeding ground hot spots in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 288, 199–210.
- Cotté, C., Park, Y.H., Guinet, C., Bost, C.-A., 2007. Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274, 2385–2391.
- Fauchald, P., Erikstad, K.E., Skasfjord, H., 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81, 773–783.
- Fiedling, S., Crisp, N., Allen, J.T., Hartman, M.C., Babe, B., Roe, H.S.J., 2001. Mesoscale subduction at the Almería-Orán front Part 2. *Biophysical Interactions. Journal of Marine Systems* 30, 287–304.
- Forscada, J., Aguilar, A., Hammond, P., Pastor, X., Aguilar, E., 1996. Distribution and abundance of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the western Mediterranean Sea during the summer. *Journal of Zoology, London* 238, 23–34.
- Friedlaender, A.S., Halpin, P.N., Qian, S.S., Lawson, G.L., Würbe, P.H., Thiele, D., Read, A.J., 2006. Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 310, 297–310.
- Guinet, C., Dulroca, L., Lea, M.A., Goldsworthy, S., Cherel, Y., Duhamel, G., Bonadonna, F., Donnay, J.P., 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Aristocryptus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series* 219, 251–264.
- Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- Hays, G.C., Hobson, V.J., Metcalfe, J.D., Bighton, D., Sims, D.W., 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the north Atlantic Ocean. *Ecology* 87, 2647–2656.
- Hedley, S.L., 2000. Modeling heterogeneity in cetacean surveys. Ph.D. Thesis, University of St. Andrews.
- Hedley, S.L., Buckland, S.T., Borchers, D.L., 1999. Spatial modeling from line transect data. *Journal of Cetacean Research and Management* 1, 295–304.
- Heide-Jørgensen, M.P., Nordoy, E.S., Oien, N., Folkow, L.P., Kleivane, L., Blix, A.S., Jensen, M.V., Laidre, K.I., 2001. Satellite tracking of minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) off the coast of northern Norway. *Journal of Cetacean Research and Management* 3, 175–178.
- Henrys, P., 2005. Spatial distance sampling modelling of cetaceans observed from platform of opportunity. M.Sc. Thesis, University of St. Andrews.
- Hucke-Gaete, R., Osman, L.P., Moreno, C.A., Findlay, K.P., Ujngblad, D.K., 2004. Discovery of a blue whale feeding and nursing ground in southern Chile. *Proceedings of the Royal Society of London B (Suppl.)* 271, S170–S173.
- Hunt Jr., G.L., Møhlum, F., Russell, E.W., Irons, D., Decker, M.B., Becker, P.H., 1998. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams, N.J., Slotow, E. (Eds.), *Proceedings of the 22nd International Ornithology Congress*, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp. 2040–2056.
- Jaquet, N., Whitehead, H., Lewis, M., 1986. Coherence between 19th century sperm whale distributions and satellite-derived pigments in the tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 145, 1–10.
- Johnston, D.W., Thorne, L.H., Read, A.J., 2005. Fin whales *Balaenoptera physalus* and minke whales *Balaenoptera acutorostrata* exploit a tidally driven island whale ecosystem in the Bay of Fundy. *Marine Ecology Progress Series* 305, 287–295.
- Labat, J.P., Cuzin-Roudy, J., 1996. Population dynamics of the krill *Megacyclops norvegicus* (M. Sars, 1857) (Crustacea: Euphausiacea) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Size-structure, growth and mortality modeling. Journal of Plankton Research* 18, 2285–2312.
- Laran, S., Drouot-Dulau, V., 2007. Seasonal variation of striped dolphins, fin- and sperm whales' abundance in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 87, 345–352.
- Lévy, M., 2008. The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. *Lecture Notes in Physics* 744, 219–261.
- Lévy, M., Mémy, L., Mader, G., 1998. The onset of a bloom after deep winter convection in the North Western Mediterranean Sea: mesoscale process study with a primitive equation model. *Journal of Marine Systems* 16, 7–21.
- Littaye, A., Gannier, A., Laran, S., Wilson, J.P.E., 2004. The relationship between summer aggregation of fin whales and satellite-derived environmental conditions in the northwestern Mediterranean Sea. *Remote Sensing of Environment* 90, 44–52.
- Lombardi, P., Lutfjellarm, J.L.E., Menicci, R., Hays, G.C., Luschi, F., 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles in the Southwest Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 353, 289–301.
- Máripuez, F.F.C., 2001. Estimating wildlife distribution and abundance from line transect surveys conducted from platforms of opportunity. Ph.D. Thesis, University of St. Andrews.
- Mate, B., Lagerquist, B.A., Calambokidis, J., 1989. Movements of north Pacific blue whale during the feeding season off southern California and their southern fall migration. *Marine Mammal Science* 15, 1246–1257.
- Millot, C., 1998. Circulation in the western Mediterranean Sea. *Journal Marine Systems* 20, 423–442.
- Monestiez, F., Dulroca, L., Bonnin, E., Durbeq, J.P., Guinet, C., 2006. Geostatistical modelling of spatial distribution of *Balaenoptera physalus* in the Northwestern Mediterranean Sea from sparse count data and heterogeneous observation efforts. *Ecological Modelling* 193, 615–629.
- Morel, A., André, J.-M., 1991. Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean as derived and modeled from coastal zone color scanner observations. *Journal of Geophysical Research* 96, 12685–12698.
- Mouillot, D., Viale, D., 2001. Satellite tracking of a fin whale (*Balaenoptera physalus*) in the north-western Mediterranean Sea and fractal analysis of its trajectory. *Hydrobiologia* 452, 163–171.
- Notarbartolo di Sciara, G., Zanardelli, M., Jahoda, M., Panigada, S., Alrodi, S., 2003. The fin whale *Balaenoptera physalus* (L. 1758) in the Mediterranean Sea. *Mammal Review* 33, 105–150.
- Panigada, S., Zanardelli, M., Canese, S., Jahoda, M., 1999. How deep can baleen whales dive? *Marine Ecology Progress Series* 187, 309–311.
- Panigada, S., Notarbartolo di Sciara, G., Zanardelli, M., Alrodi, S., Borsani, J.F., Jahoda, M., 2005. Fin whales (*Balaenoptera physalus*) summering in the Ligurian Sea: distribution, encounter rate, mean group size and relation to physiographic variables. *Journal of Cetacean Research and Management* 7, 137–145.
- Panigada, S., Pesante, G., Zanardelli, M., Capoulade, F., Gannier, A., Weinrich, M.T., 2006. Mediterranean fin whales at risk from fatal ship strikes. *Marine Pollution Bulletin* 52, 1287–1298.
- Pelovkina, J., Uchida, I., Balazs, G., Howell, E.A., Parkek, D., Dutton, P., 2006. The Kuroshio Extension Bifurcation Region: a pelagic hotspot for juvenile loggerhead sea turtles. *Deep-Sea Research II* 53, 326–339.
- Puillat, I., Taugier-Letage, I., Millot, C., 2002. Algerian eddies lifetime can near 3 years. *Journal of Marine Systems* 31, 245–259.

- 1 Beam, R.R., Sterling, J.T., Loughlin, T.R., 2005. Oceanographic features related to northern fur seal migratory movements. *Deep-Sea Research II* 52, 823–843.
- 3 Redfern, J.V., Ferguson, M.C., Becker, E.A., Hyrenbach, K.D., Good, C., Barlow, J., Kaschner, K., Baumgartner, M.F., Torney, K.A., Balance, L.T., Fauchald, P., Halpin, P., Hamazaki, T., Pershing, A.J., Qian, S.S., Read, A., Reilly, S.B., Torres, L., Werner, F., 2006. Techniques for cetacean habitat modelling. *Marine Ecology Progress Series* 310, 271–295.
- 7 Riande, V., Champalbert, G., Carloti, F., Taupier-Letage, I., Tiphault-Botha, D., 2005. Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997. *Deep-Sea Research I* 52, 2029–2048.
- 9 Rio, M.-H., Poulain, P.-M., Pascual, A., Mauri, E., Larnicol, G., Santoleri, R., 2007. A mean dynamic topography of the Mediterranean Sea computed from altimetric data, in-situ measurements and a general circulation model. *Journal Marine Systems* 65, 484–508.
- 11 Royer, F., Fromentin, J.M., Gaspar, P., 2004. Association between bluefin tuna schools and oceanic features in the western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 269, 249–263.
- 13 Sardou, J., Etienne, M., Andersen, V., 1996. Seasonal abundance and vertical distribution of macroplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta* 19, 645–656.
- 15 Sims, D.W., Quayle, V.A., 1998. Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* 393, 460–464.
- 17 Taupier-Letage, I., Puillat, I., Milot, C., Raimbault, P., 2003. Biological response to mesoscale eddies in the Algerian basin. *Journal of Geophysical Research* 108, 3245.
- 21 Taupier-Letage, I., 2008. On the use of thermal images for circulation studies: applications to the Eastern Mediterranean basin. In: Barale, V., Gade, M. (Eds.), *Remote Sensing of the European Sea*. Springer, Berlin, pp. 21–28.
- 23 Thomas, L., Buckland, S.T., Burnham, K.P., Anderson, D.R., Laake, J.L., Borchers, D.L., Strindberg, S., 2002. Distance sampling. In: El-Shaarawi, A.H., Piegorsch, W.W. (Eds.), *Encyclopedia of Environmental Statistics*, pp. 544–552.
- 25 Tynan, C.T., 1998. Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature* 392, 708–710.
- 27 Tynan, C.T., Ainley, D.G., Barth, J.A., Cowles, T.J., Pierce, S.D., Spear, L.B., 2005. Cetacean distributions relative to ocean processes in the northern California Current System. *Deep-Sea Research II* 52, 145–167.
- 29 Viale, D., Frontier, S., 1994. Surface megafauna related to western Mediterranean circulation. *Aquatic Living Resources* 7, 105–126.
- 31 Weimerkirch, H., 2007. Are seals foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research II* 54, 211–223.
- 33 Williams, R., Hedley, S.L., Hammond, P.S., 2006. Modeling distribution and abundance of Antarctic baleen whales using ships of opportunity. *Ecology and Society* 11, 1.
- 35 Wood, S.N., 2001. mgcv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R. *R News* 1, 20–25.
- 37 Wood, S.N., 2003. Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 65, 95–114.
- 39
- 41
- 43

ANNEXE 2

**HABITAT USE AND ABUNDANCE OF STRIPED DOLPHIN
IN THE WESTERN MEDITERRANEAN SEA
PREVIOUS TO THE MORBILIVIRUS EPIZOOTIC RESURGENCE**

Cotté, C., Guinet, C., Taupier-Letage, I., Mate, B. & Petiau, E.

Marine Ecology Progress Series (*soumis*)

Habitat use and abundance of striped dolphin in the Western Mediterranean Sea previous to the morbillivirus epizootic resurgence

Cédric Cotté^{1,2,*}, Christophe Guinet², Isabelle Taupier-Letage¹, Estelle Petiau²

¹ Université de la Méditerranée, OSU/Centre d'Océanologie de Marseille, CNRS, Laboratoire
d'Océanographie Physique et de Biogéochimie, Antenne de Toulon, BP330, 83507 La Seyne,
France

² Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Villiers en Bois, France

Running head: Pre-epidemic habitat and abundance of Mediterranean striped dolphin

*E-mail: cecotte@cebc.cnrs.fr

ABSTRACT: While substantial effort has been allocated to study cetacean ecology in regional areas of the Western Mediterranean Sea (WM), there is a lack in our knowledge on large scale distribution in its variability, and on links with the WM dynamics. To investigate basin-scale distribution and abundance of striped dolphin, which face currently Morbillivirus epizootics resurgence, and their relationships with marine dynamics, we crossed 18 times the WM from French to Algerian coasts on ferries from early September 2006 to late July 2007. Spatial modeling allows to examine habitat use from such platform of opportunity and to estimate abundance. Most of striped dolphins were sighted north of the Balearic Islands where they are strongly associated to the cyclonic circulation defined by negative absolute dynamic topography. In Algerian basin, dolphins are rather found in recent Atlantic water mass. Densities of striped dolphin were also related to high gradients of sea surface temperature and areas of higher chlorophyll concentrations. These relationships suggest that dolphins were found in dynamical and productive areas generated by mesoscale processes which could create favourable foraging conditions. From encounter rates and modeling, there is no trend of seasonal variations of abundance. We estimated the abundance of striped dolphin in the area between 3 and 6°E as 38600 (95%-CI: 25900-53900). This is substantially more than the reference survey of WM in 1991, which report an abundance 43% lower. This latter abundance was probably affected by the 1990 epizootics, while our study corresponds to the situation just before the 2007 resurgence.

KEY WORDS: Habitat use, Abundance and distribution modelling, Mesoscale oceanographic processes, Striped dolphin, Morbillivirus epizootics

INTRODUCTION

Knowledge on cetacean distribution is not spatially and temporally homogeneous over the western Mediterranean sea (WM), especially when studying relationships with their environmental context. Because most of the data come from visual observations, this knowledge is limited in space and time. Spatially, observations were essentially carried out in the northern part of the WM, i.e. the Ligurian Sea including the Pelagos sanctuary (e.g. Panigada et al. in press), and along the Spanish coasts (Cañadas et al. 2005, Gómez de Segura et al. 2006) often in the framework of conservation of wildlife populations through establishment of marine protected areas (MPAs). For this reason, the WM-wide survey realized in summer 1991 is the reference of cetacean populations in the WM (Forcada & Hammond 1998). Temporally, data acquisition was also limited to the summer season (review in Aguilar et al. 2000). Despite few previous studies attempts to study large patterns such as the seasonal abundance of cetacean in the Ligurian Sea (Laran & Drouot-Dulau 2007), no study has assessed the distribution of cetacean at both basin and annual scales.

The biological production of the “oligotrophic” Mediterranean sea, from primary production to top predators, is influenced at basin scale by circulation and air – sea interactions. Along this basin circulation, mesoscale phenomena such as meanders and eddies modulate the biological activity implying a high spatial and temporal variability on the mesoscale (Morel & André 1991, Taupier-Letage et al. 2003). This can lead, locally and episodically, to unexpected high biological production for the WM (Taupier-Letage et al. 2003). Many previous studies on marine ecology have linked distribution and abundance of marine predators to high biomasses of resources through biological stimulation and/or aggregation (e.g., Guinet et al. 2001). However most of them are snapshots of a given, and maybe ephemeral, situation of the environment, and they are not designed to consider the dynamical marine context. In order to accurately describe the interactions between cetacean

and such dynamical oceanographic context, especially the mesoscale phenomena, it is crucial to design a relevant mesoscale-dedicated sampling strategy, implying multidisciplinary high-resolution and long-term (at least an annual cycle) monitoring. Only this kind of dataset would give an idea of the variability of cetacean distribution and the links with the Mediterranean marine environment (Millot & Taupier-Letage 2004).

Because of their regular and frequent path over the WM, opportunistic platforms such as ferries are relevant to collect such a dataset. Moreover, within the framework of developing spatial modeling analyses (Hedley et al. 2000, Redfern et al. 2006), platforms of opportunity are interesting samplers as data can be accurately exploited (Marques 2001, Henrys 2005), which was not possible through the classical distance sampling analysis (Buckland et al. 2001). In addition to presenting several advantages, such as mapping animal abundance and investigating relationships between animal densities and environmental covariates, the ability of this approach and precision of estimates have been tested by comparison with conventional line transect analysis (Gomez-Segura et al. 2007). We focused our effort on straight transects, crossing the WM from northern to southern shores. Sightings of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*), in-situ oceanographic data, and remote-sensing images, will be simultaneously used to examine the spatio-temporal variability and relationship between dolphin distribution and oceanographic conditions. This variability could also give insights on potential movements of striped dolphins for which different seasonal patterns were reported according to the region.

The large scale and high resolution multidisciplinary study was conducted just before the current massive die-offs which were very recently reported as the consequence of the resurgence of dolphin morbillivirus epizootic (Raga et al. 2008). In this framework, we report here the pre-epidemic ecological status and abundance of striped dolphin.

MATERIALS AND METHODS

Observation and environmental data. Observations were originally planned on a 2-week period. However the meteorological conditions and the ship's exploitation scheme limited this effort. Data were collected during 18 trips between 12 September 2006 and 26 July 2007 on a ferry, used as a "platform of opportunity", crossing the WM from Marseille (France) to Algiers and Bejaïa (Algeria) (Fig. 1). Transect is defined here by a continuous on-effort search time. Thus, a trip has two transects, one from the French coast until the end of daytime on day 1, north of Balearic Islands, and the other from the Algerian coast until the end of daytime on day 2, south of Balearic Islands. Observations were made from the bridge (25m high) of the ship, with the unaided eye and binoculars equipped with reticle and compass. A visual angle of 90° centred on the trackline was surveyed to ensure as much as possible that all animals directly on the trackline were spotted, which is the $g(0)=1$ assumption (Buckland et al. 2001). The ferry travelled at a mean speed of ~20 knots. Two observers relayed continuously during daytime. When a cetacean school (single or several individuals) was sighted, ship location, time, radial distance and angle to the sighting, and group size were recorded. Information on meteorological factors that could affect sighting conditions was also recorded.

Environmental data were obtained from in-situ and satellite sources. The oceanographic and meteorological in-situ data were collected underway with a system installed on board the ferry (TRANSMED program^{*}). It is composed of a thermosalinometer, which pumps surface water (~3 m) and records the hydrological parameters (temperature and salinity), and of a fluorometer that estimates the phytoplankton chlorophyll *a* concentration, at a resolution of one measurement per minute. We used also the satellite observations of the sea surface temperature (SST), of the chlorophyll concentrations (visible/ocean color imagery)

^{*} test phase to develop a network to monitor the surface of the Mediterranean using ships of opportunity, an initiative from the CIESM (Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Méditerranée).

and of sea level (altimetry). The NOAA/AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer, available on <http://poet.jpl.nasa.gov/>) sensor, measuring the SST, is an extremely efficient tool to track the mesoscale features (e.g., Taupier-Letage 2008). Chlorophyll *a* images are obtained from MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, available on <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). Their spatial resolutions range from ~1km to 4km and the WM is fully covered within one daytime period. Owing to cloud coverage, we used satellite 3-days composite images corresponding to environmental conditions of observation data. We also used weekly merged products of absolute dynamic topography (ADT) at 1/8° resolution (Ssalto/Duacs distributed by Aviso, available on <http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com>). Bathymetric data are extracted from the ETOPO2 database (from the national geophysical data center, available on <http://www.ngdc.noaa.gov>). Temperature and chlorophyll gradients, slope, and geostrophic currents were computed as described in Cotte et al. (2007).

Modeling dolphin densities. Line transect sampling from design-based method is the standard tool to provide information on abundance and distribution in cetacean population (Buckland et al. 2001). An alternative technique relevant to surveys that have not initially been designed to achieve equal coverage probability is the model-based approach (Hedley et al. 1999, Marques 2001), in which line transect sampling is combined with spatial analysis. Data from such surveys can then be combined when fitting descriptive models of heterogeneity in animal density, thus imparting information on how animals use their habitat, and how populations behave over time (Williams et al. 2006). We used here a method based on modeling distances between detections, called waiting distances (Hedley 2000). This method has theoretical appeal as it avoid the subjective choice of cell size and zeros inflated datasets generated by the classical method which consist in dividing transects into separate cells (Henrys 2005). Waiting distance models have been used to estimate density because in

areas of high density the waiting distance between detections is short (Buckland et al. 2004). The waiting distances were modeled using generalized additive models (GAMs, Hastie & Tibshirani 1990) with a logarithmic link function of the set of spatial environmental covariates. To handle over-dispersion, a gamma distribution was used. We used GAMs in our analysis, fitted in package mgcv for program R (Wood 2001), because they offer flexibility through smooth function applied to each explanatory variable (Wood 2003). Smoothing splines were fitted using multiple generalized cross-validation (mgcv). The amount of flexibility given to a model term is determined in a maximum likelihood framework by minimizing the GCV score of the whole model. The general structure of the model was:

$$g[E(l_i)] = \beta_0 + \sum_k f_k(z_{ki}), \quad i=1, \dots, n \quad (1)$$

where l_i is the waiting distance, β_0 is the intercept, f_k are smoothed functions of the explanatory covariates, z_{ki} is the value of the k^{th} explanatory covariate in the i^{th} observation, and n is the number of observations. While the optimal amount of smoothing is automatically determined by mgcv, the decision on including/dropping a model term is not. We adopted the model specification procedure proposed by Wood (2001), essentially based on the lowest generalized cross validation (GCV) score. The density surface was then obtained by using the formula:

$$D(x_{i+1}, 0) = \frac{1}{2\hat{\mu} \cdot l_{i+1}} \quad (2)$$

where $\hat{\mu}$ is the effective strip half-width, and l_i the waiting distance. We then multiplied by the estimated clustered size to calculate the total dolphin density. Using gridded dataset of the explanatory variables included in the model, abundance is estimated by integrating the density surface under the area. The non-parametric bootstrap was used to obtain 95% confidence intervals for the estimates of abundance. The trips, not transects, were used as the resampling units and were sampled 1000 times with replacement.

To obtain $\hat{\mu}$, we estimated the best detection function from conventional and multi-covariates (conditions of sightings) distance sampling (MCDS) method (Marques 2001, Thomas et al. 2002) using the software DISTANCE 5.0 beta 5 (Thomas et al. 2002). The perpendicular distances were right truncated prior to the analysis, following the recommendations of Buckland et al. (2001). The best detection function was selected using Akaike's information criterion (AIC) and chi-squared goodness of fit test. The mean cluster size was also estimated by DISTANCE to detect school size bias, i.e. the tendency of detection for large and small school at the same distance range. The approach fits a least-squares regression of log of school size on the distance, which yields a slope when bias is present (not the case here).

RESULTS

Over the year, most of the sightings of striped dolphin schools (~85%, Table 1) occurred in the northern part of the WM, i.e., north of the Balearic Islands (Fig. 1). Encounter rates (number of dolphin schools / km) in the northern part of the WM over the year indicate that there is no seasonal trend, and especially no marked difference between winter and summer periods (Fig. 2).

The best fitting model of detection probability was a half-normal key function with cosine series expansion and adjustment terms. No environmental covariate seemed to affect the detection of dolphin. The expected mean cluster size of striped dolphin was 8.8 (CI: 6-12.8) and the effective strip half-width was estimated to be 224 m. Based on the lowest GCV score, the selected spatial model excludes the temporal covariate, confirming the lack of seasonal trend of density. It includes absolute dynamic topography ($F=4.40$, $edf=3.87$, $P=0.006$), SST gradient ($F=2.88$, $edf=2.04$, $P=0.040$) and Chl *a* concentration ($F=2.95$, $edf=1.48$, $P=0.049$). Depth, slope, SST, geostrophic currents and gradient of Chl *a* concentration failed to enter the model as a covariate. The deviance explained by this model was 50.1%. The shapes of the functional forms for the smoothed covariates, conditional on the other covariates being included in the models, are shown in figure 3. Waiting distance was low, i.e., density was high, in areas with low ADT. Density was also high in areas with high Chl *a* concentration and high SST gradients.

We then compared in-situ oceanographic parameters, especially the salinity which is the only parameter not available from remotely sensed imagery, at each sighting with the mean value of the corresponding transect when on-effort (Fig. 4). For the salinity, there is a preference of waters with lower salinity in south, while no such preference exists in the north. In-situ data of SST and Chl *a* fluorescence confirm the previous results of the model.

Dolphins did not show preference of SST range while they are found in higher Chl *a* fluorescence in both north and south part of the WM.

The transect carried out in late September (28-29 sept. 2006) shows sightings of striped dolphins in both the northern and southern parts of the WM (Fig. 5). The in-situ oceanographic profiles of the surface water from the on-board system depict a typical summer situation with colder and saltier water in the north, and warmer and lower salinity water (recent Atlantic water) in the south. However in both parts there is a spatial variability. In the north there is a weak relative minimum of salinity shorewards corresponding to the Northern Current's signature during summertime. In the south the amplitude of the variability is also well marked, especially in salinity. Dolphins were sighted in areas where steep changes of SST and high Chl *a* fluorescence occurred. These parameters underline the mesoscale circulation highlighted by high-resolution satellite imagery (1km -0.1°C SST) and in-situ data. In the northern transect, sightings were associated with the external border of the Northern Current and with the edge of an eddy. In the southern transect, the sighting was associated with the edge of a coastal Algerian eddy, well marked by low salinity, SST variability and a peak of Chl *a* fluorescence. The transect was also located along an other eddy just north of the previous mentioned coastal eddy. However no dolphin was seen within this oceanographic context which is relatively similar to the neighbouring eddy from the in-situ profiles. The main difference lies in SST gradient that is relatively low in the offshore eddy.

Distributions, abundances and confidence intervals are estimated for 3 situations in August 2007 (early, middle, and late August) in order to test if our estimates are not dependant of short spatial and temporal scale (i.e. local) conditions. We then compared with the abundance of striped dolphins during August 1991, during the large-scale epizootic event (Forcada & Hammond 1998). We estimated a constant abundance of relatively 38600 (95%

CI: 25900-53900), 37900 (95% CI: 24800-52400), 38600 (95% CI: 27500-51400) striped dolphins for this month in the area between 3° and 6°E. In this stripe, predicted densities are substantially higher in the north. We estimate a mean density of 0.38 for the north area, i.e. north of Balearic Islands, and 0.12 for the south area, i.e. south of Balearic Islands. Predicted densities are globally higher offshore French and Spanish coast and lower close to the coasts, despite high densities in the area corresponds to the Rhône river plume.

DISCUSSION

The north-south distribution in our study confirms the large-scale pattern of the reference work on cetacean carried out in summer 1991, where striped dolphins were also mostly found north of Balearic Islands (Forcada & Hammond 1998). The link with the absolute dynamic topography suggest that dolphins were mostly found within the mean cyclonic circulation in the north part of the WM, limited to the north by the Northern Current and to the south by the North Balearic front. Despite the fact that a correlation exists between the dynamic height and the surface temperature (Rio et al. 2007), dolphins were mostly found in low ADT but they did not seem to target colder waters. Temporally, i.e. for the seasonal abundance, we can only compare our results with regional studies. A seasonal variation in the cetacean abundance was reported in the Ligurian sea, and particularly for the striped dolphin's (Laran & Drouot-Dulau 2007) while, as in our study, dolphins were observed over the year in the central Spanish Mediterranean with no detected seasonal changes (Gómez de Segura et al. 2006). It suggests that the seasonal variations in abundance of striped dolphins depend to areas of the WM, and that some areas can be used as summering / wintering areas while others present year-long occurrence of striped dolphins. The year-long occurrence of striped dolphins we report south of the Gulf of Lions could be associated with high production available to dolphin preys. Indeed, the high primary production within this area is especially driven by the mixing generated by the strong NW winds (Mistral) (Morel & André 1991, Bosc et al. 2004), and in a minor part by land runoff from the Rhône as an important source of nutrient and fertilization process combined with upwelling driven by winds (Estrada 1996). Moreover, the structure of the Northern Current, flowing along the shelf of the Gulf of Lions, markedly changes seasonally. During winter, the Northern Current is narrower and deeper than during summer and it displays enhanced mesoscale variability (Conan et al. 1998, Millot 1999). The mixing mechanism induced by the intensification of cross-slope current between

the shelf and the slope waters may lead to the seaward export of particulate matter (Durieu de Madron et al. 1999), which may be then available to dolphin preys during the oligotrophic winter season.

The striped dolphin is an opportunistic feeder, mainly exploiting a wide variety of pelagic prey. In the Mediterranean sea, the dominant prey species are (bathy)pelagic cephalopods while the diet consists of a large variety of mesopelagic fish in the northeast Atlantic (Spitz et al. 2006). The preference for low salinity in the Algerian basin and the absence of such preference north of Balearic Islands could reflect a difference in diet of striped dolphin through this habitat use. The diet composition was mainly reported over the northern part of the WM (Blanco et al. 1995, Würtz & Marrale 1993) characterized by the presence of the Northern Current flowing modified Atlantic waters from the Ligurian sea to the Almeria-Oran jet (Millot & Taupier-Letage 2005). However, striped dolphin in the Algerian basin could target preys associated to water mass recently entered from Atlantic. Indeed, although cephalopods are generally the main preys of striped dolphins in the WM, a regional variability occurred in dolphin diet (Astruc 2005). The diet in the north part consists essentially of cephalopods with fish and crustacean as secondary items, while fish is nearly important items than cephalopods in the diet of dolphin in the Algerian basin. This is in accordance with the feeding strategy reported in the strait of Gibraltar where striped dolphins belong to the cetacean group linked to the inflowing surface water mass from Atlantic and where the vertical distribution of striped dolphin was shallower than common dolphin's likely due to differences in their diet (de Stephanis et al. in press). Since striped dolphins seemed to prefer the waters with low salinity in the Algerian basin, they should be found close to the Algerian coasts where the Atlantic waters flow forms the Algerian Current (Millot & Taupier-Letage 2005). However we have observed dolphins relatively far from the Algerian coasts. The Algerian Current is very unstable and it leads to the generation of meanders of few tens

of km in wavelength and eddies which transport offshore waters characterized by lower salinity. As striped dolphin is known to be more pelagic than the other delphinids, they could target this water mass in pelagic areas due to offshore transport by the mesoscale activity.

Relationships between animal densities and covariates at relatively high spatial and temporal resolutions (few kilometers, and days) allow us to interpret these interactions in the context of mesoscale dynamics. Since this mesoscale dynamics modulates the oceanographic and biological environment, it is important to not average spatially and temporally the data over long and wide areas, because it would result in smoothing out the phenomena. This would be the case, for example, for transient upwelling cells induced by strong northerly wind events (few days) in the Gulf of Lions or for the eddies propagating (3-5km/day) in the Algerian sub-basin (e.g., Puillat et al. 2002), which cannot be identified on monthly to annual composite satellite images. Previous studies in coastal areas usually reported that cetaceans were mainly related to static physiographic parameters, i.e. depth and slope, while dynamical environmental processes are more rarely investigated. The open sea is characterized by relatively constant depth (center of the basin) whereas high variability of the environment generated by the mesoscale dynamics dominates areas far from the coasts. It also emphasizes the difficulty in examining relationships between environmental parameters and cetacean distribution from a temporally pooled dataset.

Our results show that striped dolphins observations are linked to the dynamical environment. This link is especially highlighted by the relationship with SST gradient which defined frontal zones. Such important changes in SST are found in turbulent areas generated by eddies, meanders and filaments in both north and south part of the WM. The transect shown in figure 5 illustrated this link with mesoscale processes. The salinity is homogeneous in the north part. However, dolphins seemed to be associated to steep changes of SST, which reflected here from north to south the external (offshore) edge of the Northern Current (Millot

& Taupier-Letage 2005), the edge of an eddy, and the north Balearic front characterized by abrupt changes in both SST and salinity. In the south, dolphins were also associated with the edge of an eddy, corresponding here to rapid change of SST and low salinity, associated with a peak in high Chl *a* concentrations. Although striped dolphins were found in areas with high Chl *a* concentrations, it is very likely that our model surestimates the densities of dolphins in the northernmost coastal area corresponding to the east of Gulf of Lions. Here, the plume of the Rhône river corresponds to high Chl *a* concentrations but this area is too close to shore to present such high densities of striped dolphin which is known to be more pelagic than the other delphinids such as common and bottlenose dolphins (Cañadas et al. 2002). The mesoscale habitat use of striped dolphin is relatively similar to fin whale's reported from concurrent observations and from satellite tracking (Cotté et al. submitted). Since the frontal zones defined by steep changes in SST seem to be important for striped dolphins, our results suggest that the mesoscale dynamics create favourable foraging conditions. Although mobile and transitory, mesoscale processes could potentially present high production, corresponding here to higher Chl *a* concentrations, attracting and aggregating both cephalopods and mesopelagic fish. Such influence of the mesoscale circulation on the distribution of the production and on different trophic levels until predators has been reported within the Algerian basin (Viale & Frontier 1994). The presence of aggregated preys is not necessarily the consequence of high Chl *a* concentrations but concomitant outcomes of oceanographic processes leading convergence at frontal zones and favourable conditions of phytoplankton growth (Franks 1992). The lack of association with geostrophic currents as reported for fin whales (Cotté et al. submitted) could be due to the strong influence of advection to krill distribution while mesopelagic cephalopods and fish are mobile preys. Frontal zones in open sea were reported to be linked with other teutophageous predators such as sperm whale in the WM (Gannier & Praca 2007).

Estimate of abundance and its confidence interval, in the area between 3° and 6°E, is substantially higher (by 43 %) than in 1991 with a mean abundance of 22100 dolphins from reported densities in areas north and south of Balearic Islands (Forcada & Hammond 1998). Despite more abundant than in 1991, dolphin density we report from the northern area (0.38 dolphin/km) is slightly lower than densities reported more recently in the Ligurian sea, (i.e. 0.56 from Gannier 1998), and in central Spanish Mediterranean, (i.e. 0.49 from Gómez de segura et al. 2006). The difference with the reference study of Forcada and Hammond (1998) is substantial for the north area (where these authors reported a mean density of 0.23) while their density in the south area (0.08) is close to ours. Actually, abundance of striped dolphins from the 1991 survey was conducted post an epizootic mass mortality (Raga et al. 2008). A resurgence of the epizootic caused by the dolphin morbillivirus seems to occur through a new outbreak of die-offs recorded from Spanish and French coasts. From stranding analyses, the pattern of this new epizootic resembles the previous die-offs in 1990, beginning at both similar region and time of the year with the same course of infection. The transects carried out over the year from September 2006 to late July 2007 give therefore the status of the population of striped dolphin prior the newly event of epizootic morbillivirus (Raga et al. 2008). We do not have enough information on dolphin life cycle to definitely interpret the comparison between abundance during the first reported epizootic episode in 1990 (Forcada & Hammond 1998) and our pre-resurgence abundance. However, the increased density observed between 1991 and 2007 suggested that the population of striped dolphin may have recovered, at least in part, from the 1990 epizootics.

The difference in abundance between 1991 and 2007 is especially marked north of Balearic Island, where densities of striped dolphins were higher, compared to south. This confirms the hypothesis assuming that epizootics are density-dependant phenomenon (Black 1991), i.e. high population density is likely to facilitate the emergence and the propagation of

morbilivirus infections like the 1990 outbreak. In order to assess precisely the effects of this new epizootic event, similar survey protocol from platform of opportunity should be carried out. In the current context of changes of the marine environment, the effects of epizootics should be particularly important to investigate as environmental stress, directly or indirectly caused by human activities, could precipitate the epizootics.

Acknowledgments. We are grateful to SNCM and the ferry crews for their help, and for the contribution of CIESM and SeaKeepers for the TRANSMED on-board system. The Physical Oceanography DAAC (Jet Propulsion Laboratory, NASA), the Ocean Biology Processing Group (NASA), the CLS Space Oceanography Division (support from Cnes), and Météo France are thanked for the distribution of satellite images. Cédric Cotté is funded by a Provence Alpe Côte d'Azur regional council fellowship

LITERATURE CITED

- Aguilar A (2000) Population biology, conservation threats, and status of Mediterranean striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*). *J Cetacean Res Manage* 2: 17–26
- Astruc, G. 2007. Exploitation des chaînes trophiques de Méditerranée par les populations de cétacés. EPHE thesis. Univ. of Montpellier.
- Black FL (1991) Epidemiology of paramyxoviruses. In: Kingsbury DW (ed). *The paramyxoviruses*. New York: Plenum Press. p 509-536.
- Blanco C, Aznar J, Raga JA (1995) Cephalopods in the diet of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* from the western Mediterranean during an epizootic in 1990. *J Zool Lond* 237: 151–158.
- Bosc E, Bricaud A, Antoine D (2004). Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochem Cycles* 18: 1–17.
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2001) *Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press.
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2004) *Advanced distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press.
- Cañadas A, Sagarminaga R, Garía-Tiscar S (2002) Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep Sea Res I* 49: 2053–2073
- Cañadas A, Sagarminaga R, de Stephanis R, Urquiola E, Hammond PS (2005) Habitat preference modeling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in the southern Spanish waters. *Aquat Conserv* 15: 495–521

- Conan P, Pujo-Pay M, Raimbault P, Leveau M (1998) Variabilité hydrologique et biologique du golfe du Lion. II. Productivité sur le bord interne du courant. *Oceanol Acta* 21: 767–782
- Cotté C, Park YH, Guinet C, Bost C-A (2007) Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proc R Soc B* 274: 2385–2391
- Cotté C, Guinet C, Taupier-Letage I, Mate B, Petiau E (submitted) Scale-dependent habitat use by a large free-ranging predator, the Mediterranean fin whale
- de Stephanis R, Cornulier T, Verborgh P, Sierra JS, Gimeno NP, Guinet C (2008) Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Mar Ecol Prog Ser* 353: 275–288
- Durrieu de Madron X, Radakovitch O., Heussner S., Loye-Pilot M. D., Monaco A (1999) Role of the climatological and current variability on shelf-slope exchanges of particulate matter: Evidence from the Rhône continental margin (NW Mediterranean). *Deep Sea Res I* 46: 1513–1538
- Estrada M (1996) Primary production in the northwestern Mediterranean. *Sci Mar* 60: 55–64
- Forcada J, Hammond P (1998) Geographical variation in abundance of striped and common dolphins of the western Mediterranean. *J Sea Res* 39: 313–325
- Franks PJS (1992) Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. *Mar Ecol Prog Ser* 82: 1–12
- Gannier A (1998) Une estimation de l'abondance estivale du dauphin bleu et blanc *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833) dans le futur sanctuaire marin international de Méditerranée Nord-Occidentale. *Rev Ecol* 53: 255–271
- Gannier A., Praca E (2007) SST fronts and the summer sperm whale distribution in the north-west Mediterranean Sea. *J Mar Biol Ass UK* 87: 345–352

- Gómez de Segura A, Crespo EA, Pedraza SN, Hammond PS, Raga JA (2006) Abundance of small cetaceans in waters of the central Spanish Mediterranean. *Mar Biol* 150: 149–160.
- Gómez de Segura A, Hammond PS, Cañadas A, Raga JA (2007) Comparing cetacean abundance estimates derived from spatial models and design-based line transect methods. *Mar Ecol Prog Ser* 329: 289–299
- Guinet C, Dubroca L, Lea MA, Goldsworthy S, Cherel Y, Duhamel G, Bonadonna F, Donnay JP (2001) Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables, a scale-dependent approach using geographic information systems. *Mar Ecol Prog Ser* 219: 251–264
- Hastie TJ, Tibshirani RJ (1990) *Generalized additive models*, Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL
- Hedley SL (2000) *Modelling heterogeneity in cetacean surveys*. PhD thesis. Univ. of St Andrews.
- Hedley SL, Buckland ST, Borchers DL (1999) Spatial modelling from line transect data. *J Cetacean Res Manage* 1: 255–264
- Henrys P (2005) *Spatial distance sampling modeling of cetaceans observed from platforms of opportunity*. MSc thesis. Univ of St Andrews
- Laran S, Drouot-Dulau V (2007) Seasonal variation of striped dolphins, fin- and sperm whales' abundance in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea). *J Mar Biol Ass UK* 87: 345–352
- Marques FFC (2001) *Estimating wildlife distribution and abundance from line transect surveys conducted from platforms of opportunity*. PhD thesis. Univ of St Andrews
- Millot C (1999) Circulation in the western Mediterranean sea. *J Mar Syst* 20: 423–442

- Millot C, Taupier-Letage I (2004) The cetacean world as seen by physical and biological oceanographers. In: Briand F (ed) Investigating the roles of cetaceans in marine ecosystems. CIESM workshop monograph n°25, Monaco. p 107–116
- Millot C, Taupier-Letage I (2005) Circulation in the Mediterranean Sea. In: Saliot A (ed). The Mediterranean Sea: the handbook of environmental chemistry. Volume 5: water pollution. Springer-Verlag, New York, USA. p 1–30
- Morel A, André J-M (1991) Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean as derived and modeled from coastal zone color scanner observations. *J Geophys Res* 96: 12685–12698
- Panigada S, Zanardelli M, MacKenzie M, Donovan C, Mélin F, Hammond PS (in press) Modelling habitat preference for fin whales and striped dolphins in the Pelagos Sanctuary (Western Mediterranean Sea). *Rem Sens Env*
- Puillat I, Taupier-Letage I, Millot C (2002) Algerian Eddies lifetime can near 3 years. *J Mar Syst* 31: 245–259
- Raga J-A, Banyard A, Domingo M, Corteyn M, Van Bresselem M-F, Fernández M, Aznar F-J, Barrett T (2008) Dolphin morbillivirus epizootic resurgence, Mediterranean Sea. *Emerg Infect Dis* 14: 471–473
- Redfern JV, Ferguson MC, Becker EA, Hyrenbach KD, Good C, Barlow J, Kaschner K, Baumgartner MF, Forney KA, Ballance LT, Fauchald P, Halpin P, Hamazaki T, Pershing AJ, Qian SS, Read A, Reilly SB, Torres L, Werner F (2006) Techniques for cetacean-habitat modeling. *Mar Ecol Prog Ser* 310: 271–295
- Rio M-H, Poulain P-M, Pascual A, Mauri E, Larnicol G, Santoleri R (2007) A Mean Dynamic Topography of the Mediterranean Sea computed from altimetric data, in-situ measurements and a general circulation model. *J Mar Syst* 65: 484–508

- Spitz J, Richard E, Meynier L, Pusineri C, Ridoux V (2006) Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic waters of the Bay of Biscay. *J Sea Res* **55**: 309–320
- Taupier-Letage I, Puillat I, Millot C, Raimbault P (2003) Biological response to mesoscale eddies in the Algerian basin. *J Geophys Res* **108**: 3245
- Taupier-Letage I (2008) On the use of thermal images for circulation studies: applications to the Eastern Mediterranean basin. In: Barale V, Gade M (eds), *Remote Sensing of the European Sea*. Springer Verlag. p 21–28
- Thomas L, Buckland ST, Burnham KP, Anderson DR, Laake JL, Borchers DL, Strindberg S (2002) Distance sampling. In: El-Shaarawi AH, Piegorsch WW (eds) *Encyclopedia of Environmetrics*. p 544–552
- Viale D, Frontier S (1994) Surface megafauna related to western Mediterranean circulation. *Aquat. Living Resour* **7**: 105–126
- Williams R, Hedley SL, Hammond PS (2006) Modeling distribution and abundance of Antarctic baleen whales using ships of opportunity. *Ecol Soc* **11**: 1
- Wood SN (2001) mgcv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R. *R News* **1**: 20–25
- Wood SN (2003) Thin plate regression splines. *J R Stat Soc B* **65**: 95–114
- Würtz M, Marralle D (1993) Food of striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the Ligurian Sea. *J Mar Biol Ass UK* **73**: 571–578

Table 1. Surveyed distance and number of sightings from early September 2006 to late July 2007

Western Mediterranean areas	On-effort distance (km)	Group number
North of Balearic Is.	4351	41
South of Balearic Is.	3071	7
Total	7422	48

Fig. 1. Surveys in the studying area and locations of striped dolphin sightings.

Fig. 2. Encounter rate of striped dolphins over the year (from September 2006 to July 2007).

Fig. 3. Functional forms of the waiting distance for the smoothed covariates included in the GAM.

Fig. 4. Environmental preference of striped dolphins. Difference between the in-situ value of SST, salinity and Chl *a* fluorescence at the sighting and the mean value of the corresponding transect (from the coast till dusk) in the north (black bar) and in the south (white bar) \pm standard deviation.

Fig. 5. Map of satellite sea surface temperature, dolphin sightings, and in-situ surface parameters of the transect 28-30 September 2006. White arrows indicate circulation, white rectangles are dolphin sightings and continuous lines are on-effort transects. Black points on the map draw the sea surface temperature (SST) profile from in-situ data collected by the on-board TRANSMED system, using the transect line as the x-axis (the two y-axis are perpendicular to the transect line). Dolphin sightings (gray arrows) are also located along the in-situ oceanographic profiles of SST (higher panel, the same profile on the map), salinity (middle panel) and Chl *a* fluorescence (lower panel). Hatched part is off-effort, corresponding to the nighttime.

Fig. 6. Maps of predicted striped dolphin densities (in units of dolphins per km²) for a) the beginning (31/7 to 2/8), b) the middle (15 to 17/8), and c) the end of August 2007 (31/8 to 2/9). White areas in the stripe are cloud coverage.

Fig. 1

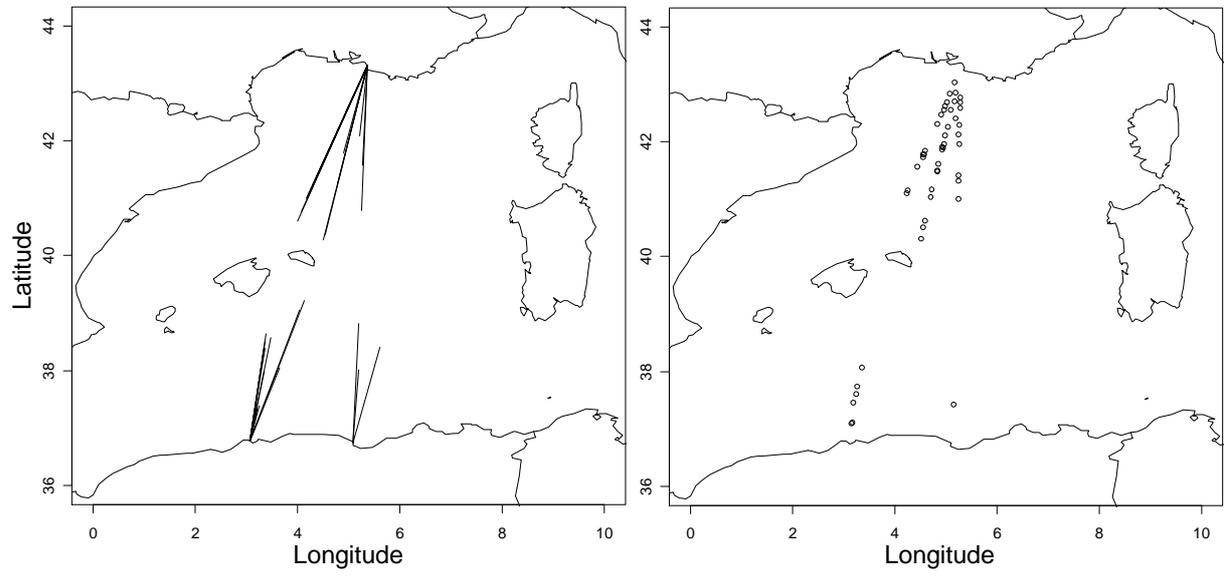


Fig. 2

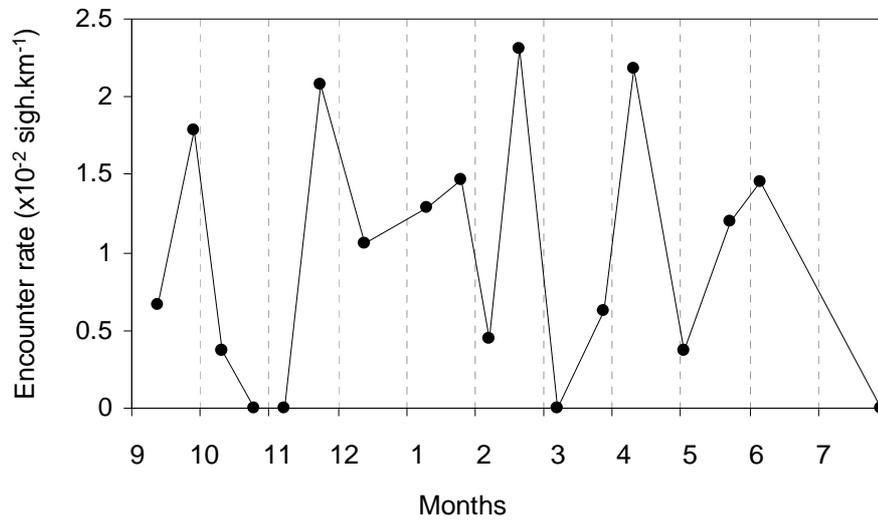


Fig. 3

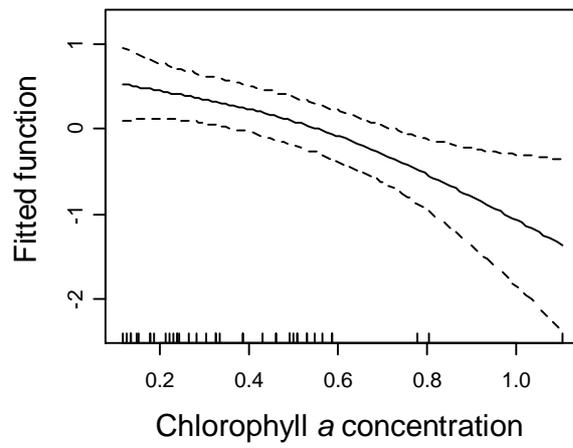
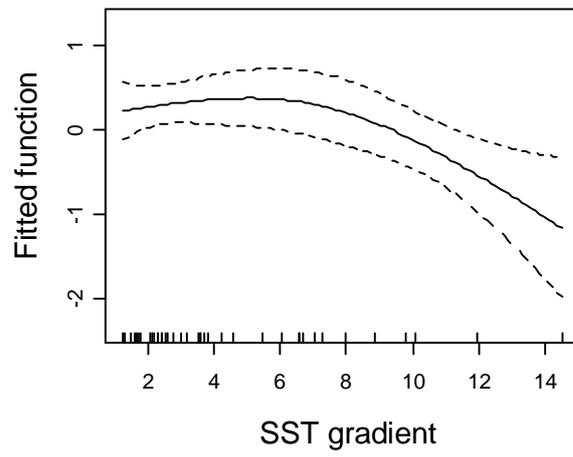
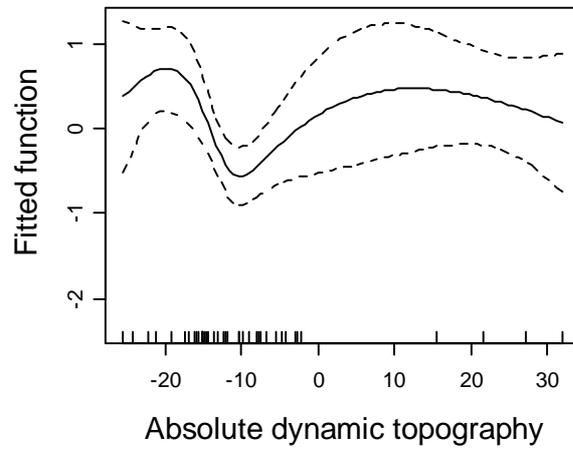


Fig. 4

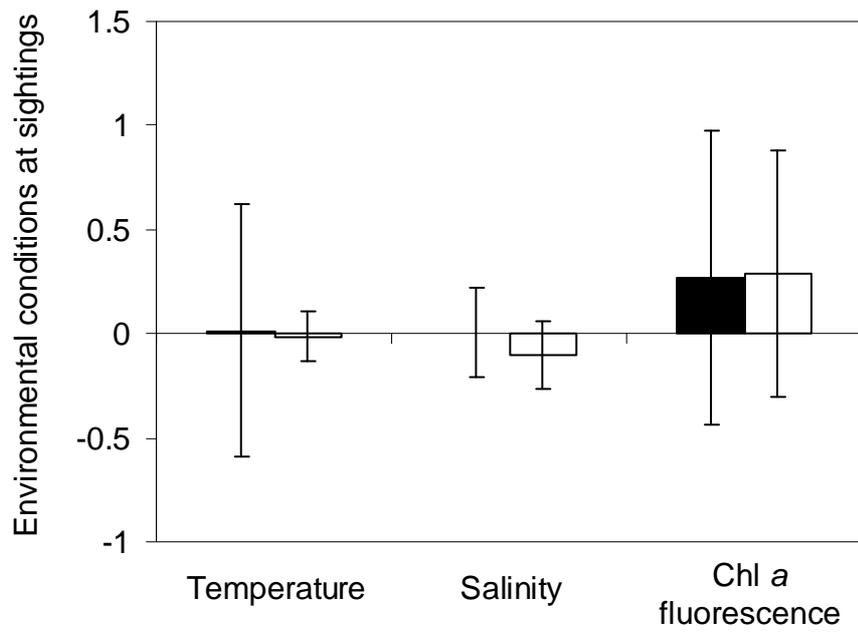


Fig. 5

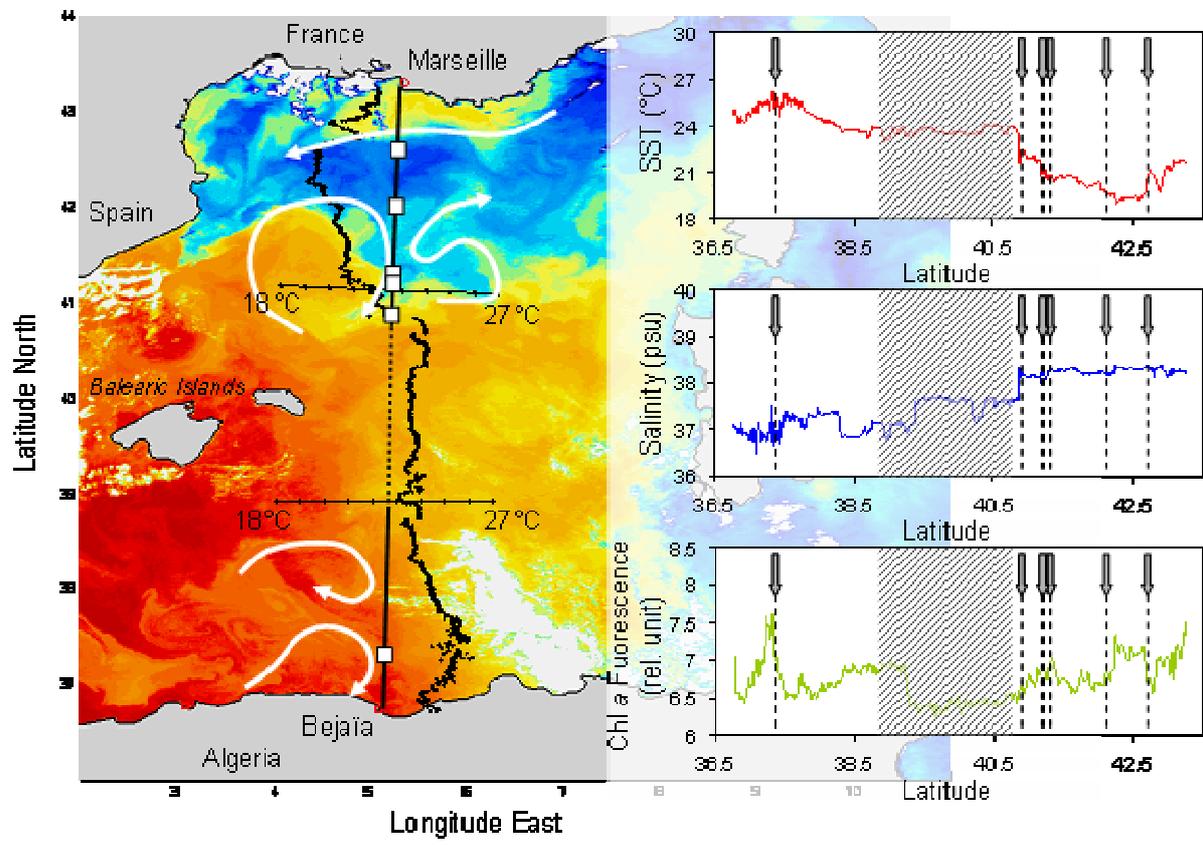
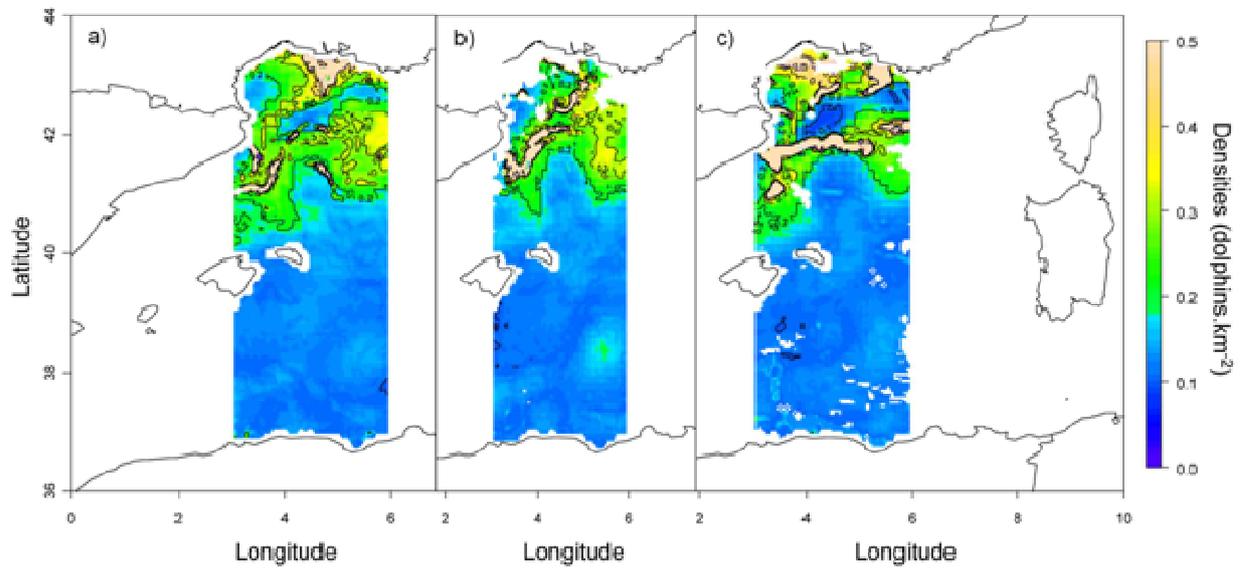


Fig. 6



ANNEXE 3

**TRACKING PENGUINS REVEALS IMPACTS OF CLIMATE
ON SOUTHERN FOOD WEBS**

Bost, C.A., Cotté, C., Barbraud, C., Delord, K. Handrich, Y., Guinet, C.,
Charrassin, J.B. & Park, Y.H.

(en préparation)

Tracking Penguins reveals impacts of climate on southern food webs

Charles A. Bost¹, Cédric Cotté¹, Christophe Barbraud¹, Karine Delord¹, Yves Handrich², Christophe Guinet¹, J.B. Charrassin³, Young Hyang Park³

¹*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS, 79360 Villiers en Bois.*

²*Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien*

(IPHC). ³ *Equipe DOC/LOCEAN/USM402, Département Milieux et Peuplements Aquatiques Muséum National d'Histoire Naturelle*

The Antarctic Polar Front is a major physical boundary of the Southern Ocean supporting among the highest fish biomass around Antarctica (Collins et al. 2008, Pakhomov et al.1996). Virtually still unexploited and poorly located, myctophid fish constitute a target resource for a variety of Antarctic marine predators (Lea et al. 2003, Cherel et al. 2007) and play a key role in oceanic food webs (Huntley et al. 1991, Pakhomov et al. 1996). The impacts of climatic variability on the myctophid food webs remains however unknown especially because of rough conditions and logistic constraints in the roaring forties. Here, we show that the tracking of one of their main

predator, the king penguin (Bost et al. 1997), reveals short and long term change in myctophid fish distribution in the Indian Ocean. By using the longest time serie on at-sea movements of a top marine predator, we report remarkable concurrent changes between inter-year location of front and penguin foraging parameters in connection with large scale climatic anomalies. Some unexpected positive temperature anomalies occurred in the south Indian basin inducing an increase in foraging range and ultimately an abrupt decline (40%) in the breeding population. This decrease is strongly related to the interaction between warm anomalies during summer and ice extension during the previous winter. These high temperature anomalies were independent of ENSO events, but strongly related to the dipole centred in the southern Indian Ocean. A progressive change in penguins swimming direction since the end of the nineties indicates a modification in oceanic fish habitat. This is the first demonstration that at-sea distribution of tracked predators reflects short and long term effects of mesoscale climatic anomalies on food webs.

During the last 15 years, the at-sea movements of king penguin from the Baie du Marin colony, Possession Island (46. 422 S, 51.866 E), Crozet archipelago, South Indian Ocean, were almost annually monitored (15 years of data) in relation to oceanographic features (see methods). The Crozet archipelago is the stronghold of the whole king penguin population holding more than 1×10^6 pairs, i.e. more than 50 % of the world population (Guinet et al. 1996). King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) are long distance foragers and deep divers (mean foraging range 338 km, mean diving depth: 192m, Charrassin & Bost 2001, Charrassin et al. 2000) and feed mostly on small oceanic myctophids fish (Cherel & Ridoux 1992).

To find myctophids during summer, king penguins mostly exploit the Polar Front, the northern limit of polar waters, located hundreds of kilometres south of Crozet. The polar front is defined by the northernmost extent of the subsurface 2°C temperature minimum, which corresponds to a sea surface temperature (SST) of 4 to 5°C (Park et al. 1993, 1998).

To quantify the feeding success of penguins at the front we deployed feeding recorder sensors on penguins tagged with time-depth recorders on king penguins rearing chicks (**Figure 1**). When the birds foraged in the area of polar front, the total number of prey caught per day steeply increase (mean 422 ± 253 preys) with respects to the transit phase (119 ± 33 preys, $P < 0.05$). Likewise the penguin catching success per dive was 2 fold higher at the front (mean $5.7 \text{ prey} \pm 0.6$ vs 2.8 during transit, $P < 0.05$).

Between 1992 and 2006, conditions of temperature varied throughout the last 15 years in the South Indian Ocean, affecting PF position (**Figure 2**). Penguin foraging ranges are remarkably linked to the PF locations (**Figure 3a**), which both exhibited considerable inter-annual latitudinal variability. More the front was distant from the colony, more the penguins extended their foraging trips southward (**Figure 3b**). The penguins were more affected when attending small chick by contrast to the incubation period ($r^2 = 0.56$ for brooding birds, $P < 0.05$, incubating: $r^2 = 0.30$, $n = 43$, $P < 0.001$). The travelling time from colony to polar front and the time spent at the front were also positively related to the distance of the front ($r^2 = 0.91$; $r^2 = 0.8$, respectively, $P < 0.01$). The temperature of the Polar frontal zone water mass induced differences in the mean depth of the thermocline and penguins depth as revealed by penguins instrumented by depth –temperature recorders. Thermocline depth at the polar frontal zone was significantly deeper as the sub-surface temperature increased ($r^2 = 0.50$, $n = 7$ years, range 150-210 m). This change in thermocline depth affected also the penguin diving behaviour. Penguins dived then deeper as a response to the thickness of the Sea surface Mixed Layer ($r^2 = 0.66$, $n = 7$ years, range: 131-187m).

The waters were anomalously warm in 1996-97, from September 1996 to April 1997 with a $T^\circ\text{C}$ peak in February, inducing an unusual southward shift of the PF, up to 300 km. km with respect to the mean position. The depth of the Surface Mixed layer was 110 m, i.e. 30 m deep with respect to normal years (Charrassin and Bost 2001). During this abnormal warm year, the penguin total dive rate (i.e. a proxy of foraging effort) was the highest (321km) and foraging range of penguins attending small chick extended as far as 590 km

during 1996/1997 i.e. about twice more than during normal years. As the maximal foraging range corresponds to the most intense feeding part of the trip (Bost et al. 1997), this indicates that the most favourable areas for fish accessibility considerably shifted from year to year and poorly feeding conditions such as during the 1997 year.

An astonishing result of the study was a long-term change in global travelling bearing of penguins and areas visited over the study period (**Figure 3**). Penguin bearing shifted progressively from southeast in the early 90s to southwest 10 years later, concurrently to a shift of colder water from east to west of Crozet (Spearman's rank correlation Hmpy/direction : $r^2 = -0.79$, $P < 0.05$, $n = 13$). This clearly indicates a progressive change in myctophid habitats over the last 15 years.

The remarkable southward shift of the front during summer 1997 reflected abnormal warming of the South Indian Ocean in the Crozet basin. This climatic event is statistically disconnected with the Southern Oscillation and Antarctic Oscillation. However the Polar Front location is closely related to the climatic origin of the recently discovered Indian Ocean Sub Antarctic Dipole centred at around 42° in the Crozet basin, with two poles of opposite polarity in the tropical (-25° S) and Antarctic Zones (-60°) explaining the major part of SST variability from subtropical to Antarctic waters (ISAD, Park & Cotté submitted) ($r^2 = 0.63$, $P < 0.001$, **Figure 3**). Interannual shifts in the PF location reflect unexpected large scale climatic teleconnection. Indeed ISAD and PF location are linked with strong anomalous convection in the tropical convergence (Fauchereau et al. 2003) south off the Java area via fast atmospheric teleconnection (Park & Cotté submitted). Ultimate consequences of such climatic anomalies had strong effect on the king penguin demography. In relation with the resulting poor prey availability the population experienced a 40 % drop from 1996/1997 to 1998. The stepwise procedure for selection of change points indicated that the decrease at the early nineties was the combination of density dependence effect and external factors, as the population growth rate decreased as the population size increased. In addition to poor summer conditions due to the strong warming, previous ice conditions seem to have played a major role.

During winter 1996 in the Antarctic area visited by the penguins during their winter trips (Bost et al. 2004), the sea-ice extent was indeed drastically low. The increased foraging effort over 2 successive key feeding periods has negatively affected the breeding success and clearly recruitment and adult survival therefore affecting the population growth rate.

Myctophids fish are opportunistic mezooplankton consumers (Pakhomov et al. 1996) that have strict thermal optimum (2.6 to 5°C, Hulley 1981). In the Polar frontal zone, these fish appear clearly more accessible for the penguins in and below the thermocline where they dive preferentially (Charrassin & Bost 2001). Change in thermocline depth during warmer years may explain why the penguins dived deeper in the polar frontal zone and experimented difficulties to find their main prey. In addition to some abnormal climatic conditions that had affected their distribution, a decrease in zooplankton availability may also have drastically drop their feeding resources during the abnormal year. King penguins are long-lived seabirds (Weimerskirch et al. 1992, LeBohec et al. 2007). However, face to such abnormal climatic conditions, these predators clearly appear to have high difficulties to locate fish and their survival over the winter season has been drastically affected.

Understanding the responses of the marine food webs to environmental variability and climatic anomalies is essential to assess the potential impact of global warming. Climatic anomalies and their effects on regional environmental conditions are known to impact the behaviour and reproduction success of top predators (Guinet et al 1994, Inchausti et al.2002, Weimerskirch et al. 2003). Until now the long-term monitoring studies of population size and demography parameters of top-predators of the Southern Ocean have however been linked only to the SOI impact and long term global warming. This work constitutes the first demonstration that distinct climatic anomalies in Indian Ocean have drastic effect on the at-sea distribution and ultimately demography of sub-antarctic top predators. It also shows that climate change and Southern Ocean warming in the future might have major effect on some key unexploited fish resources.

Methods

Penguin satellite tracking. Between 1992 to 2007 penguins of the study colony were instrumented each summer with satellite transmitter each summer excepted in 1995, totalizing 106 exploitable tracks. We instrumented randomly selected penguins leaving their colony after having been relieved on their egg or small chick. The same number of females and males instrumented. We used Kiwisats 101, Telonics ST10 and Toyocom T2038 transmitters. The transmission interval ranged between 45 and 60 sec with an on-off interval of 6 hours. The front of the transmitters were hydrodynamically shaped to limit the drag effect (Bannasch et al. 1994). The transmitters were fixed to the feathers of the back with a cyanolycrate adhesive securized with cables-ties. The Trip direction was calculated relatively to the meridian of Crozet. Toward the east is positive angle and toward the west is negative angle.

Penguin feeding activities. To obtain detailed insights into the feeding activity of penguins, we used fast-response temperature sensors in the oesophagus together with time depth recorders (king penguins, 3 seasons, n= 7 equipped birds). Oesophagus temperature loggers were attached to birds either using a non-invasive method or surgically implanted (Charrassin et al. 2001). The diving behaviour of 51 birds was monitored over 7 seasons (1996-2004) so that birds were studied over each summer. Birds studied were either incubating or brooding (1 - 4 weeks chick). All foraging trips were performed by different individuals. TDRs deployed were Mk5 3.0 (95x38x15 mm, 60g (Wildlife Computers, USA). The time constant was 6 s, and when a TDR was moved between 2 water baths at different temperatures, 95% of the total temperature change was attained in less than 20 s. The vertical temperature profiles have been calculated by averaging temperatures from both ascent and descent phases of the dives. We defined for each bird the cumulative vertical depth traveled per trip (dive rate) because it was the best available integration of time spent diving and of vertical distance traveled, accounting for the time available for foraging (Boyd et al. 1994).

Mean total dive rate ranged from 182.5 km+84 (1999) to 321 km + 61(1997)

Environmental data base:

The Northern limit of the Polar front defined as the 5°C surface isotherm (Park et al., 1993). PFA is the anomaly of PF position, i.e. the PF is located south or north of its mean position for a given month. position of the Polar Front in the sector between 50/54E. We computed sea surface temperature anomalies (SSTA) and sea ice extent anomalies (SIEA) south of Crozet, respectively in the sub-antarctic area frequented by king penguins during summer and in the polar sector during winter (Charrassin and Bost, 2001). The SSTA and SIEA data derived from satellite measurements, respectively AVHRR/MODIS and SSMI. The SST parameter is the most used oceanic parameter to detect ENSO events (Tourre and White, 1995). E-W SSTA was estimated by the difference between the mean SSTA east and west of Crozet.

Démographic parameters:

The breeding population at Crozet Archipelago, Southern Ocean, was inferred from the breeding pairs of the two largest colonies «Petite Manchotière» and «Jardin Japonais». Each count of breeding penguins was made using photographs taken in January, when birds incubating an egg are clearly distinct because they are regularly spaced on their nest. To analyse the overall (25 years) population trend, we combined the time series with missing observations from both colonies, and performed a log-linear regression model with Poisson error terms using the program Trends and Indices for Monitoring Data (TRIM) (Pannekoek and van Strien, 1996). As in Delord et al. (2004), we used firstly a model with change points at each time-point, and used then the stepwise selection procedure to identify change points with significant changes in slope based on Wald tests with a significance-level threshold value of 0.01. We considered over-dispersion and serial correlation since they can have important effects on standard errors, although they have usually only a limited effect on the estimates of parameters (Pannekoek and van Strien, 1996). No covariate was used.

Based on population size estimates, r was modeled as a function of N_t (density dependence) and both environmental parameters SSTA and SIEA. Relationships of each parameter with r were examined separately with a normal distribution and an identity link. Interactive effects between density and environment and between the two environmental parameters were also investigated.

Acknowledgments Field studies at Crozet and Kerguelen Islands (Terres Australes et Antarctiques Françaises) were financed by Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV program 109 & 394) and the Ethics Committee of IPEV approved the field procedures. Special thanks to the CNES and D. De Staerke through the Education Programs Argonautica and Argonimaux.

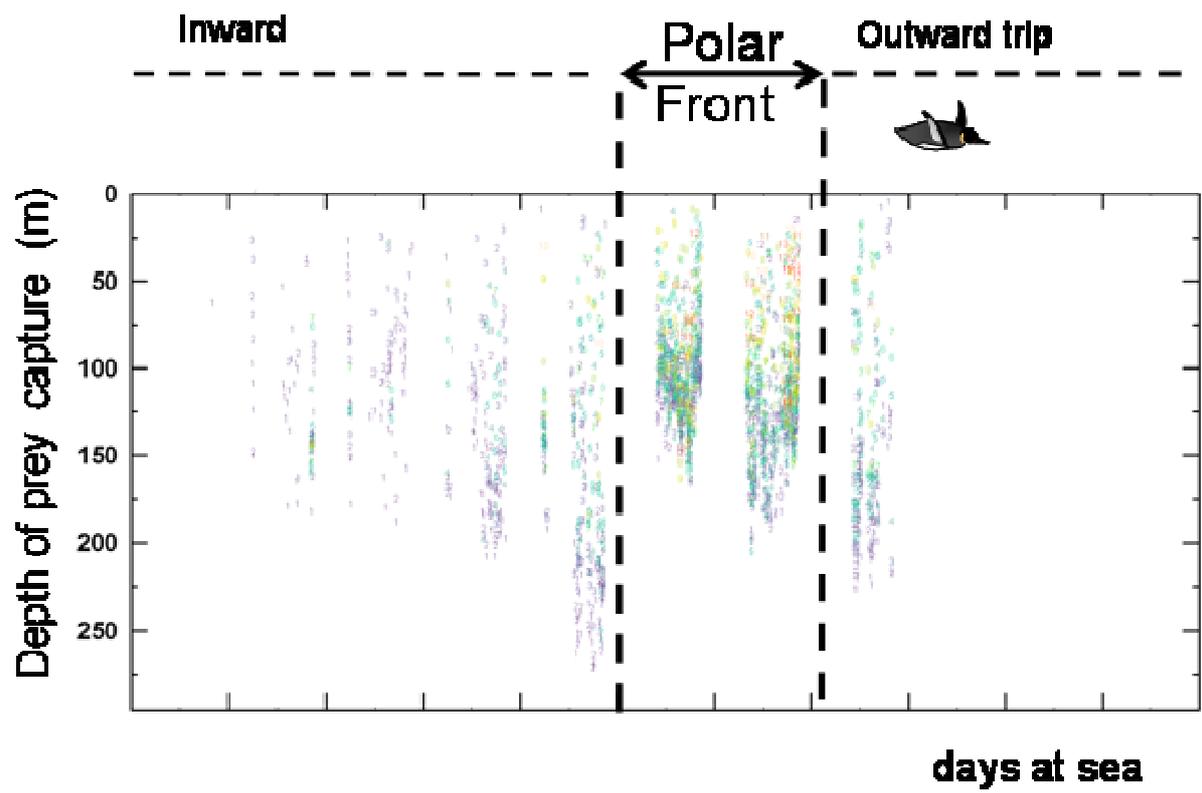


Figure 1

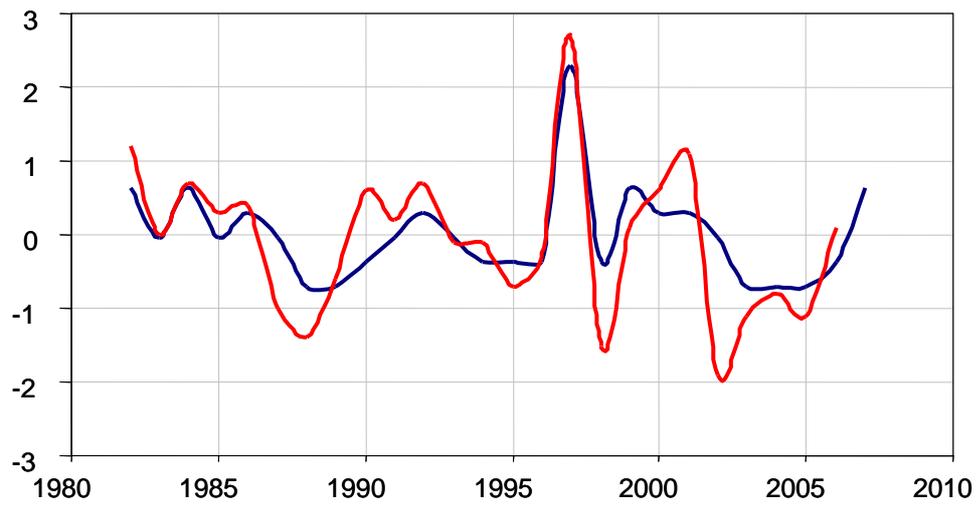
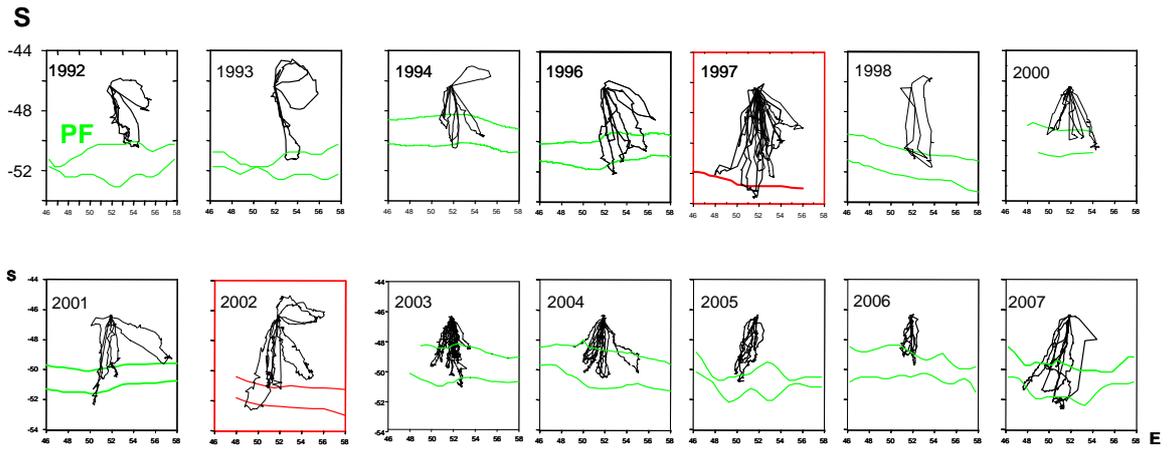
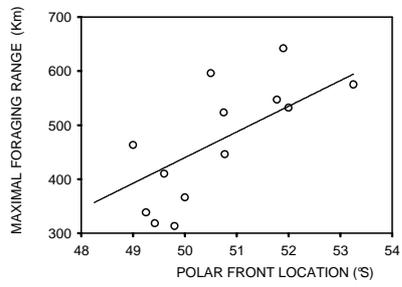


Figure 2



.Fi.3a



.Fig3b

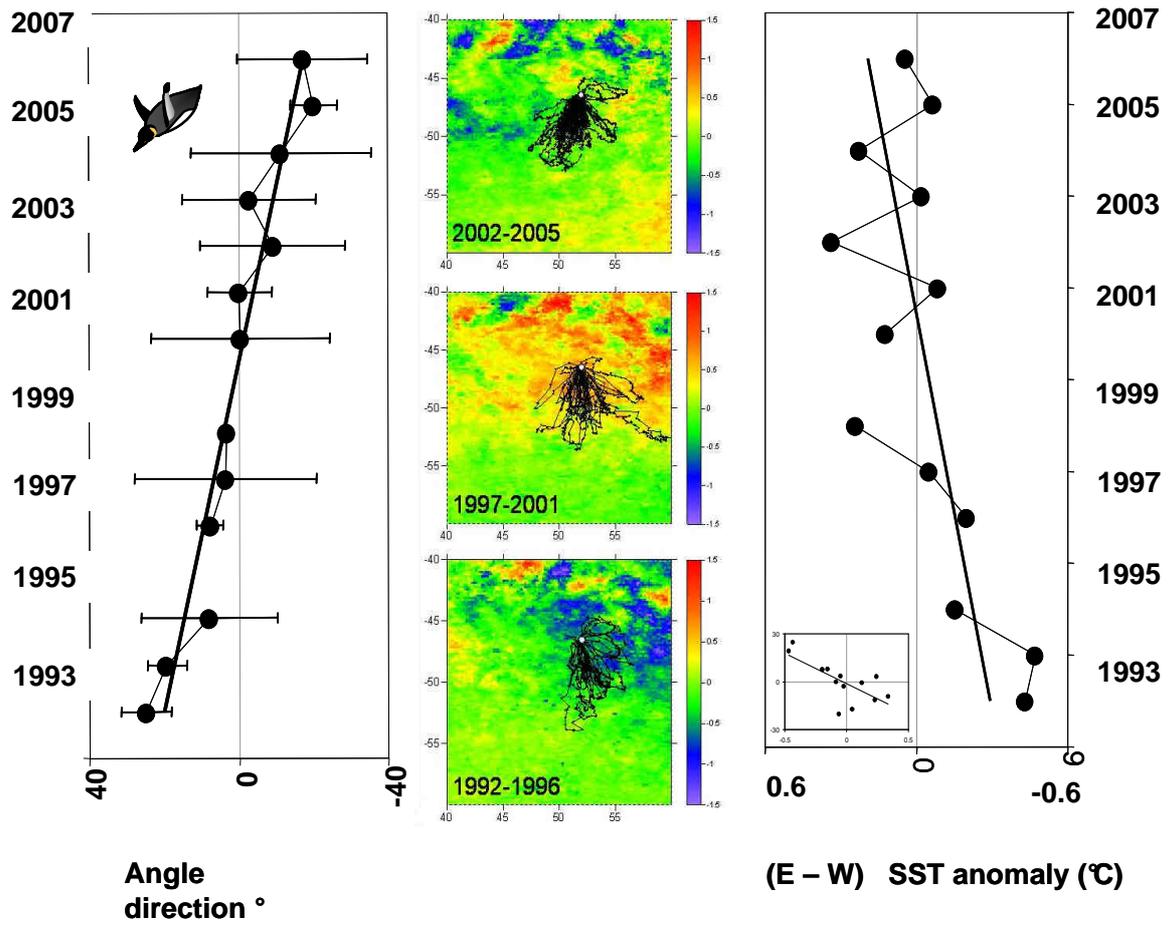


Figure 4

References

- Bost, C.A., Charrassin, J.B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y., Le Maho, Y. Exploitation of the marginal ice zone by king penguins during winter. *Mar.Ecol. Progr. Ser.* 283 : 293-297 (2004).
- Boyd, I. L., J. P. Y. Arnould, T. Barton, and J. P. Croxall. 1994. Foraging behaviour of Antarctic Fur Seals during periods of contrasting prey abundance. *Journal of Animal Ecology* 63: 703-713.
- Charrassin, J.B., Kato, A., Handrich, Y., Sato, K., Naito, Y., Ancel, A., Bost, C.A., Gauthier-Clerc, M., Ropert-Coudert, & Le Maho, Y. Feeding behaviour of free-ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 151-157 (2001).
- Charrassin, J.B. & Bost, C.A. (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series* 221 : 285-297.
- Charrassin, J.B., Le Maho, Y., & Bost, C.A. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins. *Mar Biology* 141 : 581-589 (2002).
- Cherel, Y., and V. Ridoux. 1992. Prey species and nutritive value of food fed during summer to King Penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* 134:118-127.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Guinet, C., Vanpe, C. Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *J. of Anim. Ecol.* 76, 826–836 (2007).
- Collins, M.A., Xavier, J.C., Johnston, N.M., North A.W., Enderlein, P., Tarling, G.A., Waluda, C.M., Hawker, E.J., Cunningham, N.J. Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol* (2008) 31:837–851
- Fauchereau, N., Trzaska, S., Richard, Y., Roucou, P., Camberlin P. Sea surface temperature co-variability in the Southern Atlantic and Indian oceans and its connections with the atmospheric circulation in the Southern hemisphere. *Int. J. Climatol.* 23,663–677 (2003).

- Guinet, C., Cherel, Y., Ridoux, V., & Jouventin, P. (1996). Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters : changes in relation to consumer biomass 1962-85. *Antarctic Science* 8 (1) : 23-30.
- Hulley, P.A. 1981. Results of the research cruises of FRV “Wather Herwig” to South america. LVIII. Family Myctophidae (Osteichthyes, Myctophiformes). *Arch. FishWiss.* 31(1) : 1-300
- Huntley, M. E., Lopez, M. D. G., Karl, D. M. Top predators in the Southern ocean : a major leak in the biological carbon pump. *Science* 253, 64-66 (1991).
- Pakhomov, E.A., Perissinotto R, McQuaid C.D. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 134, 1–14 (1996).

ANNEXE 4

**THE IMPORTANCE OF OCEANOGRAPHIC FRONTS TO MARINE BIRDS
AND MAMMALS OF THE SOUTHERN OCEANS**

Bost, C.A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., D.G.

Ainley & Weimerskirch, H.

Journal of Marine Systems (*sous presse*)



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Marine Systems

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jmarsys

The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans

C.A. Bost^{a,*}, C. Cotté^a, F. Bailleul^a, Y. Cherel^a, J.B. Charrassin^b, C. Guinet^a, D.G. Ainley^c, H. Weimerskirch^a

^a Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UPR 3934, F-79360, Villiers en Bois, France

^b Département Molluscs et Peuplements Aquatiques, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France

^c H. T. Harvey and Associates, 383 University Avenue, Bldg D, Los Galos CA 95032 USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 November 2006

Received in revised form 3 July 2008

Accepted 6 November 2008

Available online xxxxx

Keywords:

Southern

Sea mammals

Fronts

Foraging strategies

Bio-logging

ABSTRACT

During the last 30 years, at-sea studies of seabirds and marine mammals in the oceans south of the Subtropical Front have described an association with major frontal areas. More recently, the advancement in microtechnology has allowed the tracking of individuals and investigations into how these marine predators actually use the frontal zones. In this review, we examine 1) the relative importance to apex predators of the different frontal zones in terms of spatial distribution and carbon flux; 2) the processes that determine their preferential use; and 3) how the mesoscale dynamics of frontal structures drive at-sea foraging strategies of these predators. We review published results from southern waters and place them in a broader context with respect to what has been learned about the importance of fronts in oceans farther north.

Some fronts constitute important boundaries for seabird communities in southern waters. At a mesoscale the maximum values of seabird diversity and abundance correspond to the location of the main fronts. At-sea surveys show a strong curvilinear correlation between seabird abundance and sea surface temperatures. High mean species richness and diversity for whales and seabirds are consistently associated with the southern water mass boundary of the Antarctic Circumpolar Current, the Subtropical Front and the Subantarctic Front; in the case of the Polar Front mean seabird densities are more variable. At small scales, variation in seabird occurrence has been directly related to the processes at fronts in a limited number of cases. A significant positive relation was found between some plankton feeding species and frontal temperature gradient–phytoplankton variables.

Telemetric studies have revealed that several apex predators (penguins, albatrosses, seals) perform long, directed foraging trips either to the Subtropical front or Polar Front, depending on locality. Seabirds with low flight costs, such as albatrosses, are able to reach fronts at long distances from colonies, showing variable foraging strategies as a function of the distances involved. Diving birds such as King penguins, that travel at a higher cost and slower speed, rely on the predictable spatial distribution of mesopelagic fish found close to the Polar Front. They may use the currents associated with eddies as oceanographic cues in the active search for frontal zones. Once in these areas they dive preferentially in and below the depth of the thermocline where catches per unit effort are high. Elephant seals concentrate foraging activity principally inside or at the boundary of cyclonic eddies. These mesoscale features appear to offer exceptional productivity favourable for foraging by various diving top predators.

The connection between biophysical parameters at fronts and predators is likely to be made through biological enhancement. Top predators appear to forage at locations where prey are advected by physical processes and others where prey are produced locally. Long-term research on at-sea distributions and demographic parameters of top predators are essential to assess the consequences of potential shift in front distributions in relation to global warming. Such environmental changes would add to the impact of fish extraction by the industrial fisheries on the southern food webs.

© 2009 Published by Elsevier B.V.

1. Introduction

Physical processes play a large role in affecting the abundance and distribution of oceanic organisms (Pakhomov et al., 1994; Hunt et al.,

1999; Pollard et al., 2002). They offer the physical structure within which phytoplankton and trophic food webs may develop (Mann and Lazier, 1991). Most important in foodweb development is the mesoscale variability and heterogeneity of physical processes (Lima et al., 2002). This concerns especially the southern Indian, Atlantic, Pacific and Southern oceans, subdivided into distinct circumpolar regions by marked fronts. Such physical discontinuities of coarse scale

* Corresponding author. Tel.: +33 5 49 09 96 09; fax: +33 5 49 09 65 26.
E-mail address: bost@cebc.cnrs.fr (C.A. Bost).

(up to 100 km width) exhibit high, horizontal spatial gradients in current speed, temperature, salinity and density, as well as enhanced vertical circulation associated with bathymetric features (Deacon, 1933, 1982; Franks, 1992; Belkin and Gordon, 1996). Increased marine productivity and biomass, sometime at exceptional levels with respect to interfrontal waters masses, often characterize frontal zones (Lutjeharms et al., 1985; Ainley and DeMaster, 1990; Pakhomov et al., 1994; Hunt et al., 1999).

It is well known that apex predators associate with fronts where they find favourable feeding conditions whatever the oceanic system (Bering Sea: Kinder et al., 1983; North Atlantic: Brown and Gaskin, 1988; Gulf Stream: Haney, 1986a,b; Eastern Tropical Pacific: Briggs et al., 1987; California Boundary Current System: Hoefler, 2000; Ainley et al., 2005). Two main nonexclusive hypotheses have been proposed to explain why fronts are important determinants of predators' at-sea distributions. First, prey supply can be increased at the fronts because of enhancement of local primary production. Second, the higher aggregation of marine organisms may result from prey transport to the fronts by convergence processes (Hunt et al., 1990; Murphy, 1995; Hunt et al., 1999; Spear et al., 2001; van Franeker et al., 2002).

In southern waters the logistics of at-sea studies can be exceedingly difficult, particularly true due to the distances from home ports involved in this work, rough seas and high seasonality. Consequently, at-sea studies on predators and fronts have been limited in space and time although, fortunately, several works have been conducted within tightly coordinated multidisciplinary cruises at regional scales (eg. Ainley et al., 1994; Nicol et al., 2000; van Franeker et al., 2002). Over the same time period, the exponential development of bio-logging and the use of remote sensing technologies have provided considerable insight into the association between predators and fronts. These studies have reported in great detail on how individually tracked seabirds and mammals use fronts (Bost et al., 1997; Croil et al., 1998; Georges et al., 2000; Boehlert et al., 2001; Boyd et al., 2001; Charrassin and Bost, 2001; Weimerskirch et al., 2002; Wilson et al., 2002; Charrassin et al., 2004; Baillieu et al., 2007a). Several studies have also monitored the diving activity or feeding success of the individually tracked predators in relation to oceanic features (Bost et al., 1997; Wilson et al., 2002; Lea and Dubroca, 2003; Weimerskirch et al., 2007). Diving predators equipped with miniaturized devices to simultaneously record oceanographic parameters (temperature and salinity) have provided information on both the location of areas of biological interest explored and the *in situ* physical features of the frontal zones (Boehlert et al., 2001; Charrassin and Bost, 2001; Charrassin et al., 2002, 2004; Sokolov et al., 2005; Baillieu et al., 2007a). However, very few studies have included contemporaneous real time, reliable, sessions in which prey were sampled.

In this paper, we review studies of the relationship between top predators and fronts in the Southern Ocean north to the subtropics, following definitions in Deacon (1933). This includes the southern zones of the Indian, Atlantic and Pacific Oceans, from the Subtropical Front to the limit of the Antarctic continent, thus encompassing the Antarctic Circumpolar Current and several associated oceanic fronts. This review builds on, as well, the huge amount of work that has been accomplished on association of these predators with frontal zones elsewhere in the world for a longer time period (e.g. Wynne-Edwards, 1935; van Oordt and Kruijt, 1953; Peckington, 1979; Ainley and Boehlert, 1984; Ainley et al., 1984; Ribic and Ainley, 1988/89; Hunt et al., 1990; Veit and Hunt, 1992; Ainley et al., 1994; Hunt et al., 1999; van Franeker et al., 2002).

We attempt to provide new insights into seemingly simple but actually complex questions: Why do apex predators strongly associate with frontal zones? Do marine predators forage at fronts because they respond to physical properties associated with prey and/or because of some change in biotic factors (i.e., merely food)? We will first examine the relative importance to top predators of the different frontal zones in the context of their diet and feeding ecology. Through an at-sea

perspective we shall assess top predator frontal association from a 120 macro- to the fine scale. We use information from at-sea surveys to 124 point out some possible mechanisms for the observed association. 125 Then, by using findings from bio-logging, we shall describe distinct 126 foraging strategies in relation to fine- to mesoscale physical processes 127 that determine the preferential use of fronts. 128

2. Definition of fronts

The location of fronts and macroscale water masses of the southern 130 regions of the Indian, Atlantic and Pacific oceans, together with major 131 islands discussed in the present paper, are shown in Fig. 1. Three major 132 fronts lie on a north-south gradient as follows: the Subtropical Front 133 (STF), the Subantarctic Front (SAF) and the Polar Front (PF) (Orsi et al., 134 1995; Belkin and Gordon, 1996). The STF delimits the northern limit of 135 the Antarctic Circumpolar Current (ACC) (Orsi et al., 1995) and 136 corresponds to the boundary of the Southern Ocean (following 137 Deacon, 1933). The Subantarctic Zone (SAZ) lies north of the Southern 138 Ocean (Deacon, 1982; Lutjeharms and Valentine, 1985; Orsi et al., 139 1995). The PF separates the Antarctic Zone from the Polar Frontal Zone 140 (PFZ). This front marks where Antarctic Surface Waters sink below the 141 warmer Subantarctic Waters (Deacon, 1982). The PF has been defined 142 as the northernmost extent of the subsurface temperature minimum 143 of 2 °C, which corresponds to SST of 4–5 °C in summer (Park et al., 144 1993, 1998). The PFZ is bordered on the south by the PF and the SAF on 145 the north (Belkin and Gordon, 1996). Finally the northern limit of the 146 pack-ice defines the limit of the cold Antarctic Zone and coincides 147 approximately with the southern boundary of the ACC. Within this 148 zone, the southern part of the Antarctic Circumpolar Current (SBC) is 149 characterized by a series of gyres, rather than directional flow (Nicol 150 et al., 2000). It corresponds to the poleward extent of the shoaled 151 nutrient-rich Upper Circumpolar Deep Water (Orsi et al., 1995). Close 152 to the Antarctic, continental shelf breaks such as the shelf break of the 153 Ross Sea and the Antarctic Slope Front (ASF) are areas of key importance 154 in biological production (Ainley and DeMaster, 1990; Smith 155 et al., 2007). 156

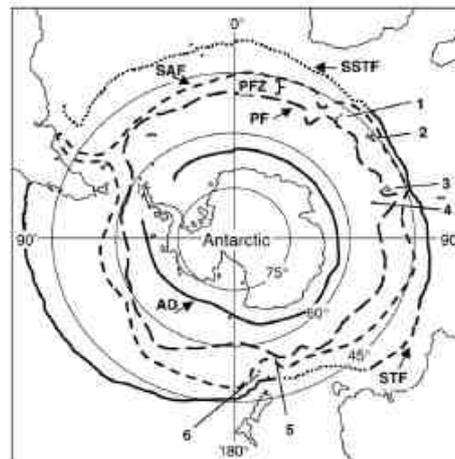


Fig. 1. Location of the main fronts and oceanic zones of the Southern Ocean (from Orsi et al., 1995; Belkin and Gordon, 1996; Park and Garbérón, 1997). SSTF: South Subtropical Front; SB: Subtropical front; SAF: Subantarctic front; PF: Polar front; SACC: Southern ACC front; SB: Southern Boundary of the ACC. Numbers refer as following: 1: Marion and Prince Edward Islands; 2: Crozet Islands; 3: Kerguelen Archipelago; 4: Heard and McDonald Islands; 5: Macquarie Island; 6: Campbell Island.

157 3. Data used

158 We have considered studies published during the past 50 years on at-
 159 sea distribution and foraging ecology of top predators. So far, most of the
 160 at-sea studies have been made in the southern zone of the Atlantic with
 161 however intensive work conducted also in the Ross Sea and in the
 162 southern zone of the Indian Ocean. Few studies concern the 75% of the
 163 remaining water masses around the Antarctic continent (Woehler et al.,
 164 2003). In addition we have gathered information from 34 biologging
 165 studies conducted on the movements of several predators (fur seals,
 166 elephant seals, albatrosses, penguins). Predators' diet information in
 167 relation to their at-sea distribution remains poorly known, and perhaps
 168 not satisfactory to be categorizing diet based on the limited land-based
 169 studies. These studies also mostly concern breeding birds tied to
 170 foraging for offspring, i.e. during a limited portion of the annual cycle. In
 171 an attempt to distinguish the main trophic niche of the species com-
 172 munities over extended periods, we have also used data from recent
 173 stable isotope studies when available (Cherel et al., 2006).

174 4. At-sea distribution and foraging ecology of top predators from 175 ship surveys

176 4.1. Macroscale level

177 Many studies have pointed out the existence of seabird assem-
 178 blages related to distinct water masses (Röbic and Ainley, 1988/89;
 179 Wahl et al., 1989; Röbic and Ainley, 1997). Accordingly, each biogeog-
 180 graphical zone being considered herein (i.e., the Subtropical, Sub-
 181 antarctic, Polar Frontal and Antarctic zones) holds particular seabird
 182 assemblages (South Atlantic: Abrams, 1985a; Ainley et al., 1994; Veit,
 183 1995; South Pacific; Ainley and Boekelheide, 1984; East Antarctica:
 184 Woehler et al., 2003; Raymond and Woehler, 2003). Overall, the
 185 steepness of horizontal temperature and salinity gradients of surface
 186 waters, the distance to the ice edge, and ice type determine the
 187 changes observed in avifaunal composition (Pocklington, 1979; Ainley
 188 and Boekelheide, 1984; Abraham, 1985a; Ainley et al., 1994; Veit,
 189 1995). Few studies have investigated whether these seabird assem-
 190 blages result from a common response to specific physical features of
 191 the water masses, or whether they actually are 'communities' of co-
 192 evolved members (Ainley et al., 1994; Röbic and Ainley, 1997).

193 4.1.1. South Atlantic Ocean

194 In the South Atlantic Ocean, four geographically distinct clusters
 195 based on seabird composition were pointed out (Veit, 1995).
 196 Importantly, each cluster corresponds to a major zone, including the
 197 Patagonian Shelf, the SAZ, the PFZ and the zone north of the SAF (i.e. in
 198 the Subtropical Zone). The number of seabird species in the SAZ (43) is
 199 higher than in the Patagonian Shelf (27), the PFZ (30) or the SZ
 200 (Subtropical Zone, 28 species). Birds aggregate in larger numbers near
 201 the fronts with sharp breaks in species composition. As noted by
 202 Abrams (1985a), who worked in waters off southern Africa, as much as
 203 40% of the variation in seabird abundance can be explained in terms of
 204 environmental gradients (barometric pressure, salinity, air and water
 205 temperature, wind strength).

206 South of the APF, in the Scotia–Weddell confluence region (56–
 207 66°S; 70–38°W), three assemblages of seabird species have been
 208 identified (Ainley et al., 1994). One is associated with the pack-ice.
 209 Another includes the species using the adjacent open ocean. Still
 210 another includes species found far away within the PFZ. This latter
 211 assemblage appears similar to that described in the PFZ identified in
 212 the South Atlantic during summer (Veit and Hunt, 1991).

213 4.1.2. South Pacific Ocean

214 Large overlaps in seabird species occur in the Pacific Ocean
 215 between the ice-free waters of the Antarctic Zone and the Subantarctic
 216 and between the Subantarctic and the Subtropical Zone. Overall the

217 avifaunas in Subantarctic and Subtropical waters are less distinctive
 218 than those in the Antarctic or in tropical waters (Ainley and
 219 Boekelheide, 1984; Ainley et al., 1984). Thus the APF and the STF are
 220 clearly not the classical avifaunal barriers expected at least in the
 221 South Pacific. Once south of the APF, the pack-ice edge is a much more
 222 effective boundary with clearly distinctive avifauna compared to
 223 Antarctic open waters, Subantarctic and tropical waters. The PF ap-
 224 pears to be a more effective avifaunal barrier only in the Drake Passage
 225 where an extreme sharp horizontal gradient in water density occurs.

226 4.1.3. Southeast Indian Ocean

227 In the sector East of Antarctica (Prydz Bay) 3 seabird assemblages
 228 were pointed out from a cluster analysis of at sea-observations
 229 collected over 20 years on the avian community (Woehler et al., 2003).
 230 Assemblage 1 is consistent with the influx, presence and departure of
 231 the 9 resident breeding species. Assemblage 3 is dominated by non-
 232 breeding summer visitors visiting Prydz Bay from sub-Antarctic and
 233 temperate localities. Assemblage 2 results of the overlap in time and
 234 space of these 2 assemblages. It comprises all 26 species/taxa reported
 235 from Prydz Bay and is most observed in mid summer in areas with less
 236 than 9% ice. Overall a stability of these assemblages was reported over
 237 the study period (Woehler et al., 2003).

238 4.2. Mesoscale level (10 s to 100 s of km)

239 4.2.1. Antarctic shelf break fronts

240 In the Antarctic, numerous studies have shown the importance of
 241 ice edge habitats and of the Marginal Ice Zone, as well as the
 242 importance of shelf break or the Antarctic Slope Front (ASF) fronts, to
 243 marine predators (e.g. Ainley and Jacobs, 1981; Röbic and Ainley, 1988;
 244 Ainley and DeMaster, 1990; Röbic et al., 1991; Ainley et al., 1994).
 245 Upwelling of Circumpolar Deep Water along the continental slopes
 246 greatly increases local marine productivity. High seabird biomass has
 247 been reported over the ASF in a number of instances: Ross Sea (Ainley
 248 and Jacobs, 1981; Ainley et al., 1984; Veit and Braun, 1984); Amundsen
 249 and Bellingshausen seas (Ainley et al., 1998); Weddell–Scotia
 250 confluence (Veit and Hunt, 1992); Western boundary of the Antarctic
 251 Peninsula, South Shetland Islands and off the eastern coast of South
 252 America (Veit and Braun, 1984; Ainley and DeMaster, 1990). Importantly
 253 such fronts correspond to distinct boundaries between pelagic
 254 seabird communities (Veit and Braun, 1984; Ainley et al., 1984, 1985;
 255 Ainley and DeMaster, 1990).

256 4.2.1.1. Ross Sea. The Ross Sea's continental shelf (170°–150°W) is the
 257 largest of the Antarctic and the most spatially extensive region of high
 258 productivity in the Southern Ocean. Shelf break occurs deeper than
 259 200 m, with lower slope reaching 3000 m depth (Smith et al., 2007).
 260 Here, seabird density and biomass are > 10 fold greater than in adjacent
 261 waters (Veit and Braun, 1984). Seabird biomass ranging from 50 to
 262 150 kg/km² have been found (Ainley, 1985). The dominant species
 263 inshore of the ASF are the Wilson' storm petrel *Oceanites oceanicus*,
 264 Snow petrel *Pagodroma nivea*, Antarctic petrel *Thalassodroma antarctica*,
 265 Adelle penguin *Pygoscelis adeliae* and emperor penguin *Aptenodytes*
 266 *forsteri*. The Dove prion *Pachyptila desolata*, Light-mantled Sooty
 267 albatross *Phoebastria palpebrata* and Mottled petrel *Pterodroma mollis*
 268 are observed only offshore from the front (Veit and Braun, 1984). The
 269 biomass of sea mammals (Crabeater seals *Labodon carcinophagus*) and
 270 whales are also elevated close to the ASF (Ainley, 1985; Ackleys et al.,
 271 2003; Ainley et al., 2007a,b). Higher turbulence and biomass in waters
 272 of the shelf and upper slope and oceanic frontal structure probably
 273 drives greater biological productivity and concentration of target prey,
 274 such as the Antarctic krill *Euphausia superba* for marine mammals and
 275 birds (Ackleys et al., 2003; Ainley et al., 2007a,b).

276 4.2.1.2. Amundsen Sea (130°–100°W) and Bellingshausen Sea (100°–
 277 60°W). In these two seas, a variety of subsurface fronts occur on both

sides of the shelf break, at shallower depths from west to east and with warmer and saltier waters on the northern sides. These fronts are more restricted in their vertical dimension and have a smaller horizontal temperature gradient than those from the Ross Sea. As a consequence, seabird density and biomass are much lower (Ainley et al., 1998). In the Amundsen Sea, the seabird distribution is quite similar to that in the Ross Sea, with higher bird biomass at shelf break front. Conversely, in the Bellingshausen Sea, seabird biomass does not differ over the front and the continental shelf. This may be related to a greater stratification of the water column over the shelf and/or more plentiful coastal resources.

4.2.1.3. The Weddell–Scotia confluence. To the north and east of the Orkney Islands (60°35'S, 45°30'W), the Weddell–Scotia confluence corresponds to the interface of the ACC and the Weddell Sea Gyre. This abrupt horizontal transition between two distinct water masses (+2.0 °C to –1.5 °C in the upper 400 m) is biologically important (Veit and Hunt, 1992; Ainley et al., 1994). Elevated seabird numbers have been reported near this front at the steepest physical gradients. Overall, fronts close to the colonies and over insular slopes are important summer feeding grounds to some local Antarctic species such as Chinstrap penguins *Pygoscelis antarctica* and Fulmars *Fulmarus glacialis* but also to subantarctic species (Veit and Braun, 1984; Ainley et al., 1992, 1994). The Confluence is important to seabirds and marine mammals in the winter as well (Ribic et al., 1991; Ainley et al., 1994).

4.2.2. Oceanic fronts

4.2.2.1. Seabird. In the South Atlantic, the highest mean seabird species richness and diversity were reported at the STF and SAF, respectively, with squid- and plankton-feeders peaking at the STF and the PF (Griffiths et al., 1982). The maxima of seabird abundances occur as a series of Gaussian distribution curves with the highest values observed in the vicinity of the STF. Over the PF some very variable mean seabird densities have been reported during summer (2.60–20 individual/km). Up to 400 prions/km² were observed in the South Atlantic during transects from Cape Town to Antarctica. Likewise high density signals associated with the STF and SAF have been reported in the South Pacific (Ainley and Boekelheide, 1984).

At the STF and PF, macroplankton biomass is higher than in the interfrontal zones (Pakhomov et al., 1994). These two fronts differ in their biological activities. The STF is an area of higher primary production (El-Sayed, 1994) and therefore supports higher pelagic macroplankton stocks than does the PF (Pakhomov and Froneman, 2000). This latter is considered to be a region with marked seasonal changes (Pakhomov et al., 1994). In contrast the productivity of the STF is more uniform (El-Sayed, 1988; Comiso et al., 1993). These differences in productivity and predictability may explain the attraction of the STF for seabirds.

Species differences exist in the use of these fronts, depending on body size and diet. Large species, such as albatrosses and gadfly petrels, that partially depend on squid (Cherel and Klages, 1998) dominate seabird biomass near the STF (Griffiths et al., 1982). Prions dominate near the PF and are numerous at the STF. These small species feed primarily on macrozooplankton throughout the year (Cherel et al., 2006). Species more flexible in their diet (such as Kerguelen petrel *Pterodroma brevirostris*) are most numerous at the PF southward (Griffiths et al., 1982; Ainley et al., 1994).

To sum up, the maximum values of seabird diversity and abundances coincide with oceanic fronts, as defined by SST. Few studies report elevated seabird abundance at the PF, the highest mean seabird species richness and diversity being reported at the STF and SAF, respectively. The variances explained by SST gradients, however, are usually <20% (Abrams, 1985a). One explanation is the mismatch between the spatial scale at which seabird abundance is observed and

the spatial scale of physical gradients (Schneider, 1990). This mismatch results from the length of the causal chain from the physical process to prey including the intermediate two-step chains, i.e. fronts to prey and prey to seabird (Schneider, 1990).

4.2.2.2. Whales. Mesoscale whale distribution has been directly related to oceanographic features at the SBF. The circumpolar distribution of baleen whales and sperm whales *Physeter macrocephalus* during summer reflects the high latitude penetration of the nutrient-rich Upper Circumpolar Deep Water transported eastward by the ACC. At the southern boundary, Upper Circumpolar Deep Water upwells and replenishes nutrients necessary to sustain primary production and planktonic food webs. Therefore, the highest concentrations of Blue whales *Balaenoptera musculus*, Humpback whales *Megaptera novaeangliae*, Fin whales *B. physalus* and Minke whales (*B. boninensis*) have been found south of the southern boundary, including a strong association with the SBF (Ainley et al., 2007ab), reflecting the distribution patterns of their main prey, the Antarctic Krill (Tynan, 1998; Nicol et al., 2000). Along the coastline, ocean circulation processes drive the sea-ice extent and associated biological productivity from phytoplankton to whales through krill. Where the coastal current becomes wider, the boundary occurs farther offshore and generates greater sea-ice extent. As a consequence, the area of krill availability for the whales will be larger, encompassing the southern limit of the boundary (Nicol et al., 2000).

North of the Southern Ocean, whales may also benefit from favourable feeding conditions. Thus Sei whales *B. borealis* are concentrated close to the STF (Cotté et al., unpublished data). Prey composition of Sei whales is diverse and amounts to about 80 different species, dominated by copepods (Budylenko, 1978). This wide range of food is most pronounced in warmer waters where species richness is high, especially for copepods (Erhil et al., 1997). In the southern Indian Ocean, the highest density of large cetaceans has been found along the southern flank of the Kerguelen Plateau and northern edge of the Princess Elizabeth Trough. Here, the distribution of whales (mostly Sperm whales *Physeter macrocephalus*, northern Minke whales *B. acutorostrata* and Humpback whales) coincides with the mean position of the southern front of the ACC and the southern boundary of the ACC. The topographic steering effect of these features of the ACC at this place of the Kerguelen Plateau brings shoaled, nutrient-rich Upper Circumpolar Deep Water to an higher latitude than in adjacent basins (Tynan, 1997). High density areas of Humpback Whales, Southern right Whales *Eubalaena australis*, male Sperm Whales, and Bottlenose Whales *Hyperoodon planifrons* occur along the wide meander of the southern boundary of the ACC between 84–110° (Matsuoka et al., 2003). Whales may here benefit from predictably enhanced marine productivity due to high macronutrient levels in the surface mixed layer, the isopycnal shoaling in cyclonic eddies, the presence of a complex bathymetry, and advection of a tongue of ice northward along the eastern side of the plateau (Tynan, 1997).

4.2.3. Eddies

The role of mesoscale eddies in feeding success of top predators of the Southern Ocean has been recently emphasized (Nel et al., 2001; Cotté et al., 2007; Baillien et al., 2007a). Eddies are characterized by increase in marine productivity and zooplankton biomass relative to adjacent waters (Sekl et al., 2001; Polovina et al., 2004; Hyrenbach et al., 2006). The upwelling and downwelling processes induced by eddy vorticity induce aggregation of prey (Olson and Backhus, 1985; Hyrenbach et al., 2006). Myctophid fish tend to concentrate along the periphery of warm, anti-cyclonic eddies where a much higher biomass of zooplankton and micronekton is found (Olson and Backhus, 1985; Pakhomov et al., 1994; Pakhomov and Froneman, 2000; Hyrenbach et al., 2006). Crustaceans may be forced to move upward in decaying warm eddies to stay at their preferred temperature. Predators of 404

405 myctophid such as the southern baracudina *Magnaudis prionosa* and
406 the cephalopod *Martialia Hyades* also occur here (Nel et al., 2001).

407 4.3. Small scale level (<10 s of km)

408 4.3.1. Small scale distribution patterns

409 Within oceanic fronts of southern waters, variation in the small-
410 scale distribution of seabirds has been explained directly by physical
411 and biological processes only in a limited number of cases. One case
412 involved intensive interdisciplinary surveys at the PF near the
413 Greenwich Meridian in conjunction with the Joint Global Ocean Flux
414 Study (van Franeker et al., 2002). Overall, the highest seabird
415 densities were those of plankton feeders (up to 400 individual/km²),
416 concentrated at steep temperature gradients. Squid and fish feeders,
417 however, were much less abundant than plankton feeders, and
418 showed little correlation with the physical patterns at this scale. At a
419 wider spatial scale (49–52°S and 6–12°E), seabird densities generally
420 respond to increased productivity in the PF. Broad-billed prion
421 (*Pachyptila vitata*), one of the commonest species feeding at the
422 subsurface on small copepods, exhibited a remarkable, positive
423 association with frontal temperature gradients–phytoplankton vari-
424 ables in spite of the front dynamics. Prions were reported in highest
425 densities (average: 18.1/km²) in the 4 °C isotherm area during
426 summer. The spatial coherence of the front appears to persist enough
427 to allow the development of zooplankton stocks at an energetically
428 relevant threshold for these predators (van Franeker et al., 2002).
429 Less clear relationships were found with larger zooplankton
430 (>500 μm) in the Southern Drake passage and Bransfield Strait
431 (Heineman et al., 1989).

432 4.3.2. Insular fronts

433 Although spatially restricted, insular fronts are biologically
434 important, increasing both the marine productivity and trophic
435 transfer rates (El Sayed et al., 1979; Wolanski and Hammer, 1988;
436 Ainley and DeMaster, 1990). Non-flying diving predators whose
437 foraging range is limited are particularly associated with insular
438 fronts. For example, high densities of Macaroni penguins *Eudyptes*
439 *chrysolophus* and Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* forage in the
440 area of upwelling fronts along the northwest coast of South Georgia
441 (Cronall et al., 1985). Prions also actively feed there on prey probably
442 forced to the surface by strong tidal current (Reid et al., 1997). Another
443 example was found, around the Prince Edward archipelago (47°S,
444 38°E), where continuous advection of prey for top predators results
445 from consistently high winds that increase the effect of the eastward
446 flowing ACC. This advection appears sufficient to compensate for the
447 daily consumption of euphausiids over the shelf by plankton feeders
448 (mostly eudyptid penguins *Eudyptes*) but not to support the feeding
449 activity of myctophid consumers (King penguins *Aptenodytes patago-*
450 *nicus*) (Perissinotto and McQuaid, 1992). Finally, at the western side of
451 the Crozet shelfbreak (46°S, 50°E), about 80 km off Hog Island, a
452 significant upwelling occurs and induces dense aggregation of feeding
453 prions (Stahl, 1983).

454 4.4. Comparison with the Arctic Ocean

455 In contrast to the Antarctic region, the Arctic continental shelf
456 break fronts are of secondary importance for pelagic biological
457 production and predator concentration. This is mainly because of
458 shallower bathymetry and less active currents (Ainley and DeMaster,
459 1990; Hunt, 1991; Hunt et al., 1999). Midshelf fronts (inner and middle
460 shelf) have been identified as relevant for carbon flux to marine
461 predators that concentrate here (Schneider and Hunt, 1982). The
462 importance of midshelf fronts has not yet been investigated in much
463 detail in the Southern Ocean (Ainley and DeMaster, 1990). Oceanic
464 fronts are particularly important for the feeding ecology of numerous
465 plankton feeders in the Arctic, especially auks (Netteleship and Evans,

1985; Schneider, 1990; Hunt et al., 1999). Here the fronts interact with
466 the bathymetry in shallow waters to induce predictable surface
467 features aggregating prey (Hunt et al., 1999). The closer proximity of
468 such physical discontinuities to the breeding colony (usually 469
<200 km) is of key importance for these diving foragers with limited
470 range.

471
472 At a broader scale, the role of oceanic fronts differs between the
473 two polar regions for two main reasons. First, biological activity at
474 Southern Ocean fronts is less important. This activity must be con-
475 sidered with respect to background productivity of the surrounding
476 water masses (Ainley and DeMaster, 1990). Second, in the Southern
477 Ocean, the fronts occur over larger spatial scales. They are usually
478 more distant from the breeding colonies because of the scarcity of
479 potential breeding sites (islands). Seabirds must then travel farther to
480 remoter areas than northern species (Hunt et al., 1999). They com-
481 pensate by their ability to use strong winds for gliding (albatrosses,
482 petrels, prions) or by fast swimming as large penguins do (at much
483 higher cost, however, than economical gliding and soaring activities;
484 Butler, 2000).

485 4.5. Comparison with the North Atlantic Ocean

486 Gulf Stream eddies play a key trophic role in the North Atlantic (e.g. 486
Haney, 1986a,b). These eddies are small and episodic physical features
487 consisting of an entrained warm filament and a cold cyclonic core.
488 Here seabird species show strong affinities for single water mass.
489 Bridled terns *Sterna anaethetus* associate with warm filaments of the
490 Gulf Stream (Haney, 1986a), similar to the association reported for
491 these species (and the Sooty tern *Sterna fuscata*) with mesoscale
492 eddies in the southern Indian Ocean (Hyrenbach et al., 2006). Deep
493 diving cetaceans such as beaked and sperm whales use shelf edge and
494 Gulf Stream waters off the northeast American coast (Waring et al.,
495 1993, 2001). Because eddies of the Gulf Stream exhibit strong
496 gradients in physical (SST gradients) and biotic (chlorophyll concen-
497 tration) properties, it is difficult to point out the most important
498 environmental features attracting predators.

499 4.6. Comparison with the tropics

500
501 The significance of fronts to apex predators differs strongly
502 between the southern oceans and the tropics (Ballance and Pitman,
503 1999). First there are fewer opportunities in tropical areas (sea surface
504 temperature >23 °C, Ashmole, 1971; Ballance and Pitman, 1999) for
505 physical forcing because of the scarcity of shelf systems, excluding the
506 occurrence of shelf break fronts (Longhurst and Pauly, 1987). Second,
507 at a large scale, seabirds are associated generally more with current
508 systems than with water masses (Ribic et al., 1997). Like in the
509 Southern Ocean however thermocline depth and topography plays a
510 major role in prey aggregation in the tropics and in the structuring of
511 habitats of seabird gulls (Ballance and Pitman, 1999; Ballance et al.,
512 2001; Chanasin and Bost, 2001; Vilchis et al., 2006). Planktivores
513 respond to the fronts like in the Southern Ocean whereas piscivores
514 can be unaffected by a front's presence. They are however strongly
515 dependant to depth and intensity of the thermocline i.e. the front
516 corresponding to the subsurface horizontal boundary especially with
517 respect to its depth and intensity (semi-permanent Equatorial Front,
518 eastern tropical Pacific, Spear et al., 2001). Overall the highest
519 densities of fish-eating species predicted by models correspond to
520 areas with a sharp thermocline or a well stratified water column
521 which are also favourable areas for foraging tunas and dolphins
522 (Ballance et al., 2001; Spear et al., 2001). The difference between
523 piscivores vs planktivores seabird seem to reflect the process inducing
524 the availability of their prey (Spear et al., 2001). The best habitat
525 model of plankton-feeding seabirds corresponds to areas of cool
526 surface waters well mixed waters with a much shallower thermocline
527 (<30 m) that concentrate prey at the surface. To catch their prey 527

(flying fish, squids), tropical seabirds use the activities of commensal tunas and dolphins found in close association with the horizontal thermocline boundary (Ballance et al., 2001; Spear et al., 2001). Some differences in water clarity between the tropics and the Antarctic waters (lower vs. higher productivity, respectively) also play an important role in prey accessibility. In Antarctic waters, more turbid water favour a greater concentration of prey in the upper layers of the water (prey being more hidden) in association with strong temperature/density gradients and higher local primary productivity (Ainley, 1977; Spear et al., 2001).

Numerous studies have reported seabird–eddy associations in tropical and subtropical waters. Recently these associations were investigated in the subtropical Indian Ocean by comparing the presence/absence and abundance of the most abundant taxa in relation to the main environmental variables (Hyrenbach et al., 2006). Seabirds using eddies are more strongly associated with habitat parameters such as warm SST and distance from the closest breeding colony. To determine the respective influence of biotic and physical parameters of eddies on seabird foraging behaviour it is important to deal with confounding factors such as SST gradients and associated chlorophyll concentration. It is also necessary to consider processes at smaller scale (ephemeral convergences and divergences) which in turn concentrate prey and their predators. Finally the seabird–eddy association must be considered in the larger scale patterns of mesoscale variability across the basins oceanographic context (Hyrenbach et al., 2006) as already pointed out for some subantarctic predators (Cotté et al., 2007; Bailleul et al., 2007a).

4.7. Seasonal changes in frontal use by seabirds

Few studies have had the opportunity to investigate temporal changes in the structure of seabird community at southern fronts.

4.7.1. Scotia–Weddell confluence

Two seabird assemblages occur during winter (Ainley et al., 1994): the pack ice assemblage with Antarctic species and the near ice open water assemblage that includes some true PFZ species (diving petrel *Pelecanoides* spp., Kerguelen and Blue petrels *Halobanua coenitea*). During spring, three assemblages have been reported: the pack-ice assemblage, a near to ice assemblage including the winter open water assemblage (with the addition of Fairy prion *Pachyphila turtur* and Black-Bellied storm petrel *Fregata tropica*, two true PFZ species) and a far-from ice open water assemblage (including White-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis* and Light-Mantled, Grey headed *Diomedea chrysostoma* and Black-Browed albatross *Diomedea melanophrys*). In autumn, the open water assemblage includes near to and far from ice species (albatrosses). As a result, the number of species in the open-water assemblage is higher than in winter. The pack-ice assemblage is quite similar to the spring situation. To summarize, ice dependant species maintain their association with their habitat all year round. In contrast, the two open-water assemblages (including birds from the PFZ) exhibited important seasonal changes. Open-water species, which are not adapted to exploit ice resources, vacate high latitudes of the Southern Ocean in winter at a time when marine productivity falls to a minimal level (Ainley et al., 1994).

4.7.2. Southern Indian Ocean

Seasonal surveys across the SAF and PFZ show important changes in species use of frontal areas during the course of the year (Stahl et al., 1985). During winter, the seabird biomass is relatively low over almost all water masses including the STF, SAF and PF. The seabird biomass is similar over Subantarctic and Antarctic waters, with most petrel species (White-chinned petrels, Prions, Storm petrels) almost completely disappear from these areas. Albatrosses (Yellow-nosed *Diomedea chlororhynchos*, Wandering *Diomedea exulans* and Sooty *Phoebastria fusca* albatrosses) are also much less abundant at this

time. Foraging zones of the different species are more segregated than in summer. In spring and early summer, the seabird biomass over cold waters of the PFZ becomes much higher than over northern Subtropical waters. Between the beginning and the end of summer, the bulk of seabird biomass moves to the south, possibly because of the delayed vertical migration of zooplankton at higher latitude (Stahl et al., 1985).

A detailed study reports the seasonal use of southern fronts by Short tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. It is based on 23 years of at-sea surveys in the Indian Ocean between Australia and East Antarctica (Woehler, 1997; Woehler et al., 2006). Between the end of winter and early summer, a prominent peak of shearwater density is associated with the PF. From late spring to early autumn, a second peak in the densities is observed close to the AD. As summer progresses, a southward and westward shift of the shearwaters distribution up to the ice edge limit is observed. At this time, the birds are still constrained by the presence of pack-ice. As the Marginal Ice Zone retreats southward, the shearwaters forage over the Antarctic continental shelf. The role of AD still remains to be separated from those of the shelf break and marginal ice zones. It is likely however that these physical processes act in synergy to increase prey availability for these predators at a key period of their breeding cycle. This southward shift corresponds to the hatching period, i.e. an increase in the energy demand to their chicks. The higher productivity of the Marginal Ice Zone at this time may explain why these predators paradoxically forage south of the PF in late summer, thousands of kilometres away (Woehler et al., 2006).

4.8. Carbon flux to marine predators in the frontal zones

Estimations of the consumption of marine resources by predator communities of southern waters are speculative because of the multiple biases involved. This includes a lack of data about primary production in large areas and seasonal changes in marine productivity, limited information about predators diet, energetic costs of behaviours and energetic content of prey, habitat use and abundance, and the use of theoretical values of energy requirement and assimilation efficiency (Ainley, 1985; Croxall et al., 1985; van Franeker et al., 1992; Guinet et al., 1995; Woehler, 1997; van Franeker et al., 1997). Keeping in mind these inherent limitations, the annual carbon consumption by seabirds can be roughly estimated between 0.070 to 0.095 g C/m²/y in the area of the PF (Abrams, 1985b; van Franeker et al., 2002). This corresponds to only 0.01–0.1 of the whole primary production. The carbon flux to birds was found higher at the PF than at the STF. Such carbon fluxes, however, are five to ten times lower than values estimated in sea ice areas (Weddell Sea) where whale and seal populations contribute much more significantly to the total carbon flux (van Franeker et al., 1997).

5. Top predator foraging activities in frontal areas: contribution of individual tracking studies

Individual tracking of breeding marine birds and mammals has revealed that fronts can be major areas for foraging activities during the breeding season. Some species exhibit a combined feeding strategy exploiting both frontal zones over deep waters and neritic zones. Finally some predators forage extensively in certain areas dominated by complex interactions between the proximity of a front, bathymetry and advection by currents.

5.1. Flying seabirds: albatrosses

The remarkable power-saving of gliding flight results in a relatively low energetic cost of movements that enables albatrosses and petrels to forage at large distances from their breeding colonies. Species specific differences in the use of the marine environment exist with

660 some species being specialized in the exploitation of fronts (Wei-
661 merskirch, 1998; BirdLife International, 2004).

662 5.1.1. Black-browed albatross and Grey-headed albatross

663 Black browed and Grey-headed albatrosses breed together at
664 several localities, including South Georgia (South Atlantic Ocean,
665 54°15'S, 35°45'W), Kerguelen (South Indian Ocean, 49°15'S, 69°35'E)
666 and Macquarie (southwest corner of the Pacific Ocean, 54°30'S,
667 158°60'E, Fig. 2). Satellite-tracked Black-browed albatrosses from
668 Kerguelen and Campbell Island (South Pacific, 52°32'S, 169°80'E)
669 depended strongly on the PF for food acquisition. At South Georgia,
670 where the species relies extensively on krill and fish, no specific
671 association with the PF was found (Prince et al., 1998). There, Black-
672 browed albatrosses mostly divide their time at-sea between distinct
673 shelf areas in the North and South of this island the northwest edge of
674 the continental shelf of South Orkney Islands and the oceanic PFZ to
675 the North (Prince et al., 1998).

676 Kerguelen Black browed albatrosses rely mostly on fish and
677 perform commuting trips, often moving in a straight line to some
678 specific areas over the outer shelf and inner shelf break that almost
679 coincides with the closely-located PF (about 40 km off the coast;
680 Cherel et al., 2000). At Campbell Island, these birds show a combined
681 feeding strategy exploiting both the extensive surrounding shelf area
682 together with the oceanic environment. However, in contrast to
683 Kerguelen, the PF is located 1500 km to the south of the island (Vaugh
684 et al., 1999). After a series of short trips over the continental shelf
685 where they rely on fish, the same individuals visit the PF during longer
686 trips (Fig. 2). During these trips, they feed mostly on cephalopods such
687 as *Martialia hyadesi*. Thus, the importance of the PF for these
688 albatrosses leads to contrasted foraging strategies, depending on PF
689 location relative to that of the breeding colony. Strategies range from
690 short trips only at Kerguelen to an alternation of short and long trips at
691 Campbell Island. The use of such a two-fold strategy is common
692 for albatrosses and petrels rearing chicks (Weimerskirch et al.,
693 1994), allowing Campbell Black browed albatrosses, to feed their
694 chick frequently with food caught on the shelf break (fishes) and to
695 restore their body reserves in the productive PF water far away the
696 colony.

697 Grey-headed albatrosses at all localities appear to be even more
698 dependent on the PF than Black browed albatrosses. They may
699 concentrate as much as 70% of their time at sea, relying on the same
700 cephalopod prey as Black browed albatrosses. Such a distinction in the
701 use of oceanic habitats by these two species suggests a spatial

702 segregation that is still poorly understood (Vaugh et al., 1999). For
703 Grey-headed albatrosses, birds appear to use different foraging
704 strategies according to the stage of the breeding cycle. Incubating
705 albatrosses from Marion Island (South Indian Ocean, 46°54'S, 37°44'E)
706 concentrate their foraging activities at the edge of positive and
707 negative sea surface height anomalies that are likely to be eddies as a
708 result of the interaction between the Agulhas return current and the
709 Madagascar ridge (Nel et al., 2001). They exploit these small scale
710 features in the STF and the SAZ. In contrast, chick-rearing birds forage
711 mostly around negative height anomalies south of the PF and no
712 foraging trip was observed to the STF at that time. Diet samples from
713 tracked albatrosses showed that birds travel to exploit the edge of
714 warm eddies where they caught mostly the predatory fish *Magnusdís*
715 *prionica* and the squid *Martialia hyadesi*. These two prey species are
716 predators of myctophid fish (which are also present in the albatross
717 diet) and may be more concentrated at both warm and cold eddies
718 because of a much higher available biomass of zooplankton and
719 micronekton (Pakhomov et al., 1994; Pakhomov and Froneman, 2000).
720 At South Georgia, a preliminary investigation indicated that Grey-
721 headed albatrosses show a similar foraging behaviour at warm eddies
722 (Rodhouse et al., 1996).

723 5.2. Diving predators

724 Tracking studies have shown that diving predators are highly
725 specialized in the use of fronts. Because they exploit the three
726 dimensions of the water column, they can take advantage of vertical
727 physical discontinuities at fronts and have access to deeper dwelling
728 prey than flying birds.

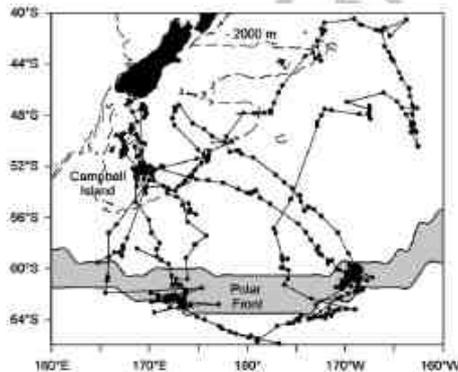
729 5.2.1. Fur seals

730 Satellite-tracked female Subantarctic fur seals *Arctocephalus*
731 *tropicalis* from Amsterdam Island were found to forage mainly at the
732 STF (Goorges et al., 2000) and to follow the seasonal latitudinal
733 variation of this front (Beauplet et al., 2004). Their foraging habitat is
734 associated with the northern limit of the STF during early summer,
735 located 60 to 130 km south of Amsterdam Island. In winter, as the STF
736 migrates 250 km north of Amsterdam Island, fur seals increase their
737 foraging range up to 530 km from the island.

738 At Kerguelen, lactating Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*
739 target mainly waters along the shelfbreak that are associated with the
740 eastern side of the PF (Guinet et al., 2001; Lea and Dubroca, 2003).
741 Analysis of the thermal signature recorded by the logger carried by the
742 seals is in good agreement with the location of the PF, suggesting
743 enhanced availability of their myctophid prey there. At South Georgia,
744 female Antarctic fur seals exhibit four categories of spatially well-
745 defined trips (Stamland et al., 2004). Short intermediate location trips
746 are concentrated in the frontal region associated with an up-welling
747 where the fur seal dive deep. The three other categories occurred
748 within South Georgia shelf water (Short Shallow-location trips), far
749 toward the west (long intermediate-location trips) and shallow shelf
750 water (long deep-location trips).

751 5.2.2. Elephant seals

752 The PFZ constitutes an important foraging sector for the Kerguelen
753 population of Elephant seals *Mirounga leonina*. This species under-
754 takes long migrations throughout the southern waters in search of
755 prey (Fig. 3) and they regularly dive to ~400–1500 m. Four distinct
756 behavioural strategies have been reported: a) pelagic foragers that
757 spend most of their time travelling along frontal areas within the ACC;
758 b) seals within the PFZ that undertake a pronounced diurnal vertical
759 migration associated with a temperature minimum at night and a
760 temperature maximum during the day, while seals within the SAF
761 zone record no diurnal temperature variation; c) other seals that were
762 coastal benthic foragers, spending most of their time diving to the
763 seafloor along the Antarctic continental shelf edge; and finally, d) the



764 Fig. 2. Diurnal foraging trip of Black-browed albatrosses from Campbell Island, Pacific
765 Southern Ocean (from Vaughn et al., 1999). The Polar Front position was determined
766 from contemporaneous monthly SST data base (JGOSS Integrated Global Ocean Services
767 System, Reynolds and Smith, 1992).

Q8

Please cite this article as: Bost, C.A., et al., The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans, Journal of Marine Systems (2009), doi: 10.1016/j.jmarsys.2008.11.022

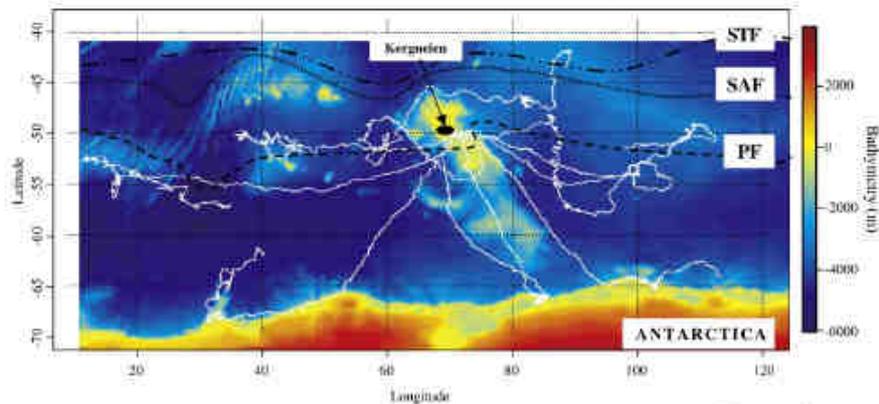


Fig. 3. Example of eight different trips (solid white line) of elephant seals through the Southern Ocean. PF, Polar Front; SAF, Subantarctic Front; STF, Subtropical front (Sources: Bellin and Gordon, 1996; Park and Cambérom, 1997). The source of bathymetry is ETOPO5 database.

754 ice-edge pelagic foragers that spend most of their time in the vicinity
755 of the pack-ice edge.

756 Monitoring the changes in drift rate of the seals (a proxy for body
757 composition) allows distinguishing periods of relative fattening from
758 periods when seals become leaner (Biuw et al., 2003). By correlating
759 these changes with oceanographic physical parameters and behav-
760 ioural strategies, it is possible to characterise important feeding
761 "hotspots". Concerning the Atlantic sector, most of these spots are
762 within the ACC and illustrate the importance of the PF as a main
763 foraging area. In the Indian and Pacific sectors, a greater proportion of
764 the females are found foraging along the ice edge and a smaller
765 proportion within frontal structures, mainly at the PF (Bailleul et al.,
766 2007a,b). These differences in foraging preferences between popula-
767 tions illustrate the plasticity of individuals and populations in their
768 reliance on fronts.

769 Within the PF area, Elephant seals are confronted to specific
770 oceanographic features such as eddies. Cold cyclonic eddies (cold-
771 core) can issue from the PF. Warmer anticyclonic eddies (warm-core)
772 can come from north of the SAF (Nel et al., 2001). Satellite-tracked
773 individuals preferentially followed the edge of eddies. The current
774 directions within eddy field do not seem to influence the movements
775 of seals that swim without any preference with and against the
776 current. Moreover, seals dived deeper inside several, but not all,
777 cyclonic eddies and they focused their foraging activity mainly inside
778 or at their edges. By contrast, no behavioural changes were observed
779 inside anticyclonic eddies (Bailleul et al., 2007a). Mesoscale eddies
780 may offer opportunities for exceptional local productivity favourable
781 to top predators such as elephant seals. In general, enhanced
782 upwellings occurred inside cyclonic eddies and predators would be
783 expected to dive shallower inside this kind of structure. However, both
784 cyclonic and anticyclonic eddies may embody either upwellings or
785 downwellings, depending on whether they are forced eddies or free
786 eddies (Bakun, 2006). In cyclonic free eddy issued from the PF the
787 vertical flow that occurs inside the eddy is mainly downward, which is
788 in agreement with elephant seals diving in the deep. Therefore, diving
789 behaviour of elephant seals could be explained by the presence of free
790 eddies within the PFZ.

791 5.2.3. Penguins

792 Several penguin species, such as Macaroni, Royal and King
793 penguins, are known to rely on the PFZ for feeding. All foraging
794 activities of the middle-sized Royal penguin *Eudyptes schlegelii* occur
795 within the PFZ south of Macquarie Island where they breed (Hull et al.,

1997). The closely related Macaroni penguins from South Georgia (one
796 of the main populations of the species, Woehler, 1995) travel during
797 incubation toward the PF and the Maurice Edwing Bank (a micro-
798 continental rise east of the Falkland Islands) at a mean distance
799 varying from 376 km (females) to 572 km (males) during trips
800 lasting about two weeks. At this breeding stage, their foraging ranges
801 (especially the males) encompass the PFZ, i.e. an area north of the PF
802 (Trathan et al., 2000) and south of the SAF. During the brood phase,
803 both sexes forage over the continental shelf much closer to nesting
804 areas (Barlow and Croxall, 2002).

805 5.2.4. King penguins as a study case

806 The most detailed accounts of the use of oceanographic front
807 features by diving birds are those of the King penguin from various
808 breeding localities. These penguins are among the major avian
809 predators of the southern waters in terms of population size and
810 prey consumption (Woehler, 1995). Stable isotope data strongly sug-
811 gest that, over their whole geographic range, King penguins are always
812 specialized predators in summer, targeting myctophid fish in waters of
813 the PF (Cherel et al., 2002, 2007 and unpublished data).

814 Whatever the breeding location, King penguins exploit frontal
815 zones and especially the PF in a consistent way. Two distinct oceano-
816 graphic contexts have been reported: a) the use of highly dynamic
817 frontal regions far away from the breeding colonies (Crozet, South
818 Indian Ocean: Bost et al., 1997; Guinet et al., 1997; Macquarie Island:
819 Wienecke and Robertson, 2006); and b) foraging in areas dominated
820 by complex interactions between the proximity of a front, bathymetry
821 and advection currents (Kerguelen: Koudil et al., 2000; Bost et al.,
822 2002; Charrassin et al., 2002; Heard: Wienecke and Robertson, 2005;
823 South Georgia: Rodhouse et al., 1996; Pütz, 2002).

824 5.2.4.1. King penguin at Crozet (46°40' S 51°30' E). The Crozet
825 population is the only one where the use of frontal zones by a top
826 predator has been investigated over the annual breeding cycle
827 (Charrassin and Bost, 2001). King penguins here strongly rely in
828 summer on two remote frontal zones lying about 400 km away, either
829 south (PF) or north east (SAF) of the colony in deep oceanic waters.
830 Most of the satellite tracked birds head south toward the PF where
831 they end their outward trip (Fig. 4).

832 Fine scale adjustments of at-sea movements of King penguins
833 travelling to the PF was investigated from SST gradient and geostrophic
834 currents associated with eddies (Cotté et al., 2007). In contrast to
835 Elephant seals, penguin movements while searching for eddies
836

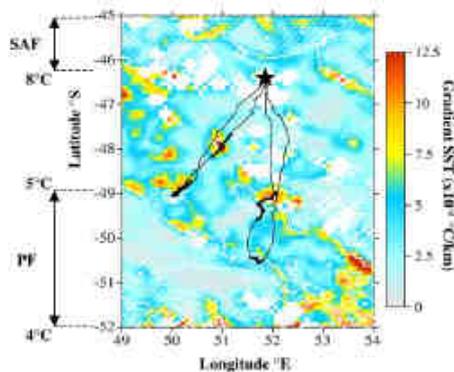


Fig. 4. Foraging trips of 2 King penguins (14–27 February 2004) from Crozet islands, South Indian Ocean, in relation to a weekly situation of sea surface temperature (SST) and SST gradients from satellite data (18–26 February 2004). Bold segments indicate central phases of the trip. Hatched areas correspond to the foraging (PF: Polar front, SAF: Subantarctic front) delimited by white lines defining the surface isotherms (between 4 and 5 °C for the PF and between 8 and 11 °C for the SAF; Parker et al., 1993). The white area corresponds to the cloud coverage. The star indicates the position of the Crozet Archipelago.

837 coincide with the underlying current directions. There is no trend in
838 deviation of bearing direction in the central phase of the trip, i.e. when
839 the foraging activity is the highest. Importantly, while travelling
840 toward the PF, the currents are at least one order of magnitude lower
841 than penguin velocity. Once at the edge of an eddy, all trips are
842 clockwise or anticlockwise relative to the prevailing intense current.
843 Adjustments in swimming direction argue that the mesoscale circulation
844 pattern might be a useful cue for foraging King penguins, despite the
845 large difference between their swimming velocity and current
846 amplitude (Cotté et al., 2007). As Elephant seals, penguins also benefit
847 first from upwellings at the centre and from convergences (horizontal

concentrations) at the edge of cyclonic eddies, and second, from 848
enhanced concentrations of prey at shallow depths in anticyclonic 849
eddies due to an elevation of isopycnals there (Polovina et al., 2006). 850

On average King penguins spend 33% of their trip duration at the PF 851
(Bost et al., 1997). Prey are clearly more available for King penguins 852
there, with foraging effort and foraging success (dive frequencies and 853
prey ingestion rate) being greater at the PF than during the transit 854
phases (C.A. Bost, unpubl. data). Foraging King penguins typically dive 855
to the thermocline or deeper. Importantly, they typically dive to 856
decreasing depths when travelling toward the PF as a response to the 857
shallower thermocline (Charrassin and Bost, 2001). Prey are thus 858
apparently more accessible with increasing distance travelled from 859
the island. Myctophid fish appear closer to the surface and in more 860
dense concentrations at the PF (Sabourejkov, 1991; Pakhomov et al., 861
1994), where the temperature in the lower part of the thermocline is 862
close to the thermal optimum (2.6–5 °C, Hilly, 1990) of myctophids 863
preyed upon during summer by King penguins (*Electrona carlsbergi* 864
and *Krefflichthys anderssoni*; Cherel and Ridoux, 1992). Then, by diving 865
consistently within and below the thermocline, King penguins rely on 866
predictably-distributed prey. 867

Incubating and brooding King penguins travel quickly during the 868
transit phases to the PF with a mean maximal foraging range of 869
540 km and 340 km, respectively. Incubating birds generally travel to 870
the centre of the PF or to its southern side, whereas brooding birds 871
usually stop at its northern side. During the long incubation trips (12 872
to 22 days), penguins are less time-constrained than during brooding 873
but they need to re-build their body reserves after the long incubation 874
shifts during which they fast ashore. Their choice to use waters 875
beyond the south side of the PF strongly suggests a higher prey 876
availability in this area. Available data on myctophid distribution in 877
the southern Atlantic Ocean indicate large concentrations of *Electrona* 878
carlsbergi at the southern edge of the front (Kozlov et al. 1991). 879

Except in spring, King penguins exhibit all year long the above 880
described foraging pattern at the PF, using strong vertically stratified 881
regions and typically diving to the thermocline to avoid the Surface 882
Mixed Layer (SML). During autumn, they dive deeper in relation to a 883
thicker SML (100 m) by contrast to summer (80 m) (Fig. 5). This 884

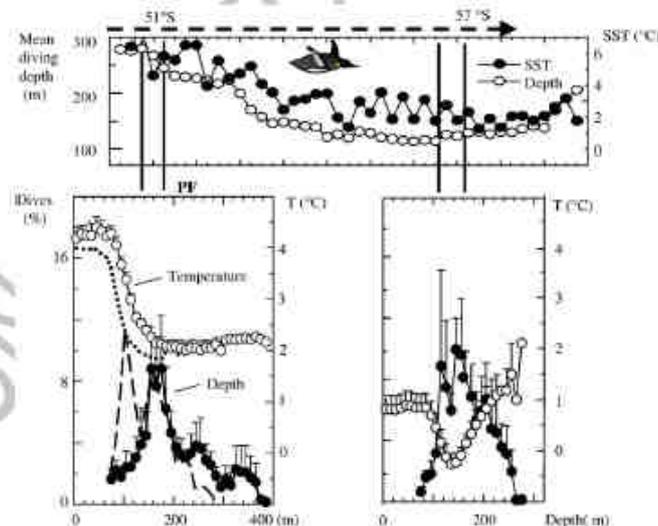


Fig. 5. Top: diving depths of King penguins from Crozet Islands during their autumn trips in relation to SST. Bottom: dive frequency (dotted symbols) in relation to the thickness of the Surface Mixed Layer (open symbols) and autumn foraging areas within the Polar Frontal Zone (left; transit phase of the trip) and outside it (right; central phase of the trip). The dotted curves (bottom left) correspond to the summer records of temperature profile (dotted) and dive frequencies (long dash).

Please cite this article as: Bost, C.A., et al., The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans, Journal of Marine Systems (2009), doi: 10.1016/j.jmarsys.2008.11.022

885 suggests that myctophids are less accessible within the SML than
886 below it. As the season progresses, penguins travel towards Antarctic
887 waters south of the PF and they gradually increase their foraging range
888 until midwinter. At the southern limit of their foraging range (57°
889 50.6'S, i.e. close to the ice-edge), King penguins find again a thermal
890 discontinuity (inverted) less deep than at the PFZ at this time of the
891 year.

892 At any time of the annual cycle, these long distance foragers and
893 deep divers track thermal discontinuities below the SML. Because of
894 their diving and travelling abilities, King penguins use distant but
895 predictable frontal areas such as the PF to catch myctophid fishes, one
896 of the most important trophic resources of the southern waters. This
897 foraging strategy may have evolved as a result of the thinning of the
898 SML and a more accessible thermocline by heading south (Charrassin
899 and Bost, 2001).

900 **5.2.4.2. King penguin at Macquarie Island (54°30' S, 158°60' E).** The
901 oceanic area surrounding Macquarie Island is dominated by the ACC.
902 Three main currents carry most of the ACC: the SAF, the PF and the
903 Southern ACC (Orsi et al., 1995). The extensive Campbell plateau
904 deviates the position of the fronts more than 5° south to the east of
905 Macquarie. When leaving Macquarie Island to forage, King penguins
906 consistently travel to the southeast where their foraging strategy is
907 strongly influenced by oceanographic features (Sokolov et al., 2006).
908 At the macroscale, penguins forage near the PF where they feed close
909 to and between the northern and southern branches of the PF for
910 almost the entire duration of their trips in summer.

911 **5.2.4.3. King penguin at Kerguelen (48°40'–50°00' S; 68°45'–70°58' E)**
912 **and Heard Islands (53°06' S, 73°31' E).** The Kerguelen archipelago
913 and its extensive shelf lie in the southern Indian Ocean, 1400 km
914 southeast of Crozet Islands. At Kerguelen, King penguins forage closer
915 to the colonies than at Crozet because of the closer proximity of the PF.
916 Park and Gambèroni (1997) provided evidence that the PF skirts the
917 Kerguelen archipelago from the south and passes just southeast of the
918 islands, following the inner part of the continental slope along the
919 shelf break between the 200 m and 500 m isobaths. King penguins
920 generally follow a path to the southeast up to 300 km from their
921 colony, mainly along the eastern edge of the shelf (Bost et al., 2002).
922 After having crossed the PF at 71° and the strong associated current,
923 they forage mostly over the wide shallow plateau (500–1000 m) and
924 along the shelf break. They encounter a cold northwest flowing
925 current, in opposition to the general eastward flow of the ACC
926 (Charrassin et al., 2002). This current results from a tidal current-
927 bottom interaction. It also generates internal tides that favour iron
928 enrichment by vertical mixing, leading to a high primary production
929 observed over the plateau. In addition, the thermocline is located
930 closer to the surface (80 m) providing favourable diving conditions.
931 Shallower dives recorded at Kerguelen during chick rearing (mean
932 diving depth: 120 m versus 160 m recorded for Crozet birds) are
933 probably determined by the shallower thermocline there (Koudil
934 et al., 2000; Charrassin et al., 2002).

935 At nearby Heard Island, a strong current from the southern ACC
936 circulates from west to east, sweeping the south end of the island. The
937 penguins mostly forage at the south end of the Eastern Trough over
938 deep waters. There is a strong current flow to the north across the
939 trough probably providing predictable prey concentrations (Wencke
940 and Robertson, 2006).

941 6. Conclusions and perspectives

942 6.1. Why are fronts so profitable to predators?

943 So far, multidisciplinary approaches to the relationships between
944 top predator foraging behaviour and frontal structures have
945 been much more limited in Southern waters than in the Northern

Hemisphere. However, results from the southern studies, combined
946 with bio-logging, have demonstrated that predators rely extensively
947 on fronts that are predictable in time and space. These structures
948 include macroscale latitudinal frontal systems, mesoscale eddies, and
949 tidal currents at smaller spatial scales. Some fronts, such as those
950 overlying the Antarctic Continental slope, appear so profitable that
951 they consistently attract seabirds from several hundred kilometres
952 away.

953 At-sea studies have been successful in relating predator abundance
954 to frontal physical parameters, but have had limited success in relating
955 predator distribution to prey biomass. At the mesoscale level, southern
956 seabirds clearly respond to increased productivity and prey abundance
957 at the fronts, as in other marine ecosystems (Schneider and Duffy, 1988;
958 1985; Hunt et al., 1990; Fauchald et al., 2000; Ainley et al., 2005).
959 Results from bio-logging have also provided indirect evidence of
960 higher resource predictability at mesoscale fronts. At smaller scales
961 however, relationships are less clear, thus undermining the limits of our
962 understanding of the predators' habitats. Several hypotheses can be
963 advanced to explain this small scale mismatch. First, we do not
964 evaluate prey abundance in the same conditions as predators (Ainley
965 et al., 2005). Second, the lower abundance of some zooplankton
966 species may result in a lower attraction for such predators. Prey density
967 threshold level may be required before birds aggregate significantly
968 (Schneider, 1990; Hunt et al., 1999). Finally, predictability is time-
969 dependent. The time lag in the causal chain linking physical features to
970 prey may be long enough to prevent detection of crustacean swarms
971 and fish schools. In addition, predictability of prey at fronts might be
972 ephemeral, i.e. over a time scale of days to weeks. This is suggested by
973 available tracking studies as seabirds appear to return rarely right to
974 the same place within the frontal area (Weimerskirch, 2007).

975 In the Southern Ocean we still know too little about the origin of
976 increased prey availability in the frontal areas to answer the question:
977 do predators rely mostly on prey concentrated here because of
978 advection processes or do they rely mostly on production-related
979 increases in prey biomass? In the Arctic, when the structure of the
980 frontal zone is the prime factor inducing prey concentration, the
981 association between physical parameters and seabird flocks occurs at
982 small spatial and temporal scales (Hunt et al., 1999). In the Southern
983 Ocean, top predators appear to forage as much on prey advected by
984 physical processes as on locally produced prey. The strong association
985 of some avian predators with frontal temperature gradients (plankton
986 feeders: prions; diving predators: king penguins) suggests indeed a
987 key role of the physical processes to induce prey aggregations.

988 6.2. Finding prey at the frontal area

989 Seabirds constitute the group whose movements toward the
990 frontal zones have been the best documented. All studied species and
991 populations, however, do not necessarily rely on frontal processes to
992 acquire food. Birds that use fronts extensively feed mostly on small
993 prey aggregated in patchily distributed swarms (i.e. euphausiids,
994 myctophids).

995 Specific foraging modes and movements occur at different spatial
996 scales during trips to fronts. At mesoscale, birds generally use
997 commuting type movements, corresponding to a displacement from
998 the colony with a particular bearing and high speed until reaching a
999 particular area close to the front or within it (Weimerskirch, 2007). This
1000 commuting trip strongly suggests that seabirds have knowledge of the
1001 front location and that resources there are predictable. We do not
1002 know if this behaviour is genetically inherited or the result of
1003 experience. At a fine scale level, the birds will increase their turning
1004 rate, adopting an "Area Restricted Searching behaviour" (ARS) with a
1005 generally decreased speed (Fauchald et al., 2000; Pinaud and
1006 Weimerskirch, 2005). This behavior corresponds to an environment
1007 where the probability of prey capture may be higher. At this time
1008 diving birds also increase their foraging effort in terms of dive rate and
1009

time spent by sector (Bost et al., 1997; Charrassin and Bost, 2001). After a certain time spent at the frontal zone, the bird returns generally by a direct path to the breeding colony. The variability in the duration of presence at the frontal zone, i.e. at the limit of the foraging range, suggests that the energetic gain differs among the individuals. Foraging decisions are indeed state dependent (MacNamara and Houston, 1996). In addition, the time spent at sea off the colony may approach a threshold indicating the need to relieve the partner at the nest or to feed the chick. A second broad type of foraging movement is a looping trip, where the bird does not reach the frontal zone with a fixed bearing. It makes stops one or more times that may correspond to eddies where ARS behaviour occurs (Weimerskirch, 2007).

At finer scale, we still rarely know if predators rely more on biotic cues of the front (i.e. congeners, prey) and/or visual cues to locate an appropriate foraging habitat. In a study of kittiwakes *Rissa tridactyla*, it was found that they foraged more in areas suitable for the existence of prey than in areas where prey schools were actually visible (Ainley et al., 2003; Ford et al., 2007). Physical cues, thus, are important, and may be obtained from degree of contrast of habitat and discontinuities at the sub-surface, such as a change in wave height, SST, current strength, or colour of the sea. Predators would first locate a favourable habitat and then would search actively for prey (see also Ainley et al., 2005). Flying seabirds can also strongly rely on olfactory cues to detect prey aggregation (Nevitt et al., 2002). The presence of diving predators coming to the surface to breathe may also be a good indicator of the frontal zone. Diving predators explore the three dimensions of the water column when travelling towards a predictable front and they could gain information about prey abundance beneath them more easily than flying foragers. Works on King penguin suggests that diving foragers might use currents associated with eddy activity as oceanographic cues in an active search for physical discontinuities in frontal zones.

How warm and cold eddies lead predators to increase their foraging effort at the limit of these physical features is still unknown. Much remains to be learned about how seabirds such as albatrosses can access their fast moving, often mesopelagic or even benthic prey, at the eddies (Nel et al., 2001). Advection of prey might be involved, for example in the case of dead post-spawning buoyant squids.

6.3. Future work

A better understanding of the functioning of oceanographic processes and structures in the frontal zones is crucial to improve our knowledge of top predator behaviour. For this purpose, the use of recently developed towed sensor arrays to record oceanographic parameters in real time in conjunction with continuous top predator surveys appears highly promising. Such a method could considerably help to understand the extent to which seabirds respond to physical versus biotic parameters and finally to explain spatial variations in their occurrence (Ainley et al., 2005).

Top predators are more often associated with strong than weak fronts (Schneider et al., 1987). It would be then relevant to investigate further how latitudinal variation in the signals of physical parameters changes the role of physical processes as factors concentrating top predator prey (Hunt et al., 1999). Studies simultaneously tracking predators and sampling their prey across fronts should better tell us why some eddies attract predators whereas others do not. More data on prey abundance/distribution and marine predator association with fine-scale oceanographic processes especially at oceanic fronts are also required as recommended by the GLOBEC program. These studies have to be carried on with a scale-dependency approach to habitat selection (Schneider, 1993; Fauchald and Erikstad, 2002). The response of subsurface plankton feeders would be especially relevant to investigate further (Hunt et al., 1992; Goss et al., 1997).

Bio-logging studies were mainly conducted on pinnipeds and large seabird species. One can expect that progress in the miniaturization of

telemetric technologies (GPS, Argos transmitters) will allow investigations into how small flying, plankton feeders species such as prions and small petrels use the frontal zones. Despite the huge amount of information provided on individual movements by bio-logging techniques, we know almost nothing about how seabirds and marine mammals find favourable areas and how they adjust their search to find prey. Direct observations of flying seabirds, or the use of new generations of loggers, such as still and video cameras, may help to clarify these questions in the future. Bio-logging studies have revealed large differences in frontal utilization among populations and individuals. Further work is needed to understand the consequences of this plasticity on individual fitness. Investigating in detail the role of learning in the use of fronts and eddies would be especially promising (Weimerskirch, 2007). In this perspective, it will be highly relevant to investigate the behaviour of individually tracked predators in areas where eddies occur consistently and persistently at the same locations.

The warming trend observed in the Southern Ocean is expected to increase the amplitude of interannual variations in sea surface temperatures, thus inducing a latitudinal shift of fronts (Moore et al., 1999). It can be hypothesized that a southward shift of the PF will induce a shift in the foraging areas of several key apex predators. As a consequence, this shift would lead to an increase in foraging effort and ultimately induce a population decline of these species (Inchausti et al., 2003). It is, however, unclear whether species with distinct foraging strategies would react similarly or not to a variation in the fronts locations. Such environmental changes would add to the severe impact of fish extraction by the industrial fisheries on the southern food webs (Ainley and Blight, in prep.). Long-term research on at-sea distributions and demographic parameters of top predators are therefore essential to assess the consequences of a potential shift in front distribution.

7. Uncited references

- Bluw et al., 2007
- Blain et al., 2007
- CCAMLR, 1991
- Fraser and Ainley, 1986
- Kareiva and Odell, 1987
- Pakhomov and McQuaid, 1996
- Park et al., in press
- Polovina et al., 2000
- Rifoux, 1994
- Roquet et al., 2008–this issue

Acknowledgements

This study was carried out in the framework of REMICE (ANR 2005 Biodiv-11) program.

We are indebted to IPEV (Institut Polaire Français) for financial support of Antarctic research programs 394 and 109. D.G. Ainley's effort for this paper was funded by NSF Grant OPP-ANT-0522043. We are grateful to five referees and especially Lisa T. Ballance and Richard Veit who have considerably improved the paper through useful criticisms and detailed comments. Special thanks go also to Arthur Pape for his invaluable help with the correction of the English. Finally we would like to thank all the colleagues and volunteers involved in the researches on top predators ecology especially F. Roquet, Y. Handrich, Y.H. Park, Y. Tremblay, M. Koudil, L.G. Halsey, K. Delord, C. Barbraud, D. Besson, T.R. Cook and D. Pinaud.

References

- Abrams, R.W., 1985a. Environmental determinants of pelagic seabird distribution in the African sector of the Southern Ocean. *Journal of Biogeography* 12, 473–492.

- 1134 Adams, R.W., 1985b. Energy and food requirements of pelagic aerial seabirds in
1135 different regions of the African sector of the Southern Ocean. In: Siegfried, W.R.,
1136 Condy, P.R.O., Laws, R.M. (Eds.), Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer-
1137 Verlag, Berlin, pp. 466-472.
- 1138 Ackley, S.F., Beagrie, J.L., Bovee, P., Castellini, M., Daly, K.L., Jacobs, S., Kooymann, G.L.,
1139 Lake, J., Quetin, L., Ross, R., Staff, D.R., Stewart, R.S., Stirling, J., Torres, J., Yochum,
1140 P.K., 2003. A top-down, multidisciplinary study of the structure and function of
1141 the pack-ice ecosystem in the Eastern Ross Sea, Antarctica. *Polar Record* 39 (2/10),
1142 219-230.
- 1143 Ainley, D.G., 1977. Feeding methods of seabirds: a comparison of polar and tropical
1144 nesting communities in the Eastern Pacific Ocean. In: Llano, G.A. (Ed.), Adaptations
1145 within Antarctic Ecosystems. Gulf Publications Co, Houston, pp. 669-680.
- 1146 Ainley, D.G., 1985. The lifeways of birds and mammals in the Ross Sea, Antarctica. In:
1147 Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (Eds.), Antarctic Nutrient Cycles and Food
1148 Webs. Springer-Verlag, New York, pp. 498-515.
- 1149 Ainley, D.G., Boebelheide, R.J., 1984. The ecological structure of oceanic seabird
1150 communities of the South Pacific Ocean. *Studies in Avian Biology* 8, 2-23.
- 1151 Ainley, D.G., DeMaster, D.P., 1990. The upper trophic levels in polar marine ecosystems.
1152 In: Smith Jr., W.O. (Ed.), Polar Oceanography, Part B. Chemistry, Biology and
1153 Geology. Academic Press, San Diego, pp. 599-630.
- 1154 Ainley, D.G., Jacobs, S.S., 1981. Seabird affinities for ocean and ice boundaries in the
1155 Antarctic Deep Sea. *Research* 28, 1173-1185.
- 1156 Ainley, D.G., O'Connor, E.J., Boebelheide, R.J., 1984. The Marine Ecology of Birds in the
1157 Ross Sea, Antarctic. Ornithological Monograph N° 32, 109 pp.
- 1158 Ainley, D.G., Ribic, C., Hartz, W.R., 1994. Ecological structure among migrant and
1159 resident seabirds of the Scotia-Weddell **antibiosphere** region. *Journal of Animal*
1160 *Ecology* 63, 347-364.
- 1161 Ainley, D.G., Jacobs, S.J., Ribic, C.A., Gaffney, L., 1988. Seabird distribution and oceanic
1162 features of the Amundsen and Southern Bellingshausen Sea. *Antarctic Science* 10 (2),
1163 111-123.
- 1164 Ainley, D.G., Spear, L.B., Tynan, C.T., Barth, J.A., Pierce, S.D., Ford, R.C., Cowley, T.J., 2005.
1165 Physical and biological variables affecting seabird distributions during the
1166 upwelling season of the Northern California current. *Deep Sea Research* 52,
1167 123-143.
- 1168 **Q11** Ainley, D.G., Brown, E.D., Suryan, R.M., Irons, D.B., 2007a. A spatially-explicit optimal
1169 foraging model of black-legged Kittiwake behavior based on prey density, travel
1170 distances, and colony size. *Ecological Modelling* 204, 325-348.
- 1171 Ainley, D.G., Dugger, K.M., Iovino, V., Gaffney, L., 2007b. Cetacean occurrence patterns
1172 in the Amundsen and southern Bellingshausen sea sectors, southern Ocean. *Marine*
1173 *Mammal Science* 23 (2), 287-305.
- 1174 Baillet, E., Charrassin, J.B., Monestiez, P., Roquet, F., Biuw, M., Guinet, C., 2007a.
1175 Successful foraging zones of southern elephant seals from Kerguelen islands in
1176 relation to oceanographic conditions. *Philosophical Transactions of the Royal*
1177 *Society B* 362, 2169-2181.
- 1178 Baillet, E., Charrassin, J.B., Erraty, R., Girard-Arthuis, E., McMahon, C.R., Heed, L.C.,
1179 Guinet, C., 2007b. Southern elephant seals from Kerguelen islands confronted by
1180 Antarctic sea ice. Changes in movements and in diving behaviour. *Deep Sea*
1181 *Research* 54, 343-355.
- 1182 Bakun, A., 2000. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish
1183 larvae: **opportunities**, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*
1184 70 (S2), 85-122.
- 1185 Ballance, L.T., Pitman, R.L., 1999. Foraging ecology of tropical **seabirds**. In: Adams, N.J.,
1186 Slotow, R.H. (Eds.), Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress,
1187 Bird Life South Africa, Johannesburg, pp. 2057-2071.
- 1188 Ballance, L.T., Ainley, D.G., Hunt Jr., G.L., 2001. Seabird Foraging ecology. In: Steele, J.H.,
1189 Thorpe, S.A., Turekian, K.K. (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*, vol. 5. Academic
1190 Press, London, pp. 1636-1644.
- 1191 Barlow, K.L., Crossin, J.P., 2002. Seasonal and interannual variations in foraging range and
1192 habitat of Macaroni penguin *Diomedea chrysopleura* at South Georgia. *Marine*
1193 *Ecology Progress Series* 232, 291-304.
- 1194 Beaplet, C., Dufréne, L., Guinet, C., Cherel, Y., Biuw, W., Gapp, C., Hinder, M., 2004a.
1195 Foraging ecology of Subantarctic **fur** seal (*Arctophila tropicalis*) breeding at
1196 Amsterdam island: seasonal change in relation to maternal characteristics and pup
1197 growth. *Marine Ecology Progress Series* 273, 211-225.
- 1198 Belkin, I.M., Gorion, A.L., 1996. Southern oceans front from the Greenwich meridian to
1199 Scandinavia. *Journal of Geophysical Research* 101, 2675-2694.
- 1200 **BirdLife International**, 2004. Tracking ocean **windbreaks**: the global distribution of
1201 albatrosses and petrels. Results from the Global Procellariiform Tracking Workshop,
1202 1-5 September 2003, Gordon's Bay, Afrique du Sud. BirdLife International,
1203 Cambridge.
- 1204 Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C.J.A., Burton, H., Fedak, M., 2002. Hubber and
1205 buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive
1206 characteristics. *Journal of Experimental Biology* 205, 3405-3423.
- 1207 Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hinder, M., Costa, D., Charrassin, J.B., Roquet, F., Baillet,
1208 E., Meredith, M., Thorpe, S., Trumble, Y., McDonald, B., Park, V.H., Rintoul, S.R.,
1209 Hindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, E., Fedak, M.A.,
1210 2007. Variations in behaviour and condition of a Southern Ocean top predator in
1211 relation to in situ oceanographic conditions. Proceedings of the National Academy
1212 of Sciences of the United States of America 104, 13705-13710.
- 1213 Blain, S., Quéguiner, B., Arnand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C.,
1214 Brasseur, C., Cadoret, E., Christaki, U., Corbière, A., Durand, I., Ebersbach, E., Fada, J.-L.,
1215 Garcia, N., Gering, L., Griffiths, B., Guigue, C., Guillemin, C., Jaquet, S., Jeandel, C.,
1216 Lann, P., Lefèvre, D., Lomonaco, C., Malita, A., Mosseri, J., Obermaier, I., Park, Y.-H.,
1217 Picherot, M., Pondaven, P., Remy, T., Sandroni, V., Sarthou, G., Savoye, N.,
1218 Sournier, L., Souhar, M., Thuiller, D., Timmermann, K., Trull, T., Uitz, J., van Beek, P.,
1219 Velthuis, M., Vincent, D., Völlmer, E., Vong, L., Vignier, T., 2007. Effect of natural
1220 iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446,
1221 doi:10.1038/nature05700.
- 1222 Boehlert, G.W., Coma, D.P., Crocker, D.E., Green, P., O'Brien, T., Levitus, S., Le Boeuf, R.J.,
1223 2001. Autonomous pinnacled environmental samplers: using instrumented
1224 animals as oceanographic data collectors. *Journal of Atmospheric Research and*
1225 *Oceanic Technology* 18, 1883-1892.
- 1226 Bost, C.A., Georges, J.Y., Guinet, C., Cherel, Y., Philiz, K., Charrassin, J.B., Handrich, Y., Zorn,
1227 T., Iago, J., Le Maho, Y., 1997. Foraging habitat and food intake of satellite tracked
1228 King penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology*
1229 *Progress Series* 150, 21-33.
- 1230 Bost, C.A., Zorn, T., Le Maho, Y., Duhamel, G., 2002. Feeding of diving predators and diel
1231 vertical migration of prey: King penguin diet versus trawl sampling at Kerguelen
1232 islands. *Marine Ecology Progress Series* 227, 51-62.
- 1233 Boyd, T.L., Hawker, E.J., Brandon, M.A., Staniland, I.J., 2001. Measurement of ocean
1234 temperatures using instruments carried by Antarctic fur seals. *Journal of Marine*
1235 *Systems* 27, 277-288.
- 1236 Briggs, K.T., Tyler, W.C., Lewis, D.B., Carlson, D.R., 1982. Bird communities at sea off
1237 California, 1975-1981. *Studies in Avian Biology* 11, 1-74.
- 1238 Brown, R.G.B., Carlini, D.E., 1988. The pelagic ecology of the Grey and Red-necked
1239 phalaropes (*Phalaropus fulicarius* and *P. lobatus*) in the Bay of Fundy, Eastern
1240 Canada. *IBIS* 130, 234-250.
- 1241 Budylenko, G.A., 1978. On Sei whale feeding in the Southern Ocean. Reports of the
1242 International Whaling Commission 28, 279-285.
- 1243 Butler, P.J., 2000. Energetic costs of surface swimming and diving of birds. *Physiological*
1244 *and Biochemical Zoology* 73 (6), 699-705.
- 1245 CCAMLR, 1991. Conserving Antarctic Marine Life. CCAMLR. The Commission for the
1246 Conservation of Antarctic Marine Living Resources: its origin, objectives, functions
1247 and operations. CCAMLR, Hobart, 27 pp.
- 1248 Charrassin, J.B., Bost, C.A., 2001. Utilization of the oceanic habitat by King penguin over
1249 the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series* 221, 285-297.
- 1250 Charrassin, J.B., Park, V.H., Le Maho, Y., Bost, C.A., 2002. Penguins as oceanographers
1251 unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters* 5, 1-11.
- 1252 Charrassin, J.B., Park, V.H., Le Maho, Y., Bost, C.A., 2004. Fine resolution 3-D temperature
1253 fields off Kerguelen from instrumented penguins. *Deep Sea Research* 51,
1254 2091-2103.
- 1255 Cherel, Y., Klages, N.T.W., 1998. A review of the food of albatrosses. In: Robertson, C.,
1256 Giles, R. (Eds.), Albatrosses: Biology and Conservation. Surrey Beatty and Sons,
1257 Chipping Norton, Australia, pp. 133-136.
- 1258 Cherel, Y., Ridoux, V., 1992. Prey species and nutritive value of food fed during summer
1259 to King Penguin (*Aptenodytes patagonica*) chicks at Possession Island, Crozet
1260 Archipelago. *IBIS* 134, 118-122.
- 1261 Cherel, Y., Weimerskirch, H., Trouwé, C., 2000. Food and feeding ecology of the
1262 sedge-forager black-browed albatross and its relationships with commercial
1263 fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 207, 183-199.
- 1264 Cherel, Y., Philiz, K., Hobson, K.A., 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes*
1265 *patagonica*) at the Kerguelen islands, southern Atlantic Ocean. *Polar Biology* 25,
1266 986-996.
- 1267 Cherel, Y., Phillips, R.A., Hobson, K.A., McGill, R., 2006. Stable isotope evidence of diverse
1268 species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biology Letters* 2,
1269 301-303.
- 1270 Cherel, Y., Hobson, K.A., Guinet, C., Vampé, C., 2007. Stable isotopes document seasonal
1271 changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving
1272 predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology* 76, 826-836.
- 1273 Comins, J.C., McIlain, C.R., Sullivan, C.W., Ryan, J.P., Leonard, C.L., 1993. Coastal zone
1274 colour and colour pigment concentrations in the Southern Ocean and relationship
1275 to geophysical surface features. *Journal of Geophysical Research* 98, 2459-2465.
- 1276 Côté, C., Guinet, C., Park, V.H., Bost, C.A., 2007. King penguins foraging in dynamic
1277 environment. *Proceedings Royal Society London* 274, 2285-2291.
- 1278 Crill, D.A., Teraji, H., Hewitt, R., Demer, D., Fiedler, P., Smith, S., Armstrong, W., Popp, J.,
1279 Kreckelbein, T., Lopez, V., Urban, J., Ramirez, J., 1998. An integrated approach to the
1280 foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep Sea Research* 45, 1353-1371.
- 1281 Croxall, J.P., Prince, P.A., Bodery, C., 1985. Relationships between prey life-cycle and the
1282 extent, nature and timing of Seals and Seabird predation in the Scotia Sea. In:
1283 Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (Eds.), Antarctic Nutrient Cycles and Food
1284 Webs. Springer-Verlag, Berlin, pp. 504-532.
- 1285 Deacon, C.E.R., 1933. A general account of the hydrology of the South Atlantic Ocean.
1286 Discovery Report VII, 177-239.
- 1287 Deacon, C.E.R., 1962. Physical and biological zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea*
1288 *Research* 29, 1-35.
- 1289 El-Sayed, S.Z., 1988. Seasonal and interannual variabilities in Antarctic phytoplankton
1290 with reference to krill distribution. In: Sabrage, D. (Ed.), Antarctic Ocean and
1291 Resources Variability. Springer-Verlag, Berlin, pp. 301-319.
- 1292 El-Sayed, S.Z., 1994. Southern Ocean ecology: The Biomass Perspective. Cambridge
1293 University Press, Cambridge, 393 pp.
- 1294 El-Sayed, S.Z., Stockwell, D.A., Rehder, H.A., Itagaki, S., Meyer, M.A., 1979. On the
1295 productivity of the Southwestern Indian Ocean. *Comité National Français pour les*
1296 *Recherches Antarctiques* 4-4, 83-110.
- 1297 Ehrlich, A., Razouls, C., Mayzaud, P., 1997. Composition and community structure of
1298 pelagic copepods in the Indian sector of the Antarctic Ocean during the end of the
1299 austral summer. *Polar Biology* 17, 418-430.
- 1300 Hauchald, P., Erikstad, K.E., 2002. Scale-dependent predator-prey interactions: the
1301 aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and
1302 patchiness. *Marine Ecology Progress Series* 238, 279-291.
- 1303 Hauchald, P., Erikstad, K.E., Skarffjord, H., 2000. Scale-dependent predator-prey
1304 interactions: the hierarchical spatial distribution of seabird and prey. *Ecology*
1305 81 (3), 773-782.

- 1306 Food, R.C., Ainley, D.G., Brown, E.D., Suryan, R.M., Irons, D.B., 2002. A spatially-explicit
1307 optimal foraging model of black-legged Kittiwake behavior based on prey density,
1308 travel distances, and colony size. *Ecological Modelling* 204, 335–348.
- 1309 Branks, P.J.S., 1982. Phytoplankton blooms at fronts: patterns, scales, and physical
1310 forcing mechanisms. *Reviews in Aquatic Sciences* 4, 121–137.
- 1311 Brazer, W.R., Ainley, D.G., 1986. Ice edge and seabird occurrence in Antarctica. *BioScience*
1312 36, 258–263.
- 1313 Georges, J.V., Bonnafant, B., Guinet, C., 2000. Foraging habitat and diving activity of
1314 lactating Subantarctic Fur seals in relation to sea surface temperatures on
1315 Amsterdam Island. *Marine Ecology Progress Series* 196, 219–204.
- 1316 Goss, C., Bone, D.C., Peck, J.M., Everson, I., Hunt Jr, G.L., Murray, A.W.A., 1997. Small-scale
1317 interactions between penguins (*Pygoscelis* spp.) and their zooplankton prey at an
1318 inshore site near Bird Island, South Georgia. *Marine Ecology Progress Series* 154,
1319 41–51.
- 1320 Griffiths, A.M., Siegfried, W.R., Abrams, R.W., 1982. Ecological structure of a pelagic
1321 seabird community in the Southern Ocean. *Polar Biology* 1, 39–46.
- 1322 Guinet, C., Cherel, Y., Biota, V., Jouventin, P., 1996. Consumption of marine resources by
1323 subadult seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to climate
1324 biomass 1962–85. *Antarctic Science* 8 (1), 23–30.
- 1325 Guinet, C., Koudil, M., Bost, C.A., Durbecq, J.P., Georges, J.V., Mouchet, M.C., Jouventin, P.,
1326 1997. Foraging behaviour of satellite tracked King penguins in relation to sea-
1327 surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Islands: a study
1328 during three austral summers. *Marine Ecology Progress Series* 150, 11–20.
- 1329 Guinet, C., Dubroca, L., Lea, M.A., Goldworthy, S., Cherel, Y., Duhamel, G., Bonnafant, B.,
1330 Donay, J.P., 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals
1331 (*Arctophila gazelle*) in relation to oceanographic factors: a scale-dependent
1332 approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series*
1333 215, 251–264.
- 1334 Haney, J.C., 1986a. Seabird segregation at Gulf Stream frontal eddies. *Marine Ecology*
1335 *Progress Series* 28, 279–285.
- 1336 Haney, J.C., 1986b. Seabird affinities for Gulf Stream frontal eddies: responses of mobile
1337 marine consumers to episodic upwelling. *Journal of Marine Research* 44, 361–384.
- 1338 Heinenann, D., Hunt Jr, G.L., Everson, I., 1988. The distribution of marine avian predators
1339 and their prey (*Euphausia superba*), in Bransfield Strait and the Southern Drake
1340 passage, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 58, 3–16.
- 1341 Hoeker, C.J., 2000. Marine bird attraction to thermal fronts in the California current
1342 system. *Oecologia* 102, 423–427.
- 1343 Hull, C.L., Hindle, M.A., Michael, K., 1992. Foraging zones of Royal Penguins during the
1344 breeding season, and their association with oceanographic features. *Marine Ecology*
1345 *Progress Series* 153, 217–228.
- 1346 Hulley, P.A., 1990. Family Myctophidae. In: Smith, J.L.R. (Ed.), Fish of the Southern Ocean.
1347 Institute of Ichthyology, Grahamstown, pp. 146–178.
- 1348 Hunt Jr, G.L., 1991. Occurrence of polar seabirds at sea in relation to prey concentrations
1349 and oceanographic factors. *Polar Research* 10, 553–559.
- 1350 Hunt Jr, G.L., Harrison, N.M., Cooney, T., 1990. Foraging of *Jaeger* auklets: the influence of
1351 hydrographic structure and prey abundance. *Studies in Avian Biology* 14, 7–22.
- 1352 Hunt Jr, G.L., Heinemann, D., Everson, I., 1992. Distribution and predator-prey
1353 interactions of Micronotus penguin, Antarctic fur seal, and Antarctic krill near Bird
1354 Island, South Georgia. *Marine Ecology Progress Series* 88, 15–30.
- 1355 Hunt Jr, G.L., Mottishaw, R., Russell, R.W., Irons, D., Decker, M.B., Becker, P.H., 1999. Physical
1356 processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams,
1357 N.J., Slotow, R.H. (Eds.), Proc. 22 International Ornithological Congress, Durban,
1358 pp. 2040–2056.
- 1359 Hynesbuch, K.D., Veit, R.R., Weimerskirch, H., Hunt Jr, G.L., 2000. Seabird association with
1360 mesoscale eddies: the subantarctic Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*
1361 224, 271–279.
- 1362 Inchausti, P., Guinet, C., Koudil, M., Durbecq, J.P., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Cherel, Y.,
1363 Jouventin, P., 2003. Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds
1364 in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen
1365 sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology* 34, 170–176.
- 1366 Kareiva, P., Ostell, C., 1987. Swarms of predators attack "prey taxis" if individual
1367 predators use area-restricted search. *American Naturalist* 130, 233–270.
- 1368 Kinder, T.H., Hunt Jr, G.L., Schneider, D., Schumacher, J.D., 1983. Correlations between
1369 seabirds and oceanic fronts around the Pridof Islands, Alaska. *Estuarine, Coastal
1370 and Shelf Science* 16, 309–329.
- 1371 Koudil, M., Charrassin, J.R., Le Maho, Y., Bost, C.A., 2000. Seabirds as indicators of upper
1372 ocean thermal structure: King penguins at the Antarctic polar front, Kerguelen
1373 sector. *Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris* 323, 377–384.
- 1374 Kozlov, A.M., Shant, K.V., Zensky, A.V., 1991. Seasonal and inter-annual variability in the
1375 distribution of *Eucromia carideae* in the Southern Polar Front area. Selected
1376 Scientific Papers (SIO-CAMLR-59/77). Committee Conservation Antarctic Living
1377 Resources, Holst, pp. 330–361.
- 1378 Lea, M.A., Dubroca, L., 2003. Fine-scale linkages between the diving behaviour of
1379 Antarctic fur seals and oceanographic features in the southern Indian Ocean. *ICES
1380 Journal of Marine Science* 60, 990–1002.
- 1381 Lima, I.D., Olson, D.B., Donay, J.P., 2002. Biological response to frontal dynamics and
1382 mesoscale variability in oligotrophic environments: biological production and
1383 community structure. *Journal of Geophysical Research* 107 (C8), 1–21 311.
- 1384 Livingston, A., Parry, D., 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press, San Diego.
- 1385 Luytjens, J.R.E., Valentine, H.R., 1985. Southern *Jaeger* thermal fronts South of Africa.
1386 *Deep Sea Research* 31, 1461–1475.
- 1387 Luytjens, J.R.E., Walters, N.M., Allanson, B.R., 1985. Oceanic frontal systems and
1388 biological enhancements. In: Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (Eds.), Antarctic
1389 nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 11–21.
- 1390 MacNamara, J.M., Houston, A.I., 1996. State-dependent life histories. *Nature* 380,
1391 255–223.
- 1392 Mann, K.H., Lazier, J.R., 1991. Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical
1393 Interaction in the Oceans. Blackwell, Oxford, 466 pp.
- 1394 Matsumoto, K., Watanabe, T., Kishi, T., Shimada, H., Nishiwaki, S., 2001. Large whales
1395 distributions (south of 60°S, 35°E–130°E) in relation to the southern boundary of
1396 the Antarctic circumpolar current. In: Hsieh, A.H.L., Gieskes, W.W.C., Ruzema, J.,
1397 Schorno, R.M.L., van der Vies, S.M., Wolff, W.J. (Eds.), Antarctic Biology in a global
1398 context. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 26–30.
- 1399 Moore, J., Abbott, M., Richman, J., 1999. Location and dynamics of the Antarctic polar
1400 front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research* 104,
1401 3059–3073.
- 1402 Murphy, E.J., 1990. Spatial structure of the Southern Ocean ecosystem: predator-prey
1403 linkages in Southern Ocean food webs. *Journal of Animal Ecology* 68, 60–72.
- 1404 Nel, D.C., Luytjens, J.R.E., Pakhomov, E.A., Anseuge, J.J., Ryan, P.C., Klages, N.L.W., 2001.
1405 Exploitation of mesoscale oceanographic features by Grey-headed albatross
1406 (*Thalassarche chrysostoma*) in the southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress
1407 Series* 217, 15–26.
- 1408 Nettlehip, D.N., Evans, P.G.H., 1985. Distribution and status of the Atlantic Alcidae.
1409 In: Nettlehip, D.N., Birkhead, T. (Eds.), The Atlantic Alcidae. Academic Press,
1410 London, pp. 54–57.
- 1411 Nevitt, G.A., Veit, R.R., Kareiva, P., 2003. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic
1412 Procellariiform seabirds. *Nature* 426, 680–682.
- 1413 Nicol, S., Pauly, Y., Lindoff, N.L., Wright, S., Thiele, D., Hurre, C.W., Stratton, P.C., Woehler,
1414 E., 2000. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-
1415 ice extent. *Nature* 406, 504–507.
- 1416 Olson, D.B., Backhuys, R.H., 1985. The concentration of organisms at fronts: a cold-water
1417 fish and a warm-core ring. *Journal of Marine Research* 43, 113–132.
- 1418 Orr, A.H., Whitworth, L.J., Nowlin Jr, W.D., 1990. On the meridional extent and frontal of
1419 the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Research* 42, 641–673.
- 1420 Pakhomov, E.A., Proseman, P.W., 2000. Composition and spatial variability of
1421 macroplankton and micronekton within the Polar Frontal Zone of the Indian
1422 Ocean during austral autumn. *Deep-Sea Research* 23, 420–419.
- 1423 Pakhomov, E.A., McQuaid, C.D., 1998. The distribution of surface zooplankton and
1424 seabirds across the Southern Ocean. *Polar Biology* 30, 271–286.
- 1425 Pakhomov, E.A., Perinotto, R., McQuaid, C.D., 1994. Comparative structure of the
1426 macro-zooplankton-micronekton communities of the subpolar and Antarctic
1427 Polar Fronts. *Marine Ecology Progress Series* 111, 155–169.
- 1428 Park, Y.H., Cambérot, E., 1997. Cross frontal injections of Antarctic intermediate water
1429 and Antarctic bottom water in the Crozet Basin. *Deep-Sea Research* 44, 963–986.
- 1430 Park, Y.H., Cimpérou, L., Chazriaud, E., 1993. Frontal structure, water masses, and
1431 circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research* 98, 12361–12385.
- 1432 Park, Y.H., Chazriaud, E., Fleus, M., 1998. Thermohaline structure of the antarctic surface
1433 water/water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine
1434 Systems* 7, 5–23.
- 1435 Park, Y.-H., Boquet, F., Durand, I., Fada, J.J., in press. Large-scale circulation over and
1436 around the Northern Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Research II*, KLEPS Special
1437 volume.
- 1438 Perinotto, R., McQuaid, C.D., 1992. Land-based predator impact on vertically
1439 migrating zooplankton and micronekton advected to a southern Ocean archipelago.
1440 *Marine Ecology Progress Series* 80, 15–27.
- 1441 Pinard, U., Weimerskirch, H., 2005. Scale-dependent habitat use in long-ranging central
1442 place predator. *Journal of Animal Ecology* 74, 852–863.
- 1443 Pocklington, R., 1979. An oceanographic interpretation of seabird distributions in the
1444 Indian Ocean. *Marine Biology* 51, 9–21.
- 1445 Pollard, R.J., Bahmann, U., Durbinch, C., Read, J.F., Lucas, M., 2002. Zooplankton
1446 distribution and behaviour in the Southern Ocean from surveys with a towed
1447 optical plankton counter. *Deep Sea Research* 49, 3889–3925.
- 1448 Polovina, J.J., Kohyashi, D.R., Ellis, D.M., Seki, M.P., Balaz, G.H., 2000. Turtles on
1449 the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts in the
1450 central North Pacific, 1997–1998. *Fisheries Oceanography* 9, 71–82.
- 1451 Polovina, J.J., Balaz, G.H., Howell, E.A., Parker, D.M., Seki, M.P., Dutton, M.P., 2004. Forage
1452 and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys
1453 olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography* 13,
1454 36–51.
- 1455 Polovina, J.J., Uchida, I., Balaz, G.H., Howell, E.A., Parker, D.M., Dutton, M.P., 2006. The
1456 Kuroshio Extension/Bifurcation Region: a pelagic hotspot for juvenile loggerhead
1457 sea turtles. *Deep Sea Research* 53, 326–339.
- 1458 Prince, P.A., Crossall, J.P., Trathan, P.N., Wood, A.C., 1998. The pelagic distribution of South
1459 Georgian albatrosses and their relationships with fisheries. In: Robertson, C., (Eds.),
1460 *Albatross Biology and Conservation*, Surrey Beatty and Sons, Chipping
1461 Norton, pp. 127–167.
- 1462 Pütz, X., 2002. Spatial and temporal variability in the foraging areas of breeding King
1463 penguins. *Oecologia* 104, 528–538.
- 1464 Raymond, B., Woehler, E.J., 2003. Predicting seabirds at sea in the Southern Indian
1465 Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 263, 275–285.
- 1466 Reid, K., Crossall, J.P., Edwards, T.M., 1993. Interannual variation in the diet of the
1467 Antarctic prion *Pachyptila diroloia* at South Georgia. *Limnol* 9, 120–132.
- 1468 Ribic, C.A., Ainley, D.G., 1988/89. Constancy of seabird species assemblages: an
1469 exploratory look. *Biological Oceanography* 6, 175–202.
- 1470 Ribic, C.A., Ainley, D.G., 1991. The relationships of seabird assemblages to physical
1471 habitat features in Pacific equatorial waters during a spring 1984–89. *ICES Journal
1472 of Marine Science* 54, 593–599.
- 1473 Ribic, C.A., Ainley, D.G., Fraser, W.R., 1991. Habitat selection by marine mammals in the
1474 marginal ice zone. *Antarctic Science* 3 (2), 181–186.
- 1475 Ribic, C.A., Ainley, D.G., Spear, L., 1992. Scale-related seabird-environmental relation-
1476 ships in Pacific equatorial waters, with reference to El Niño-Southern Oscillation
1477 events. *Marine Ecology Progress Series* 150, 183–203.

1478. Nédou, V., 1994. The diet and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet
1479 islands. *Marine Ornithology* 22, 1–192.
1480. Nothhouse, P.C., Prince, P.A., Trathan, P.N., Harfield, E.M.C., Watkins, J.L., Bone, D.C.,
1481 Murphy, E.J., White, M.G., 1998. Cephalopods and mesoscale oceanography at the
1482 Antarctic Polar Front: satellite tracked predators locate pelagic trophic interactions.
1483 *Marine Ecology Progress Series* 136, 37–50.
- 1484 Q1313 Roquet, F., Park, Y.H., Charrassin, J.-B., Radford, E., Gimet, C., 2008. This issue:
1485 Observations of the Irminger Trough Current over the Kerguelen Plateau from
1486 instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems*.
- 1487 Sabourenkov, E.N., 1991. Mesopelagic fish of the southern ocean—summary results of
1488 recent Soviet studies. Selected Scientific Papers, Scientific Committee, Conservation
1489 Antarctic Living Resources 433–457.
- 1490 Schneider, D.C., 1990. Seabirds and fronts: a brief overview. *Polar Research* 8, 17–21.
- 1491 Schneider, D.C., 1993. Scale dependent spatial dynamics: marine birds in the Bering sea.
1492 *Biological Reviews* 68, 579–598.
- 1493 Schneider, D.C., Duffy, D.C., 1985. Scale-dependent variability in seabird abundance.
1494 *Marine Ecology Progress Series* 25, 211–238.
- 1495 Schneider, D.C., Hunt Jr., C.L., 1982. Carbon flux to seabirds in waters with different
1496 mixing regimes in the southeastern Bering Sea. *Marine Biology* 67, 337–344.
- 1497 Schneider, D.C., Harrison, N.M., Hunt Jr., C.L., 1987. Variation in the occurrence of marine
1498 birds at front in the Bering Sea. *Continental Shelf Research* 5, 241–257.
- 1499 Sjö, M.M., Polovina, J.J., Blumard, R.E., Budge, R.E., Leonard, C.L., Foley, D.G., 2001.
1500 Biological enhancement at cyclonic eddies tracked with GOIS thermal imagery in
1501 Hawaiian waters. *Geophysical Research Letters* 28, 1583–1586.
- 1502 Smith, W.O., Ainley, D.G., Cattaneo-Vietti, R., 2007. Trophic interaction within the Ross
1503 Sea continental shelf ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*
1504 362, 95–111.
- 1505 Snikolov, S., Rintoul, S.R., Wiencke, B., 2008. Tracking the Polar Front South of New
1506 Zealand using penguin dive data. *Deep Sea Research* 53 (4), 591–607.
- 1507 Spear, L.B., Ballance, L.T., Ainley, D.G., 2001. Response of seabirds to thermal boundaries
1508 in the tropical Pacific: the thermocline versus the equatorial front. *Marine Ecology
1509 Progress Series* 219, 275–289.
- 1510 Stahl, J.C., 1983. Habitat d'alimentation et stratégies d'exploitation des ressources des
1511 oiseaux marins dans le secteur des îles Crozet (Terres Australes et Antarctiques
1512 Françaises). PhD Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
1513 Montpellier 130 pp.
- 1514 Stahl, J.C., Jouventin, P., Mougis, J.L., Boux, J.P., Weimerskirch, H., 1983. The foraging
1515 zones of seabirds in the Crozet Islands sector of the Southern Ocean. In: Seinfeld,
1516 W.R., Condy, P.R., Lawe, R.M. (Eds.), *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*.
1517 Springer-Verlag, Berlin, pp. 466–472.
- 1518 Ståhlstrand, J., Reid, K., Boyd, T.L., 2004. Comparing individual and spatial influences on
1519 foraging behaviour in Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazelle*). *Marine Ecology
1520 Progress Series* 275, 203–214.
- 1521 Trathan, P.N., Brandt, M.A., Murphy, E.J., 2000. Transport and structure within the
1522 Antarctic circumpolar current to the north of South Georgia. *Geophysical Research
1523 Letters* 27, 1727–1730.
- 1524 Tryan, C.L., 1997. Cetacean distribution and oceanographic features near the Kerguelen
1525 Plateau. *Geophysical Research Letters* 24, 2793–2796.
- 1526 Tryan, C.L., 1998. Ecological importance of the southern boundary of the Antarctic
1527 circumpolar current. *Nature* 392, 708–710.
- 1528 van Franeker, J.A., van den Brink, N.W., Balthmann, U.V., Poillard, R.J., de Baar, H.J.W.,
1529 Wolff, W.J., 2002. Responses of seabirds in particular pinnac (*Macropodus* sp.) to
1530 small-scale processes in the Antarctic Polar Front. *Deep Sea Research* 49,
1531 3931–3950.
- 1532 van Franeker, J.A., Balthmann, U.V., Mathot, S., 1997. Urinox fluxes to Antarctic top
1533 predators. *Deep Sea Research* 44, 435–455.
- 1534 van Oordt, G.J., Kruijt, J.H., 1953. On the pelagic distribution of some procellariiformes in
1535 the Atlantic and southern Oceans. *Bis* 25, 615–637.
- 1536 Vest, R.R., 1995. Pelagic communities of seabirds in the South Atlantic Ocean. *Bis* 1537
1538 127 (1), 1–10.
- 1539 Vest, R.R., Braun, R.M., 1984. Hydrographic fronts and marine bird distribution in
1540 Antarctic and Subantarctic waters. *Antarctic Journal of the United States* 19,
1541 165–167.
- 1542 Vest, R.R., Hunt Jr., C.L., 1991. Broad-scale density and aggregation of pelagic birds from a
1543 circumnavigation survey of the Antarctic ocean. *The Auk* 108, 790–800.
- 1544 Vest, R.R., Hunt Jr., C.L., 1982. The spatial dispersion of seabirds near the South Orkney
1545 Islands and the Weddell–Scotia confluence. *Polar Biology* 11 (8), 637–641.
- 1546 Welch, L.L., Ballance, L.T., Fiedler, P.C., 2006. Pelagic habitat of seabirds in the eastern
1547 tropical Pacific: effect of foraging ecology on habitat selection. *Marine Ecology
1548 Progress Series* 315, 279–292.
- 1549 Wahl, T.R., Ainley, D.G., Benedict, A.H., DeGange, A.R., 1989. Associations between
1550 seabirds and water masses in the Northern Pacific in summer. *Polar Biology* 103,
1551 1–11.
- 1552 Waring, G.T., Fairfield, C.P., Batham, C.M., Sano, M., 1993. Sperm whales associated with
1553 Gulf Stream features off the North-Eastern USA shelf. *Fisheries Oceanography*
1554 2 (Issue 2), 101–105.
- 1555 Waring, G.T., Sheehan, D., Wood, C., Baker, S., 2001. Characterisation of Beaked whale
1556 (Ziphiidae) and Sperm whale (*Physeter macrocephalus*) summer habitat in shelf edge
1557 and deeper waters off the Northeast US. *Marine Mammal Science* 17 (Issue 4)
1558 703–717.
- 1559 Waugh, S.M., Weimerskirch, H., Chevè, Y., Shankar, D., Prince, P.A., Sagar, P.M., 1999.
1560 Exploitation of the southern environment by two sympatric albatrosses in the
1561 Pacific Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 177, 243–254.
- 1562 Weimerskirch, H., 1998. Foraging strategies of Indian Ocean albatrosses and their
1563 relationships with fisheries. In: Gales, R., Robertson, C. (Eds.), *Albatrosses, Biology
1564 and Conservation*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, pp. 168–179.
- 1565 Weimerskirch, H., 2002. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea
1566 research* 49, 211–223.
- 1567 Weimerskirch, H., Chastel, O., Ackermann, L., Chaurand, T., Cuenot-Chaillet, F.,
1568 Hindemeyer, X., Judas, J., 1994. Alternate long and short foraging trips in pelagic
1569 seabird parents. *Animal Behaviour* 47, 472–476.
- 1570 Weimerskirch, H., Rouxnicoma, F., Radford, F., Mabile, C., Dell'Onno, C., Hipp, H.P., 2002.
1571 GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295, 1259.
- 1572 Wiencke, B., Robertson, C., 2006. Comparison of foraging strategies of incubating King
1573 penguins *Aptenodytes patagonicus* from Macquarie and Heard Islands. *Polar Biology*
1574 29, 428–438.
- 1575 Wilson, R.P., Grunfelder, D., Sykes, J., Kierpel, M.A.M., Garthe, S., Weimerskirch, H.,
1576 Schiller, Neth, C., Soutar, J.A., Bost, C.A., Pütz, J., Nel, D., 2002. Remote-sensing
1577 systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine
1578 environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 228, 241–261.
- 1579 Woehler, E.J., 1995. Consumption of Southern Ocean resources by penguins. In: Diaz, P.,
1580 Merriman, L., Reddy, P. (Eds.), *The Penguins, Ecology and Management*. Surrey Beatty
1581 and Sons, Chipping Norton, pp. 267–291.
- 1582 Woehler, E.J., 1997. Seabird abundance, biomass and prey consumption within Prydz
1583 Bay, Antarctica, 1989/91 to 1992/93. *Polar Biology* 17, 371–383.
- 1584 Woehler, E.J., Raymond, B., Watts, D.S.J., 2003. Decadal-scale seabird assemblages in
1585 Prydz Bay, East Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 251, 299–330.
- 1586 Woehler, E.J., Raymond, B., Watts, D.S.J., 2006. Convergence or divergence: where do
1587 short-tailed shearwaters forage in the Southern Ocean? *Marine Ecology Progress
1588 Series* 324, 261–270.
- 1589 Wynne-Blywards, V.C., 1935. On the habits and distribution of birds of the North
1590 Atlantic. *Proceeding Boston Society Natural History* 40, 233–346.

ANNEXE 5

**MOVEMENTS OF FORAGING KING PENGUINS
THROUGH MARINE MESOSCALE EDDIES**

Cotté, C., Park, Y.-H. ,Guinet, C.& Bost, C.-A.

Proceedings of the Royal Society B. 2007. 274 : 2385-2391

Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies

Cédric Cotté^{1,*}, Young-Hyang Park², Christophe Guinet¹
and Charles-André Bost¹

¹Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique,
79360 Villiers en Bois, France

²LOGEAN/USMF02, Département Milieux et Peuplements Aquatiques, Muséum National d'Histoire Naturelle,
43 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Despite increasing evidence that marine predators associate with mesoscale eddies, how these marine features influence foraging movements is still unclear. This study investigates the relationship of at-sea movements of king penguins to mesoscale eddies using oceanographic remote sensing and movement data from 43 individual trips over 4 years. Simultaneous satellite measurements provided information on gradients of sea surface temperature and currents associated with eddies determined from altimetry. Penguins tended to swim rapidly with currents as they travelled towards foraging zones. Swimming speed indicative of foraging occurred within mesoscale fronts and strong currents associated with eddies at the Polar Front. These results demonstrate the importance of mesoscale eddies in directing foraging efforts to allow predators to rapidly get to rich areas where high concentrations of prey are likely to be encountered. When returning to the colony to relieve the incubating partner or to feed the chick, the birds followed a direct and rapid path, seemingly ignoring currents.

Keywords: king penguin; foraging; mesoscale eddies; marine currents; fronts; oceanographic features

1. INTRODUCTION

The open ocean is a heterogeneous environment that is characterized by a variety of physical features. The complexity of this environment results in patchy production over a very broad range of scales in both space and time. Pelagic predators such as seabirds and turtles are reported to actively use particular oceanic features to travel (Weimerskirch *et al.* 2000; Luschi *et al.* 2003; Gaspar *et al.* 2006) and search efficiently for their food supply (Nevitt *et al.* 1995). Owing to the patchiness in marine resources, these mechanisms are expected to have a crucial importance on the foraging strategy of marine predators.

Although they range widely over the open ocean, predators are thought to concentrate their foraging activity according to mesoscale features such as eddies where prey biomass is likely to be elevated (Nel *et al.* 2001; Polovina *et al.* 2006; Ream *et al.* 2005). Mesoscale eddies are suspected to be of primary importance for pelagic ecosystems because they serve as centres of biological production (Strass *et al.* 2002). Recent work suggests the importance of eddies in providing foraging opportunities for flying birds (Nel *et al.* 2001; Weimerskirch *et al.* 2004) as well as for other predators such as sea turtles (Ferraro *et al.* 2004) although other uses have been reported that are life-stage dependent (Hays *et al.* 2006).

To date, no study has investigated how penguin species use this dynamic environment to travel and search for profitable patches. These diving seabirds face different environmental constraints than dynamic soaring seabirds, in that they have to deal with the high cost of swimming

when compared with the low cost of soaring and gliding (Costa 1991). As a result, their foraging range is restricted during the breeding season (Wilson 1995). King penguins (*Aptenodytes patagonicus*) are one of the major avian predators of the Southern Ocean in terms of population size and prey consumption (Wohler 1995). During the breeding season, these diving birds mainly exploit the Polar Front, where they feed on pelagic fishes (Bost *et al.* 1997; Guinet *et al.* 1997; Charassin & Bost 2001; Sokolov *et al.* 2006). The Polar Front is a productive circumpolar boundary that corresponds to the northernmost limit of the Antarctic waters (Park *et al.* 1993). As it is also a dynamic front that is characterized by the presence of many mesoscale eddies (Park *et al.* 2002; Kostianoy *et al.* 2004), the behaviour of king penguins offers an ideal opportunity to explore how a swimming predator uses mesoscale eddies to forage.

Firstly, our aim was to assess whether king penguins forage preferentially in mesoscale frontal zones defined by sea surface temperature (SST) gradients, as has been shown for other long-range marine predators (Sims & Quayle 1998). Secondly, we wanted to investigate how movement en route to the Polar Front oriented to current. Here, we examined king penguin movement patterns by investigating swimming speed and direction relative to currents associated with eddies. We predicted that penguins would swim in the same direction as current en route to foraging spots as a mechanism to reduce travel cost.

2. MATERIAL AND METHODS

(a) Datasets

King penguins nesting on Possession Island, Crozet Archipelago were fitted with platform transmitter terminals

* Author for correspondence (ccotte@cebc.cnrs.fr).

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.0775> or via <http://www.journals.royalsoc.ac.uk>.

(PTTs; model Kiwisat 101, Sirtrack Ltd., Havelock North, New Zealand) each austral summer (December to March) from 2002 to 2005. A total of 43 breeding king penguins were tracked. The transmission interval was 45 s with an on/off interval of 6 h. The on/off interval was programmed to ensure reception of uplinks during the time of the day that has previously been determined as corresponding to high penguin at-sea activity (Charrassin *et al.* 2002). To ensure that breeding was not disturbed, birds were equipped before departure to sea just after they had been relieved by their partner at the nest. The PTTs weighed 208 g, i.e. approximately 1.8% of body weight, and were hydrodynamically streamlined. They were fitted to the lower back to reduce drag, with the antennae positioned posteriorly (Bannasch *et al.* 1994). The devices were fixed to the back feathers with cyanoacrylate glue (Loctite 401) and secured with cable ties. Antenna-induced effect of satellite transmitters may have deleterious effects on the hydrodynamics of swimming (Wilson *et al.* 2004). In our study, the trip duration of brooding penguins instrumented with PTT was increased only by 9%. The meal size of penguins fitted with PTTs was not different from those of control birds (C. A. Bost 2005, personal observation). Likewise, no differences in breeding failure were reported among control and instrumented birds. Location data were analysed using ELSA software (Argos CLS, Toulouse, France) and custom-written software CROZAR. The accuracy of Argos locations depends on the number of uplinks received. The daily frequency of retained uplinks varied between 8 and 15. Therefore, almost all categories of Argos locations (A, B, 0, 1, 2 and 3, but not Z) were included in the analyses. Swimming speed was conservatively estimated by assuming a straight-line direction and a constant speed between two successive locations (Weimers 1992). As speed errors could come from Argos location inaccuracies (Hays *et al.* 2001), location errors were filtered such that locations indicating a travelling speed higher than 14 km h^{-1} were rejected. This value corresponds to the greatest swimming speed recorded in a king penguin (Kooyman & Davis 1987).

Simultaneous oceanographic data were obtained from satellite measurements. We used 9 km resolution satellite-derived SST from advanced very high resolution radiometer and moderate-resolution imaging spectroradiometer. Although both SST data are available as a daily product, the radiometer does not penetrate cloud cover. Therefore, we used weekly averages as clouds diminished. This temporal resolution was sufficient for studying mesoscale dynamics. To identify mesoscale fronts, we applied a moving window across the grid of SST values. This window permitted slope calculations within a 5×5 neighbourhood calculated by

$$\text{percent slope} = \sqrt{\left(\frac{\partial T}{\partial x}\right)^2 + \left(\frac{\partial T}{\partial y}\right)^2} \times 100, \quad (2.1)$$

where x , y and T indicate longitude; latitude; and SST values, respectively. A low-pass filter (Gaussian method on a 3×3 moving window) was then applied to the new grid of slope values to remove the high-frequency noise and thus smoothed the frontal structures. We considered the surface signature of a Polar Front to be between the 4 and 5°C isotherms (Park *et al.* 1993). Associated with this surface approximation of the Polar Front, the SST gradients reliably reveal the presence of mesoscale fronts (Kostianoy *et al.* 2004).

Weekly maps of gridded sea level anomalies (SLA) at 0.3° resolution on a Mercator projection were used for the periods

of penguin tracking. These maps were made by merging datasets from TOP, ERS-1/2, Jason and Envisat satellite altimeters (Ducoet *et al.* 2000). The SLA data were distributed by the archiving, validation and interpretation of satellite oceanographic project of the collecte, localization, satellite (CLS/Centre National d'Études Spatiales, France) for the SSALTO program. Despite possibilities of error due to differences in ground tracks and orbit repeat periods among the several altimeter instruments and to interpolation in the grid construction, merged data have the advantage of resolving mesoscale oceanic processes beyond the capability of a single instrument (Fu *et al.* 2003). Geostrophic currents (0.3° resolution) were computed from SLA as follows:

$$u = -(gf) \frac{\partial H}{\partial y} \quad \text{and} \quad (2.2)$$

$$v = (gf) \frac{\partial H}{\partial x}, \quad (2.3)$$

where $g = 980 \text{ cm s}^{-2}$; $f = 2\Omega \sin \phi$; $\Omega = 7.29 \times 10^{-5}$ radians s^{-1} ; ϕ is the latitude; and H is sea level anomaly

(b) Analyses

For each penguin trip, we identified three phases using running averages over five consecutive swimming speeds and compared these running averages with the mean swimming speed for the whole trip. In doing so, we assumed that king penguins would decrease their swimming speed to actively forage, i.e. they would decrease their horizontal (displacements) activity while they increased their vertical (diving) activity (in accordance with Bost *et al.* 1997; Pütz *et al.* 1999; Charrassin *et al.* 2002). These three phases were defined as the following. (i) The transit phase, indicating the travel between the colony and the central phase, where the running averages of swimming speeds were higher than the mean speed of the whole trip. (ii) The central phase, which began at the first episode of slowing down, where the running averages were below the mean speed. Slowing-down episodes in the central phase were frequently separated by speed-up episodes, corresponding to running averages above the overall mean speed. (iii) The return phase, where running averages of swimming speed were higher than the overall mean speed, followed the last slowing-down episode of the central phase. Penguins in incubating and chick-rearing stages were pooled for this analysis. Since slowing-down episodes of the central phase represented intense foraging activity (Bost *et al.* 1997), they were compared statistically with episodes of speeding up in the central phase and also with transit and return phases. To tie these behaviours in with oceanographic data, corresponding analyses were performed using oceanographic parameters (SST, SST gradient and currents from SLA) from measurements taken closest to the penguin's at-sea locations. Bearing deviations between penguin and underlying current directions, varying from 0° to 360° , were also investigated. A bearing deviation from 0° to 90° and from 270° to 360° signified similar directions for a penguin and the current (positive rheotaxis), while a bearing deviation from 90° to 270° corresponded to opposing directions (negative rheotaxis; Ream *et al.* 2005). Similar (0° – 90° and 270° – 360°) directions suggested that currents assisted the directional movements of the penguins whereas opposing (90° – 270°) directions suggested opposing forces. Net king penguin speed and movement are defined by parameters R_N (east–west) and

Table 1. Sea surface temperature gradients (gSST, means \pm s.e.) for all locations of the 43 king penguin trips.

trip phases	gSST ($^{\circ}\text{C}$)	U-test (versus slowing-down episodes)
transit	2.13 ± 1.28	$p < 0.001$
central		
slowing-down episodes	2.95 ± 1.80	
speed-up episodes	2.65 ± 1.61	$p = 0.023$
return	2.19 ± 1.36	$p < 0.001$

\hat{v}_N (north-south), and currents by \hat{u}_C (east-west) and \hat{v}_C (north-south), with the total vectors estimated as $\sqrt{(\hat{u}^2 + \hat{v}^2)}$. Net penguin speed was the resultant of swimming and underlying current speeds. Thus, we calculated the real swimming speed vector (in terms of amplitude and direction) of penguins by $\hat{u}_R = \hat{u}_S - \hat{u}_C$ and $\hat{v}_R = \hat{v}_S - \hat{v}_C$. We used circular statistics to estimate mean length (ML) of mean swimming and current vectors, and also direction confidence interval (CI) from bootstrap method for each phase.

3. RESULTS

(a) King penguin trips and mesoscale fronts

For all trips, penguins tended to slow down when they encountered the steepest SST gradient (table 1). Steep SST gradients are indicators of mesoscale fronts, where physical and biological processes occur. This relationship suggests that penguins were slowing down to forage at these mesoscale fronts while the rest of the trip, i.e. transit and return phases and also speed-up episodes during the central phase, tended to be associated with shallower SST gradients. These successive phases are detailed for one typical trip (figure 1) where the several slowing-down episodes were clearly associated with steeper SST gradients.

(b) King penguin movements and mesoscale currents

Frequencies of estimated mesoscale current directions in the whole area, defined by tracking bird ranges, show a slight northeastward direction during the transit and return phases (between Crozet Island and the Polar Front), and a slight westward direction during the central phase (within the Polar Front; figure 2). The mesoscale current situation is highly changing due to eddies, variable in both time and amplitude. Currents encountered along the tracks were significantly stronger during slowing-down episodes than during the rest of trip (table 2). Bearing deviations during the transit phase indicate that birds tended to swim in a similar direction as the current (bird direction, CI = 170° – 178° , ML = 0.52; current direction, CI = 174° – 185° , ML = 0.33; 0° and 180° being north and south direction, respectively; Watson test $U^2 = 0.21$, $p > 0.1$; table 3 and figure 3). This trend disappeared during slowing-down episodes characteristic of the central phase, where birds had no preferred direction (bird direction, CI = 169° – 214° , ML = 0.09), and suggesting that birds no longer swam with the current (CI = 128° – 150° , ML = 0.16). Speed-up episodes of the central phase, where penguins left a foraging place to another one, indicate

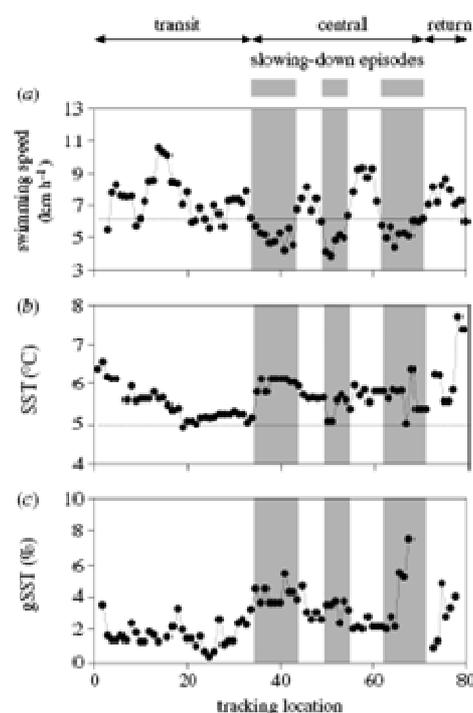


Figure 1. Parameters for a king penguin track with (a) penguin swimming speed from running average over five positions (horizontal line indicates the mean speed for the whole trip), (b) sea surface temperature, SST (horizontal line indicates northern limit of the Polar Front) and (c) sea surface temperature gradients (gSST). Grey bars indicate slowing-down episodes during the central phase, defined as swimming speeds below the mean. Slowing-down episodes correspond to bouts of intense foraging (Bost et al. 1997).

that birds tended to swim with currents as in the transit phase (bird direction, CI = 170° – 189° , ML = 0.4; current direction, CI = 157° – 199° , ML = 0.17; $U^2 = 0.07$, $p > 0.1$). During the return phase, penguins tended to swim against the current (bird direction, CI = 345° – 353° , ML = 0.51; current direction, CI = 144° – 172° , ML = 0.14; $U^2 = 0.47$, $p < 0.001$). Currents speeds were at least one order of magnitude lower than penguin swimming speeds, suggesting that they could easily swim against the current (table 2). Swimming speeds during the transit phase and speed-up episodes of the central phase were similar, while they were faster on average during the return phase.

Figure 4 illustrates penguin movements in relation to currents. These journeys of three different seabirds corresponded to a situation where an eddy remained static for at least one month. The birds exhibited similar trip patterns in response to a similar mesoscale pattern of marine circulation: southward transits and northward returns were in straight lines between the colony and an eddy while once at the edge of this anticyclonic eddy the three trips were clockwise, i.e. in a similar direction as the prevailing current.

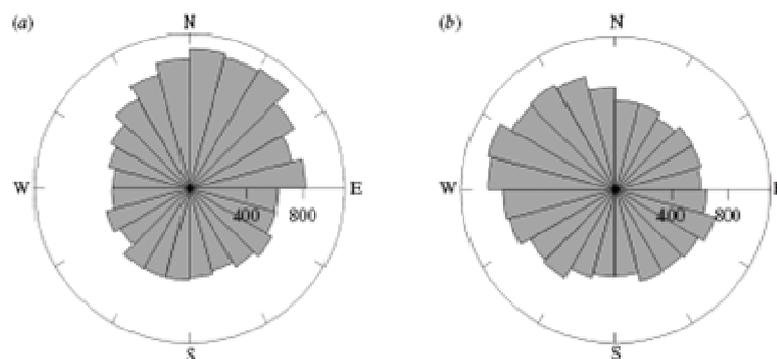


Figure 2. Frequencies of directions of marine currents, estimated from satellite altimetry, in the areas prospected by king penguins (a) during transit and return phases and (b) during the central phase. Limits of the areas are defined by tracking bird ranges.

4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

There is increasing evidence that a wide variety of marine vertebrates aggregate in association with mesoscale eddies (e.g. Nel *et al.* 2001). However, very few studies go further than documenting an empirical association. Because eddies are characterized by strong gradients in water mass properties, especially SST gradients in the Polar Front (Kostianoy *et al.* 2004), it is relevant to assess quantitative associations between penguin activity (travelling and foraging) and such gradients (SST gradients and currents). Our analysis suggests that penguin swimming behaviour relative to the current changes at mesoscale fronts, where penguins are known to increase their diving activity and food intake (Bost *et al.* 1997; Charassin & Bost 2001). The changes were especially marked at the periphery of eddies, suggesting that the foraging activity occurred more at the edge of eddies than the centre (Nel *et al.* 2001; Weimerskirch *et al.* 2004; Polovina *et al.* 2006). Besides the broad strategy of king penguins to go to the Polar Front, these results confirm the importance of considering the influence of finer-scale physical parameters. In particular, frontal meanders of the Polar Front created by eddies give rise to mesoscale convergence and divergence. These features can concentrate zooplankton and micronekton (Pakhomov & Fronemann 2000), preyed upon by fish such as myctophids, which opportunistically forage on mesozooplankton (Pakhomov *et al.* 1996) and presumably attract king penguins as well as other upper-trophic predators (Hyrenbach *et al.* 2006). Eddy structures are beneficial to predators. Upwelling occurs at the centre, whereas convergence (horizontal concentration of productivity and prey) occurs at the edge of cyclonic (cold-core) eddy. The edge of anticyclonic (warm-core) eddy presents an elevation of water masses, leading to a more accessible concentration of prey at shallow depths (Polovina *et al.* 2006). Several foraging predators including penguins have been shown to forage in association with thermoclines, strong physical discontinuities that concentrate potential prey items (Charassin & Bost 2001). Were thermoclines to occur at shallower depths, this would be beneficial to penguins since shallower dives would be required for prey capture. Despite their ephemeral nature, these mesoscale fronts may provide useful feeding grounds for top predators, particularly in pelagic systems where prey patches are overdispersed (Nel *et al.* 2001; Weimerskirch 2007). Furthermore, these

mesoscale features are relatively common within the Polar Front and may be particularly important for predators such as king penguins, which are not able to cover vast distance during the constraints of the breeding season. Although transitory eddies and associated ephemeral fronts dominate the Polar Front, some marked static physical features can nevertheless occur. Since birds tend to travel to similar locations to forage, even over vast distances, persisting eddies may be ecologically relevant. These longer term productive features are likely to constitute favourable and above all predictable feeding grounds for highly constrained predators like penguins. Persisting eddies can have their own production and food chain development in contrast to usual transitory features that simply aggregate planktonic organisms (Palacios *et al.* 2006).

Recently, studies on marine predator movements have particularly emphasized the mechanical influence of currents with respect to their deflecting action, forcing animals to drift away from the most suitable route (Gaspar *et al.* 2006; Girard *et al.* 2006). Turtles were thus reported to be 'caught' by the circulation, concentrating their activity on swimming vertically rather than horizontally to forage (Luschi *et al.* 2003). While these findings concerned predators with a swimming speed of the same order of magnitude as the current speed, our results are focusing on a situation where penguin movements are substantially faster than the ambient currents (by a factor of 10 at least). In this situation, the predator movements are indeed less impacted by the deflecting action of currents. This important difference was due to the following reasons. Firstly, their trips under breeding constraints were made with a sustained swimming speed comparable with breeding Antarctic fur seals ($1\text{--}8\text{ km h}^{-1}$ from Boyd *et al.* 1995) and higher than most long-range foraging predators such as turtles ($0.7\text{--}3.5\text{ km h}^{-1}$ from Luschi *et al.* 1998; Polovina *et al.* 2004; Ferraroli *et al.* 2004, 2006; Girard *et al.* 2006), tuna (approx. 1.5 km h^{-1} from Block *et al.* 1998) and non-breeding seals ($0.3\text{--}2.2\text{ km h}^{-1}$ from Ream *et al.* 2005; Austin *et al.* 2006). Secondly, the currents in the Polar Frontal zone are weaker than that in northern fronts that constitute the major portion of the antarctic circumpolar current (Park *et al.* 2002) and also weaker than that in most regions where animal movements have been studied (Luschi *et al.* 2003; Ferraroli *et al.* 2004; Polovina *et al.* 2006).

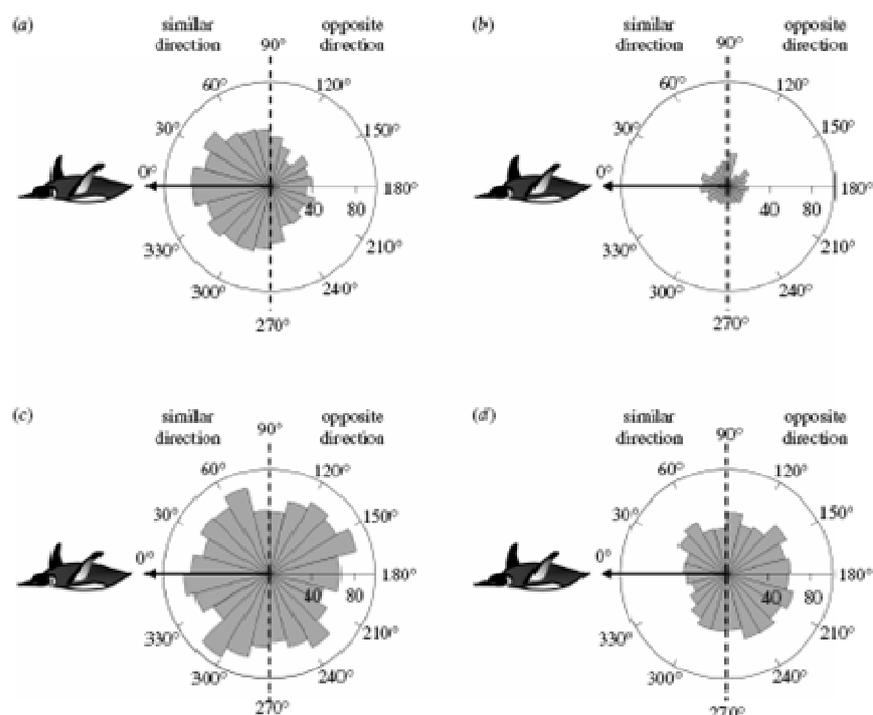


Figure 3. Frequencies of bearing deviations between penguin and underlying current direction for all locations of the 43 king penguin trips during (a) transit phase, (b) speed-up and (c) slowing-down episodes of the central phase and (d) return phase. Arrows indicate the referential swimming direction of penguins and the dotted lines separate similar (270° – 90°) and opposing (90° – 270°) directions.

Table 2. Means \pm s.e. of penguin swimming and underlying current speeds for all locations of the 43 king penguin trips.

trip phases	swimming speed (km h^{-1})	U-test (versus slowing-down episodes)	current speed (km h^{-1})	U-test (versus slowing-down episodes)
transit	5.8 ± 4.0	$p < 0.001$	0.25 ± 0.14	$p < 0.001$
central				
slowing-down episodes	3.9 ± 3.6		0.31 ± 0.18	
speed-up episodes	5.7 ± 4.1	$p < 0.001$	0.25 ± 0.13	$p < 0.001$
return	6.4 ± 4.8	$p < 0.001$	0.24 ± 0.14	$p < 0.001$

Despite penguin swimming speed substantially greater than current speed, our study shows that king penguins shifted their movement behaviour in relation to currents through the distinct phases of their trips. Importantly, penguin movements appeared to be related to currents as they commute from the colony to foraging places, but are unrelated during actual foraging. Our results support the hypothesis, also suggested for turtles, that penguins may take advantage of current flow to increase their speed without increasing energy cost (Hays *et al.* 1999). Breeding penguins leave the colony after several weeks of fasting and they have to rapidly rebuild their own energetic reserves before stocking food for their offspring during chick rearing (Kooyma *et al.* 1992). Once penguins slowed down to forage, swimming direction no longer correlates with current direction, despite stronger currents at the periphery of eddies. This behavioural shift is probably due to the

Table 3. Trip proportion presenting similar penguin–current directions (i.e. bearing deviation between 270° and 90°) from the mean bearing deviation per phase for each of the 43 king penguin trips.

trip phases	penguin–current similar directions (%)
transit	74
central	
slowing-down episodes	53
speed-up episodes	63
return	39

increase in foraging effort (Bost *et al.* 1997; Charassin & Bost 2001), and also due to the optimal exploitation of the mesoscale fronts until the benefit from staying in this area either drops below some threshold or they replenish their

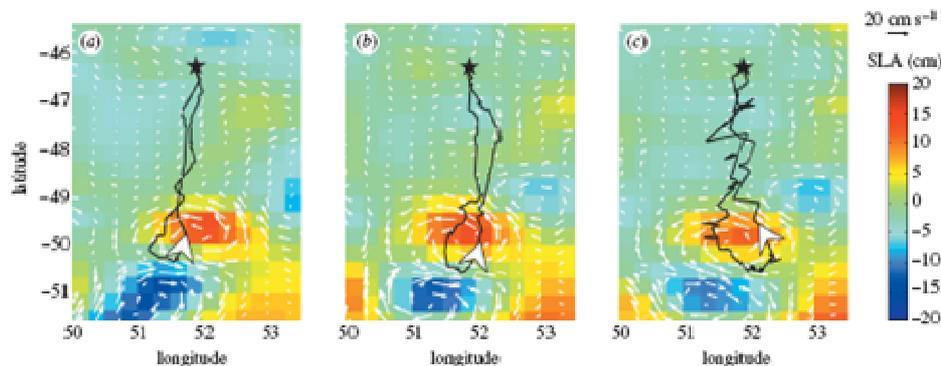


Figure 4. SLA and geostrophic currents with successive tracks from three different penguins (a) first, 28 January 2004 to 10 February 2004 (b) second, 2 February 2004 to 24 February 2004 and (c) third, 11 February 2004 to 25 February 2004. The star indicates the position of Crozet Archipelago. Arrows give trip directions.

reserves. During the return phase, where diving rate and food intake decrease drastically (Bost *et al.* 1997; Charrassin *et al.* 2002), penguins came back rapidly to the colony owing to the breeding constraints, i.e. partner relieve on egg or chick, or chick feeding, effectively swimming up stream to do so. Since they used mainly southward currents while travelling towards the Polar Front, the penguins had to face these currents when they came back, which explain the higher proportion of opposing currents encountered during the return.

Mesoscale eddies are thus suggested to be particularly important for king penguin through (i) the creation of mesoscale fronts that are potential feeding grounds in the vicinity of the Polar Front and (ii) providing king penguins with either a faster means of reaching their goal or a directional cue to get there. By contrast to relatively slow marine turtles, affected by the drifting action of strong currents (Gaspar *et al.* 2006; Girard *et al.* 2006), faster penguins highly constrained in space and time may take advantage of these currents as an aid to progress rapidly to favourable fronts associated with the mesoscale eddy activity. Despite certain technical limitations on the availability of physical measurements from the surface (e.g. cloudiness), remote sensing provides undoubtedly valuable information on the relationship between at-sea animal activity and its environment. Furthermore, mechanistic studies are still required to better understand the causal biophysical interaction and the link between lower and upper trophic system constituents that take place at these mesoscale eddies (Hyrenbach *et al.* 2006). The present study provides new insights into the influence of eddy activity on the behaviour of marine predators, particularly in high latitudes. It highlights the role that mesoscale features play in marine ecosystems as well as the lack of information on mechanisms driving the biological production and prey aggregation associated with these features. Further studies will examine diving and feeding activity associated with eddies during king penguin foraging trips. In this mesoscale context, the role of foraging experience through tracking successive trips of the same birds should be especially promising.

This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute (IPEV). We thank P.-M. Theveny for helping with data analysis and L. G. Hasley, H. Weimerkirch,

J.-B. Charrassin, Y. Cherel and D. Pinaud for their helpful comments on an earlier version of the manuscript. Special thanks to A. Pape for his help with the English. This study was carried out in the framework of GICC and REMIGE (ANR 2005 Biodiv-11) programs. The IPEV and the TAAF provided financial and logistical support. We thank Gabrielle Nevitt and two anonymous referees for their suggestive and helpful comments that substantially improve the manuscript.

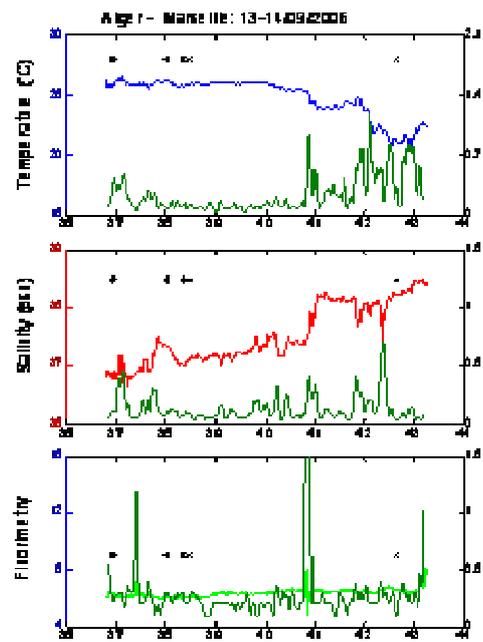
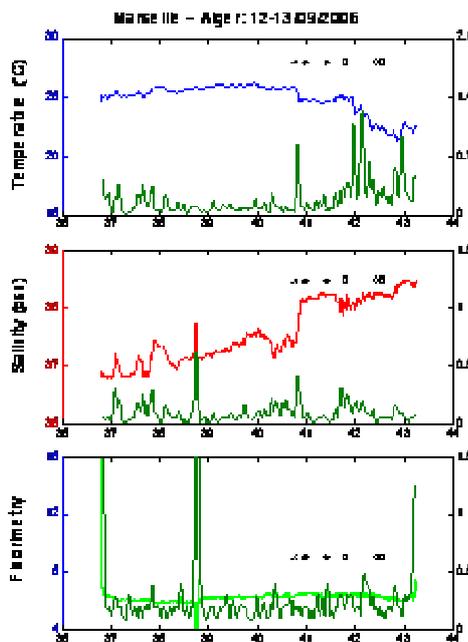
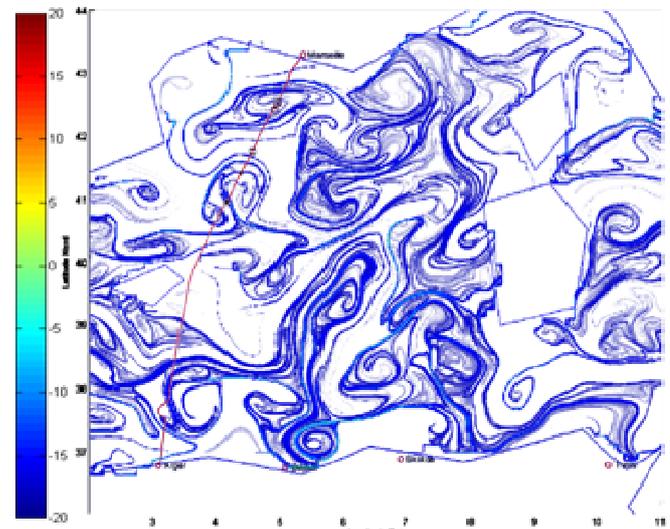
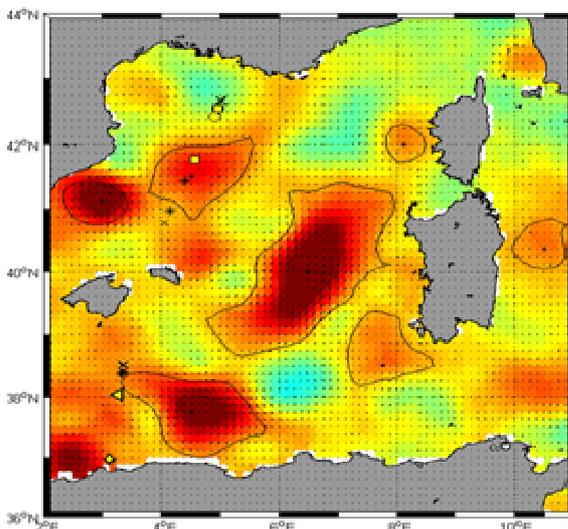
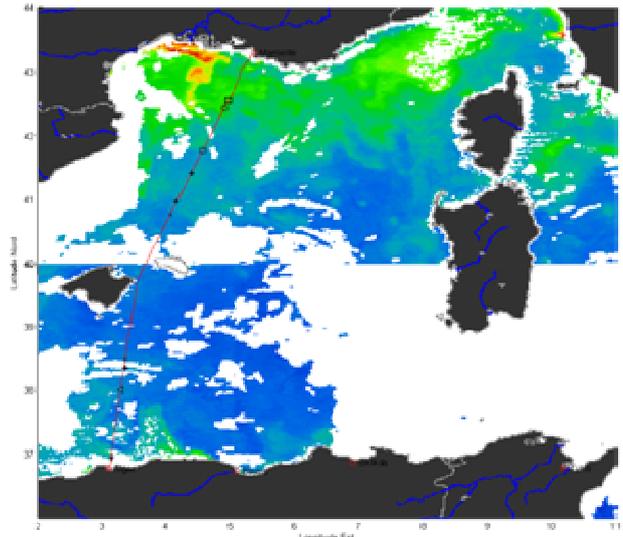
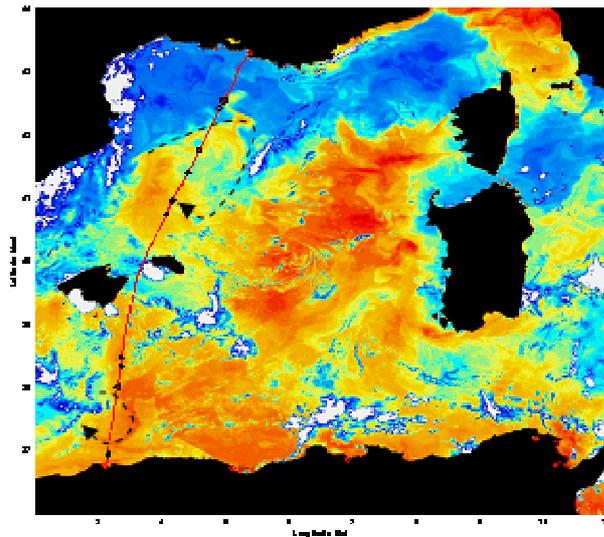
REFERENCES

- Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I. & Iverson, S. J. 2006 Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology* 87, 3095–3108. (doi:10.1890/0012-9658(2006)87[3095:LMDAHT]2.0.CO;2)
- Bannasch, R., Wilson, R. P. & Culik, B. 1994 Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *J. Exp. Biol.* 194, 83–96.
- Block, B. A., Dewar, H., Farwell, C. & Prince, E. D. 1998 A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 95, 9384–9389. (doi:10.1073/pnas.95.16.9384)
- Bost, C. A. *et al.* 1997 Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 150, 21–33.
- Boyd, I. L., Reid, K. & Bevan, R. M. 1995 Swimming speed and allocation of time during the dive cycle in Antarctic fur seals. *Anim. Behav.* 50, 769–784. (doi:10.1016/0003-3472(95)80137-5)
- Charrassin, J. B. & Bost, C. A. 2001 Utilization of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 221, 285–297.
- Charrassin, J. B., Le Maho, Y. & Bost, C. A. 2002 Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Apelodytes patagonica*). *Mar. Biol.* 141, 581–589. (doi:10.1007/s00227-002-0843-4)
- Costa, D. P. 1991 Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *Am. Zool.* 31, 11–130.
- Ducci, N., Le Traon, P. Y. & Reverdin, G. 2000 Global high resolution mapping of ocean circulation from TOPEX/Poseidon and ERS-1/2. *J. Geophys. Res.* 105, 19 477–19 498. (doi:10.1029/2000JC900063)
- Ferraro, S., Georges, J. Y., Gaspar, P. & Le Maho, Y. 2004 Endangered species: where leatherback turtles meet fisheries. *Nature* 429, 521–522. (doi:10.1038/429521a)
- Fu, L.-L., Stammer, D., Leben, R. R. & Chelton, D. B. 2003 Improved spatial resolution of ocean surface topography

- from the T/P-Jason-1 altimeter mission. *BOS Trans. Am. Geophys. Union* 84, 241. (doi:10.1029/2003EO260002)
- Gaspar, P., Georges, J. Y., Fossate, S., Lenoble, A., Ferraro, S. & Le Maho, Y. 2006 Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proc. R. Soc. B* 273, 2697–2702. (doi:10.1098/rspb.2006.3623)
- Girard, C., Sudre, J., Benhamou, S., Roos, D. & Luschi, P. 2006 Herring in green turtles *Chelonia mydas*: oceanic currents act as a constraint rather than as an information source. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322, 281–289.
- Guinet, C., Koudil, M., Bost, C. A., Durbec, J. P., Georges, J. Y., Mouchot, M. C. & Jouventin, P. 1997 Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 150, 11–20.
- Hays, G. C., Luschi, P., Papi, F., del Seppia, C. & Marsh, R. 1999 Changes in behaviour during the interesting period and postesting migration for Ascension Island green turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 180, 263–273.
- Hays, G. C., Åkesson, S., Godley, B. J., Luschi, P. & Santidrian, P. 2001 The implications of location accuracy for the interpretation of satellite tracking data. *Anim. Behav.* 61, 1035–1040. (doi:10.1006/anbe.2001.1685)
- Hays, G. C., Hobson, V. J., Metcalfe, J. D., Righton, D. & Sims, D. W. 2006 Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology* 87, 2647–2656. (doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2647:FFMOLT]2.0.CO;2)
- Hyrenbach, K. D., Veit, R. R., Weimerskirch, H. & Hunt Jr, G. L. 2006 Seabird associations with mesoscale eddies: the subtropical Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 324, 271–279.
- Kooyman, G. L. & Davis, R. W. 1987 Diving behavior and performance, with special reference to penguins. In *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems* (ed. J. P. Crocoll), pp. 63–75. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Kooyman, G. L., Chere, Y., Le Maho, Y., Crocoll, J. P., Thorson, P. H., Ridous, V. & Kooyman, C. A. 1992 Diving behaviour and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecol. Monogr.* 62, 143–163. (doi:10.2307/2937173)
- Kostianoy, A. G., Ginzburg, A. I., Frankignoulle, M. & Dellile, B. 2004 Fronts in the Southern Indian Ocean as inferred from satellite sea surface temperature data. *J. Mar. Syst.* 45, 55–73. (doi:10.1016/j.jmarsys.2003.09.004)
- Luschi, P., Hays, G. C., del Seppia, C., Marsh, R. & Papi, F. 1998 The navigational feats of green turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proc. R. Soc. B* 265, 2279–2284. (doi:10.1098/rspb.1998.0571)
- Luschi, P., Sale, A., Mancucci, R., Hughes, G. R., Lutjeharms, J. R. E. & Papi, F. 2003 Current transport of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. *Proc. R. Soc. B* 270 (Suppl.), 129–132. (doi:10.1098/rsbl.2003.0036)
- Nel, D. C., Lutjeharms, J. R. E., Pakhomov, E. A., Amorge, I. J., Ryan, P. G. & Klages, N. T. W. 2001 Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysoloma* in the Southern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 217, 15–26.
- Nevin, G. A., Veit, R. R. & Kareiva, P. 1995 Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic Procellariiform seabirds. *Nature* 376, 680–682. (doi:10.1038/376680a0)
- Pakhomov, E. A. & Fronemann, P. W. 2000 Composition and spatial variability of macrozooplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral summer 1997. *Polar Biol.* 23, 410–419. (doi:10.1007/s003000050462)
- Pakhomov, E. A., Perissinotto, R. & McQuaid, C. D. 1996 Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134, 1–14.
- Palacios, D. M., Bograd, S. J., Foley, D. G. & Schwing, F. B. 2006 Oceanographic characteristics of biological hot spots in the North Pacific: a remote sensing perspective. *Deep Sea Res. II* 53, 250–269. (doi:10.1016/j.dsr2.2006.03.004)
- Park, Y. H., Gambèroni, L. & Charriaud, E. 1993 Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *J. Geophys. Res.* 98, 12 361–12 385.
- Park, Y. H., Pollard, R. T., Read, J. F. & Lebourcier, V. 2002 A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. *Deep Sea Res. II* 49, 1823–1842. (doi:10.1016/S0967-0645(02)00014-0)
- Polovina, J. J., Balazs, G. H., Howell, E. A., Parker, D. M., Seki, M. P. & Dutton, M. P. 2004 Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 13, 36–51. (doi:10.1046/j.1365-2419.2003.00270.x)
- Polovina, J. J., Uchida, I., Balazs, G. H., Howell, E. A., Parker, D. M. & Dutton, M. P. 2006 The Kuroshio extension bifurcation region: a pelagic hotspot for juvenile loggerhead sea turtles. *Deep Sea Res. II* 53, 326–339. (doi:10.1016/j.dsr2.2006.01.006)
- Pütz, K., Ropert-Coudert, Y., Charrassin, J. B. & Wilson, R. P. 1999 Foraging areas of King penguins *Aptenodytes patagonicus* breeding at Possession Island, southern Indian Ocean. *Mar. Ornithol.* 27, 77–84.
- Ream, R. R., Sterling, J. T. & Loughlin, T. R. 2005 Oceanographic features related to northern fur seal migratory movements. *Deep Sea Res. II* 52, 823–843. (doi:10.1016/j.dsr2.2004.12.021)
- Sims, D. W. & Quayle, V. A. 1998 Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* 393, 460–464. (doi:10.1038/30959)
- Sokolov, S., Rintoul, S. R. & Wiercke, B. 2006 Tracking the Polar Front south of New Zealand using penguin dive data. *Deep Sea Res. I* 53, 591–607. (doi:10.1016/j.dsr.2005.12.012)
- Straas, V. H., Naveira Garabato, A. C., Pollard, R. T., Fischer, H. L., Hense, I., Allen, J. T., Read, J. F., Leach, H. & Smetacek, V. 2002 Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. II* 49, 3735–3769. (doi:10.1016/S0967-0645(02)00109-1)
- Weavers, B. W. 1992 Seasonal foraging ranges and travels at sea of little blue penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. *Emu* 91, 302–307.
- Weimerskirch, H. 2007 Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res. II* 54, 211–223. (doi:10.1016/j.dsr2.2006.11.013)
- Weimerskirch, H., Guionnet, T., Martin, J., Shaffer, S. A. & Costa, D. P. 2000 Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc. R. Soc. B* 267, 1869–1874. (doi:10.1098/rspb.2000.1223)
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jacquemet, S., Potier, M. & Marsac, D. P. 2004 Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 275, 297–308.
- Wilson, R. P. 1995 Foraging ecology. In *The penguin* (ed. T. D. Williams), pp. 81–106. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Wilson, R. P., Kreye, J. M., Lucke, K. & Urquhart, H. 2004 Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *J. Exp. Biol.* 207, 2649–2662. (doi:10.1242/jeb.01067)
- Woehler, E. J. 1995 Consumption of Southern Ocean resources by penguins. In *The penguin, ecology and management* (eds P. Dann, I. Norman & P. Rolly), pp. 267–291. Chipping Norton, UK: Surrey Beatty and Sons.

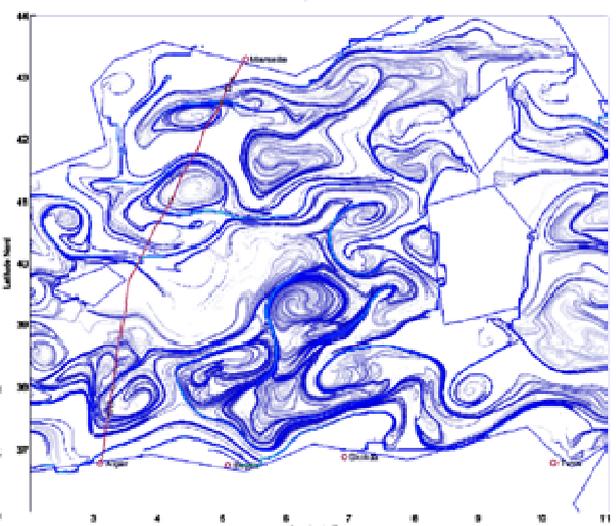
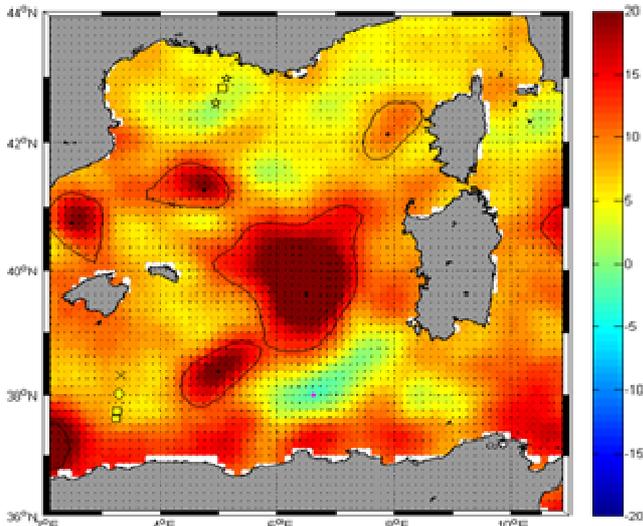
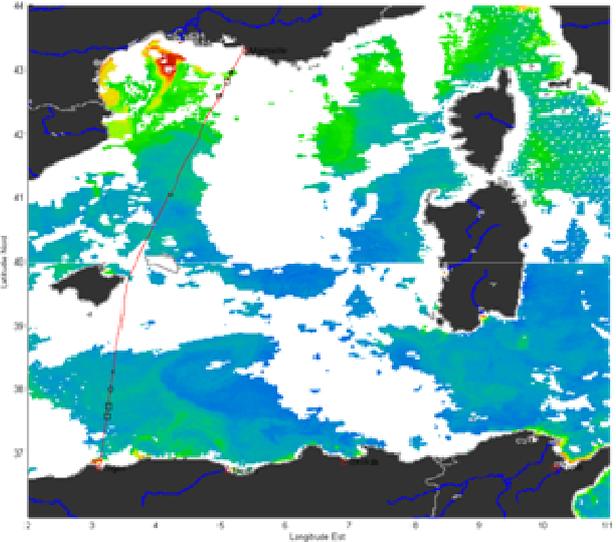
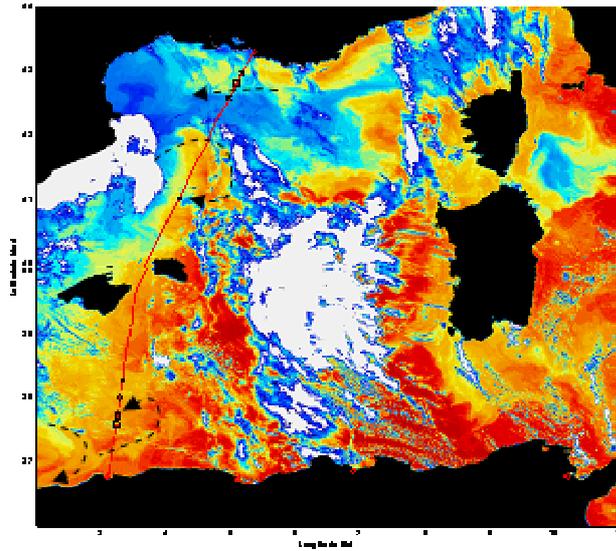
ANNEXE 6

Observations, profils et images obtenus lors des 18 traversées effectuées entre le
12/09/2006 et le 27/07/2007

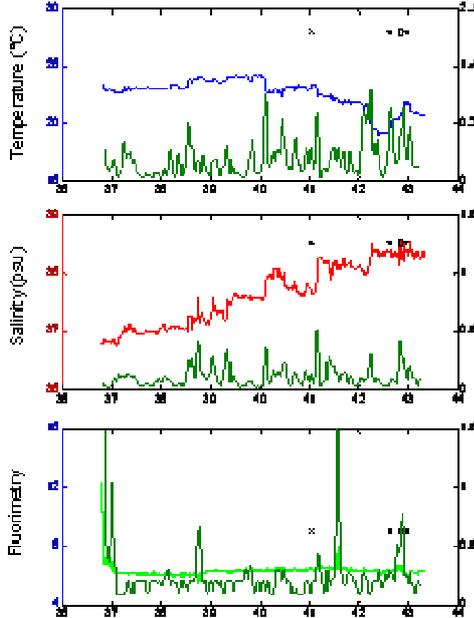


○Bp □Sc ◇Dd *D ☆Pm ◁Gm ▷Gg

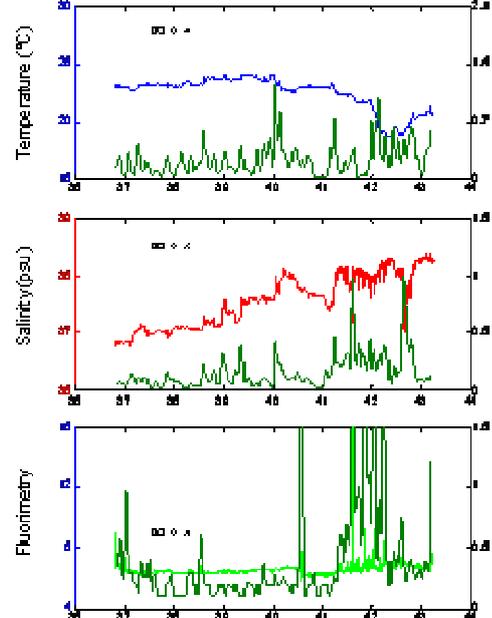
Traversée du 12-14/9/2006



Marseille – Alger: 10-11/10/2006

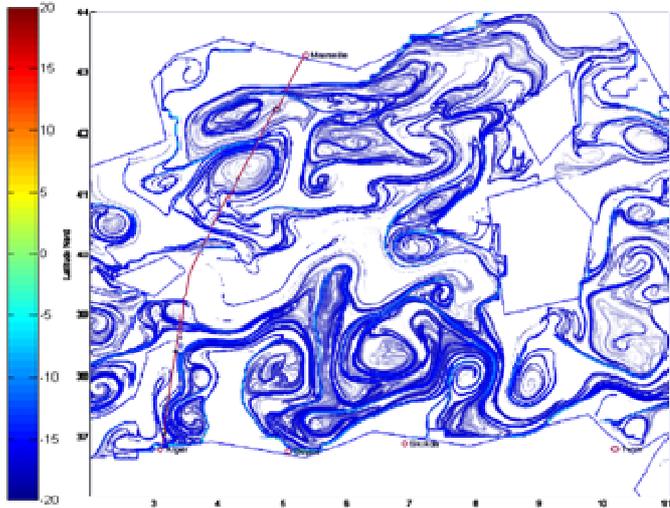
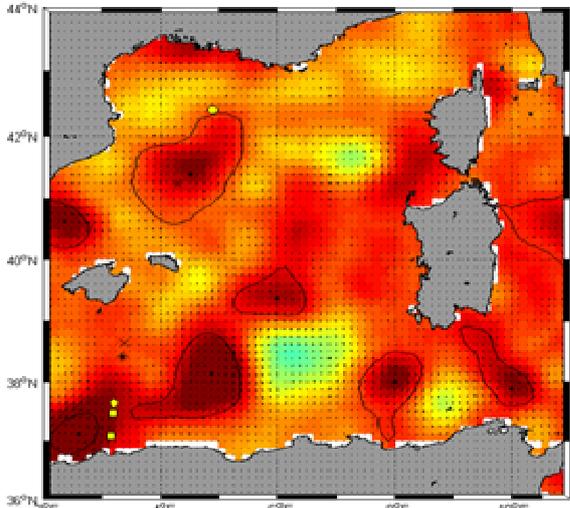
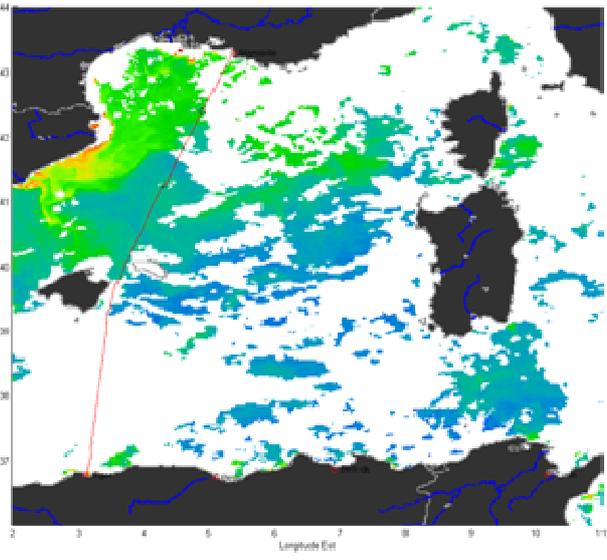
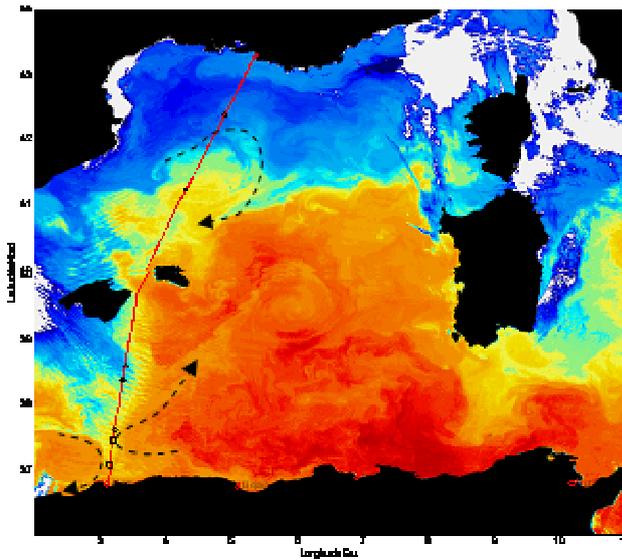


Alger – Marseille: 11-12/10/2006



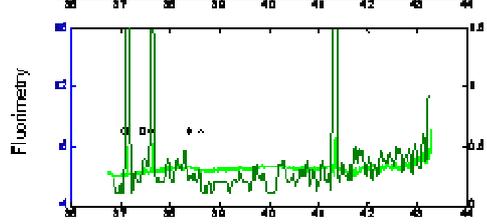
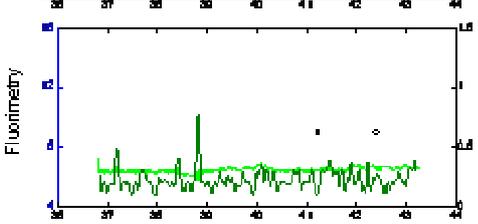
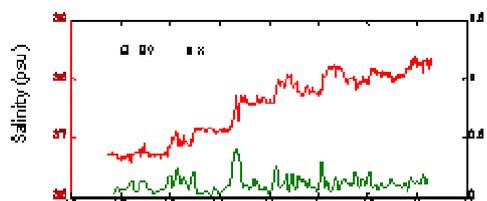
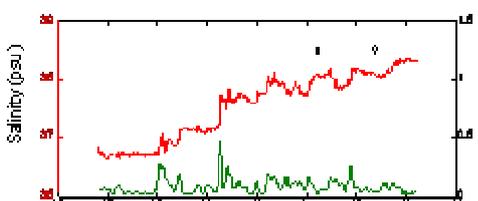
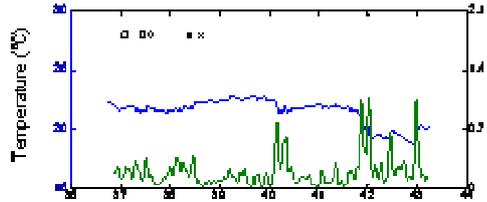
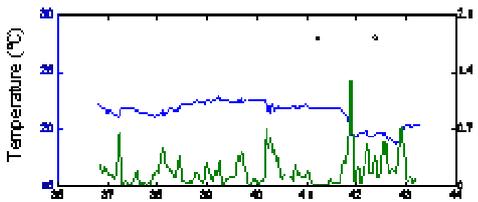
○ Bp □ Sc ◇ Dd * D ☆ Pm ◁ Gm ▷ Gg

Traversée du 10-12/10/2006



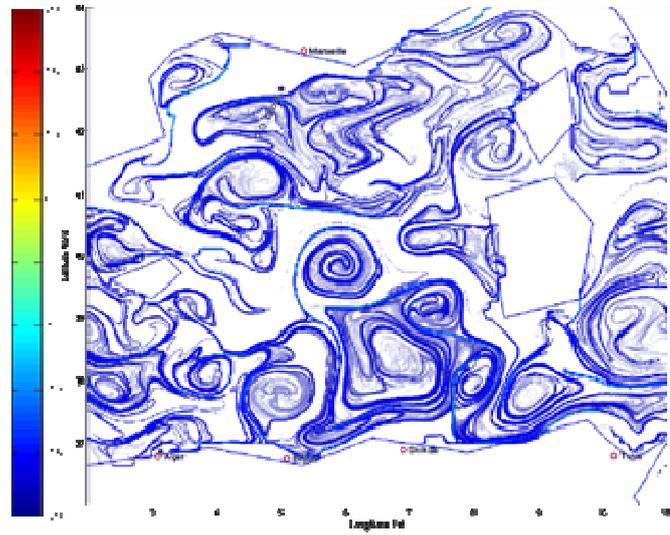
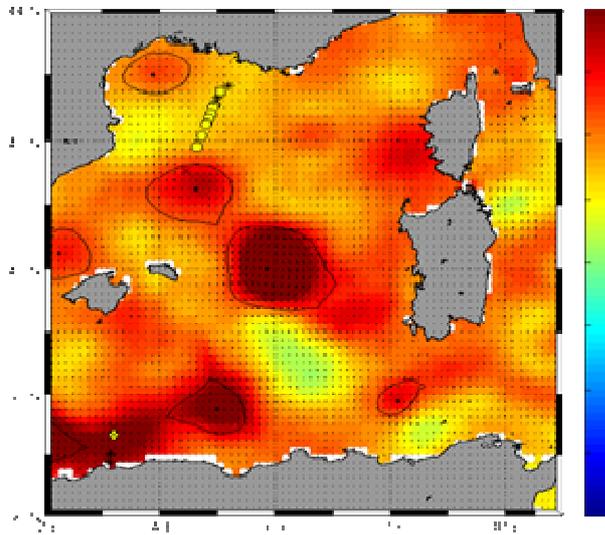
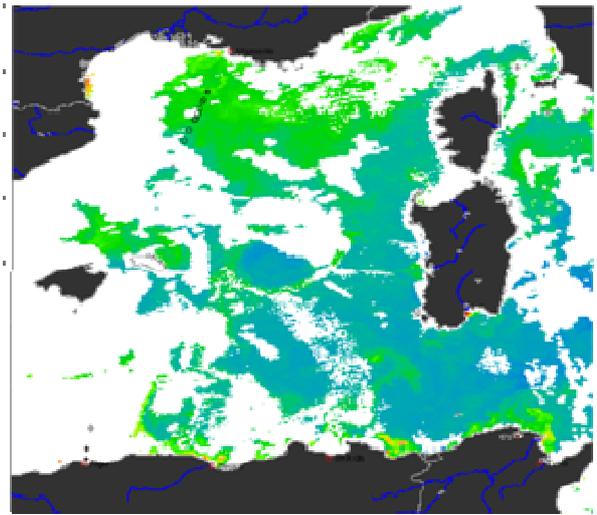
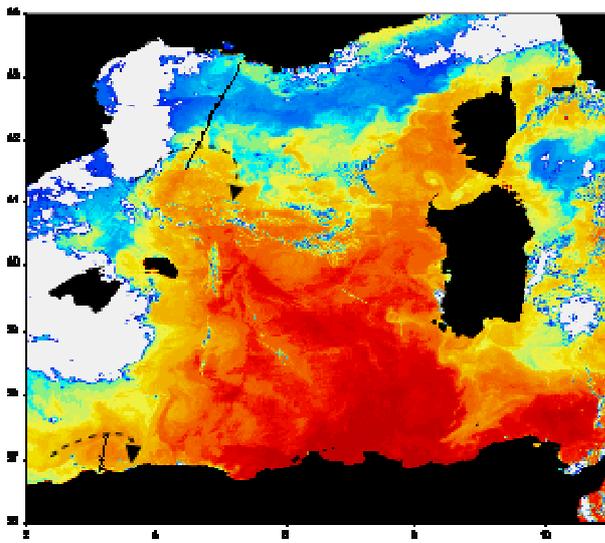
Marseille – Alger: 24-25/10/2006

Alger – Marseille: 25-26/10/2006

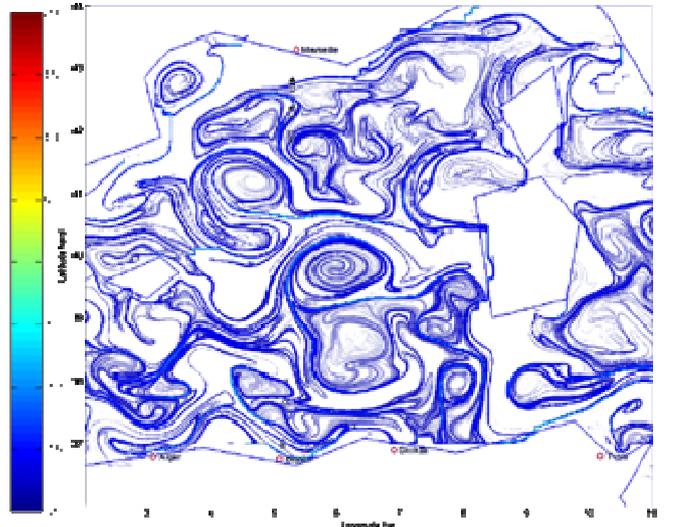
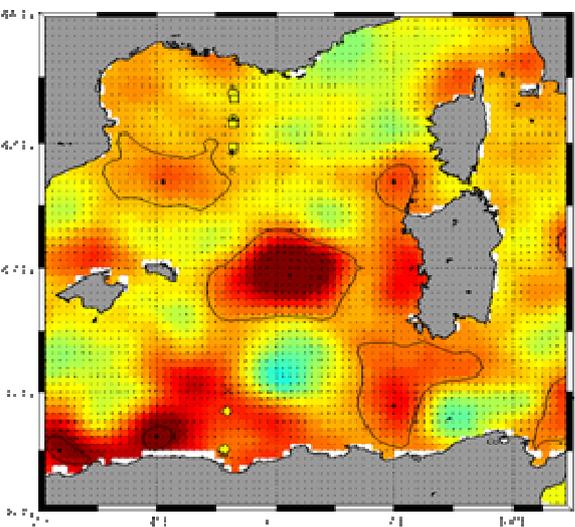
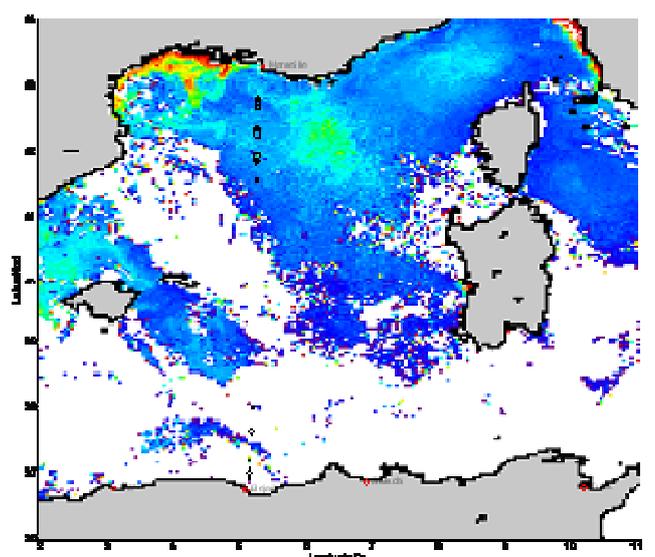
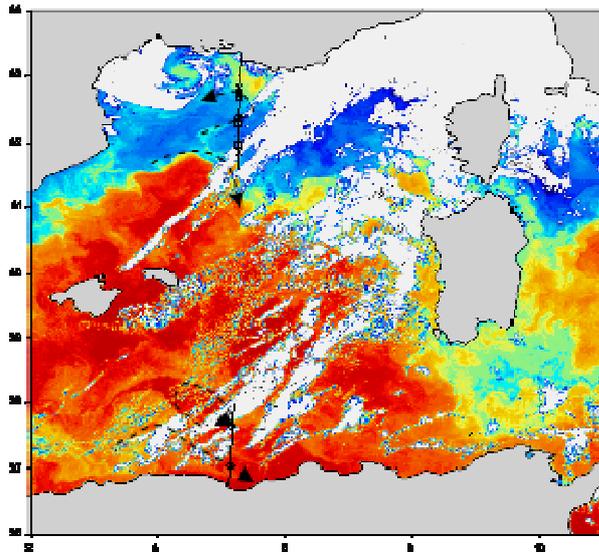


○ Ep □ Sc ◇ Dd * D ☆ Pm ◁ Gm ▷ Gg

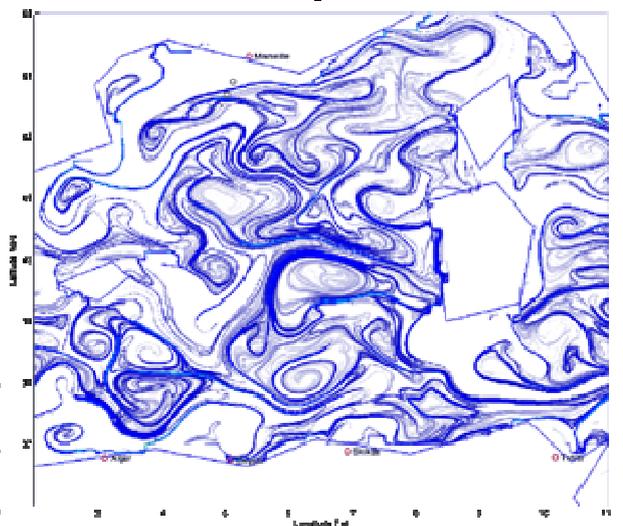
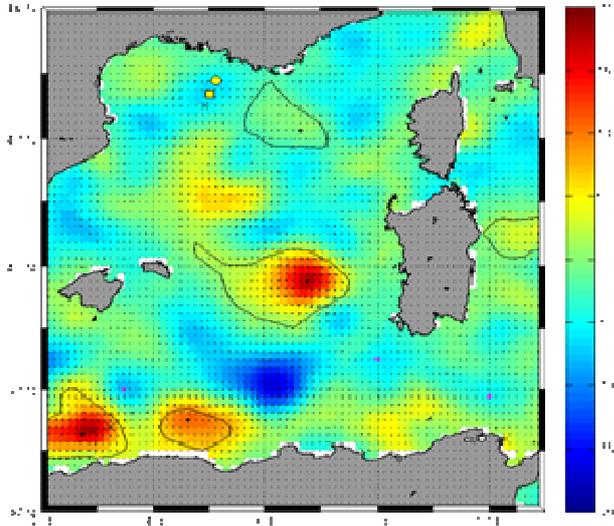
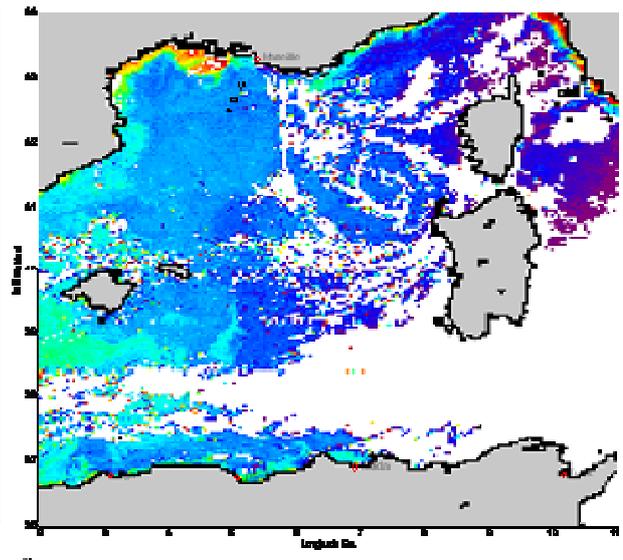
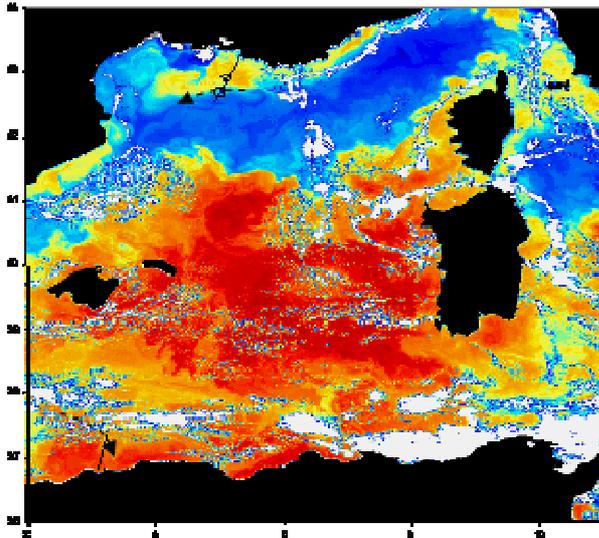
Traversée du 24-26/10/2006



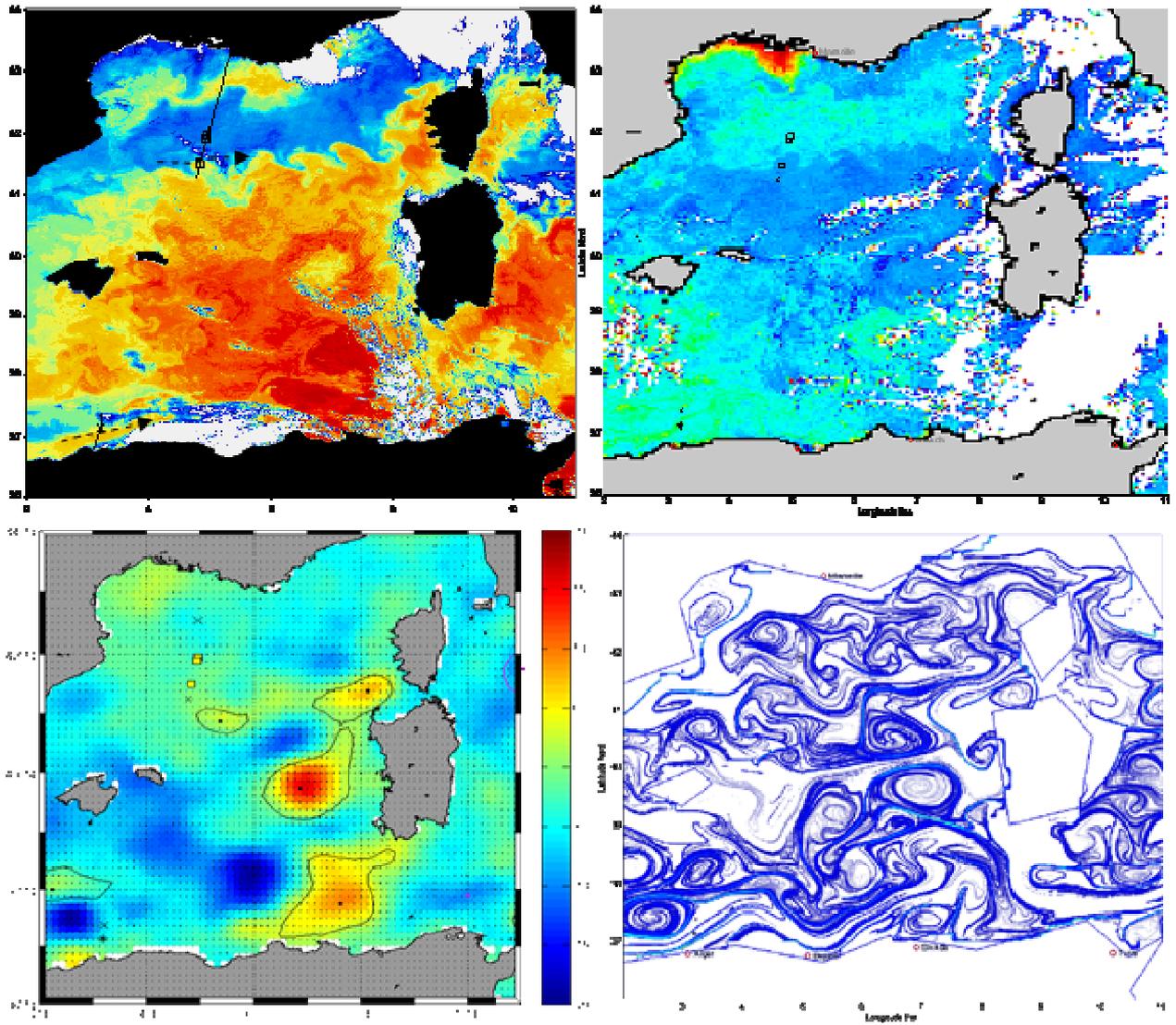
Traversée du 7-9/11/2006



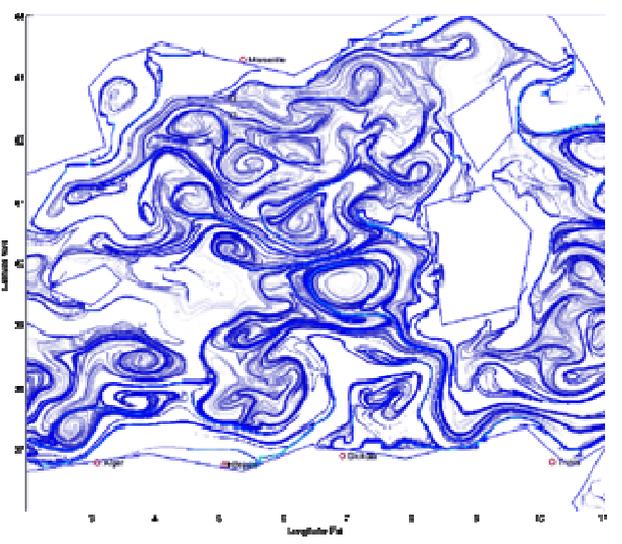
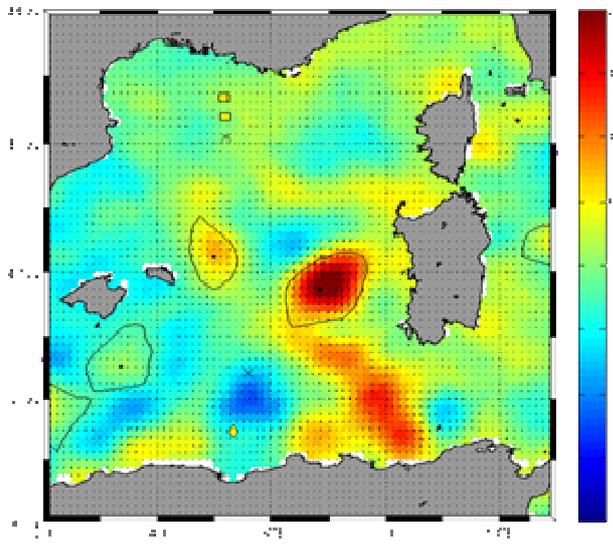
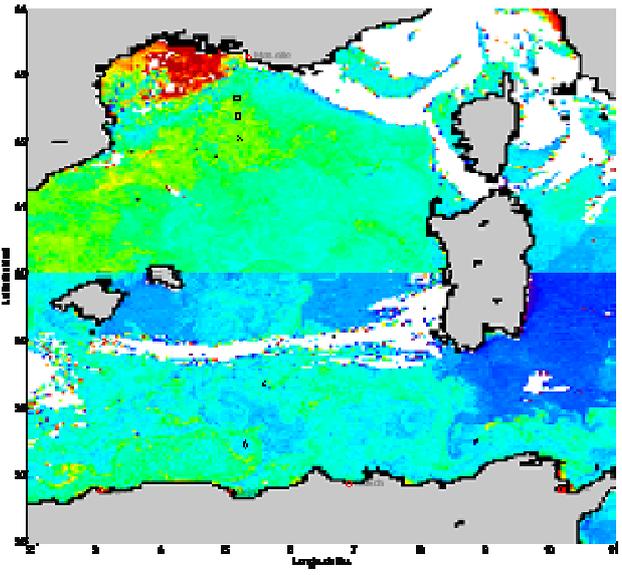
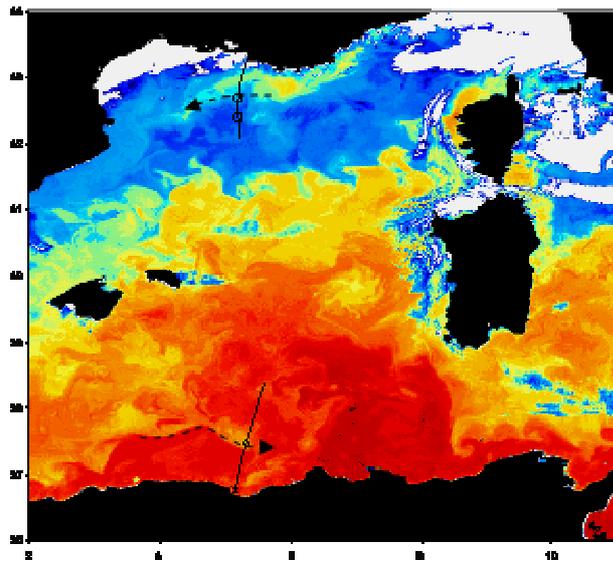
Traversée du 23-25/11/2006



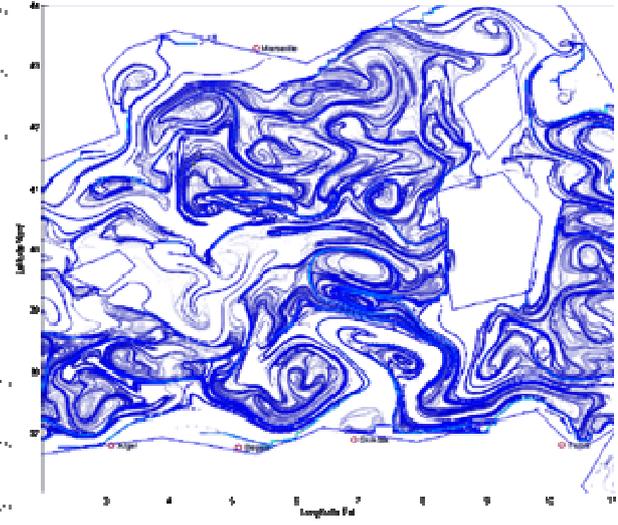
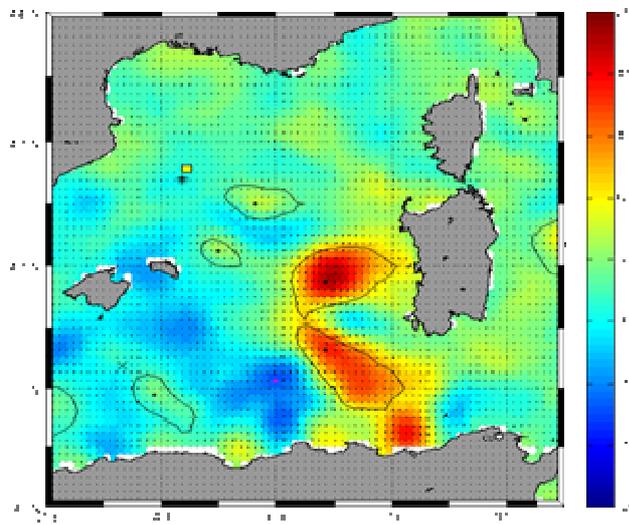
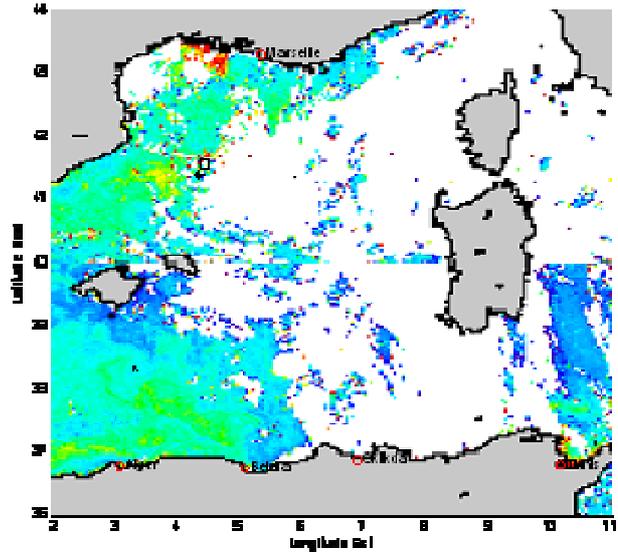
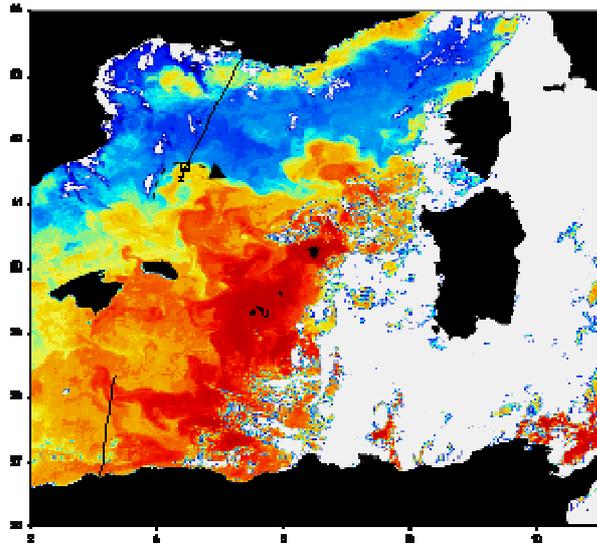
Traversée du 12-14/12/2006



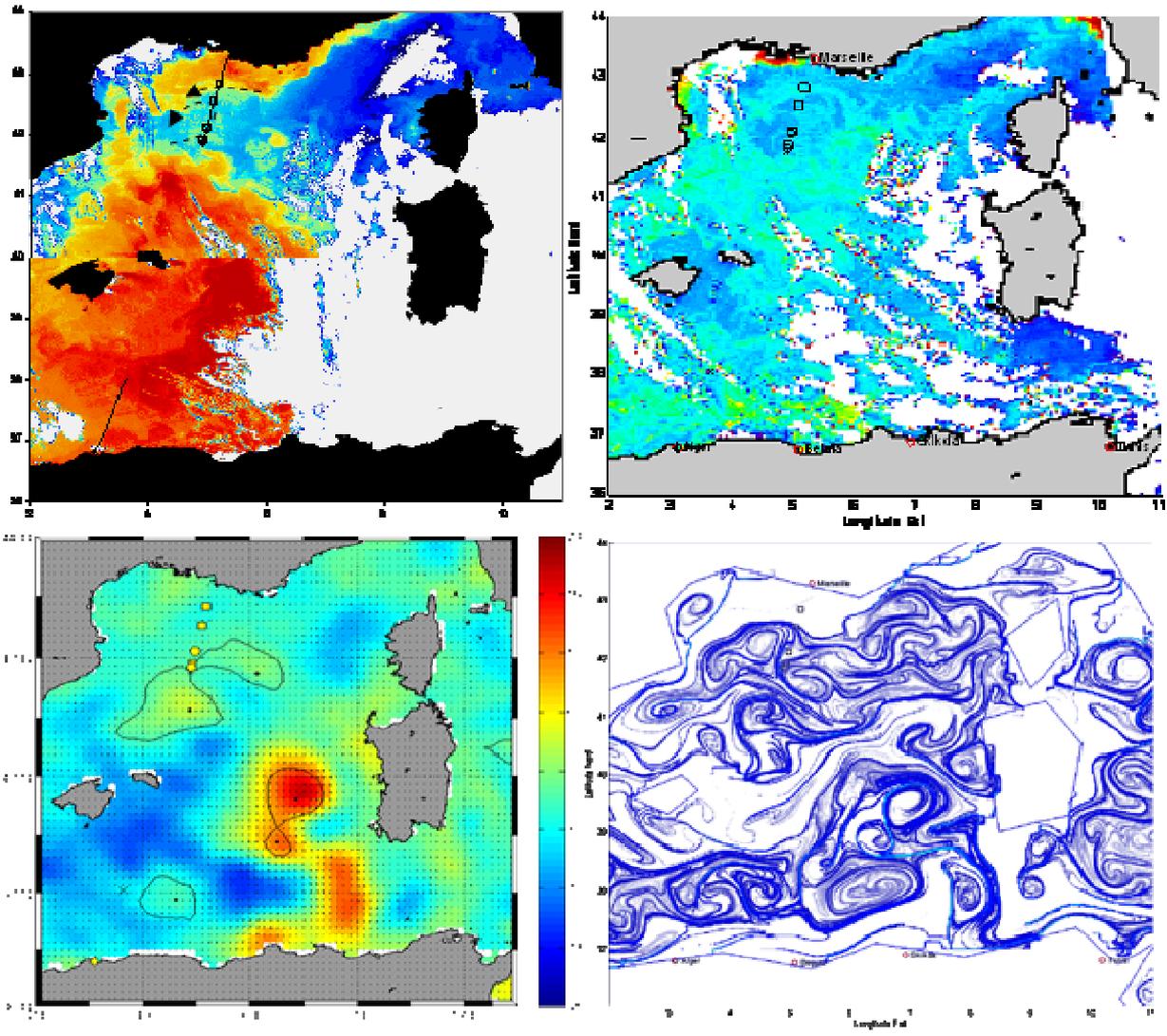
Traversée du 9-11/1/2007



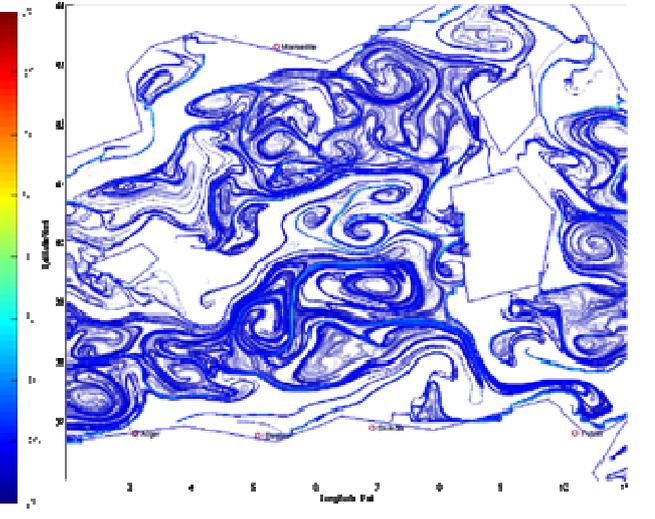
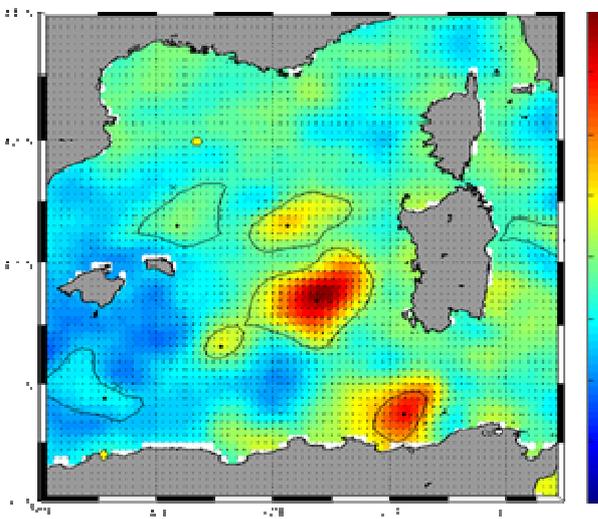
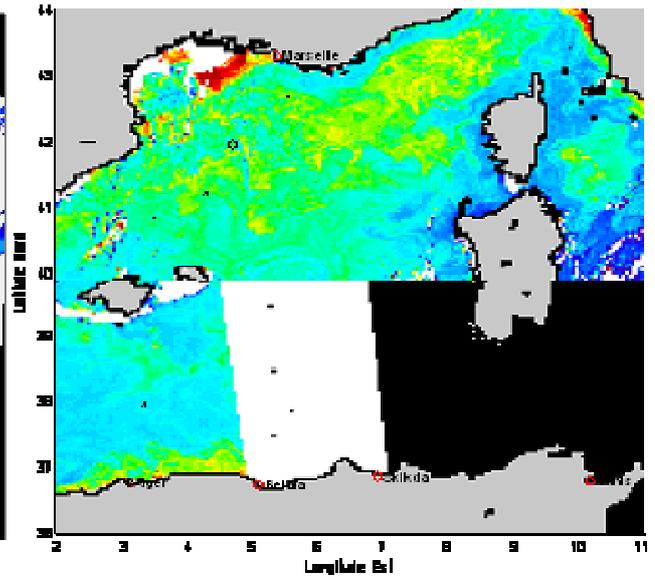
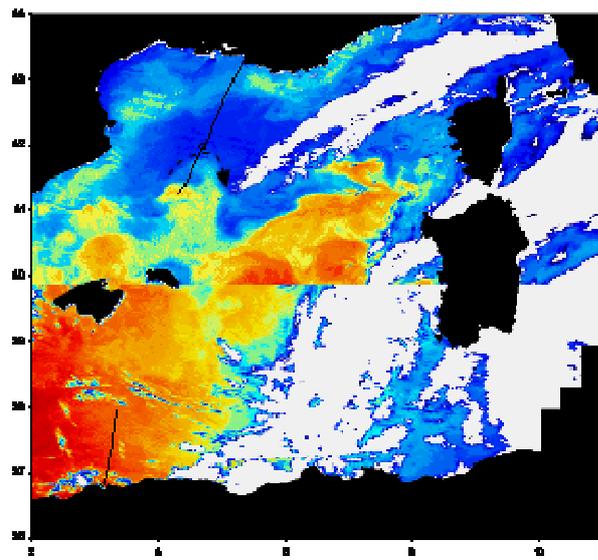
Traversée du 25-27/1/2007



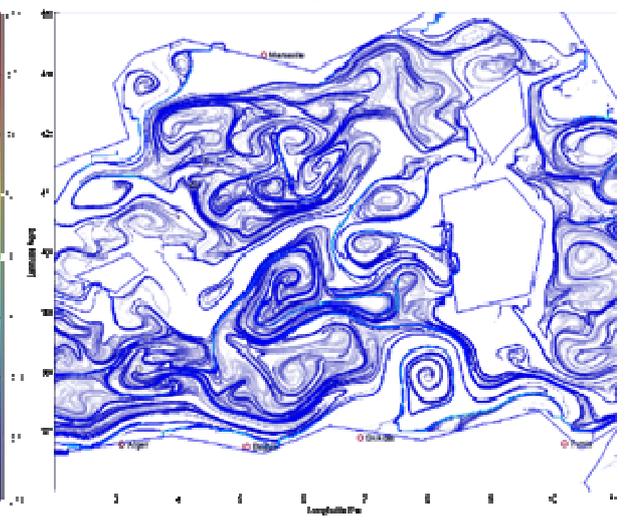
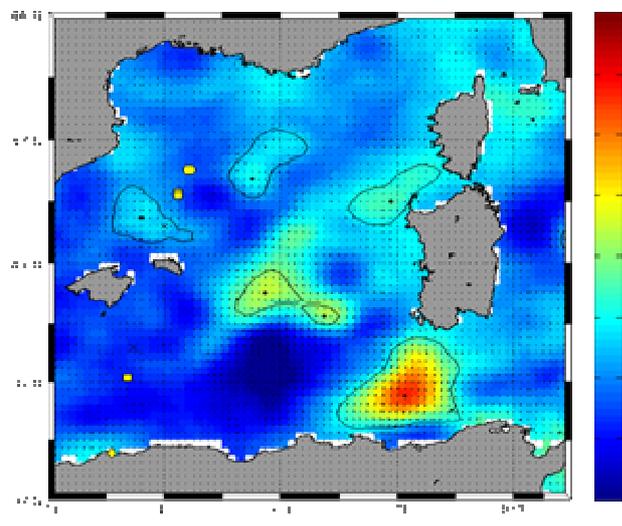
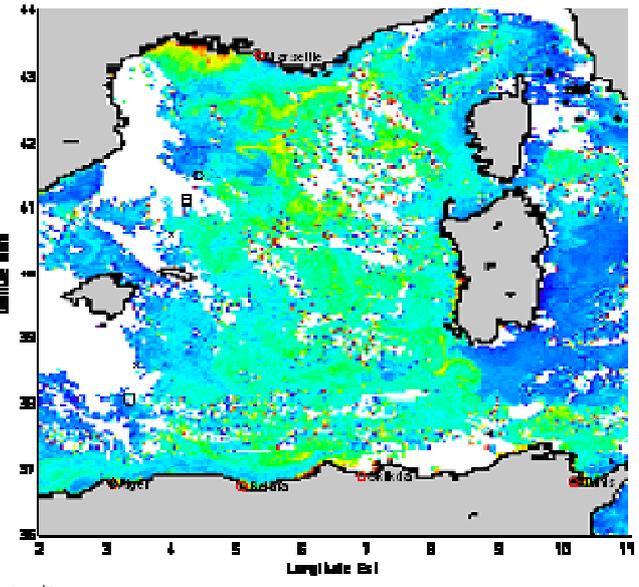
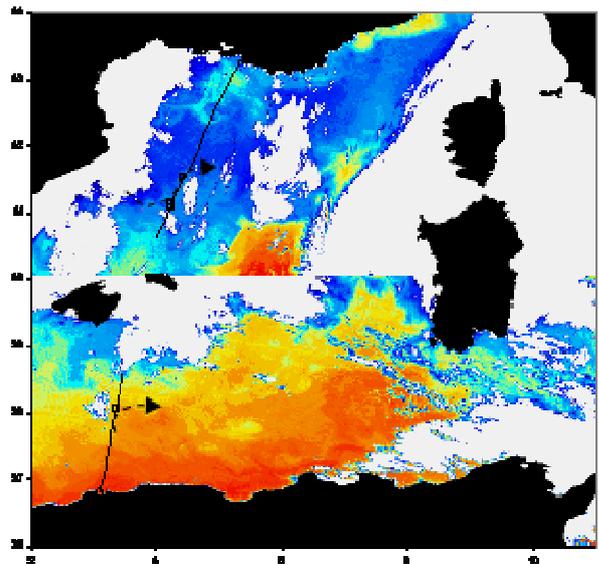
Traversée du 6-8/2/2007



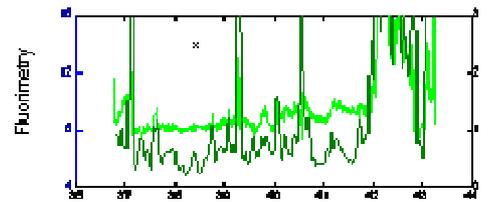
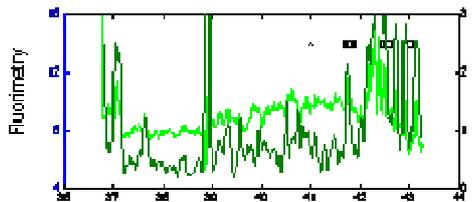
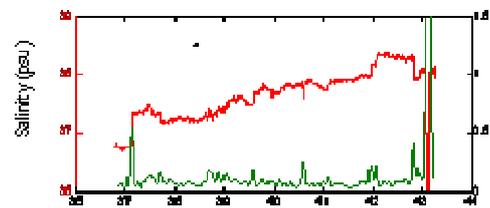
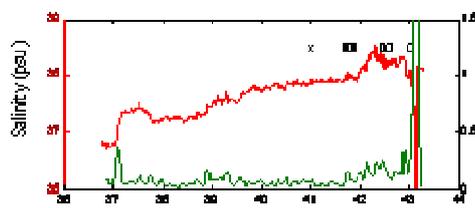
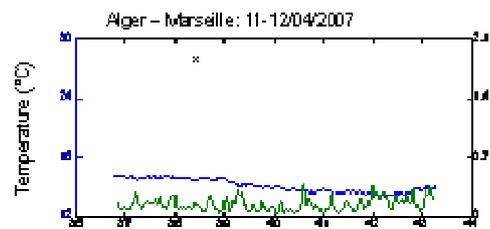
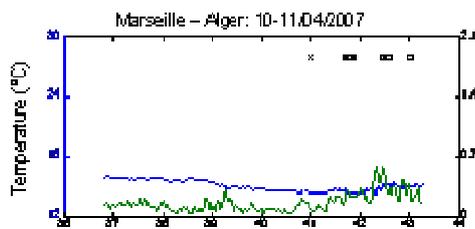
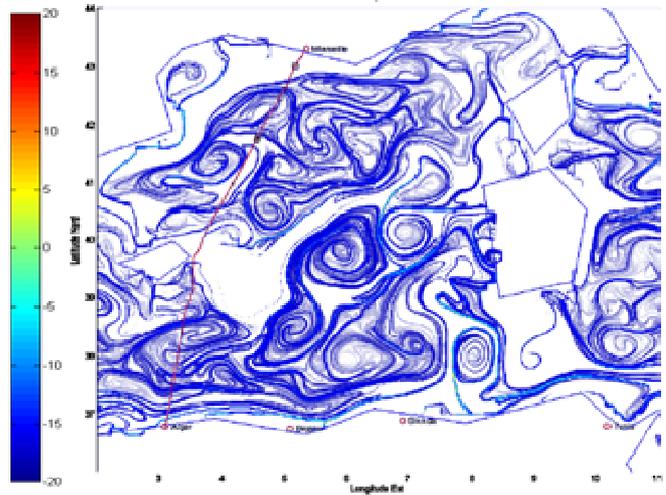
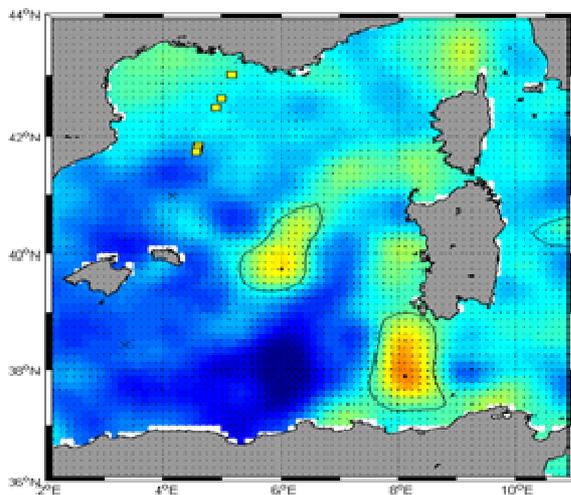
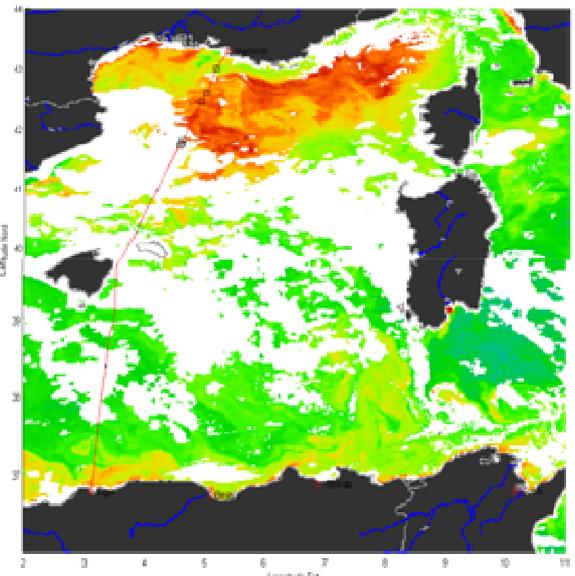
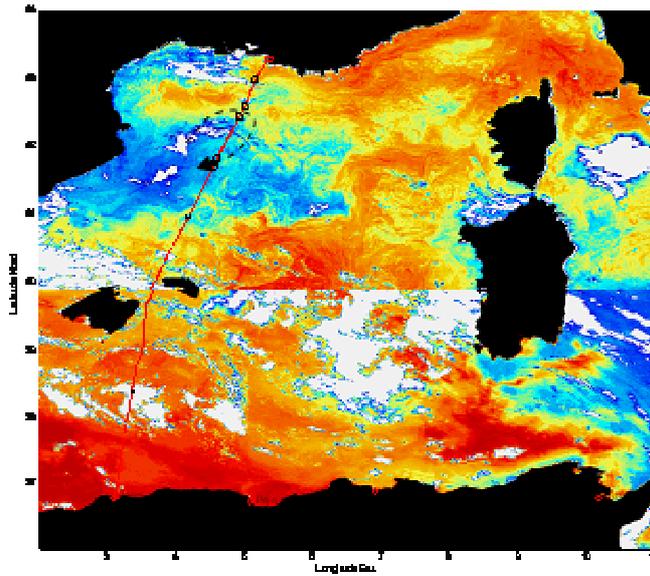
Traversée du 20-22/2/2007



Traversée du 6-8/3/2007

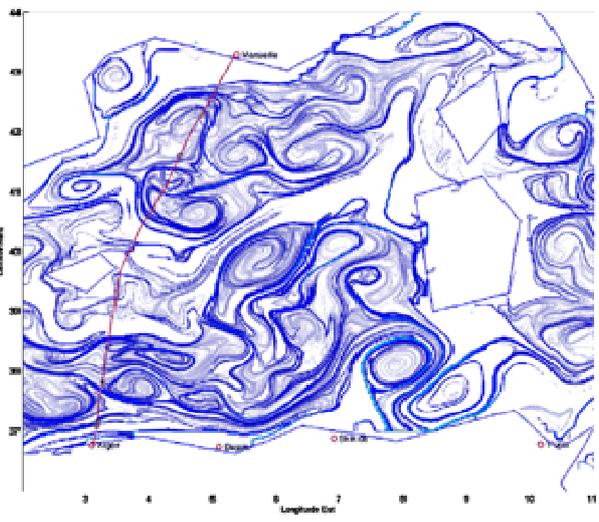
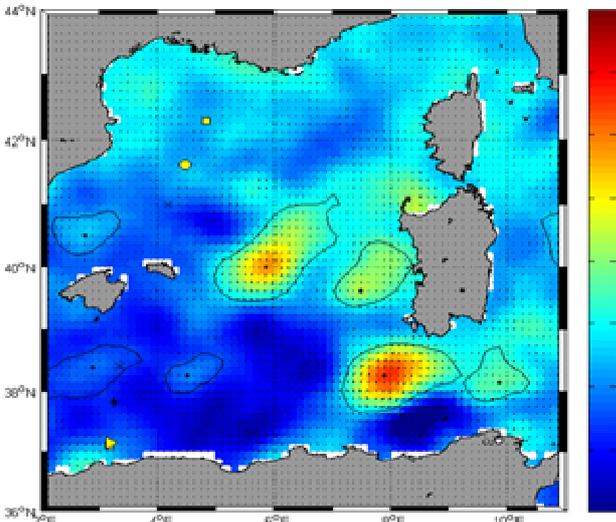
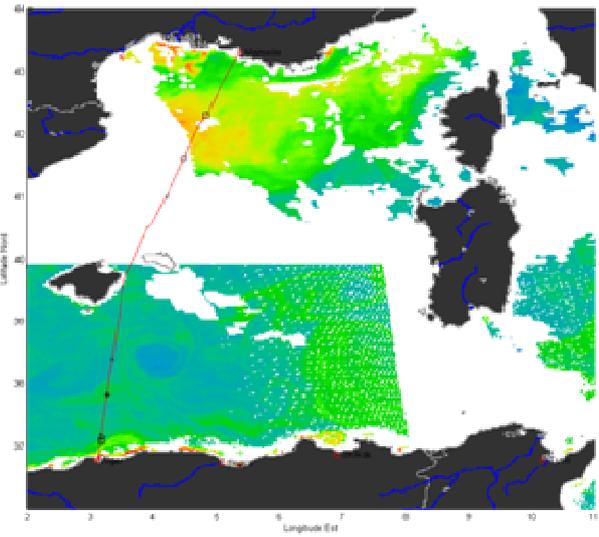
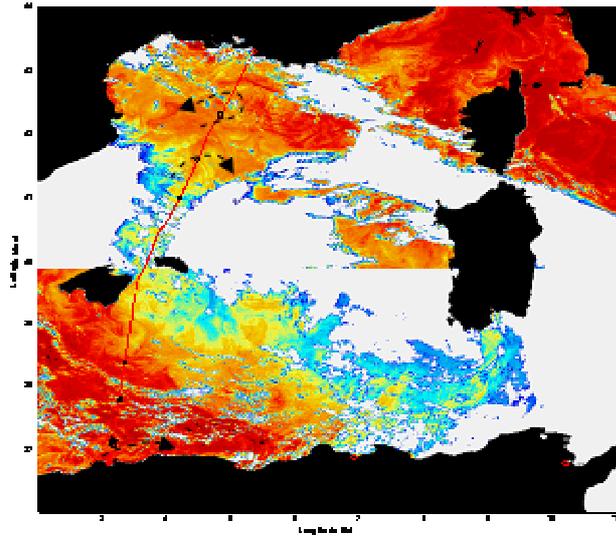


Traversée du 27-29/3/2007

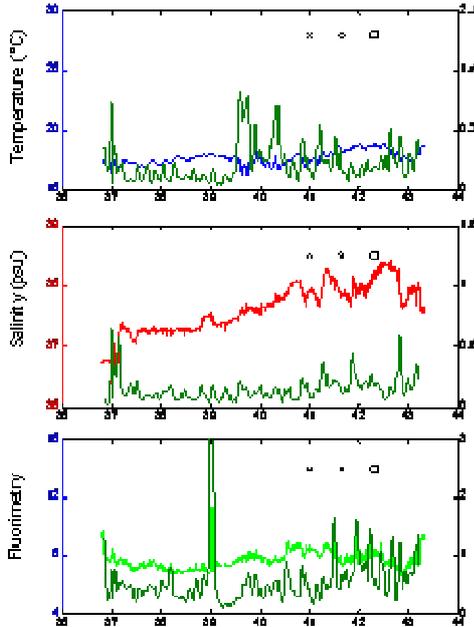


○ Bp □ Sc ◇ Dd * D ☆ Pm ◁ Gm ▷ Gg

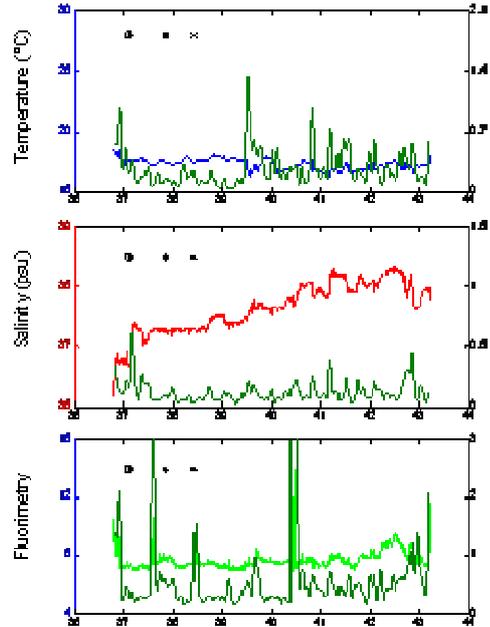
Traversée du 10-12/4/2007



Marseille – Alger : 01-02/05/2007

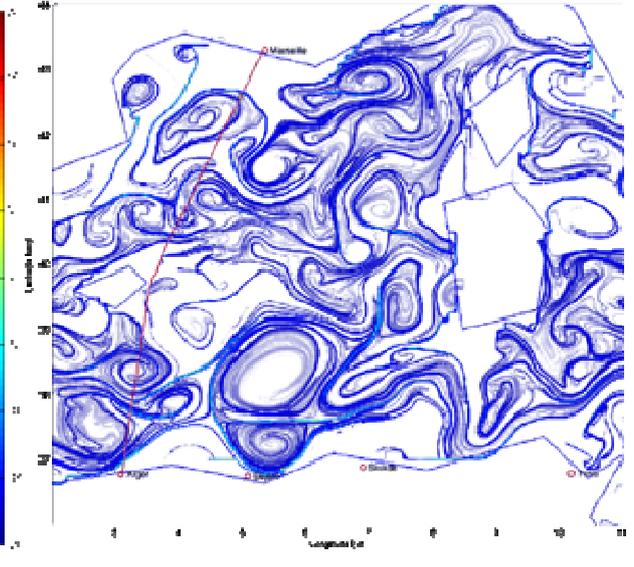
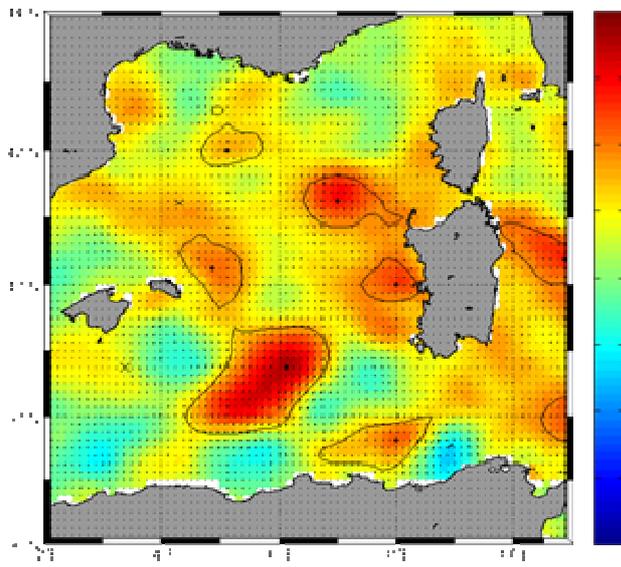
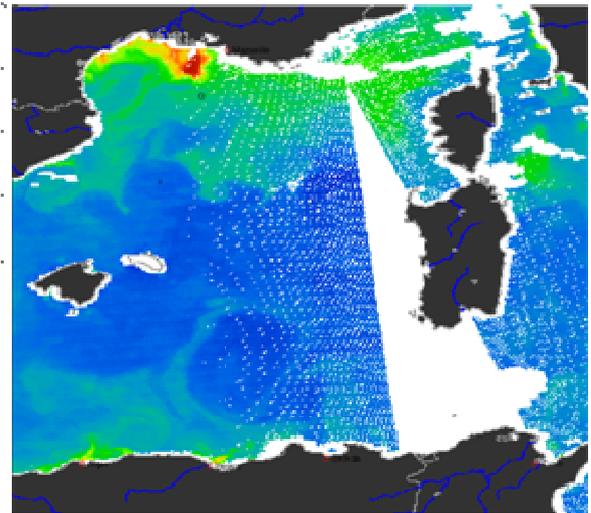
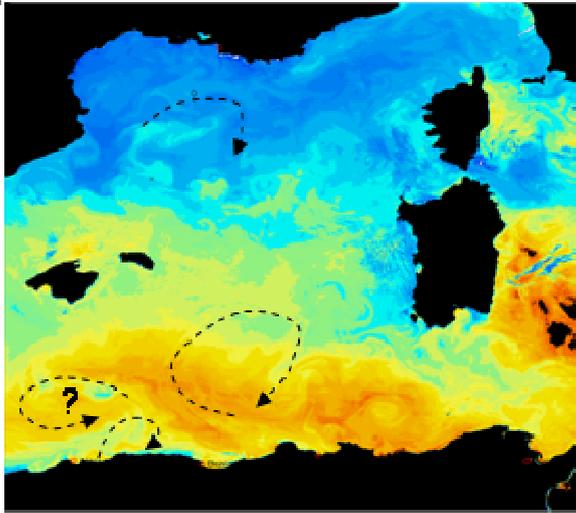


Alger – Marseille : 02-03/05/2007



○ Bp □ Sc ◇ Dd * D ☆ Pm ◁ Gm ▷ Gg

Traversée du 1-3/5/2007



Traversée du 25-27/7/2007

ANNEXE 7

Fiche d'observation des cétacés

ANNEXE 8

Liste des publications hors thématique

COTTÉ C. & SIMARD Y. 2005. The formation of rich krill patches under tidal forcing at whale feeding ground hot spots in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 288, 199-210.

BARBRAUD C. & COTTÉ C. 2008. Paradigms need hypothesis testing: no evidence for top-down forcing on Adélie and emperor penguin populations. *Antarctic Science* 20 (4), 391-392.

COTTÉ C. & GUINET C. The importance of seasonal ice zone and krill densities in the historical abundance of humpback whales in the Southern Ocean. *Journal of Cetacean Research Management*. *Accepté*

PARK Y.H. & COTTÉ C. Subantarctic SST dipole mode in the southern Indian Ocean. *En préparation*

Articles présentés au Comité Scientifique de la Commission Baleinière
Internationale.

COTTÉ C., DUBROCA L. & GUINET C. 2006. Importance of seasonal ice zone for blue and fin whales in the Southern Ocean feeding ground SC-58-SH1

COTTE C., PETIAU E., TAUPIER-LETAGE I., BEAUBRUN P. & GUINET C. 2007. Preliminary results on spatio-temporal variability of cetacean distribution and oceanographic context in the Western Mediterranean Sea

ANNEXE 9

Liste des communications

Communications Orales

COTTÉ C., GUINET C., TAUPIER-LETAGE I., MATE B. & PETIAU E. Using platform of opportunity to study and monitor cetacean populations in Western Mediterranean sea. Novembre 2008, Stratégies de suivi de l'état des populations de mammifères marins; 10ème séminaire du Réseau National Echouages. La Rochelle.

COTTÉ C., BOST C.A., BAILLEUL F., GUINET C., PARK Y.H. & GASPARD, P. Tracking marine predators through the mesoscale dynamics within fronts of the Southern Ocean. Septembre 2008, The 3rd International Biologging Science Symposium. Pacific Grove, CA.

GUINET C., BAILLEUL F., **COTTÉ C.,** BLAIN S., CHIRON L., DRAGON A.C., LOVELL P. & FEDAK M. Assessing the foraging success of southern elephant seal and Productivity of southern ocean using a new generation of ctdfluorescence argos data relayed tag. Septembre 2008, The 3rd International Biologging Science Symposium Pacific Grove, CA.

BOST C.A., **COTTÉ C.,** BARBRAUD C., GUINET C., Y. H. PARK & WEIMERSKIRCH H.. How do king penguins use the Antarctic Polar Front? Consequences of the dynamic of the frontal structure at a short and long term scale. Décembre 2007. The 1st Globec, Cliotop symposium, La Paz, Mexico.

BAILLEUL F., CHARRASSIN J.B., ROQUET F., **COTTÉ C.,** BIUW M., FEDAK M., HINDELL M. & GUINET C. Environmental changes, foraging behaviour and population dynamic of Elephant seals throughout the Southern Ocean. Décembre 2007. The 1st Globec, Cliotop symposium, La Paz, Mexico.

COTTÉ C., PARK Y.H., GUINET C. & BOST C.A. Adjustment of king penguin movements foraging in their dynamic marine environment. Mars 2006. The 2nd meeting of Ecology and Behaviour (SERL), Strasbourg, France.

SAMARAN F., **COTTE C.**, CANSI Y., RUZIE G. & GUINET C. Les baleines dans l'Océan Austral: Etudes historiques et contemporaines. Octobre 2006. The 3rd « Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques », Paris, France.

Communications Ecrites

COTTE C., GUINET C., TAUPIER-LAPAGE I., MATE B., BEAUBRUN P. & PETIAU E. Ecologie des rorquals communs et conditions océanographiques en Méditerranée. Mars 2008. Congrès des doctorants EDSE 2008.

COTTE C., GUINET C., TAUPIER-LAPAGE I., BEAUBRUN P. & PETIAU E. Cetacean in the Western Mediterranean and the oceanographic context. Avril 2007. The 21st annual conference European Cetacean Society, Donastia- San Sebastian, Espagne.

Intervention pour le grand public

COTTE C. & SAMARAN F. 2007. De la chasse à l'écologie : les baleines antarctiques au XXe siècle. Communication orale présentée dans le cadre Des jeudis de la planète océan à l'Institut océanographique de Paris. Octobre 2007.

SAMARAN F. & **COTTE C.** 2007. Le chant des baleines et la communication chez les mammifères marins. Stand présenté dans le cadre de la « Fête de la Science » au Zoodyssée de Chizé, Octobre 2007.

SAMARAN F. & **COTTE C.** 2006. Données de chasse et Données acoustiques : intérêt pour la conservation des baleines. Communication orale présentée dans le cadre de la « Fête de la Science » au Centre d'étude Biologique de Chizé, Octobre 2006.

Résumé

Comprendre comment se distribuent les prédateurs marins, comment évolue cette distribution sur un cycle annuel, et surtout quels sont les facteurs océanographiques responsables de cette distribution à plusieurs échelles, sont des questions fondamentales à l'interface entre l'océanographie et l'écologie. Cette thèse s'est donc attachée à la mise en place d'une approche multidisciplinaire pour décrire les relations entre la distribution et les trajets des prédateurs marins et leur environnement à plusieurs échelles, particulièrement à (sub)mésoéchelle.

A grande échelle, le rorqual commun et le dauphin bleu et blanc présente une fidélité annuelle à la partie Nord de la Méditerranée Occidentale. La combinaison des observations visuelles et du suivi Argos indique que la majorité des rorquals communs présente une distribution estivale agrégée dans la partie septentrionale et une distribution hivernale dispersée dans la partie Nord. La distribution des observations de dauphins bleu et blanc ne présente pas de variations saisonnières. Les observations de cétacés couplées aux mesures océanographiques, obtenues à partir d'une plateforme d'opportunité (ferry), ont permis de définir les habitats des cétacés. La modélisation spatiale des densités de cétacés prend en compte les relations à large échelle et à (sub)mésoéchelle, puisque les deux espèces sont liées à des zones frontales marquées. Ceci permet de plus d'étudier la distribution et l'abondance des cétacés, qui sont des objectifs majeurs en termes de gestion des espèces.

Les manchots royaux ajustent leur trajet et leur comportement de plongée aux variations interannuelles du Front Polaire. Cet ajustement se manifeste au niveau de la population par une chute brutale (~40%) des effectifs à la suite d'un évènement exceptionnellement chaud. Les manchots ajustent également leur mouvement à l'activité tourbillonnaire au niveau du Front Polaire. Ils ont ainsi tendance à se déplacer dans le sens des courants et à s'alimenter au niveau des zones frontales, générés tous deux par les tourbillons.

L'originalité de ce travail est d'avoir particulièrement mis en évidence et quantifier l'influence de la (sub)mésoéchelle par l'interaction des prédateurs marins avec l'activité tourbillonnaire et filamentaire. Ces interactions se manifestent par un lien fort des prédateurs avec les zones dynamiques générées par les tourbillons, qui se caractérisent par des fronts et des courants intenses, et particulièrement sur leur bord. Nous suggérons que les phénomènes de (sub)mésoéchelle stimulent et structurent l'environnement et la ressource, et conditionnent donc la distribution et les mouvements des prédateurs.

Mots-clés: Cétacés – Méditerranée – Manchot royal – Océan Austral – (sub)mésoéchelle

Abstract

Understanding marine predator distribution, its variations through an annual cycle, and the oceanographic factors driving this distribution at several scales are crucial challenges at the frontier between oceanography and ecology. This PhD aimed to use a multidisciplinary approach to describe the relationships between distribution and tracks of predators and their environment at several scales, especially at (sub)mesoscale.

At large scale, both fin whale and striped dolphin exhibited fidelity to the northwestern Mediterranean. Both visual sightings and satellite tracking indicated that most fin whales tended to be aggregated in the northernmost part of the basin during summer and spread in the whole northern part in winter, while striped dolphins did not exhibit any seasonal variations of their distribution. Combined cetacean and oceanographic observations obtained from platform of opportunity (ferry) permit to characterize cetacean habitats. Spatial modelling of cetacean densities takes into account relationships at large scale and at (sub)mesoscale, since fin whale and striped dolphins are associated to steep frontal zones. This allows to estimate accurately distribution and abundance of cetaceans which are both major objectives of species conservation.

King penguins adjust their trip and their diving behaviour to interannual variations of the Polar Front. Through this adjustment, an abrupt decline (~40%) of the population is caused by an exceptionally warm event. Penguins adjust also their movements to the eddy activity within the Polar Front. They tend to swim in similar direction to the current and to forage at frontal zones, both generated by mesoscale eddies.

The novelty of this work was to highlight and also quantify the influence of the (sub)mesoscale through the interactions of marine predators with eddy and filamentary activities. These interactions are represented by a strong link between predator and dynamical areas generated by eddies, defined by fronts and intense currents, especially at the edge. We hypothesized that the (sub)mesoscale processes stimulate and shape the marine environment and resources, conditioning predator distribution and movements.

Keywords: Cetacean – Mediterranean – King penguin – Southern Ocean – (sub)mesoscale