



**HAL**  
open science

# Modélisation des Stratégies d'Approvisionnement des Elephants de mer Austraux : Influence de la Variabilité de la Production Primaire et des Conditions Océanographiques Physiques

Anne-Cécile Dragon

► **To cite this version:**

Anne-Cécile Dragon. Modélisation des Stratégies d'Approvisionnement des Elephants de mer Austraux : Influence de la Variabilité de la Production Primaire et des Conditions Océanographiques Physiques. Biodiversité et Ecologie. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2011. Français. NNT: . tel-00661545

**HAL Id: tel-00661545**

**<https://theses.hal.science/tel-00661545v1>**

Submitted on 19 Jan 2012

**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.

UNIVERSITÉ PIERRE & MARIE CURIE  
ÉCOLE DOCTORALE DIVERSITÉ DU VIVANT

# THÈSE

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PIERRE & MARIE CURIE**

Spécialité : **Écologie**

préparée aux  
Centre d'Études Biologiques de Chizé  
&  
Laboratoire de Mathématiques Appliquées de Paris 5

présentée par

**Anne-Cécile DRAGON**

---

MODÉLISATION DES STRATÉGIES D'APPROVISIONNEMENT DES  
ÉLEPHANTS DE MER AUSTRAL  
INFLUENCE DE LA VARIABILITÉ DE LA PRODUCTION PRIMAIRE ET DES  
CONDITIONS OCÉANOGRAPHIQUES PHYSIQUES

---

Soutenue le 16 septembre 2011 devant le jury composé de :

Bernard CAZELLES	Président du Jury
Ian JONSEN	Rapporteur
Vincent RIDOUX	Rapporteur
Cécile VINCENT	Examineur
Pascal MONESTIEZ	Invité
Avner BAR-HEN	Directeur de Thèse
Christophe GUINET	Directeur de Thèse



---

---

## TABLE DES MATIÈRES

---

<b>Remerciements</b>	<b>ix</b>
<b>Avant-Propos</b>	<b>xi</b>
<b>I Introduction Générale</b>	<b>1</b>
<b>1</b>	<b>3</b>
1.1 L'écologie alimentaire : liens entre démographie, performances d'approvisionnement et variabilité environnementale . . . . .	3
1.1.1 Valeur sélective, ressources et approvisionnement . . . . .	3
1.1.2 Théorie de l'approvisionnement optimal . . . . .	4
1.1.3 Perception de la variabilité environnementale et Recherche en Zone Restreinte . . . . .	5
1.1.4 Méthodologie de la détection de la recherche en zone restreinte . . . . .	6
1.1.4.1 Méthodes descriptives . . . . .	6
1.1.4.2 Modèles statistiques comportementaux . . . . .	8
1.1.5 Écologie alimentaire et variations environnementales . . . . .	8
1.2 Les apex prédateurs : bioindicateurs des milieux dynamiques . . . . .	9
1.2.1 Réseau Trophique et Prédateurs Supérieurs . . . . .	9
1.2.2 Mesures satellitaires et Biologging . . . . .	10
1.2.3 Échelles spatio-temporelles et prévisibilité des ressources . . . . .	12
1.3 L'Océan Austral : un océan structurellement hétérogène . . . . .	15
1.3.1 D'importantes fluctuations des ressources marines . . . . .	15
1.3.2 Circulation de l'Océan Austral et les grands fronts . . . . .	15
1.3.3 Structuration de l'Océan Austral par l'activité tourbillonnaire . . . . .	18
1.3.4 Variabilité spatiale et temporelle de la productivité en zone interfrontale . . . . .	21
1.4 L'éléphant de mer : un prédateur supérieur de l'Océan Austral . . . . .	23
1.4.1 Statut d'une espèce très étudiée . . . . .	23
1.4.2 Une distribution circum-polaire et différentes stratégies d'approvisionnement . . . . .	24

1.4.3	Un exceptionnel modèle d'études océanographiques et écologiques . . .	25
1.5	Problématique et objectifs de la thèse . . . . .	26
1.5.1	Problématique méthodologique . . . . .	27
1.5.2	Problématique écologique . . . . .	28
<b>II</b>	<b>Matériel &amp; Méthodes</b>	<b>31</b>
<b>2</b>	<b>Matériel</b>	<b>33</b>
2.1	Instrumentations des éléphants de mer . . . . .	33
2.1.1	Protocole de pose du matériel . . . . .	33
2.1.2	Balises SMRU : émission des données et moyenne échelle . . . . .	33
2.1.3	Balises WildLife Computers : enregistrements à fine échelle . . . . .	36
2.1.4	Des données de trajet à différentes résolutions . . . . .	37
2.2	Données enregistrées <i>in situ</i> par les animaux . . . . .	40
2.3	Données océanographiques satellitaires . . . . .	42
2.3.1	Température . . . . .	42
2.3.2	Concentration en Chlorophylle <i>a</i> . . . . .	42
2.3.3	L'altimétrie : principes et données . . . . .	43
<b>3</b>	<b>Méthodes</b>	<b>45</b>
3.1	Analyses des données télémétriques de localisation . . . . .	46
3.1.1	Traitements des données télémétriques . . . . .	46
3.1.1.1	Filtre d'Epanechnikov . . . . .	46
3.1.1.2	Modèles Espace-État . . . . .	47
3.1.2	Segmentation des trajets . . . . .	48
3.1.2.1	Descripteurs empiriques . . . . .	49
3.1.2.2	" <i>First-Passage-Time</i> " et " <i>First-Bottom-Time</i> " . . . . .	49
3.1.2.3	Modèles Espace-État & Modèles de Markov cachés . . . . .	50
3.1.3	Mise en relation des zones de recherche intensive et du succès alimentaire . . . . .	51
3.2	Analyses des données de plongées . . . . .	52
3.2.1	Analyses sur données de moyenne résolution . . . . .	52
3.2.2	Classification des plongées sur données de fine résolution . . . . .	52
3.2.2.1	Détection des plongées de dérive . . . . .	52
3.2.2.2	Détermination des paramètres de classification . . . . .	54
3.2.3	Segmentation du comportement dans la dimension verticale . . . . .	55
3.3	Mise en relation du comportement de recherche alimentaire et des conditions environnementales . . . . .	57
<b>III</b>	<b>Principaux Résultats</b>	<b>59</b>
<b>4</b>	<b>Méthodologie de la détection du comportement d'approvisionnement</b>	<b>63</b>
4.1	Détection du comportement d'approvisionnement dans la dimension horizontale . . . . .	63

4.1.1	Quelles méthodes détectent les mêmes zones de foraging intensif à partir des données Argos et GPS ? . . . . .	64
4.1.2	Lag temporel de métabolisation & Similarité des zones de succès alimentaire et des zones de foraging intensif . . . . .	66
4.1.3	Conclusion . . . . .	70
4.2	Détection du comportement d’approvisionnement dans la dimension verticale . . . . .	72
4.2.1	Classification des plongées . . . . .	72
4.2.2	Lien entre les dimensions horizontale et verticale . . . . .	77
4.2.3	Conclusion . . . . .	80
<b>5</b>	<b>Facteurs environnementaux et approvisionnement des femelles éléphants de mer</b>	<b>83</b>
5.1	à l’échelle du trajet : Foraging intensif & Champ tourbillonnaire . . . . .	83
5.1.1	Températures le long de la colonne d’eau . . . . .	84
5.1.2	Concentration en Chlorophylle <i>a</i> . . . . .	84
5.1.3	Anomalies de Hauteur d’Eau et Vitesses Géostrophiques . . . . .	84
5.1.4	Analyses des Transitions Comportementales . . . . .	85
5.1.5	Conclusion . . . . .	85
5.2	Gradient de température et dimension verticale . . . . .	88
5.2.1	Segmentation dans la dimension verticale . . . . .	88
5.2.2	Utilisation de la Température et du Gradient de Température . . . . .	91
5.2.3	Conclusion . . . . .	93
5.3	Perspectives : exploitation intensive d’une structure cyclonique . . . . .	94
5.3.1	Comportement en surface : échantillonnage d’une structure mesoéchelle . . . . .	94
5.3.2	Exploitation de la colonne d’eau . . . . .	98
5.3.3	Conclusion et Perspectives . . . . .	104
<b>IV</b>	<b>Discussion</b>	<b>105</b>
<b>6</b>	<b>Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse</b>	<b>107</b>
<b>7</b>	<b>La détection du foraging peut s’effectuer à différentes échelles et dimensions spatiales</b>	<b>111</b>
7.1	Localisation de la recherche en zone restreinte dans la dimension horizontale . . . . .	112
7.1.1	Résolution des données télémétriques : Argos, GPS ou les deux ? . . . . .	112
7.1.2	Prise en compte du lag temporel de métabolisation . . . . .	113
7.1.3	Méthodologie la plus adaptée aux deux résolutions des données de tracking . . . . .	113
7.1.4	Identification de l’échelle spatiale de la recherche en zone restreinte . . . . .	115
7.1.5	Conclusion . . . . .	116
7.2	L’importance de la dimension verticale pour un prédateur plongeur . . . . .	117
7.2.1	Intensification du comportement de plongée le long du trajet . . . . .	117
7.2.2	Mise en relation du comportement de plongée avec l’activité perçue depuis la surface . . . . .	119

7.2.3	Comportement au sein des plongées : intensification dans la dimension verticale . . . . .	120
7.2.4	Conclusion . . . . .	121
7.3	Détection du comportement d’approvisionnement : quelles données, quelles méthodes ?	122
<b>8</b>	<b>La structuration spatiale du milieu conditionne l’approvisionnement</b>	<b>123</b>
8.1	Influence des structures mesoéchelle sur l’approvisionnement des éléphants de mer austraux . . . . .	123
8.2	Stratégies d’acquisition des ressources chez les éléphants de mer austraux . . . . .	127
8.3	Les indicateurs océanographiques et biologiques de l’accessibilité à la ressource	129
<b>V</b>	<b>Conclusions, Questions en suspens et Perspectives</b>	<b>131</b>
	<b>Liste des figures</b>	<b>141</b>
	<b>Liste des tables</b>	<b>149</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>151</b>
<b>VI</b>	<b>Annexes</b>	<b>169</b>
<b>A</b>	<b>Insights into the spatio-temporal distribution of productivity in the Indian Southern ocean provided by satellite observations</b>	<b>171</b>
<b>B</b>	<b>Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures : Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands</b>	<b>183</b>
<b>C</b>	<b>Comparative analysis of methods for inferring successful foraging areas from Argos and GPS tracking data</b>	<b>195</b>
<b>D</b>	<b>Horizontal Area-Restricted-Search and Vertical Diving Movements to Predict Foraging Success in a Marine Top-Predator</b>	<b>249</b>
<b>E</b>	<b>Liste des publications en préparation</b>	<b>289</b>
<b>F</b>	<b>Liste des publications hors problématique</b>	<b>291</b>
F.1	Soumis à des revues avec comité de lecture . . . . .	291
F.2	en préparation . . . . .	291
<b>G</b>	<b>Participations à des conférences scientifiques</b>	<b>293</b>

---

<b>H</b>	<b>Liste des Enseignements (monitorat) et Supervisions d'étudiants</b>	<b>295</b>
H.1	Expériences d'Enseignement . . . . .	295
H.2	Encadrements d'Étudiants . . . . .	295
<b>I</b>	<b>Formations Complémentaires</b>	<b>297</b>



*Quand nous faisons une théorie générale dans nos sciences,  
le seule chose dont nous soyons certains,  
c'est que toutes ces théories sont fausses absolument parlant.*

*Elles ne sont que des vérités partielles et provisoires  
qui nous sont nécessaires, comme des degrés sur lesquels nous nous reposons,  
pour avancer dans l'investigation ;*

*elles ne représentent que l'état actuel de nos connaissances,  
et, par conséquent,  
elles devront se modifier avec l'accroissement de la science.*

*Claude Bernard*

---

---

## REMERCIEMENTS

---

Pour m’ avoir permis de mener à bien ce projet de thèse, je tenais à remercier vivement :

- Mme Annie Raoult, directrice du MAP5, et M. Vincent Bretagnolle, directeur du CEBC, pour m’ avoir accueillie au sein de leur laboratoires respectifs.
- M. Avner Bar-Hen, M. Christophe Guinet et M. Pascal Monestiez, mes directeurs de thèse, pour m’ avoir dirigée et m’ avoir fait confiance tout au long de ce travail. Merci pour votre complémentarité, vos conseils, votre soutien, vos disponibilités et indisponibilités qui m’ ont fait gagner en autonomie. Merci à Avner pour ton humour et ton “parisianisme” décapants. Merci à Christophe de m’ avoir fait partir à Kerguelen, ce fut vraiment une expérience extra-ordinaire. Merci à Pascal pour nos longues discussions et ton enthousiasme communicatif pour la recherche.
- Cécile Vincent, Bernard Cazelles, Ian Jonsen et Vincent Ridoux d’ avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.
- Pour les manips eleph, un très grand Merci aux nombreux Kerguelenniens et particulièrement aux VCATS de la 59ème et de la 60ème : Alexia, Brigitte, Marine, Flo, Jibus, Etienne, Nory, Guillaume, JB Pons, Alexis, Pierrick sans oublier Bonbon et Pacha ! Cela a été un réel plaisir de travailler avec vous sur le terrain ou depuis la métropole et cette thèse n’ aurait pas été possible sans votre dévouement et votre efficacité.
- John Arnould, Matthieu Authier, Stéphane Blain, Charly Bost, Joël Chadoeuf, Jean-Benoit Charassin, Yves Chérel, Francesco d’ Ovidio, Guy Duhamel, Jean-Marc Fromentin, Philippe Gaspar, Chantal Guihennec, Rob Harcourt, Mark Hindell, Marina Levy, Clive Mac Mahon, Young-Hyang Park, François Royer, Morgane Viviant et Emily Walker pour votre disponibilité et nos échanges à différents moments de cette thèse.
- Les personnels des laboratoires du MAP5 et du CEBC et ceux que j’ y ai croisé pour votre participation à faire de ces labos ce qu’ ils sont. Remerciements particuliers à la Guinet’s team et aux membres des bureaux 725a1 et 725c1 pour les ambiances amicales et fantasmées qui ont contribué aux bons moments de cette thèse. Et une pensée spéciale

pour mes “petits” stagiaires qui attaquent ou vont attaquer leur thèses.

- Les “Rochebruniens” et les “Biologgers” pour les excellents moments scientifiques (et moins scientifiques !).

Pour leur présence et leur soutien H24 depuis l’autre bout de la France ou du monde, je tenais également à remercier chaleureusement :

- Mes amis dans la recherche ou ceux qui ont déjà trouvé. Merci pour les restos exotiques, les soirées théâtre, les musées surprises, les bières du soir et les week-ends sportifs (ou pas). Merci surtout d’avoir été là, dans les bons et les mauvais moments. Une pensée spéciale pour Robin, depuis les bancs de prépa jusqu’aux estrades du monitorat . . .
- Ma famille : grands-parents, oncles, tantes et cousins. Merci à tous pour votre soutien, votre curiosité et vos encouragements.
- Mes parents, Isabelle, Nicolas et Vincent pour m’avoir supportée (dans les deux sens du terme !) tout au long de la voie que je me suis tracée. Je ne pourrai jamais vous être assez reconnaissante d’avoir toujours su respecter mes choix, encourager mes lubies et me soutenir dans les moments difficiles.
- et Jens, les mots me manquent encore.

Merci à Arnaud enfin,  
ensemble,  
au-delà des distances,  
contre les casimirs du monde.

---

---

## AVANT-PROPOS

---

Rencontré en octobre 2007, Christophe Guinet m'a proposé un stimulant stage de fin d'étude (M2) portant sur un prédateur supérieur d'un des écosystèmes marins les plus inaccessibles : l'éléphant de mer austral. Je suis donc arrivée au laboratoire de Chizé en janvier 2008 pour démarrer mon stage de M2 au moment même où un projet d'ANR sur les éléphants de mer démarrait. À la suite du stage de master, une thèse de doctorat au sein de ce projet m'a permis de réaliser les travaux qui sont présentés dans ce manuscrit.

Ayant bien rapidement réalisé la chance que j'avais de faire partie d'un tel projet, je tiens à préciser ici le contexte scientifique dont j'ai bénéficié tout au long de ces années. L'équipe de recherche du projet Ipsos-Seal<sup>1</sup> associe en effet des experts dans de nombreux domaines : en biogéochimie marine, en océanographie satellitaire, en modélisation de la production primaire, en géostatistiques, en écologie trophique et enfin en biologie marine. Tout au long du projet, les tâches des "work-packages" de l'ANR se sont réparties entre les différents membres de l'équipe donnant lieu à des réunions thématiques organisées régulièrement. Au cours de ces réunions, l'intégration des avancées de chacun et la mise en perspective commune, grâce aux multiples disciplines impliquées dans le projet, ont participé au développement d'un environnement scientifique extrêmement riche et stimulant.

Trois tâches principales constituent ce projet qui porte sur les zones Interfrontale et Antarctique du secteur Indien de l'Océan Austral :

- la construction de cartes 3D de la distribution de la fluorescence pour modéliser la production primaire, ses variations saisonnières et inter-annuelles et l'influence des facteurs d'océanographie physique sur cette distribution ;
- l'étude du comportement alimentaire des éléphants de mer (aux niveaux individuel et populationnel) en réponse aux variations environnementales saisonnières et inter-annuelles ;
- l'étude à l'aide de séries temporelles isotopiques du changement de production biologique pour expliquer le déclin de la population d'éléphants de mer de Kerguelen depuis les années 1970.

C'est dans ce cadre que s'inscrit la "petite pierre" représentée par ce travail de thèse. Fin 2011 l'ANR Ipsos-Seal et ce projet de thèse toucheront à leur fin, un certain nombre de questions

---

1. IPSOS-SEAL pour Investigation of the vulnerability of the biological Productivity of the Southern Ocean Subsystems to climate change : the Southern Elephant seal Assessment from mid to high Latitudes.

restent en suspens mais la satisfaction demeure d'avoir pu répondre à certaines grâce à ce travail d'équipe.

**PREMIÈRE PARTIE**

---

**INTRODUCTION GÉNÉRALE**



# - CHAPITRE 1 -

---

---

## § 1.1 L'ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE : LIENS ENTRE DÉMOGRAPHIE, PERFORMANCES D'APPROVISIONNEMENT ET VARIABILITÉ ENVIRONNEMENTALE

### 1.1.1 Valeur sélective, ressources et approvisionnement

Une impressionnante diversité phénotypique existe dans le règne animal, où des différences se retrouvent entre espèces ainsi, qu'à une moindre échelle, entre individus d'une même espèce. Parmi la variété de phénotypes que présentent les individus d'une espèce, certains mènent à des comportements à succès, du point de vue de la survie, de la reproduction et par conséquent de la contribution relative d'un individu en terme de descendance. De tels comportements augmentent la valeur sélective de l'individu ("*individual fitness*"). Au cours des générations, les mécanismes de la sélection naturelle ont ainsi amené à la propagation des comportements qui favorisent, au sein d'un environnement donné, la survie et la reproduction des individus [Darwin, 1859]. Dans ce contexte, une population évoluera donc progressivement avec la sélection des individus possédant les caractères les plus adaptés à leur environnement.

Ainsi, les organismes optimisant l'acquisition des ressources<sup>1</sup> disponibles dans l'environnement devraient être favorisés par la sélection naturelle [Stearns, 1992]. Dans ce cas, l'adoption d'une "stratégie" évolutivement favorable se traduit par la mise en place de réponses adaptatives pertinentes parmi la gamme de solutions possibles. Ces réponses peuvent être d'ordre comportemental, physiologique, ou morphologique. L'acquisition de ressources nécessite en effet un ensemble de processus faisant parfois appel à l'expérience ou à la capacité de mémoire des individus. Au sein d'un milieu dont les ressources sont limitées, la stratégie d'acquisition des ressources [Chamov, 1976, Stephens and Krebs, 1986] résulte ainsi d'un ensemble de décisions

---

1. Le terme "ressources" sera associé dans l'ensemble du manuscrit aux ressources alimentaires des prédateurs, c'est-à-dire leurs proies.



relatives à l'obtention de nutriments (i.e. d'énergie). Ces décisions sont adaptées aux conditions environnementales et aux contextes biologiques auxquels les individus sont confrontés. Au sein d'un environnement donné, les individus ajustent leurs comportements d'acquisition et ceci influence leur succès reproducteur, et de manière ultime la population. Par exemple, ces ajustements comportementaux peuvent porter sur la répartition spatio-temporelle de l'effort de prospection et sur celle de la zone d'alimentation, sur le choix du type et de la quantité de proies ingérées [Stephens and Krebs, 1986], ou encore sur l'évitement des phénomènes de compétition ou de prédation [Brown, 1988]. Dans le cas où l'on considère que les individus tendent à adopter un ensemble de décisions aboutissant à un bénéfice net (i.e. différence entre énergie obtenue et énergie dépensée) maximal, on parle alors de théorie de l'approvisionnement optimal ("*Optimal Foraging Theory*", MacArthur and Pianka [1966]).

### 1.1.2 Théorie de l'approvisionnement optimal

Considérant le comportement de recherche alimentaire, la valeur sélective va donc être étroitement dépendante du taux d'acquisition des ressources. Ainsi la théorie de l'approvisionnement optimal postule que les stratégies de recherche alimentaire permettant d'optimiser cette acquisition de ressources sont sélectionnées au cours de l'évolution [MacArthur and Pianka, 1966, Pyke, 1984]. Par exemple, une espèce flexible dans son approvisionnement serait plus apte à persister dans un habitat variable qu'une espèce dont le comportement d'alimentation est plus spécialisé [MacArthur and Pianka, 1966]. Les espèces généralistes pourront plus facilement s'ajuster à la baisse de disponibilité d'une proie en exploitant des proies alternatives. Un autre exemple d'adaptation est présenté par les prédateurs qui ne choisissent pas nécessairement leur ressources en fonction de leur abondance dans l'environnement, mais plutôt en fonction d'un optimum énergétique de temps consacré à l'exploitation de ces ressources [Charnov, 1976].

À l'échelle des populations, le cycle annuel de nombreux oiseaux et mammifères s'organise autour de trois activités majeures : la reproduction, la mue et la migration<sup>2</sup>. Ces trois processus biologiques exigent d'importantes demandes énergétiques [King, 1974] qui imposent leur échelonnage le long du cycle annuel de ces prédateurs [Stearns, 1992]. La répartition temporelle de ces processus au long de l'année est très variable d'une espèce à l'autre. Cependant pour l'ensemble de ces prédateurs, un maintien suffisant des ressources énergétiques pour les différents traits d'histoire de vie doit être assuré tout au long du cycle annuel [Lack, 1954]. La réalisation de ces processus biologiques représente ainsi une contrainte énergétique supplémentaire pour les grands prédateurs.

De plus, certains de ces prédateurs ont une biologie contrainte par la dissociation spatiale entre le site de reproduction et les zones d'alimentations. On parle alors de théorie de l'approvisionnement à partir d'une place centrale, la colonie (*Central Place Foraging*, Orians and Pearson [1979]). Un prédateur cherchant sa nourriture à partir d'un lieu central doit donc intégrer cette contrainte énergétique supplémentaire que constituent des retours réguliers à la colonie. De fait,

---

2. On définit la migration comme un important déplacement régulier vers et depuis des distributions saisonnières spatialement disjointes [Roshier and Reid, 2003]. Les migrations sont observées sur de nombreux taxons dans des environnements présentant des fluctuations périodiques.

la stratégie optimale d'acquisition des ressources doit donc contenir des décisions comportementales supplémentaires telles que la concentration de l'effort de recherche sur un possible "patch" ou le déplacement rapide pour trouver un meilleur "patch" [Schoener, 1979]. Ces décisions pourront s'ajuster selon la période d'étude et/ou selon la distance à laquelle le prédateur se trouve par rapport à sa colonie. Par exemple, des prédateurs en période de reproduction resteront à faible distance de la colonie, selon leur capacités spécifiques de dispersion et/ou les capacités de jeûne du partenaire et du petit. En dehors de la reproduction, ils se disperseront plus du fait de l'absence de retours fréquents à la colonie et pourront donc exploiter des ressources plus lointaines. Ainsi, pour les prédateurs "*central place forager*", la stratégie d'acquisition des ressources pourrait être principalement déterminée par la distance aux zones d'alimentation ainsi que par la disponibilité et la qualité des ressources. Cette stratégie d'acquisition tendrait alors à optimiser la durée des voyages alimentaires, mais aussi la quantité et la qualité des proies ingérées nécessaires à leur survie et à leur reproduction [Krebs and Davies, 1993].

### 1.1.3 Perception de la variabilité environnementale et Recherche en Zone Restreinte

L'étude des stratégies comportementales consiste, en partie, à comprendre dans quelles mesures les variations des conditions environnementales, notamment les fluctuations spatio-temporelles des ressources, influencent les comportements et les performances d'acquisition de ces ressources. Les conditions environnementales présentent en effet d'importantes variations, dans le temps et l'espace, qui influencent directement la distribution, l'abondance et, par conséquent, la disponibilité des ressources [Stenseth et al., 2002]. Depuis les années 1970, l'étude des comportements de recherche et d'alimentation ("*foraging ecology*") s'est développée en intégrant explicitement cette variabilité du milieu [Charnov, 1976]. Comparées à la taille des prédateurs, leurs ressources alimentaires sont considérées comme généralement peu mobiles et dispersées de façon hétérogène dans l'environnement. La distribution des ressources en milieu naturel n'est en effet pas uniforme : elle varie dans les dimensions spatiale et temporelle [Kotliar and Wiens, 1990]. Généralement la distribution des proies est conceptualisée en agrégats (ou "*patch*") de tailles et de densités variables. Ces patchs sont des zones, délimitées dans l'espace, contenant une quantité finie de ressources au sein d'un environnement plus pauvre [Cézilly and Benhamou, 1996]. On peut conceptualiser cette hétérogénéité comme une structure hiérarchisée avec différents niveaux d'agrégats imbriqués où la variabilité et la stochasticité de l'abondance des ressources augmentent à mesure que l'on tend vers les échelles spatio-temporelles fines [Levin, 1992, Fauchald et al., 2000]. Cette distribution s'organise en, au moins, deux grandes échelles : les ressources sont agrégés en patchs qui sont eux-mêmes distribués aléatoirement (ou régulièrement) dans l'espace [Wiens, 1989, Beecham and D., 1998, Fauchald, 1999]. Dans cet environnement montrant une structure spatiale très hiérarchisée, les prédateurs ne perçoivent et ne réagissent à ce morcellement qu'à certains niveaux uniquement [Kotliar and Wiens, 1990, Fauchald, 1999]. Les individus estiment la densité de leurs proies entre la prévisibilité aux larges échelles et la stochasticité aux fines échelles pour optimiser leurs captures [Fauchald, 1999, Fauchald et al., 2000]. À l'échelle locale, l'ajustement de leur comportement repose ainsi sur la perception directe des proies alors qu'à plus grande échelle, il repose sur la perception d'indicateurs environnementaux, physiques ou biologiques, de la présence en proies. En

conséquence, les prédateurs ajustent continuellement leur comportement de recherche alimentaire à l'hétérogénéité de leur environnement, ce qui conditionne au final leur succès d'alimentation.

Dans une zone riche en proies, on s'attend ainsi à ce qu'un prédateur adapte son comportement de recherche en diminuant sa vitesse de déplacement et en augmentant la sinuosité de son trajet. Le prédateur pourrait alors augmenter son taux de capture par l'exploitation spatiale de cette zone de ressources [Knoppien and Reddingius, 1985]. Il s'agit d'une stratégie de type "recherche en zone restreinte" ("*Area-Restricted Search*" dont l'abréviation est ARS) où, sachant l'agrégation de la ressource, la probabilité de détection d'une proie par le prédateur augmente quand celui-ci vient juste d'en capturer une [Banks, 1957, Smith, 1974a,b]. La variabilité dans les caractéristiques du mouvement (vitesse et sinuosité) est supposée correspondre à une variabilité dans le comportement de recherche alimentaire [Knoppien and Reddingius, 1985]. Lorsque l'animal présente un déplacement de type recherche en zone restreinte, le comportement du prédateur sera interprété comme de la "recherche active" (ou *foraging intensif*) c'est-à-dire un moment où l'animal réduit sa vitesse de déplacement et augmente la sinuosité de son trajet pour exploiter au mieux la zone dans laquelle il se trouve [Turchin, 1998]. Inversement, le "transit" (ou "*foraging extensif*" correspond à un comportement où l'animal présente une vitesse de déplacement plus importante et un trajet plus linéaire, il sera alors considéré que l'animal est plutôt en déplacement rapide d'une zone alimentaire à une autre. Les comportements alimentaires sont ainsi directement en relation avec les paramètres de déplacement des prédateurs. L'étude des échelles spatio-temporelles du comportement alimentaire est basée sur l'ajustement des mouvements individuels de l'animal, celui-ci réagissant aux zones où les ressources sont plus abondantes.

#### 1.1.4 Méthodologie de la détection de la recherche en zone restreinte

La détection de la recherche en zone restreinte s'effectue principalement par l'analyse des changements de mouvement et de comportement le long des trajets de prédateurs. Bien que les premières analyses de mouvement aient portées sur des espèces terrestres [Parker and Stuart, 1976], les difficultés d'observation des prédateurs marins ont rapidement rendu indispensables les analyses de trajet en écologie marine. En milieu naturel, déterminer le comportement de ces prédateurs, parfois très cryptiques, repose essentiellement sur des informations indirectes telles qu'une succession de mouvements le long d'un trajet en mer. Ces dernières années, un grand nombre de méthodes d'analyse ont été développées dans cette optique (Fauchald and Tveraa [2003], Jonsen et al. [2007], Tremblay et al. [2007], entre autres). On distingue deux approches principales parmi ces différentes méthodes : les méthodes descriptives et les modèles statistiques comportementaux, dits de processus ("*process-based models*").

##### 1.1.4.1 Méthodes descriptives

Dans le contexte de la recherche en zone restreinte, des descripteurs empiriques, tels que la longueur de pas ou la vitesse de déplacement du prédateur, jouent un rôle essentiel dans

la détection des zones d'approvisionnement [Benhamou and Bovet, 1989]. Si l'on considère un prédateur plongeur, le nombre de plongées réalisées par kilomètre parcouru représente également un bon indicateur de l'intensité de la recherche alimentaire : plus le nombre de plongées par kilomètre est important et plus la recherche du prédateur, dans la zone, est intense [Dragon et al., 2010]. Il a également été montré que la proportion du temps passée au fond d'une plongée correspondait à un autre bon indicateur de l'activité de recherche alimentaire chez plusieurs espèces de prédateurs plongeurs. Ces prédateurs passent plus de temps au fond de leurs plongées lorsqu'ils rencontrent des conditions favorables d'alimentation (éléphant de mer *Mirounga leonina* : Boyd and Arnborn [1991] ; cachalot *Physeter macrocephalus* : Miller et al. [2004] ; phoque gris *Halichoerus grypus* : Austin et al. [2006] ; lion de mer australien *Neophoca cinerea* : Fowler et al. [2006]). Enfin, la profondeur maximale de plongée peut également fournir des indications sur le budget énergétique de l'animal : plus cet animal plonge profond dans la colonne d'eau et plus l'accès aux ressources lui coûte d'un point de vue énergétique et donc moins il pourra passer de temps au fond de sa plongée [Le Boeuf, 1994]. Les résidus positifs d'une régression multiple (temps passé au fond en fonction de la profondeur maximale de plongée et de la durée de la plongée) correspondent également à une durée passée au fond de la plongée plus longue qu'attendue, par rapport à la profondeur maximale de la plongée et à sa durée [Bailleul et al., 2007b]. Ainsi, de forts résidus positifs du temps passé au fond correspondront à une augmentation du temps consacré à la recherche alimentaire dans le fond de la plongée [Bailleul et al., 2007b].

D'autres méthodes d'analyses de trajets ont également été développées récemment. Les analyses fractales où un segment d'une longueur donnée est déplacé le long du trajet de l'animal et où la dimension fractale du trajet est estimée pour chaque segment [Dicke and Burrough, 1988, Schmitt and Seuront, 2001, Tremblay et al., 2007]. Les zones d'ARS sont alors identifiées par les fortes valeurs de dimension fractale qui correspondent aux zones de forte convolution du trajet. Les vols de Lévy modélisent le trajet d'un animal comme un mélange de marches aléatoires<sup>3</sup> [Viswanathan et al., 1996]. Les zones de recherche alimentaire sont identifiées comme les zones où la sinuosité du trajet présente de fortes valeurs. Enfin la méthode du "first-passage-time" qui a été appliquée pour la première fois en écologie par Fauchald and Tveraa [2003]. Le terme "first-passage-time" fait référence au temps nécessaire à un animal, se déplaçant selon une marche aléatoire, pour sortir d'un cercle virtuel centré sur sa localisation au temps  $t$ . L'hypothèse sous-jacente est qu'un fort "first-passage-time" dans certaines zones correspond à un comportement de recherche en zone restreinte effectuée à l'échelle spatiale  $S$ , qui est le rayon du cercle centré sur la localisation de l'animal au temps  $t$ . Cette échelle spatiale est déterminée comme la valeur à laquelle la variance relative du "first-passage-time" est maximale. Par ailleurs, Bailleul et al. [2008] ont adapté la méthode du "first-passage-time" aux prédateurs plongeurs en utilisant les résidus du temps passé au fond.

---

3. Une marche aléatoire correspond à un mécanisme de déplacement où les paramètres de mouvement, comme la direction ou la vitesse, au temps  $t$  sont choisis aléatoirement [Turchin, 1998]. On parle de marche aléatoire corrélée lorsque les paramètres de mouvement du temps  $t$  dépendent de ceux des pas de temps précédents [Benhamou and Bovet, 1989]. Enfin une marche aléatoire biaisée correspond à un déplacement animal qui s'effectue selon une direction prédictible [Mueller and Fagan, 2008].

### 1.1.4.2 Modèles statistiques comportementaux

Ces méthodes descriptives permettent de détecter les principales zones de recherche alimentaire mais ne disposent pas de capacités prédictives pour catégoriser statistiquement le comportement le long du trajet d'un prédateur. Pour cela, les modèles statistiques comportementaux, tels que les modèles dits de processus ("*process-based models*"), permettent l'obtention d'une relation fonctionnelle entre la probabilité que le système soit dans un état particulier au temps  $t$  (l'état correspondant par exemple à la localisation de l'animal) et les états précédents du système. Dans un processus Markovien d'ordre  $n$ , le modèle de processus prédit de façon probabiliste l'état futur du système à partir des  $n$  états précédents. Les mouvements animaux peuvent être assimilés à des marches aléatoires corrélées et/ou biaisées [Turchin, 1991] qui correspondent généralement à des processus Markovien d'ordre 1 [Patterson et al., 2008]. En particulier, les modèles espace-état ("*state-space models*") combinent un modèle d'observation à un modèle de processus (review dans Patterson et al. [2008] et Schick et al. [2008]). Le modèle d'observation décrit mathématiquement comment les observations des états (i.e. les localisations qui incluent les erreurs de mesure) sont reliées aux états réels du système (i.e. les localisations réelles du prédateur). Finalement, les modèles de Markov caché ("*Hidden Markov models ou HMM*") sont des modèles de processus où les états du système au temps  $t$  dépendent également d'une variable cachée, par exemple le mode comportemental de recherche alimentaire d'un prédateur [Cappé et al., 2005]. Ces modèles HMM font l'hypothèse que le trajet de l'animal est un mélange de marches aléatoires corrélées et/ou biaisées. Le modèle classe chaque état entre ces différentes marches aléatoires qui sont associées de façon bijective aux modes comportementaux cachés. Si on considère un trajet de prédateurs sans erreur de mesure (comme un trajet GPS), les modèles de Markov caché permettent d'identifier directement les modes comportementaux cachés à partir des paramètres du mouvement [Morales et al., 2004]. L'utilisation de covariables environnementales au sein des HMM permet également de mieux comprendre le comportement alimentaire des prédateurs en relation avec l'environnement local dans lequel ils évoluent [Morales et al., 2004].

### 1.1.5 Écologie alimentaire et variations environnementales

Dans le contexte actuel de changement climatique global, la compréhension des relations entre environnement et populations est une question centrale en écologie. La connaissance de l'écologie alimentaire et de l'exploitation du milieu par les organismes est dès lors essentielle dans la compréhension des processus reliant environnement et populations [Boggs, 1992]. Ainsi, l'étude de l'approvisionnement des animaux en milieu naturel permet-elle d'identifier les principales zones d'alimentation des individus d'une espèce. Une fois identifiées, une caractérisation de ces zones permet de comprendre dans quelle mesure elles dépendent de fluctuations environnementales. À l'échelle annuelle ou inter-annuelle, les variations environnementales des zones d'approvisionnement peuvent directement affecter la démographie des espèces qui en dépendent.

Par exemple dans l'Océan Austral, les récents changements climatiques ont été reliés à d'importantes modifications démographiques [Walther et al., 2002, Weimerskirch et al., 2003, Atkin-

son et al., 2004]. Une augmentation des températures dans les années 1970 est ainsi supposée avoir causé un changement de régime ayant eu des conséquences radicales et durables en terme d'abondance des populations de prédateurs subantarctiques. Des populations d'oiseaux marins, tels que les albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*), les manchots papous (*Pygoscelis papua*) et les gorfous macaronis (*Eudypte chrysolophus*), et de phoques, tels que les éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*), ont fortement diminué avec un décalage de 2 à 9 ans avec les changements de températures observés [Reid and Croxall, 2001, Weimerskirch et al., 2003].

À plus ou moins large échelle spatio-temporelle, des processus abiotiques affectent ainsi les populations de prédateurs. La compréhension des relations entre environnement et populations repose en partie par l'étude, à l'échelle individuelle, des relations entre approvisionnement et conditions environnementales. Désormais de nombreux outils méthodologiques permettent aux écologues d'étudier l'approvisionnement en milieu naturel et ainsi de mettre en évidence les relations existant entre la dynamique des populations et leur approvisionnement au sein d'un environnement variable.

## § 1.2 LES APEX PRÉDATEURS : BIOINDICATEURS DES MILIEUX DYNAMIQUES

### 1.2.1 Réseau Trophique et Prédateurs Supérieurs

Au sein de la chaîne trophique d'un écosystème, les différents échelons sont reliés par des processus d'interdépendance. Les prédateurs des niveaux trophiques supérieurs jouent un rôle significatif dans les échanges trophiques de l'écosystème dans la mesure où ils consomment des quantités considérables de ressources des échelons inférieurs du réseau. De nombreux travaux se sont intéressés à la distribution spatio-temporelle de la production primaire, premier échelon trophique de tout écosystème. En revanche, les études sur les niveaux trophiques intermédiaires et supérieurs disposent de moins d'information.

Au début des années 1990, l'utilisation des prédateurs supérieurs a ainsi été proposée pour étudier les ressources d'un milieu [Croxall, 1992, Furness and Greenwood, 1993]. La position de ces prédateurs au sommet des chaînes trophiques leur confère un rôle de bioindicateur de la distribution et de l'abondance de ces ressources. La structuration hétérogène de ces ressources résulte des interactions entre les proies et les caractéristiques biotiques et abiotiques de leur environnement. La distribution des prédateurs supérieurs est supposée dépendre directement de la distribution spatio-temporelle de leurs ressources. Ainsi, les stratégies d'acquisition des ressources par les prédateurs supérieurs devraient-elles être également influencées par la distribution de leur ressources. Au final, ces prédateurs agissent comme des intégrateurs de l'ensemble de l'écosystème et répondent à l'ensemble de la gamme d'hétérogénéité environnementale [Hunt et al., 1999].

L'étude de ces prédateurs et des premiers échelons trophiques permet une évaluation simultanée de leurs distributions spatio-temporelles respectives et constitue, à ce jour, le meilleur outil pour étudier la structuration des champs de proies des échelons intermédiaires de la chaîne trophique [Hunt, 1991].

## 1.2.2 Mesures satellitaires et Biologging

Au cours des 30 dernières années, les développements méthodologiques ont permis l'acquisition d'un volume considérable de trajets d'animaux constitués de localisations de qualité [Weimerskirch and Jouventin, 1990]. Les premières données télémétriques provenant de suivis quotidiens de "radio-tracking" ont permis, dès les années 1980, d'établir le domaine vital ("home-range") ou encore d'inférer les capacités de migration d'un grand nombre de prédateurs terrestres [Harris et al., 2000]. L'établissement des habitats saisonniers et la description des comportements de déplacement a également été rendue possible chez des prédateurs auparavant peu observés en milieu naturel. Puis les premières balises Argos ont permis le suivi d'animaux terrestres et marins [Weimerskirch and Jouventin, 1990]. Ces équipements, dits de "biologging", permettent de suivre, pour certains en temps quasi-réel, les animaux à l'aide de satellites en orbite basse (au moins 3 pour permettre le calcul d'une localisation). En émettant, à une fréquence bien déterminée, un signal à intervalle de temps programmé, les balises permettent aux satellites de les localiser à la surface de la Terre (sur le géoïde<sup>4</sup>) en faisant appel à l'effet Doppler [Argos, 1996]. L'utilisation de balises satellitaires miniaturisées sur un grand nombre d'espèces cryptiques a permis de localiser leur déplacements parfois pendant de longues migrations et d'évaluer leur comportement d'approvisionnement. Grâce à la télémétrie satellitaire [Argos, 1996], les trajectoires des animaux équipés ont ainsi pu être reconstruites en temps quasi réel via les localisations successivement émises par les balises. De nos jours, la technologie GPS combine une haute fréquence d'enregistrement avec une haute résolution spatiale (95% des points avec une erreur inférieure à 50 m) ce qui permet un enregistrement détaillé des mouvements des prédateurs [Weimerskirch et al., 2002]. Par ailleurs, des enregistreurs permettent de collecter à haute fréquence d'enregistrement (toutes les secondes) des informations sur les mouvements des prédateurs et leur environnement naturel. Par exemple, en milieu marin, des enregistreurs TDR ("Time-Depth Recorder") permettent de suivre le comportement de plongée à fine échelle. Enfin, la miniaturisation des balises s'est accompagné d'une augmentation du nombre de capteurs qu'elles contiennent. Certaines balises permettent ainsi, en plus du relevé et de la transmission des localisations, d'enregistrer certains paramètres physiologiques, tels que la température interne de l'animal, et/ou environnementaux tels que la température *in situ*.

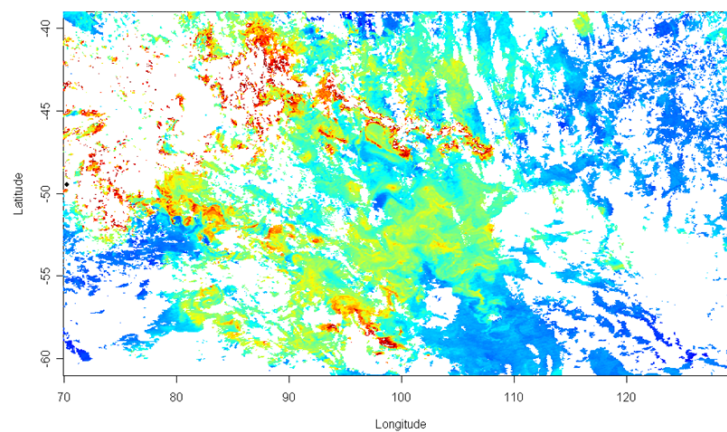
En conclusion, ces données télémétriques présentent différentes résolutions : les balises Argos enregistrent et transmettent des données de localisations avec des erreurs de mesure et une faible fréquence d'échantillonnage. Les balises GPS et les enregistreurs type TDR, au contraire,

---

4. Le géoïde correspond à la forme qu'adopterait la surface de la mer en l'absence de toute perturbation (marées, vent, courant, etc.). Il reflète la gravité de la Terre (c'est une équipotentielle du champ de gravité), avec des irrégularités sur de grandes distances (dénivelés de 100 m sur quelques milliers de kilomètres) dues aux inhomogénéités présentes dans l'intérieur de la planète (croûte, manteau, noyau). D'autres irrégularités sont visibles, moins hautes (~ 1 m) et s'étendant sur de plus petites distances, qui reflètent le relief des fonds océaniques.

enregistrent le trajet d'un prédateur à très fine échelle spatiale et avec une haute fréquence d'enregistrement. Les enregistreurs ne peuvent toutefois pas transmettre par satellite la totalité des informations collectées, ce qui nécessite leur récupération pour accéder aux données. Le choix du type de balise dépendra donc en partie de la biologie de l'espèce étudiée mais également du type de question écologique abordée.

Concernant les milieux difficilement accessibles, tels que le milieu marin, la technologie satellitaire est également à l'origine de l'échantillonnage régulier de variables environnementales comme la température et la richesse en chlorophylle *a*, un indicateur de la production primaire (Figure 1.1). Dans les régions très éloignées où les campagnes d'échantillonnage sont coûteuses en moyens logistiques et humains, la technologie satellitaire représente l'unique moyen pour mesurer ces données à résolution spatiale et temporelle élevées et sur de grandes zones géographiques.



**FIGURE 1.1** – Carte hebdomadaire (semaine du 1<sup>er</sup> novembre 2008) de la concentration en chlorophylle *a* (bleu foncé, 0mg.m<sup>-3</sup>, à rouge, 5mg.m<sup>-3</sup>). Le blanc correspond aux données manquantes qui ne sont pas mesurées à cause de la couverture nuageuse.

Ainsi, l'étude de l'approvisionnement de grands prédateurs cryptiques en milieu naturel peut-elle reposer sur les données télémétriques. Grâce à la méthodologie satellitaire, l'enregistrement de données environnementales même dans les zones les plus lointaines du globe permet en plus de relier les mouvements de ces prédateurs à l'hétérogénéité spatiale de leurs milieux naturels. La structuration des ressources biologiques peut ainsi être directement déduite de la structuration physique du milieu et de la distribution des prédateurs supérieurs.



### 1.2.3 Échelles spatio-temporelles et prévisibilité des ressources

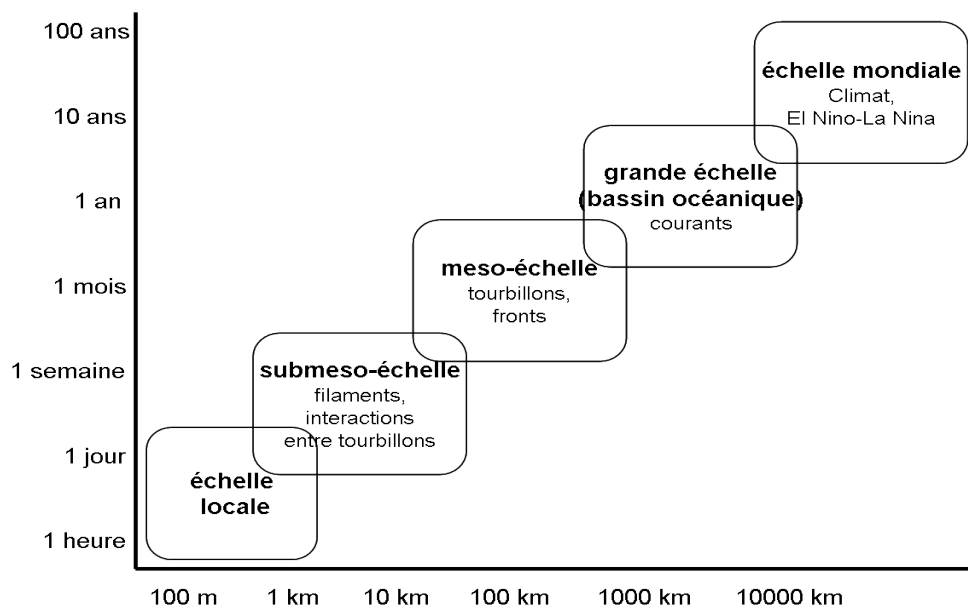
Les processus d'acquisition ont lieu au niveau de l'individu mais peuvent avoir une influence au niveau populationnel voire écosystémique. Par exemple, au cours de très bonnes années où les individus d'une population auront améliorés leurs performances, la croissance de cette population peut influencer la structure démographique d'autres espèces de l'écosystème [Barbraud and Weimerskirch, 2001]. La compréhension de ces processus nécessite d'étudier des phénomènes qui ont lieu à différentes échelles d'espace, de temps et d'organisation écologique [Levin, 1992].

Au niveau de l'étude des stratégies alimentaires individuelles, la détection des ressources et de l'hétérogénéité de l'environnement est limitée par la perception de l'individu. Il faut donc se limiter aux échelles spatio-temporelles de perception dans l'étude des déplacements du prédateur en fonction de l'environnement. Un prédateur ne peut adapter sa stratégie alimentaire qu'en fonction des indicateurs environnementaux qu'il perçoit et qui se trouvent généralement dans son environnement local (échelle de la journée par exemple). La prise en compte de ces échelles dans l'étude des processus individuels d'acquisition s'est beaucoup développée ces dernières années [Boyd, 1996, Fauchald, 1999, Fauchald et al., 2000, Fritz et al., 2003, Pinaud and Weimerskirch, 2005]. Ainsi, des ajustements échelle-dépendants ont pu être mis en évidence dans l'étude des mouvements de certains prédateurs [Fauchald and Tveraa, 2003, Fritz et al., 2003, Pinaud and Weimerskirch, 2005]. Par exemple, le comportement de recherche chez les pétrels Antarctique (*Thalassoica antarctica*) a montré que ces oiseaux concentraient leurs efforts de recherche dans des zones géographiques de plusieurs centaines de kilomètres de rayon et que certains pouvaient en plus concentrer une partie de leurs efforts de recherche dans des zones géographiques beaucoup plus petites, de l'ordre de la dizaine de kilomètres [Fauchald and Tveraa, 2003]. Certains prédateurs présenteraient ainsi une hiérarchisation de la recherche en présentant des comportements d'ARS à différentes échelles spatiales.

Toutefois, le décalage trophique dans le temps et l'espace peut compliquer l'estimation des liens entre la distribution des prédateurs et celle des premiers échelons trophiques. Par exemple en milieu marin, la distribution hétérogène des ressources trouve son origine à la base des chaînes trophiques : le phytoplancton. Une variabilité inter-annuelle cyclique (par exemple le phénomène El Niño, Schreiber and Schreiber [1984]) ou stochastique combinée aux variations locales des paramètres physiques de l'océan (par exemple, mouvements horizontaux et verticaux de masses d'eau, bathymétrie, phénomènes de marée) amènent à une distribution particulièrement aléatoire des nutriments. Les masses d'eau en contact présentent des différences dans leurs caractéristiques physiques (température, salinité, densité ...) qui entraînent des difficultés de mélange et influent sur la circulation des flux de nutriments. La croissance et la distribution du phytoplancton sont directement influencés par les interactions entre courants, bathymétrie et autres propriétés physico-chimiques. Ainsi, la circulation des flux de nutriments peut elle amener à une structuration spatiale variable dans le temps et l'espace du phytoplancton [Haury et al., 1978]. Des phénomènes locaux de transport-advection vont ensuite créer un décalage temporel et spatial entre la production primaire et les niveaux trophiques supérieurs empêchant la détection des interactions entre certains niveaux trophiques [Hunt et al., 1999, Guinet et al., 2001]. Malgré une uniformité apparente, l'environnement marin présente ainsi

une grande hétérogénéité spatio-temporelle et des zones de plus forte productivité biologique. L'étude des interactions prédateurs-environnement doit donc s'effectuer à l'échelle individuelle mais également en prenant en compte le temps nécessaire à la mise en place d'un réseau trophique suffisamment avancé (au minimum production secondaire) pour attirer les prédateurs [Jaquet et al., 1996, Durant et al., 2005].

L'approvisionnement optimal des prédateurs implique une certaine prévisibilité des ressources et des zones d'alimentation. L'ajustement de la stratégie d'acquisition et de la sélection de l'habitat par ces prédateurs repose sur la connaissance de l'environnement et les expériences antérieures des prédateurs [Weimerskirch, 2007, Hamer et al., 2007]. On considère que la prévisibilité des ressources dépend des échelles auxquelles ces ressources sont distribuées. Par exemple, en milieu marin les fronts sont des structures physiques pérennes à grande échelle qui présentent de fortes densités de proies (Figure 1.2). Ces ressources sont distribuées de façon hétérogène dans l'espace mais demeurent prévisibles à grande échelle [Hunt et al., 1999]. On parle alors de "points chauds" car ces structures sont stables dans l'espace et récurrentes dans le temps ("hot spots", Sydeman et al. [2006]). De la même façon, les structures physiques à fine échelle peuvent présenter des agrégats ponctuels très denses en proies. Mais leur distribution spatiale est très aléatoire et leur persistance temporelle est très courte [Levin, 1992, Hunt et al., 1999, Van Franeker et al., 2002]. Il s'agit donc, à l'inverse des structures physiques à grande échelle, de structures imprévisibles au niveau de perception du prédateur (Figure 1.2). L'environnement s'organise ainsi autour de différents niveaux spatio-temporels : les plus fines échelles regroupent les structures les plus éphémères et donc imprévisibles alors que les plus larges échelles spatio-temporelles présentent des structures très persistantes dans le temps et très étendues dans l'espace. Les différents niveaux spatio-temporels s'organisent de façon hiérarchique : les plus petites structures sont emboîtées dans les moyennes qui sont elles-mêmes emboîtées dans les structures à grande échelle. Enfin ces niveaux coïncident avec un gradient de densité de proies : la densité en proies diminue avec la taille de la structure [Fauchald, 1999]. Finalement, les structures agrégeant les proies à une échelle intermédiaire de temps et d'espace sont considérées comme les habitats les plus prévisibles pour les prédateurs [Pinaud and Weimerskirch, 2005]. On s'attend donc à observer des ajustements comportementaux dans l'approvisionnement des prédateurs au sein des habitats dits de moyenne échelle [Pinaud, 2005].



**FIGURE 1.2** – Échelles temporelles et spatiales des principaux phénomènes océanographiques (schéma adapté de Cotté [2009]).

## § 1.3 L'OCÉAN AUSTRAL : UN OCÉAN STRUCTURELLEMENT HÉTÉROGÈNE

### 1.3.1 D'importantes fluctuations des ressources marines

Depuis plusieurs décennies, notre environnement connaît des changements climatiques majeurs dont les fluctuations affectent la plupart des éléments et processus écologiques [Stenseth et al., 2002]. Par la proportion de couverture globale des eaux et le rôle important des océans dans le fonctionnement du climat, les écosystèmes marins sont placés au premier plan de l'impact du réchauffement climatique. Dans certaines régions, un réchauffement des eaux de surface a été montré. Il impacte les écosystèmes jusqu'au sommet de la chaîne trophique, au niveau des prédateurs supérieurs.

De par son immense domaine pélagique représentant près de 20% de l'océan mondial [Deacon, 1937], l'Océan Austral joue un rôle important dans les processus climatiques mondiaux et le maintien de leur équilibre. Par ailleurs, la variabilité spatio-temporelle des ressources marines est particulièrement exacerbée dans cet océan circum-polaire. Souffrant de très peu de perturbations d'origines anthropiques, les eaux australes des moyennes et hautes latitudes présentent une large gamme de variabilité naturelle nécessaire pour comprendre, à plusieurs échelles, les interactions entre les prédateurs et leur environnement.

### 1.3.2 Circulation de l'Océan Austral et les grands fronts

La principale caractéristique hydrologique de l'Océan Austral est la présence du courant circumpolaire antarctique (ACC). Il s'agit d'un des plus grands courants au monde, qui circule sans obstacle d'Ouest en Est sous l'action des vents d'Ouest et de la force de Coriolis [Tchernia, 1978]. Ce courant constitue un moteur essentiel pour les transferts d'eau, de chaleur et de nutriments entre les océans adjacents. Le continent Antarctique se retrouve encerclé par une large et intense bande d'eaux froides qui structure toutes les composantes physiques et biologiques de l'écosystème austral [Orsi et al., 1995]. Cette structure hydrologique forme une véritable frontière naturelle avec les autres océans [Laws, 1985]. **Dans cette thèse, nous appellerons Océan Austral l'ensemble hydrologique situé au sud de la limite nord du courant circumpolaire Antarctique (définition selon Laws [1985]).** Cette limite nord est caractérisée par d'importants gradients physiques (température et salinité) qui séparent les eaux subantarctiques et antarctiques des eaux plus chaudes et salées de la circulation subtropicale [Orsi et al., 1995].

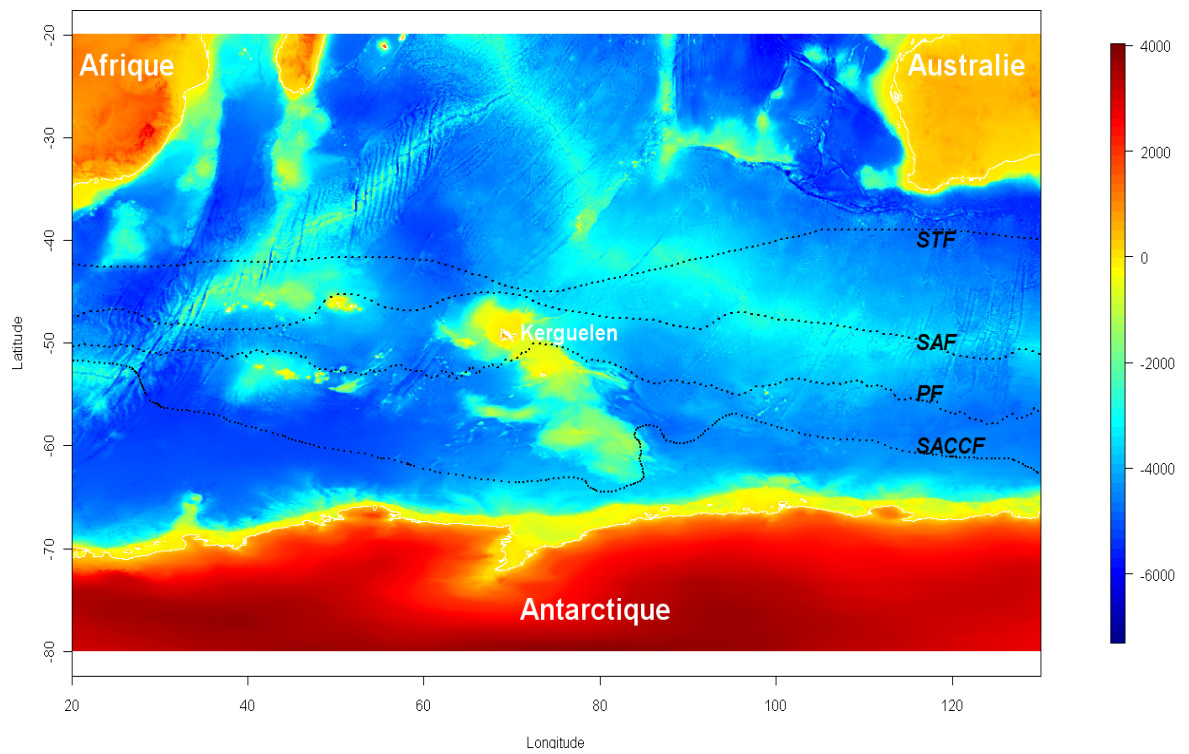
Par ailleurs, l'hydrologie de l'Océan Austral se caractérise par différentes masses d'eau, une masse d'eau étant un compartiment océanique homogène d'un point de vue physico-chimique (température, salinité et pression). L'Océan Austral est un océan annulaire dont les eaux de surface forment des bandes, masses d'eau, concentriques autour du continent Antarctique (Figure 1.3). De nombreuses structures océanographiques à grande échelle séparent ces masses d'eau : les fronts. Un front est une structure océanographique associée aux zones de fort gradient physique et séparant deux masses d'eau [Orsi et al., 1995]. Les fronts, détectable en sur-

face par des isothermes<sup>5</sup>, sont relativement stables dans le temps et l'espace (Orsi et al. [1995], Figure 1.3). Dans le cas du front polaire, deux isothermes permettent de le définir et de le localiser : l'isotherme de 2°C à 200m de profondeur et, en été, l'isotherme de 5° en surface [Park et al., 1993, 1998]. Trois masses d'eaux principales sont ainsi délimitées respectivement par les fronts subtropical (STF) et polaire (PF) : les eaux subtropicales, les eaux subantarctiques et les eaux antarctiques. Les eaux subantarctiques peuvent, de surcroît, être divisées en deux parties par le front subantarctique (SAF) qui se définit par l'isotherme de surface 8°C [Park et al., 1993, Orsi et al., 1995]. Au sud du front subantarctique sont situées les eaux de la zone frontale polaire et au nord, les eaux de la zone subantarctique *stricto sensu*. La localisation de ces différentes structures hydrologiques est variable dans le temps et va conditionner la repartition spatiale des ressources alimentaires [Strass et al., 2002]. Les zones frontales constituent à ce titre d'importantes frontières écologiques dont les variations en latitude peuvent avoir de forts impacts sur le comportement alimentaire des prédateurs de cet environnement [Cotté et al., 2007]. La zone dite interfrontale qui regroupe les masses d'eaux subtropicales et subantarctiques, séparées par des fronts, se caractérise par de forts courants qui vont favoriser la formation de structures dites mesoéchelle et submesoéchelle<sup>6</sup>

---

5. Les isothermes correspondent aux délimitations de même température au sein des masses d'eau.

6. Dans cette thèse, on parlera de structures submesoéchelles pour les structures océanographiques d'un rayon de l'ordre de quelques dizaines de kilomètres et d'une persistance temporelle de quelques jours, telles que des filaments.

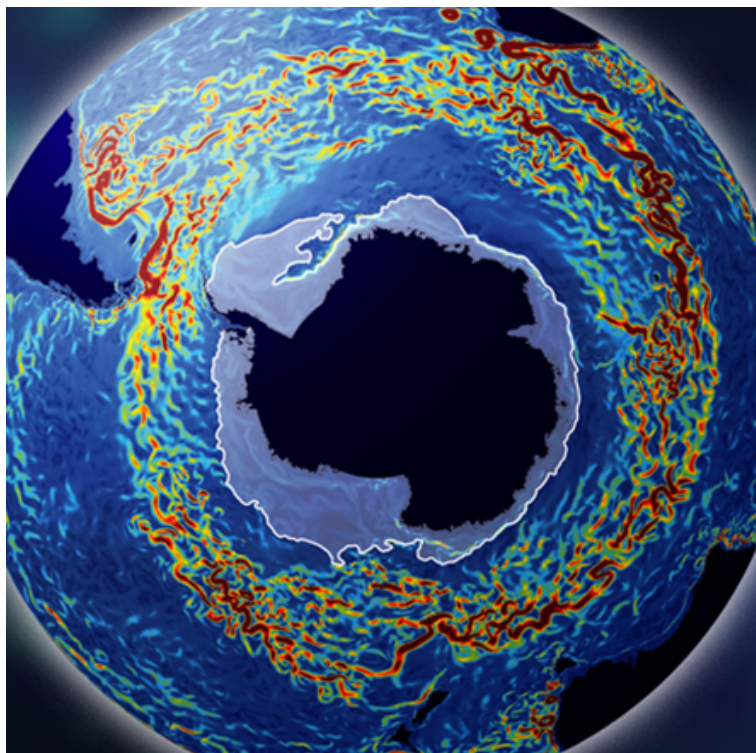


**FIGURE 1.3** – Carte du secteur indien de l'Océan Austral, les couleurs indiquent la bathymétrie (en mètres). La position des principaux fronts océaniques (STF, front subtropical sud ; SAF, front subantarctique ; PF, front polaire ; SACCF, front sud du courant circumpolaire Antarctique) considérés dans cette étude sont aussi indiquées.

### 1.3.3 Structuration de l'Océan Austral par l'activité tourbillonnaire

De nombreux processus physiques et biogéochimiques modulent la production et la distribution biologique [Kaiser et al., 2005]. Les gradients physiques verticaux (en température, densité et lumière) entraînent une stratification de la colonne d'eau. En surface, la couche euphotique est éclairée, chaude et peu salée, donc moins dense. Les masses d'eaux en profondeur sont plus denses et plus riches en nutriments. Les phénomènes de mélange à l'origine d'un apport de nutriments dans les couches de surface activent donc la production biologique dans la mesure où cette dernière est conditionnée par les quantités de lumière et de nutriments. Ainsi, la remontée de la nutricline dans la couche euphotique crée des conditions favorables à la stimulation de la production biologique [McGillicuddy Jr et al., 1998].

Tout le long du courant circumpolaire antarctique (ACC), une forte activité mesoéchelle ac-



**FIGURE 1.4** – Carte de l'hémisphère sud avec les continents en bleu foncé, la glace de mer en gris et les anomalies de hauteur d'eau en couleurs (plus l'anomalie est positive et plus le point est rouge). On peut ainsi distinguer la zone interfrontale circumpolaire caractérisée par une forte activité mesoéchelle, et donc de fortes anomalies de hauteur d'eau. Au sein de cette zone interfrontale, plusieurs types de structures mesoéchelle sont visibles : des tourbillons formés (structures circulaires), des tourbillons en formation et des structures submesoéchelle comme des filaments.

compagne et constitue les fronts : les instabilités des courants engendrent des phénomènes de

méandres qui peuvent aboutir à la formation de tourbillons [Strass et al., 2002]. Il s'agit de structures, dites de mesoéchelle, d'une centaine de kilomètres de diamètre dont la formation, puis la disparition, peuvent durer de quelques jours à quelques semaines. Les fronts constituent des structures océanographiques à grande échelle en opposition aux structures tourbillonnaires caractéristiques de la mesoéchelle (Figure 1.4). Dans l'hémisphère sud, on parle de tourbillon cyclonique si les courants qui le forment tournent dans le sens horaire, et anticyclonique inversement. Un tourbillon cyclonique se caractérise généralement par un centre avec des eaux plus froides et plus basses de quelques dizaines de centimètres que les eaux périphériques, phénomènes liés à une remontée d'eau et à des isopycnes<sup>7</sup> formant un dôme central (Figure 1.5). Inversement, un tourbillon anticyclonique présentera, en règle générale, un cœur chaud et haut sur l'eau, c'est-à-dire avec une épaisseur accrue des eaux de surface (dépression centrale des isopycnes). Par ailleurs, les vents induisent des courants de surface qui peuvent amener à la convergence ou la divergence des masses d'eaux superficielles. Des phénomènes de résurgence ("up-welling") peuvent ainsi apparaître au cœur des tourbillons cycloniques et stimuler, par l'apport de nutriments dans les couches de surface, la production primaire à la base du réseau trophique océanique. Du fait de la force centrifuge, les ressources alimentaires des échelons trophiques supérieurs peuvent ensuite être accumulées à la périphérie des tourbillons [Bakun, 2006]. Au sein d'un champ de tourbillons, l'interaction entre les différentes structures peut également créer des mouvements verticaux locaux propices au mélange et à la stimulation biologique [McGillicuddy Jr et al., 1998]. **Les tourbillons concentrent ainsi une forte activité biologique** [Bakun, 2006] et sont également suspectés de jouer un rôle essentiel dans le transport de chaleur [Morrow et al., 2004]. Par ailleurs, la structuration spatiale de la production biologique dépend également des structures de submesoéchelle, telles que les filaments. L'activité de submesoéchelle, de l'ordre de 1 à 10 km pour une persistance de 1 à 10 jours, correspond à la variabilité des structures tourbillonnaires. Lévy et al. [2001] ont montré que les vitesses verticales et les apports de nutriments les plus importants étaient localisés en périphéries des tourbillons et dans les filaments.

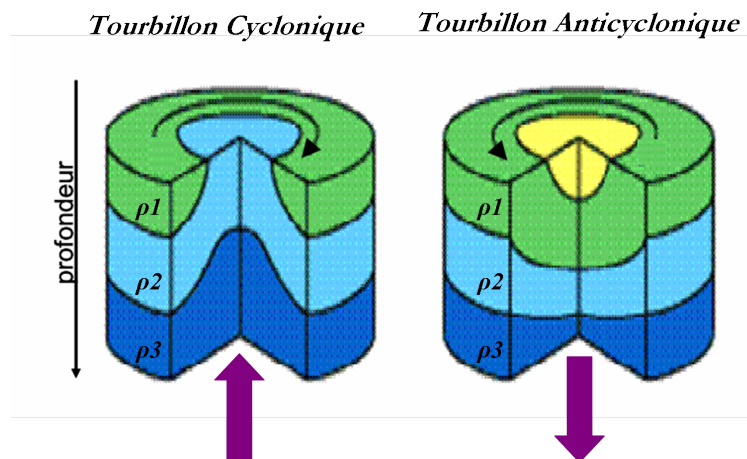
L'amplitude de la variabilité spatio-temporelle biologique associée aux tourbillons meso-échelle et aux filaments submesoéchelle peut être du même ordre que celle observée pendant le cycle saisonnier. Cette amplitude est également comparable à celle observée à grande échelle spatiale, par exemple à l'échelle d'un bassin océanique présentant simultanément des régions productives et oligotrophes<sup>8</sup> [Levy, 1999]. **On peut dès lors s'attendre à ce que la variabilité extrême, spatiale et temporelle, de ces richesses biologiques influence les déplacements des grands prédateurs de l'Océan Austral.**

---

7. Les isopycnes correspondent aux lignes d'iso-densité.

8. L'adjectif oligotrophe s'emploie pour qualifier les zones de faible production biologique.





**FIGURE 1.5** – Représentation schématique de coupes de tourbillons et des mouvements verticaux associés. Les lignes horizontales continues décrivent les isopycnes ( $\rho_1, \rho_2, \dots$  lignes d'isodensité). Dans le cas du tourbillon cyclonique, les isopycnes forment un dôme central indiquant le processus d'up-welling mis en place (flèche violette). Inversement, pour le tourbillon anticyclonique, les isopycnes forment une dépression au coeur du tourbillon qui signe le processus de down-welling (flèche violette). Il est à noter que des situations intermédiaires, avec up-welling en périphérie et down-welling au coeur du tourbillon par exemple, peuvent être obtenues lors de la perte de puissance des tourbillons [McGillicuddy Jr et al., 2007]

### 1.3.4 Variabilité spatiale et temporelle de la productivité en zone interfrontale

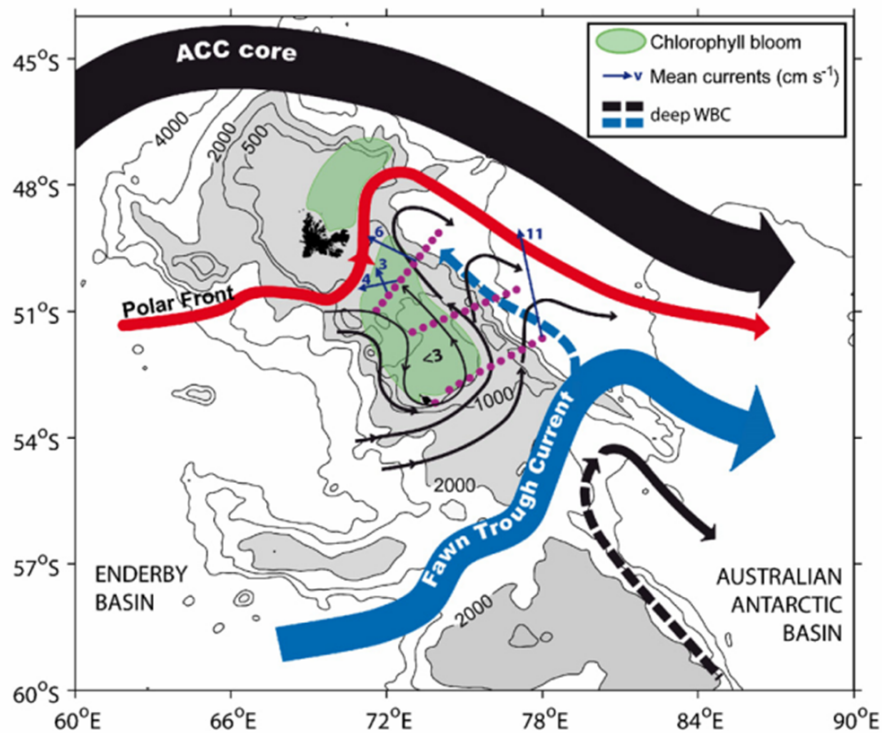
L'Océan Austral est un contributeur majeur à la productivité primaire des océans du globe [Sullivan et al., 1993]. Alors qu'il se caractérise par des eaux de type HNLC<sup>9</sup>, certaines zones, comme le plateau de Kerguelen<sup>10</sup> et la zone interfrontale à l'Est de ce plateau, contribuent à l'importante production primaire de la biosphère [Lefevre et al., 2008]. Le plateau de Kerguelen est une zone très productive avec de fortes variations entre les dynamiques spatio-temporelles des secteurs Nord et Sud (Dragon et al. [2011], manuscrit en Annexe A). Cette différence est supposée provenir d'une séparation géographique entre les secteurs Nord et Sud : un passage sépare en effet les deux parties du plateau. Ce passage, appelé le "Polar Front Trough" traverse le plateau d'Est en Ouest juste au sud de l'île de Kerguelen, permet le passage du front polaire le long de l'isobathe 500m et ainsi ségrège physiquement les masses d'eau des deux secteurs [Mongin et al., 2008]. Par ailleurs, en agissant telle une barrière, la bathymétrie peu profonde du plateau de Kerguelen force le flot de l'ACC à se diviser en deux courants (figure 1.6). Le flot principal de l'ACC passe dans le secteur Nord du plateau où il engendre une intense activité de mesoéchelle [Moore and Abbott, 2000, Park et al., 2008, Roquet et al., 2009] alors que la branche sud s'écoule par le passage de "Fawn Trough". Le bloom dans le secteur Nord du plateau reflète ainsi l'interaction entre l'importante advection en direction de l'Est et la faible bathymétrie.

Un autre fait marquant est la productivité biologique beaucoup plus importante de la zone interfrontale Est comparée à la zone interfrontale à l'Ouest du plateau. La zone interfrontale Est bénéficie en effet de l'extension du bloom à l'extérieur du plateau, via la plume de Kerguelen, qui suit le courant de l'ACC dirigé vers l'Est (Dragon et al. [2011], manuscrit en Annexe A). De forts vents d'Ouest (les "westerlies"), combinés à la circulation de l'ACC vers l'Est et particulièrement le front polaire traversant le plateau, peuvent diriger les nutriments collectés sur le plateau vers la partie Nord-Est de la zone interfrontale [Blain et al., 2008, Van Beek et al., 2008]. Ceci suggère que le secteur Nord du plateau agit comme un amplificateur de production primaire des eaux advectées depuis l'Ouest et qui sont emportées vers l'Est dans la plume de Kerguelen. **Au sein de la zone interfrontale, les structures mesoéchelle, liées aux forts mouvements advectifs, créent ainsi un effet structurant du milieu marin et/ou une stimulation biologique le long de la chaîne trophique** [Flierl and McGillicuddy, 2002].

Au sein de l'Océan Austral, certaines zones, telles que le plateau de Kerguelen et la zone interfrontale Est, se caractérisent par une importante richesse biologique (Dragon et al. [2011], manuscrit en Annexe A). La biomasse phytoplanctonique à la base de l'écosystème austral marin, présente une forte variabilité spatiale et saisonnière qui affecte l'ensemble de l'écosystème. Ces fluctuations sont régulées par des facteurs océanographiques et écologiques qui sont dépendants spatialement et organisés selon des interactions complexes. Ainsi les variations inter-annuelles de la productivité biologique dépendent-elles de facteurs physiques locaux, tels que les températures de surface, mais également de l'hydrodynamique hivernale de la zone, et particulièrement

9. "High Nutrient - Low Chlorophyll" i.e. fort apport de nutriments mais faible concentration en chlorophylle-*a*

10. Tout au long de cette thèse, le terme de plateau est utilisé pour décrire une zone géographique où la bathymétrie est inférieure à 1000m de profondeur. Le plateau de Kerguelen correspond ainsi à une surface de près de  $3.8 \times 10^5$  km<sup>2</sup>, environ les deux tiers de la surface de la France métropolitaine.



**FIGURE 1.6** – Schéma de [Park et al. \[2008\]](#) représentant la circulation géostrophique sur et autour du plateau de Kerguelen. Les isobathes 500m, 1000m, 2000m, 3000m et 4000m sont représentées par les fines lignes noires. Le flot principal de l'ACC, le front polaire et le courant du Fawn Trough [[Roquet et al., 2009](#)] sont représentés. Les fines flèches numérotées représentent les vecteurs courant moyennés sur les 500m premiers mètres de la colonne d'eau (pour plus de détails, voir [Park et al. \[2008\]](#)). Les limites occidentales des courants de subsurface sont représentées en tirés gras. La carte illustre les liens entre les zones de bloom annuel de chlorophylle-a et les forts courants qui les entourent.

via l'importance du mélange vertical et la puissance des vents ([Dragon et al. \[2011\]](#), manuscrit en Annexe A). On peut donc s'attendre à ce que les prédateurs supérieurs de cet écosystème présentent des comportements d'approvisionnement en relation avec les structures océanographiques de ces zones biologiquement dynamiques.

## § 1.4 L'ÉLÉPHANT DE MER : UN PRÉDATEUR SUPÉRIEUR DE L'OcéAN AUSTRAL

Parmi la grande diversité spécifique des prédateurs de l'Océan Austral, les mammifères marins se nourrissent d'un très large spectre de proies et contribuent ainsi fortement à l'exploitation des ressources marines australes. Les pinnipèdes se révèlent particulièrement pertinents dans le cadre d'une étude télémétrique dans la mesure où ces espèces reviennent à terre entre chaque trajet en mer. Ils sont ainsi plus accessibles aux manipulations scientifiques (pesée, pose de balises...) que des espèces complètement inféodées au milieu marin. L'Océan Austral est une zone presque exclusivement océanique : seule une vingtaine d'îles ou d'archipels sont localisés dans ses latitudes. Ces terres sont minuscules (de 7 à 12173 km<sup>2</sup>) à l'échelle de l'Océan Austral (76 millions de km<sup>2</sup>) et constituent le refuge d'une abondante faune marine venant s'y reproduire, ou muer, en colonies denses.

### 1.4.1 Statut d'une espèce très étudiée



**FIGURE 1.7** – Octobre 2009, mâle éléphant de mer, “pacha” du harem, femelle et petit d’une dizaine de jours sur la plage de Ratmanoff, Kerguelen.

Parmi ces prédateurs marins figure le plus imposant représentant de la famille des Phocidés : l'Éléphant de Mer Austral, *Mirounga leonina*. Le dimorphisme sexuel chez cette espèce est un des plus marqués du règne animal : les mâles peuvent dépasser les 6m de long pour parfois plus

de 4 tonnes alors que les femelles ne mesurent en moyenne “que” 2.5m pour près de 500kg (Figure 1.7). L’éléphant de mer austral a longtemps été chassé aux XIX<sup>ème</sup> et XX<sup>ème</sup> siècles. Après l’arrêt de la chasse dans les années 1950, les sous-populations des différentes colonies de reproduction, localisées sur des îles subantarctiques et antarctiques, auraient dû se reconstituer. Cependant depuis le début des années 50, certaines de ces colonies ont présenté un déclin marqué (Kerguelen (latitude : 49°30’ S, longitude 69°30’ E) et Macquarie (53°47’ S ; 159°E)) [Weimerskirch et al., 1995, Cherel and Weimerskirch, 1995, Guinet et al., 1999, Slip and Burton, 1999, Authier et al., 2011]. L’archipel des Kerguelen est une des terres subantarctiques où une base scientifique française est installée depuis les années 1950 permettant un accès aisé aux colonies de ces prédateurs marins. L’archipel accueille la deuxième plus grosse population d’éléphants de mer (environ 150 000 individus [Guinet et al., 1992]). De par leur rôle de prédateur supérieur dans l’écosystème austral, les différences de dynamiques démographiques entre les colonies et leur accessibilité aux manipulations, les éléphants de mer austraux figurent parmi les mammifères marins les plus étudiés.

#### 1.4.2 Une distribution circum-polaire et différentes stratégies d’approvisionnement

Il a été montré que ces animaux possèdent un très grand domaine vital et une très grande étendue de prospection [Biuw et al., 2007]. Bien que les différentes colonies de reproduction soient séparées de plusieurs milliers de kilomètres, les éléphants de mer présentent une distribution largement circumpolaire que l’utilisation de la télémétrie a permis de mettre en évidence [McConnell et al., 1992, McConnell and Fedak, 1996, Jonker and Bester, 1998, Bornemann et al., 2000, Biuw et al., 2007]. La détermination des habitats privilégiés de cette espèce a conduit à l’observation de stratégies d’approvisionnement adaptées aux caractéristiques océanographiques locales. Un projet international (SeaOS) a étudié simultanément les trois principales sous-populations d’éléphants de mer de l’Océan Austral. Les habitats préférentiellement ciblés par les individus de Géorgie du sud, de Macquarie et de Kerguelen ont ainsi pu être mis en évidence bien que les proportions de ces différentes stratégies varient d’une colonie à l’autre [Biuw et al., 2007]. Les animaux prospectent quatre types d’environnements pendant leur séjours en mer selon leur âge, leur sexe, la durée et la période de leur séjour en mer. Les mâles adultes se rendent principalement sur des plateaux (plateau de Kerguelen ou plateau Antarctique) où ils recherchent des proies benthiques. Les femelles adultes, et les juvéniles des deux sexes, prospectent en milieu pélagique et se rendent dans la zone inter-frontale (~ 71% des femelles équipées, cette proportion étant plus importante en période de post-reproduction qu’en post-mue) ou dans la zone marginale des glaces à proximité du continent Antarctique [Bailleul et al., 2007a, Ducatez et al., 2008, Cherel et al., 2008, Bailleul et al., 2010a]. Ces quatre types d’environnements (benthique subantarctique, benthique antarctique, pelagique subantarctique et pelagique antarctique) sont considérés comme différentes stratégies géographiques d’approvisionnement auxquelles peuvent être associés des types de proies ainsi que des comportements de plongée et de pêche adaptés.

Des études isotopiques ont récemment établi que les individus jusqu’à l’âge de 4-5 ans, mâles et femelles, s’alimentaient de Myctophidés meso-pélagiques (poissons lanterne tels que

*Electrona carlsbergi*, *Electrona antarctica* et *Gymnoscopelus nicholsi*), pêchés en milieu subantarctique et antarctique [Cherel et al., 2008]. Les mâles, une fois sexuellement matures (~ 7ans), adoptent un nouveau régime alimentaire constitué principalement de grosses proies benthiques telles que les calmars (ordre des Teuthida) ou encore les légines australes (*Dissostichus eleginoides*, Slip [1995]). Les mâles adultes éléphants de mer représentent dès lors un des niveaux trophiques les plus élevés de la chaîne alimentaire australe.

### 1.4.3 Un exceptionnel modèle d'études océanographiques et écologiques

Chaque année, les éléphants de mer retournent à terre pour la reproduction (en octobre, printemps austral) et pour la mue (entre novembre et avril, selon la classe d'âge et le sexe des animaux) [Bradshaw et al., 2004]. Cependant, leurs séjours à terre durent rarement plus de quatre semaines consécutives pendant lesquelles les animaux se regroupent sur les plages de l'archipel. Ils passent ainsi plus de 80% de leur vie en mer [Field et al., 2004].

Entre les périodes à terre, pendant lesquelles les animaux jeûnent, des études antérieures de suivi satellitaire ont également permis de mettre en évidence certaines caractéristiques du déplacement de ces animaux :

- les animaux sont en plongée quasi-continue pendant leur période en mer, ils ne passent que quelques minutes en surface entre deux plongées successives [McConnell et al., 1992] ;
- les profondeurs moyennes des plongées avoisinent les 600m de profondeur, mais certaines plongées peuvent atteindre 2 000m de profondeur [Bailleul et al., 2007a] ;
- la durée moyenne d'une plongée varie de 20 à 30 min, selon la profondeur maximale atteinte par les animaux ;
- les animaux peuvent parcourir jusqu'à 15 000km pendant leur séjour en mer et peuvent parfois s'éloigner de plus de 4 000km des côtes de Kerguelen [Bailleul et al., 2007a] ;

Grâce aux longues migrations que les éléphants de mer effectuent dans leur vaste habitat et aux importantes profondeurs qu'ils peuvent atteindre pendant leurs plongées, ces animaux constituent également d'exceptionnels vecteurs pour les mesures océanographiques *in situ*. La composante océanographique du projet SeaOS a ainsi permis de contribuer significativement à l'obtention de données océanographiques de très grande qualité dans des régions très peu échantillonnées par les moyens océanographiques conventionnels [Biuw et al., 2007, Charrassin et al., 2008].

D'un point de vue écologique, une autre caractéristique biologique de l'espèce suscite l'intérêt de son étude : ces animaux présentent des plongées passives pendant lesquelles ils se laissent "glisser" dans la colonne d'eau [Biuw et al., 2003]. Pendant ces plongées dites de dérive, un indicateur de la condition corporelle de l'animal peut être estimé à l'aide des paramètres de plongée. En effet, les mouvements verticaux pendant ces plongées sont directement liés à la flottabilité de l'animal à ce moment du trajet [Webb et al., 1998]. Un animal plutôt gras et donc présentant une bonne flottabilité suivra un mouvement de dérive vers le haut pendant la phase passive de sa plongée. Ainsi, une augmentation au cours du temps de la flottabilité de l'animal

résulte-t-elle d'un anabolisme lipidique qui est la conséquence d'une récente période de succès alimentaire [Biuw et al., 2007, Bailleul et al., 2007b]. L'évolution du taux de dérive au cours du trajet de l'animal peut ainsi être utilisée pour estimer l'évolution de la condition corporelle des individus au cours de leur trajet en mer. Cet indice est une mesure indépendante qui permet d'identifier les zones où les éléphants de mer s'alimentent le plus, sachant un lag temporel de métabolisation [Crocker et al., 1997, Biuw et al., 2003, Bailleul et al., 2007b]. Dans l'état des technologies actuelles, les éléphants de mer sont donc les seuls prédateurs marins pour lesquels un indice du succès alimentaire peut être estimé *in situ* pendant leur longues migrations. À ce titre, ils correspondent à un modèle d'étude idéal pour valider l'hypothèse de recherche en zone restreinte à la base des études en écologie du foraging.

Avec les récentes avancées en télémétrie satellitaire, de telles études ont permis une meilleure compréhension des stratégies alimentaires de ces prédateurs marins. À des fins de recherche et de conservation, la mise en relation de ces stratégies avec les paramètres environnementaux locaux et globaux représente un challenge crucial. Ces travaux qualitatifs sur une des espèces clés de l'écosystème austral ont entamé les recherches sur son comportement alimentaire à grande échelle et ouvrent désormais le questionnement sur les moyennes et fines échelles.

## § 1.5 PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE

Dans le contexte de l'Océan Austral, nous avons tenté de répondre à la question suivante : **comment la variabilité de la production primaire et des conditions océanographiques physiques influence-t-elle les stratégies d'approvisionnement des éléphants de mer austraux ?** Sachant le rôle évolutif prépondérant des femelles dans les espèces à fort dimorphisme sexuel et sachant que plus des 2 tiers des femelles de cette espèce s'alimentent en zone pélagique subantarctique [Bailleul et al., 2010a, Dragon et al., 2010], cette région semble donc avoir une importance évolutive cruciale pour la survie de la population d'éléphants de mer austraux. **Nous avons ainsi concentré les travaux de cette thèse sur la zone pélagique subantarctique, dite interfrontale.** À l'aide de données télémétriques et satellitaires, nous avons étudié **l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions océanographiques en zone interfrontale, et le comportement des femelles éléphants de mer qui s'y rendent** depuis la colonie de Kerguelen.

L'évaluation de l'impact des variations de cet écosystème sur cette espèce est dépendante des études de mise en relation du comportement alimentaire et du milieu dans lequel il a lieu. Or une des difficultés de l'étude de l'écologie alimentaire des prédateurs marins consiste à identifier les zones les plus probables d'alimentation de ces prédateurs. En général, le choix de la méthode de détection des zones d'ARS dépend de l'écologie du prédateur considéré, du type de données de trajet et de l'adaptation de la méthode à la question écologique. Cependant, les zones d'ARS correspondent aux zones où les prédateurs ont le plus cherché leur alimentation. Elles ne correspondent donc pas nécessairement aux zones où les animaux se sont principalement alimentés. Très peu d'études se sont en fait intéressées à évaluer le meilleur type de données pour détecter les zones d'ARS ainsi que la validité de ces dernières en terme de succès alimentaire.

### 1.5.1 Problématique méthodologique

L'objectif de cette thèse était à vocation écologique, mais la première partie des travaux présentés est d'ordre méthodologique : il s'agissait d'**identifier les zones de recherche à l'échelle des trajets, puis des plongées et enfin au sein des plongées**. Dans la dimension horizontale, nous disposions de données télémétriques de deux résolutions différentes : Argos et GPS. Il a donc fallu déterminer dans quelle mesure la résolution des données affectait la détection des zones de recherche, type ARS. Enfin il fallait déterminer si ces zones de recherche correspondaient bien à des zones de succès alimentaire où les animaux avaient significativement amélioré leur condition corporelle.

**La première question abordée par ce travail de thèse concernait l'évaluation de l'influence de la résolution d'enregistrement des données de tracking (Argos vs. GPS) pour la détection des zones d'ARS.** Nous souhaitions en effet savoir si, pour une même question écologique : l'identification des zones d'intensification du comportement de recherche, l'une ou l'autre des résolutions de données télémétriques se distinguait. Les travaux relatifs à cette question sont présentés dans le manuscrit en Annexe C.

Dans une deuxième question, nous cherchions à **identifier, à l'échelle des trajets, la meilleure méthode de détection des zones de succès alimentaire**. Sur les données télémétriques Argos et GPS, nous avons évalué les différentes méthodes d'analyse de trajet à l'aide d'un indice de la condition corporelle des éléphants de mer déduit du taux de dérive. Nous souhaitions ainsi **déterminer si les zones identifiées comme de recherche en zone restreinte correspondaient bien à des zones de succès alimentaire**, moyennant un lag temporel de métabolisation que nous avons estimé. Ces travaux relatifs, qui ont permis de valider l'hypothèse d'ARS chez les éléphants de mer, sont présentés dans le manuscrit en Annexe C.

Toutefois, l'approvisionnement ne se déroule pas en surface chez les prédateurs plongeurs. À l'aide des données de haute résolution, il est désormais possible d'étudier le comportement d'approvisionnement de prédateurs en plongée. Un prédateur au sein d'une masse d'eau riche en proies devrait présenter des caractéristiques de plongée différentes de celles adoptées dans un environnement pauvre. De façon similaire, au sein des plongées, le comportement des éléphants de mer le long de la colonne d'eau devrait s'adapter aux densités de proies rencontrées. **Dans une troisième question, nous avons ainsi transposé la question de l'identification du comportement alimentaire à la dimension verticale, primordiale dans l'approvisionnement d'animaux plongeurs.** En utilisant des données de plongée de haute résolution (TDR), le comportement de recherche alimentaire à l'échelle de la plongée et au sein des plongées a pu être étudié. Les travaux relatifs à cette question sont présentés dans le manuscrit en Annexe D et dans le corps du manuscrit de thèse.

Dans une dernière question méthodologique, nous avons cherché à déterminer dans quelle mesure le comportement de recherche alimentaire détecté dans la dimension horizontale à l'échelle



du trajet coïncidait avec le comportement de recherche alimentaire détecté dans la dimension verticale à l'échelle des plongées. Nous souhaitons déterminer si un indice comportemental à l'échelle du trajet, tel que la proportion d'ARS, était significativement représentatif du comportement à fine échelle, tel que la proportion quotidienne de plongées de recherche alimentaire. Nous avons ainsi cherché à **détecter des comportements de recherche en zone restreinte et à obtenir des cohérences entre le comportement des animaux dans la dimension horizontale et celui observé simultanément le long de la colonne d'eau**. Les travaux relatifs à cette question sont présentés dans le manuscrit en Annexe D.

### 1.5.2 Problématique écologique

Enfin, dans la deuxième partie de cette thèse, nous avons étudié les **relations entre l'environnement marin et les éléphants de mer femelle dans la zone interfrontale**. Nous cherchions à établir les caractéristiques des zones de recherche alimentaire intensive, où l'on suppose que les animaux ont traversé des zones d'alimentation particulièrement favorables, et l'éventuelle existence de "règles de décision" dans les déplacements des éléphants de mer pour se rendre dans ces zones. Nous recherchions en particulier à mettre en relation différentes variables océanographiques, satellitaires et *in situ*, avec ces zones de recherche intensive.

Dans la continuité de nos travaux, nous avons travaillé dans un premier temps à grande échelle dans la dimension horizontale et nous nous sommes intéressés à ces relations à l'échelle du trajet. Un protocole a ainsi été développé pour relier statistiquement les comportements observés avec des processus océanographiques d'intérêt pour les animaux. Les structures tourbillonnaires ayant un rôle prépondérant dans l'agrégation des ressources dans l'Océan Austral, nous cherchions à **observer une augmentation des transitions comportementales vers le foraging intensif lorsque les animaux étaient à proximité de structures tourbillonnaires**. Les travaux relatifs à cette question sont présentés dans le manuscrit en Annexe B.

Puis, dans une deuxième question, nous nous sommes intéressés aux changements comportementaux, à moyenne (échelle de la plongée) et à fine échelle (au sein des plongées), en relation avec la structuration de la colonne d'eau. Les zones préférentielles pour le comportement de "foraging intensif" des animaux étant identifiées par une recherche en zone restreinte avec une **augmentation du nombre de plongées permettant l'exploitation d'une couche d'eau particulière où le patch de proies se situerait**. Ceci devrait nous permettre d'étudier statistiquement l'influence des structures tourbillonnaires sur le comportement d'approvisionnement des éléphants de mer austraux. Les travaux relatifs à cette question sont présentés dans le manuscrit en Annexe D et dans le corps du manuscrit de thèse.

Un dernier projet s'est intéressé à l'utilisation, pendant plus de 2 semaines, d'une structure tourbillonnaire par une femelle ayant amélioré sa condition de plus de 120kg pendant ses 3 mois de trajet en mer alors que la moyenne est habituellement autour de 50 kg. Nous avons supposé que cette femelle avait adopté une stratégie d'approvisionnement très efficace lui ayant permis d'exploiter au mieux des zones riches en proies. Nous avons cherché à étudier de façon conjointe

la structure océanographique visitée par cet individu et le comportement de recherche alimentaire dont il a fait preuve. À l'aide de données océanographiques à fine échelle, mesurées *in situ* par la balise de l'animal, ce projet inter-disciplinaire cherchait à **reconstruire, dans le temps et l'espace, l'environnement tourbillonnaire exploité par cet animal**. Enfin, en étudiant le comportement d'approvisionnement, estimé dans les dimensions horizontale et verticale, nous avons pu localiser les zones de succès de pêche dans la colonne d'eau et étudier les transitions comportementales en relation avec les conditions océanographiques de cette structure 3D. L'objectif était une **caractérisation océanographique à fine échelle spatiale et temporelle des zones de succès de pêche de l'animal permettant l'estimation de l'enveloppe environnementale des champs de proies exploités**.

Ce travail de thèse ayant fait l'objet d'articles publiés (2) et soumis (2), ceux-ci sont intégrés en Annexes. Certains résultats des articles en préparation (liste en Annexe E) sont décrits dans le corps de ce manuscrit de thèse. Les travaux correspondants font l'objet d'une synthèse dans la partie résultats dont les méthodes sont présentées de façon transversale dans le présent manuscrit. La dernière partie du manuscrit intègre et interprète l'ensemble des résultats obtenus au cours de cette thèse.



**DEUXIÈME PARTIE**

---

**MATÉRIEL & MÉTHODES**



## - CHAPITRE 2 -

---

---

### MATÉRIEL

---

#### § 2.1 INSTRUMENTATIONS DES ÉLÉPHANTS DE MER

La détermination des zones d'alimentation et le suivi en mer des trajets alimentaires de prédateurs marins s'effectuent par la pose de balises et d'enregistreurs. Ces équipements sont peu encombrants (Figure 2.1) et pèsent environ 500g soit moins de 0.2% de la masse totale d'un éléphant de mer. **Pour le suivi en mer d'éléphants de mer de la population de Kerguelen, différents types de balises ont été utilisés selon un même protocole de pose.**

##### 2.1.1 Protocole de pose du matériel

De 2003 à 2009, pendant le printemps austral (période de reproduction) ou l'été austral (période de mue), les animaux ont été approchés et équipés alors qu'ils étaient à terre. En tout 82 individus ont été équipés de balises dont 53 femelles adultes (Table 2.1). Toutes les femelles ont été choisies de même taille et masse et prêtes à quitter les plages (en période de reproduction : petit sevré ; en période de mue : mue complète). Les individus ont été capturés à l'aide d'un sac permettant de leur couvrir la tête puis anesthésiés par une solution de Zoletil 100 (mélange 1 :1 de Tiletamine et Zolazepam) injecté en intraveineuse [McMahon et al., 2000, Field et al., 2002]. Chaque individu a ensuite été mesuré à l'aide d'un mètre ruban puis placé dans un filet avant la pesée. Cette dernière a été réalisée à l'aide d'un trépied et d'un palan. Après nettoyage des poils du sommet de la tête par de l'acétone, les balises étaient ensuite collées sur la tête des animaux endormis grâce à une colle *epoxi* à prise rapide (Araldite AW 2101). Une fois équipés, les individus étaient relâchés et pouvaient regagner la mer (Figure 2.2) .

##### 2.1.2 Balises SMRU : émission des données et moyenne échelle

Développées par le *Sea Mammal Research Unit* de l'université de St Andrews, Écosse, les balises CTD (*Conductivity-Temperature-Depth*) et Fluo-CTD (*Fluorometer-Conductivity-Temperature-Depth*) ont été conçues pour enregistrer et transmettre des données pendant les



**FIGURE 2.1** – Octobre 2009, femelle éléphant de mer équipée sur la plage de Ratmanoff, Kerguelen.



**FIGURE 2.2** – Octobre 2009, femelle éléphant de mer prête à partir en mer après l'équipement.

longs trajets en mer des éléphants de mer. Il s'agit de balises dites SRDL (pour "Satellite Relayed Data Loggers" c'est-à-dire des balises qui émettent des messages de données compactées qui sont reçus et retransmis en temps quasi-réel via le système satellitaire) et plusieurs capteurs les composent :

- le capteur de pression qui enregistre les données de profondeur (en dBar) avec une précision

Année	Période	Type de Balise	Nb de Balises	Nb de femelles	Nb de femelles ZIF
2003	post-mue	CTD	3	0	0
2004	post-mue	CTD	10	5	1
2005	post-mue	CTD	13	6	4
2006	post-mue	CTD	5	3	3
2007	post-mue	CTD	16	10	10
-	-	Fluo-CTD	2	2	0
2008	post-mue	CTD	11	8	4
-	post-repro	MK10	2	2	2
2009	post-mue	Fluo-CTD	8	6	6
-	post-repro	Fluo-CTD*	7	6	6
-	-	MK10	5	5	4
			82	53	40

**TABLE 2.1** – *Table de déploiements de 2002 à 2009 inclus : les années, périodes et types de balises sont indiqués ainsi que le nombre de balises de chaque type parmi lesquelles le nombre de femelles équipées et le nombre de celles qui se sont rendues dans la zone Interfrontale (ZIF). Les types de balises CTD et Fluo-CTD correspondent aux balises du SMRU et le type MK10 correspond aux balises de WildLife Computers. Enfin le type Fluo-CTD\* indique une association de balise Fluo-CTD à un enregistreur de plongée de type MK9, fourni par WildLife Computers. Ces différents types d'équipements sont décrits dans les paragraphes suivants.*

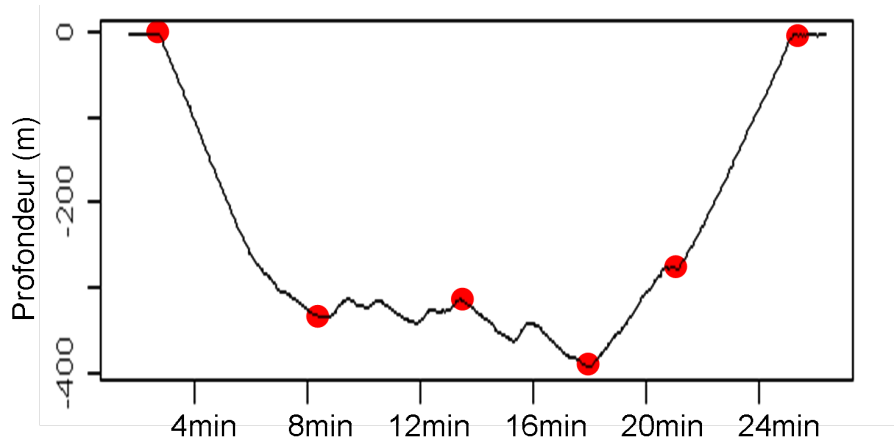
de  $\pm 2$  dBar et une résolution de 0.05 dBar. Chaque plongée est enregistrée à raison de 6 points d'inflexion principaux décrivant le trajet de l'animal dans la colonne d'eau (départ de la surface, changement d'inclinaison quand l'animal arrive dans le fond de sa plongée, point d'inflexion dans le fond de la plongée, maximum de profondeur, amorce de remontée vers la surface et enfin retour en surface, Figure 2.3) ;

- le capteur de température enregistrant dans une gamme allant de  $-5^{\circ}\text{C}$  à  $+35^{\circ}\text{C}$  avec une précision de  $\pm 0.005^{\circ}\text{C}$  et une résolution de  $0.001^{\circ}\text{C}$  ;
- le capteur de conductivité qui enregistre dans une gamme allant de 0 à  $80\text{mS.cm}^{-1}$  (milli Siemens par cm) avec une précision de  $\pm 0.01\text{mS.cm}^{-1}$  et une résolution de  $0.002\text{mS.cm}^{-1}$ . La conductivité permet ensuite de calculer directement la salinité de la masse d'eau (plus une eau est salée et plus elle est conductrice). Afin de calculer avec précision la salinité et la densité des masses d'eau rencontrées par les animaux, les capteurs de température et de conductivité effectuaient des mesures synchronisées le long de la colonne d'eau traversée par l'animal. Chaque jour passé en mer, deux profils complets ont ainsi été enregistrés lors des remontées des plongées les plus profondes des animaux ;
- enfin, pour les balises Fluo-CTD, un dernier capteur enregistre la fluorescence sur les 150 premiers mètres<sup>1</sup> de la colonne d'eau dans une gamme allant de 0 à  $5\text{mg.L}^{-1}$  avec une précision de l'ordre de 5% et une résolution de  $0.1\text{mg.L}^{-1}$ . Après inter-calibration et correction de certains effets liés à la luminosité, la fluorescence des balises permet

1. Dans l'Océan Austral, la profondeur moyenne de la couche euphotique a été estimée à 150m.



d'estimer la concentration en chlorophylle *a* indiquant la richesse biologique de la zone dans laquelle évoluent les animaux. Chaque jour passé en mer, deux profils complets sont également enregistrés lors des remontées de plongées des animaux.



**FIGURE 2.3** – Plongée typique d'un éléphant de mer dans la colonne d'eau. Les points rouge indiquent les points d'inflexion majeurs de la plongée qui seront transmis dans le message de données compressées fourni par la balise Argos. Dans le cas d'un enregistreur TDR, l'ensemble de la série temporelle Profondeur-Temps est collectée, et ce tout le long du trajet en mer.

**Salinité, température, profondeur et, pour certaines balises, fluorescence sont mesurées *in situ* et résumés dans un message compact par les balises.** Ce message est ensuite transmis en temps quasi-réel grâce à un transmetteur Argos incorporé dans la balise. Le transmetteur Argos permet également d'obtenir la localisation géographique (longitude et latitude associées à une erreur de mesure dépendante du nombre de satellites recevant le message Argos et de la qualité de ce dernier). Le nombre moyen de localisations quotidiennes varie entre 4 et 12 permettant de reconstruire le trajet de l'animal au fur et à mesure de son déplacement. Toutefois, cette reconstruction du trajet ne peut s'effectuer qu'à moyenne échelle spatiale : les localisations Argos incluant des erreurs de mesure variant de 150m pour les plus précises à plus de 1.5 km pour les localisations de moins bonne qualité. Pour des raisons de compromis sur la durée de vie des batteries des balises (compromis entre le nombre de messages quotidiens émis et la durée des trajets en mer), cette reconstruction de trajet s'effectue également à moyenne résolution temporelle dans la mesure où le nombre quotidien de localisations excède rarement 12 c'est-à-dire une localisation toutes les 2h en moyenne. Les données *in situ* du comportement de plongée (6 points par plongée) et des variables océanographiques (2 profils quotidiens) fournissent également des informations à moyenne échelle temporelle.

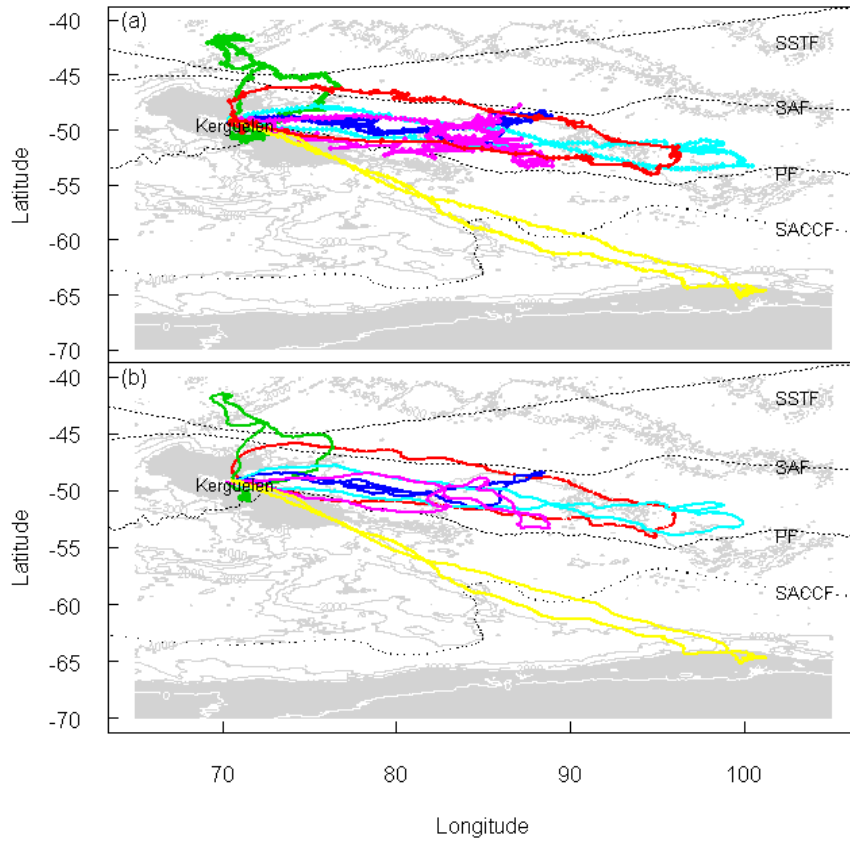
### 2.1.3 Balises Wildlife Computers : enregistrements à fine échelle

En comparaison, la dernière génération de balises utilisée dans le projet a permis de travailler sur le comportement à fine échelle des éléphants de mer austraux. Les balises, indiquées

par le sigle MK10, combinaient des enregistreurs Argos, des enregistreurs GPS et des capteurs de pression, température et luminosité (MK10 Fast-Loc, 105 \* 60 \* 20 mm, 240 g, avec une surface de section transversale de 12cm<sup>2</sup>, Wildlife Computers, Washington, USA). L'enregistreur Argos proposait le même type de résolutions et précisions que les enregistreurs des balises CTD du SMRU. Mais l'enregistreur GPS a permis d'avoir des données de localisation de grande précision (erreur de mesure inférieure à 50m) et avec une haute fréquence d'enregistrement : les localisations sont espacées au minimum de 20 min (durée légèrement inférieure au temps moyen de plongée d'un éléphant de mer [Hindell et al., 1991]) et au maximum de quelques heures (suivant le nombre de satellites disponibles pour recevoir le message GPS et le temps passé en surface par l'animal pendant lequel la balise émet le message). **Les enregistreurs de pression, température et luminosité ont enregistré les paramètres de plongée *in situ* toutes les 2 secondes pendant toute la durée du trajet en mer (3 mois pour les femelles post-reproduction).** Enfin, dans le cas de la campagne 2009 post-reproduction, des balises SMRU de type Fluo-CTD ont été associées à des enregistreurs de plongée appelés MK9 qui permettent l'enregistrement des paramètres de pression, température et luminosité toutes les 2 secondes le long des plongées de l'animal. Toutefois, un compromis a été réalisé pour les balises MK10 et MK9 entre la durée de vie des batteries de ces balises et la quantité de données enregistrées par celles-ci. Les balises MK10 et MK9 n'ont en effet pas permis l'émission des données à fine échelle temporelle et spatiale (trop de données à émettre, animal passant trop peu de temps en surface et émission étant très couteuse en temps batterie). Cependant l'émission, par les balises MK10 et les balises Fluo-CTD associées aux MK9, des données de localisations Argos a permis de retrouver les animaux à leur retour à terre et, après récupération des balises, de télécharger toutes les données à fine échelle. Seule une balise, en 2008, parmi toutes celles posées entre 2008 et 2009 n'a pas pu être récupérée.

#### 2.1.4 Des données de trajet à différentes résolutions

Les travaux de cette thèse ont porté sur l'ensemble des données des individus équipés entre 2003 et 2009. Toutefois, dans l'optique de l'évaluation de l'influence de la résolution des données télémétriques sur la détection des zones de succès alimentaire, nous avons concentré une partie de nos travaux sur l'étude de 6 femelles éléphants de mer équipées de balises MK10 (Figure 2.4). Après récupération des balises au retour à terre des animaux, nous disposions pour ces individus à la fois de données Argos (faible fréquence d'échantillonnage et faible résolution spatiale) et de données GPS (haute fréquence d'échantillonnage et haute résolution spatiale). Les tableaux 2.2 & 2.3 présentent les caractéristiques des données de ces deux types de résolutions.



**FIGURE 2.4** – (a) Trajets Argos filtrés de 6 femelles éléphants de mer équipées après la reproduction sur l'île de Kerguelen. (b) Trajets GPS des mêmes individus. Deux stratégies différentes peuvent être observées : les femelles s'approvisionnent principalement dans la zone interfrontale (latitudes entre 35° et 60°) mais une présente une stratégie Antarctique (trajet en jaune). Le trajet de la femelle équipée en octobre 2008 est présenté en rouge, tous les autres individus ont été équipés en octobre 2009. Les surfaces grises correspondent aux zones où la bathymétrie est en dessous de 1000m de profondeur. Les contours de l'île de Kerguelen et de la côte Antarctique sont représentés en blanc. Les lignes pointillées noires symbolisent les fronts [Orsi et al., 1995] : front subtropical (SSTF), front sub-Antarctique (SAF), front polaire (PF) et front circum-polaire Antarctique sud (SACCF).

**TABLE 2.2** – *Caractéristiques des données Argos.*

Ind	Nb localisations par jour	Heures entre 2 localisations	Km entre 2 localisations
08-86372	$9.29 \pm 5.57$	$2.64 \pm 3.95$	$7.74 \pm 13.68$
09-78524	$6.38 \pm 3.37$	$4.17 \pm 10.22$	$8.15 \pm 11.77$
09-78525	$4.45 \pm 3.50$	$5.89 \pm 10.19$	$14.49 \pm 23.11$
09-86372	$6.11 \pm 3.67$	$4.07 \pm 5.92$	$12.93 \pm 21.48$
09-86373	$8.26 \pm 3.66$	$2.95 \pm 3.89$	$9.44 \pm 16.20$
09-86374	$5.95 \pm 3.43$	$4.08 \pm 5.42$	$13.49 \pm 20.36$
<i>Moyenne</i>	$6.74 \pm 1.74$	$3.97 \pm 1.15$	$11.04 \pm 2.94$

**TABLE 2.3** – *Caractéristiques des données GPS.*

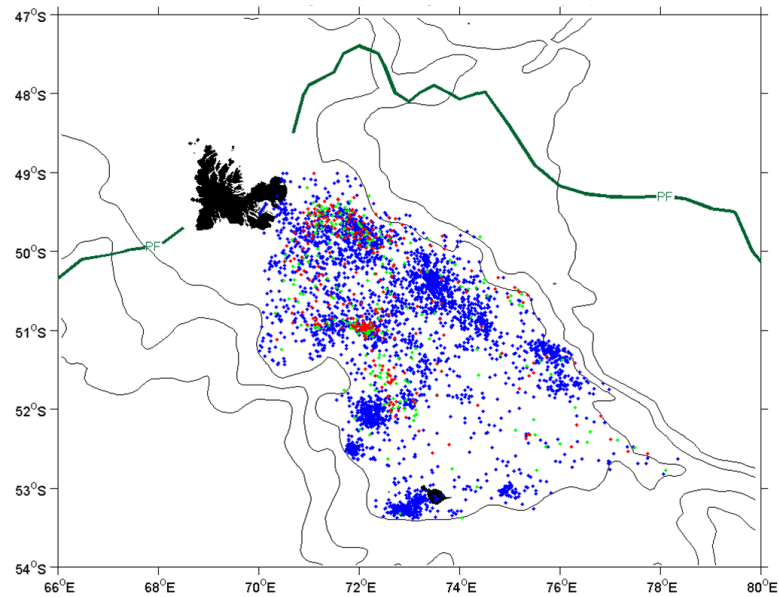
Ind	Nb localisations par jour	Heures entre 2 localisations	Km entre 2 localisations
08-86372	$34.31 \pm 8.90$	$0.71 \pm 1.50$	$1.59 \pm 2.01$
09-78524	$38.16 \pm 8.30$	$0.60 \pm 0.44$	$2.43 \pm 3.17$
09-78525	$39.74 \pm 12.21$	$0.60 \pm 1.03$	$1.94 \pm 2.52$
09-86372	$44.29 \pm 11.03$	$0.52 \pm 0.32$	$1.69 \pm 2.26$
09-86373	$38.90 \pm 10.32$	$0.58 \pm 0.41$	$2.37 \pm 3.13$
09-86374	$34.12 \pm 9.68$	$0.70 \pm 1.23$	$3.04 \pm 3.69$
<i>Moyenne</i>	$38.25 \pm 3.79$	$0.62 \pm 0.07$	$2.18 \pm 0.54$

## § 2.2 DONNÉES ENREGISTRÉES *in situ* PAR LES ANIMAUX

Les différentes informations collectées *in situ* par les balises le long des trajets des animaux se sont donc organisées en :

- données de localisations (Argos = moyenne échelle vs. GPS = fine échelle) ;
- données de comportement de plongées (CTD & Fluo-CTD = moyenne échelle vs. MK10 & MK9 = fine échelle) ;
- données océanographiques :
  - Température (CTD & Fluo-CTD = moyenne échelle vs. MK10 & MK9 = fine échelle) ;
  - Salinité et Fluorescence (CTD & Fluo-CTD = moyenne échelle) ;
  - Luminosité (MK10 & MK9 = fine échelle) ;

En combinant ces différents types de données sur la même base de temps, il a ainsi été obtenu un suivi des masses d’eaux rencontrées par les animaux le long de leur trajets. Dans des régions où l’on possède très peu de données d’océanographie physique, ce jeu de données original constitue une opportunité unique pour suivre les conditions océanographiques, en résolution quasi-synoptique, de la couche supérieure de l’Océan Austral visitée par les éléphants de mer (Figure 2.5).



**FIGURE 2.5** – Localisations de tous les profils de salinité, température et fluorescence enregistrés sur le Plateau de Kerguelen. L'île de Kerguelen est représentée en noire. Les isobathes de 800, 900 et 1000m de profondeur figurent en lignes noires alors que le tracé du front polaire est indiqué en vert foncé (PF). Les localisations des profils de température et salinité enregistrés sur le plateau figurent en bleu. Les profils de fluorescence sont respectivement représentés par des points rouge pour les profils enregistrés de jour et en vert pour ceux de nuit. Figure de Stéphane Marchand, MNHN.

## § 2.3 DONNÉES OCÉANOGRAPHIQUES SATELLITAIRES

Parallèlement aux données enregistrées par les différentes balises, des cartes de variables océanographiques, mesurées par satellite, ont été utilisées (Table 2.4). L'utilisation de ces données satellitaires permet ainsi la caractérisation physico-chimique à grande échelle de l'ensemble de la zone où ont évolué les animaux. Une extraction des valeurs de ces différentes variables a été réalisée le long des trajets des animaux, ce qui a permis d'avoir une **vision d'ensemble sur les structures océanographiques agencant la distribution des proies dans les zones visitées par les animaux**. Les tourbillons cycloniques et anticycloniques sont ainsi repérables par les températures de leur coeur et leur puissance peut être estimée par l'amplitudes des anomalies de hauteur d'eau.

Variable	Abbréviation	Résolution Spatiale	Résolution Temporelle	Source
Anomalies Hauteur Eau	SLA	1/3°	semaine	(1)
Topographie Dynamique	AbDynTopo	1/3°	semaine	(1)
Vitesse Géostrophique	AbGeoVel	1/3°	semaine	(1)
Anomalies de Vitesse	GeoVelAn	1/3°	semaine	(1)
Température Surface	Temp.Surf	1/3°	semaine	(2)
Chlorophylle <i>a</i>	Chl	9km	mois	(3)
Anomalies Chlorophylle	AnomChl	9km	mois	calculée avec (3)

**TABLE 2.4** – Description des différentes variables utilisées via l'imagerie satellitaire (1° correspond à environ 100km). Les sources sont les suivantes :

(1) <http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/>;

(2) <ftp://ftp.ssmi.com/amsre>;

(3) <http://www.oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi.html>.

Par ailleurs, le calcul des anomalies en Chlorophylle est détaillé dans l'Annexe A.

### 2.3.1 Température

Pour notre étude, nous avons utilisé les mesures réalisées par le système AMSRE (*Advanced Microwave Scanning Radiometer-Earth Observing System*). Il s'agit de mesures de l'intensité des radiations émises par la surface terrestre dont la température de l'océan est ensuite déduite. Ce type de mesures n'est pas limité par la couverture nuageuse, parfois très présente en période hivernale dans l'Océan Austral. Nous avons ainsi pu utiliser les composites<sup>2</sup> hebdomadaires de ces cartes.

### 2.3.2 Concentration en Chlorophylle *a*

Les cartes Aqua-MODIS donnent une mesure de la couleur de l'océan à partir de laquelle est estimée la concentration en chlorophylle *a*. En effet, cette concentration et l'identité des sub-

2. Une image composite est une moyenne de l'ensemble des images disponibles sur une période donnée.

stances présentes dans la zone euphotique (0-150m de profondeur, qui varie selon la saison) vont influencer la couleur apparente de l’océan. Après mesure de la lumière visible réfléchie, des algorithmes permettent de déterminer la concentration en éléments correspondant à cette émission, en l’occurrence dans le cas présent, la chlorophylle *a*. Pour remédier à l’absence de mesures possibles en cas de forte couverture nuageuse, nous avons choisi de travailler avec des cartes composites mensuelles. Cela a permis d’assurer un nombre minimal de données manquantes dans les cartes de l’étude. **Les images satellitaires de la concentration en chlorophylle permettent d’une part d’estimer la richesse biologique de la zone interfrontale et plus précisément des structures visitées par les animaux. D’autre part, la distribution de la chlorophylle *a* est un excellent traceur des structures physiques mesoéchelle [Park et al., 2002].**

### 2.3.3 L’altimétrie : principes et données

Afin d’identifier au mieux la structuration des masses d’eaux dans la zone interfrontale, nous nous sommes intéressés aux indicateurs de présence des tourbillons et de ceux de la puissance des champs de courant. À partir des mesures altimétriques, différentes variables peuvent être calculées : la topographie dynamique, la vitesse géostrophique et les anomalies de hauteur d’eau. Le satellite mesure la hauteur de la mer (SSH, “*sea surface height*”) qui correspond au niveau des océans par rapport à une ellipsoïde de référence. En effet, la profondeur réelle de l’océan n’étant pas connue partout avec précision, l’utilisation d’une référence permet un repérage précis et homogène des hauteurs d’eau. La topographie dynamique (AbDynTopo, “*absolute dynamic topography*”) est calculée comme la différence entre le géoïde, niveau de référence de la mer en absence de toute perturbation (comme le vent, la marée, les courants . . .), et la hauteur de la mer (Equation 2.1).

$$AbDynTopo = SSH - \text{géoïde} \quad (2.1)$$

Les anomalies de hauteur d’eau (SLA, pour *sea level anomalies*) sont ensuite déterminées comme la différence entre la topographie dynamique et la topographie moyenne (MeanDynTopo, “*mean dynamic topography*”), partie stationnaire de la topographie dynamique correspondant à la circulation permanente induite par la rotation de la terre, les vents permanents . . .(Equation 2.2).

$$AbDynTopo = SLA + MeanDynTopo \quad (2.2)$$

La variabilité des anomalies de hauteur d’eau est généralement comprise entre 2 et 60cm suivant les saisons et les zones océaniques considérées. Enfin, la vitesse géostrophique (AbGeoVel, “*absolute geostrophic velocity*”), correspondant à l’amplitude des courants, est calculée comme la composante des courants longitudinaux et latitudinaux déduits des données altimétriques [Pond and Pickard, 1978, Gill, 1982]. Les anomalies de cette vitesse (GeoVelAn, “*geostrophic velocity anomalies*”) sont ensuite calculées par différentiel entre la vitesse moyenne globale et la vitesse observée en un point.

**Tous ces indicateurs permettent d’identifier avec précision la présence de tourbillons et de déterminer la catégorie à laquelle ils appartiennent (cyclonique ou anticyclonique, en formation ou en déclin).**





## - CHAPITRE 3 -

---

### MÉTHODES

---

Ce chapitre présente succinctement les méthodes employées pour ce travail de thèse. D'un point de vue méthodologique, trois questions ont été abordées au cours de ce travail de thèse :

- Sachant que nous disposions de deux types de données télémétriques, nous souhaitons évaluer dans quelle mesure nous pourrions les utiliser pour l'identification des zones d'intensification de la recherche alimentaire. Pour cela, nous nous demandions si **la résolution de données Argos permettait d'identifier les mêmes zones d'ARS que la résolution de données GPS ?**
- Sachant que le succès alimentaire induit une amélioration de la condition corporelle visible par l'évolution du taux de dérive des animaux, nous nous demandions **quelle était la meilleure méthodologie d'analyses de trajets pour identifier les zones de succès d'approvisionnement ?**
- Enfin, sachant que notre modèle d'étude est un prédateur plongeur, nous souhaitons déterminer si la recherche alimentaire pouvait s'estimer par une intensification de l'activité de plongée. Nous nous demandions donc si **l'hypothèse d'ARS se vérifiait dans la dimension verticale ?**

Enfin d'un point de vue écologique, ce travail de thèse a cherché à identifier les conditions océanographiques accompagnant les changements de comportement de recherche alimentaire, dans les dimensions horizontale et verticale.

Ce chapitre s'organise donc autour de trois axes principaux : l'identification du comportement de recherche alimentaire dans la dimension horizontale sur les données télémétriques de localisation, la détection du comportement de recherche alimentaire dans la dimension verticale à partir des données de plongées des animaux et enfin la mise en relation des zones d'approvisionnement et de leurs conditions environnementales. Plus de détails sont disponibles dans les manuscrits intégrés en Annexes.

## § 3.1 ANALYSES DES DONNÉES TÉLÉMÉTRIQUES DE LOCALISATION

Plusieurs méthodes statistiques ou analytiques permettent de réaliser des inférences sur le comportement de déplacement et d’approvisionnement à partir des seules données télémétriques. Nous nous sommes particulièrement intéressés à quatre d’entre elles pendant ce projet de thèse. L’utilisation de descripteurs empiriques du trajet, les méthodes du “*First-Passage-Time*” et du “*First-Bottom-Time*”, enfin les modèles de processus dont les modèles de Markov cachés (“*hidden Markov models*”) et les modèles espace-état (“*state-space models*”). Plusieurs de ces méthodes ne s’appliquent que sur des données préalablement filtrées et/ou ré-interpolées à pas de temps constant. Au contraire, d’autres méthodes, comme les modèles espace-état, permettent de réaliser simultanément le traitement de filtrage nécessaire aux données télémétriques incluant des erreurs de mesure et les analyses de détection du comportement d’approvisionnement. Cette section présente brièvement les méthodes de traitements préliminaires aux analyses de données.

### 3.1.1 Traitements des données télémétriques

Comme mentionné précédemment, la qualité des localisations Argos dépend principalement de la qualité de l’émission du message envoyé par la balise et du nombre de satellites ayant reçu ce message. À chaque localisation est ainsi associée une classe de précision. Ces classes permettent, en reconstruisant la trajectoire de l’animal, de déterminer quelle erreur est associée à chaque localisation (Table 3.1).

Nb de messages	Classe de Localisation	Précision (p)
$\geq 4$	<b>3</b>	$p < 150m$
-	<b>2</b>	$150m \leq p < 350m$
-	<b>1</b>	$350m \leq p < 1000m$
-	<b>0</b>	$p \geq 1000m$
3	<b>A</b>	pas d’estimation
2	<b>B</b>	pas d’estimation
1	<b>Z</b>	pas d’estimation

**TABLE 3.1** – Table des précisions des classes de localisations Argos. La précision (p) est estimée en Latitude & Longitude.

#### 3.1.1.1 Filtre d’Epanechnikov

Le principe de fonctionnement du système Argos conduit à proposer deux localisations possibles. La solution choisie correspond à celle donnant la meilleure continuité en fréquence. La localisation non retenue est appelée “localisation image”. Il arrive parfois que ces deux localisations soient “interverties” à tort. Développé par l’équipe du CLS de Toulouse [Gaspar et al., 2006], le traitement de lissage de trajectoire à l’aide d’un filtre d’Epanechnikov permet lors

d'une première étape de corriger les erreurs de localisations images et de supprimer les localisations de classes de précision trop faible (typiquement classe Z voire B et A). L'algorithme est basé sur un calcul de distances. Pour chaque observation, si la distance entre l'observation précédente et l'observation suivante est plus courte en passant par la localisation image, alors on considère qu'une erreur s'est produite et on remplace l'observation par la localisation image. La deuxième phase du traitement permet d'exclure les localisations conduisant à une vitesse instantanée excessive : on considère que l'éléphant de mer ne peut pas dépasser la vitesse de  $3m.s^{-1}$  [McConnell et al., 1992]. Toutes les observations impliquant un dépassement de cette vitesse seront éliminées. Enfin la dernière étape du traitement permet de lisser la trajectoire en utilisant le filtre d'Epanechnikov et de ré-interpoler le trajet à pas de temps constant.

### 3.1.1.2 Modèles Espace-État

Ce deuxième type de traitement a été considérablement développé dans les dernières années grâce à sa robustesse statistique et sa flexibilité aux questions et données biologiques. On définit un modèle espace-état comme un modèle statistique dans lequel le système étudié est supposé être un processus Markovien, à savoir un processus dont l'état à un instant donné ne dépend que de ses états antérieurs, à paramètres inconnus. Autrement dit : il s'agit d'un type de modèle de séries temporelles qui prédit l'état futur **probable** d'un système à partir de ses états antérieurs et le met en relation avec une série de données observées. **Les modèles espace-état, *state-space models*, permettent ainsi de prendre en compte la complexité des données biologiques qui souvent incluent des erreurs de mesures, ne sont pas échantillonnées à pas de temps constant et sont auto-correlées dans le temps et l'espace [Patterson et al., 2008].** Cette complexité se renforce pour les données télémétriques qui représentent l'unique source d'information sur des processus souvent inobservables du fait des grands trajets effectués par les animaux ou simplement de leur comportement naturellement cryptique. **La structure de ces modèles permet de prendre en compte, dans une même analyse, la variabilité des processus biologiques sous-jacents et les erreurs d'observation inhérentes à l'étude de ces processus.**

Les données télémétriques, telles qu'un trajet Argos d'éléphant de mer, correspondent à une série temporelle de données continues et bruitées par les erreurs de mesures (Equation 3.1). Dans la première phase de l'analyse, **le modèle estime donc les localisations véritables, qui n'ont pas été observées directement, des animaux à partir de ces données bruitées.** On parle de modèle d'observation (Figure 3.1) qui va utiliser les classes de précisions Argos pour estimer le trajet le plus probable réalisé par l'animal.

$$Y(t) \sim f(X(t), \varepsilon(t)) \quad (3.1)$$

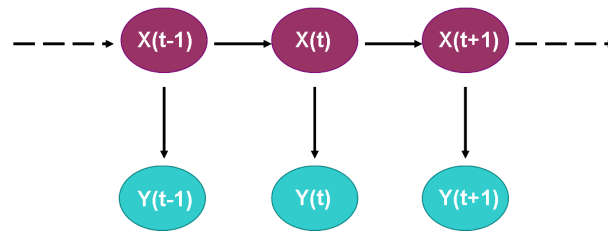
avec  $Y(t)$  le vecteur observation ( $Lon(t), Lat(t)$ )

$X(t)$  le vecteur non-observé de la vraie position

$f$  la fonction d'observation

$\varepsilon(t)$  l'erreur d'observation.

La structure de ces modèles s'organise par un couplage de deux modèles stochastiques : le modèle d'observation (ou équation de mesure) qui traite les données en incluant l'erreur de



**FIGURE 3.1** – Structure du modèle d’observation :  $X(t)$  représente la position véritable de l’animal au temps  $t$  alors que  $Y(t)$  est la position observée contenant l’erreur Argos d’observation (par exemple le vecteur longitude-latitude au temps  $t$ ).

mesure puis le modèle de processus biologique qui permet une segmentation des trajets obtenus après filtrage (on parle aussi d’équation de transition ou d’équation d’état pour ce dernier). Le calcul de la loi conditionnelle des états cachés du système, sachant les données observées, s’effectue par l’estimation des paramètres du modèle. Le recours à des méthodes de calcul puissantes telles que l’algorithme E-M (“*Expectation-Maximisation*” [Dempster et al. \[1977\]](#)) ou encore les MCMC (Monte Carlo par chaînes de Markov [Gilks et al. \[1996\]](#)) est nécessaire pour arriver à établir les valeurs probables de ces paramètres. Dans notre étude, les modèles sont ajustés grâce à l’utilisation des techniques MCMC dans le logiciel WinBUGS (Bayesian Analysis Using Gibbs Sampler, [Spiegelhalter et al. \[1999\]](#)) appelé depuis le logiciel R [[R Development Core Team, 2009](#)] avec le package R2WinBUGS [[Sturtz et al., 2005](#)]. Au cours de la thèse, Ian Jonsen a mis à notre disposition une série de scripts implémentant différents modèles espace-état (pour données Argos et pour données GPS) que nous avons par la suite modifiés pour les adapter à notre questionnement. Les scripts R des modèles d’origine figurent dans [Block et al. \[2011\]](#) et nous avons fournis les nôtres dans les différentes publications présentées en Annexes.

### 3.1.2 Segmentation des trajets

Nous disposons de données-trajectoires sous forme de localisations successives au cours du temps. Ces localisations peuvent être considérées comme la résultante d’une décision prise par l’animal en fonction de contraintes physiologiques et environnementales complexes. Toutefois le comportement alimentaire du prédateur, qui est notre variable d’intérêt, n’est pas observable directement et n’est pas en relation directe avec ces localisations mais plutôt avec les changements successifs dans la façon qu’a l’animal de se déplacer et dont les localisations sont les conséquences. L’identification des zones d’ARS, où l’animal se serait principalement alimenté, doit donc être précédée d’une segmentation du trajet en différents comportements. Concernant cette segmentation des données, **une partie du travail de thèse a consisté à établir quelle était la méthode la plus robuste pour identifier les zones d’approvisionnement potentiel le long des trajets des animaux** (détails en Annexe C). Il est communément supposé qu’un prédateur dans un environnement hétérogène va adapter son comportement de recherche alimentaire en fonction des conditions environnementales qu’il rencontre le long de son trajet [[Banks, 1957](#), [Smith, 1974a,b](#)]. Ainsi, ce prédateur va présenter différents modes de déplacements qui

correspondront aux différents modes comportementaux de sa recherche alimentaire [Knoppien and Reddingius, 1985]. Dans le cadre de la recherche en zone restreinte, ces modes comportementaux sont le foraging intensif et le foraging extensif. Le premier, mode comportemental de foraging intensif, correspond aux moments où l'animal réduit sa vitesse de déplacement et augmente la sinuosité de son trajet pour exploiter au mieux la zone dans laquelle il se trouve. Le second, mode de foraging extensif, correspond à un mode comportemental où l'animal présente une vitesse de déplacement plus importante et un trajet plus linéaire, il sera alors considéré que l'animal est plutôt en déplacement rapide d'une zone alimentaire à une autre qu'au sein de ces zones. **Ainsi, la segmentation des trajets de prédateurs pour identifier leur zones d'intérêt peut potentiellement s'effectuer à l'aide de descripteurs de la vitesse et de la sinuosité de ces trajets, ou encore à l'aide d'autres méthodes analytiques telles que les modèles espace-état.**

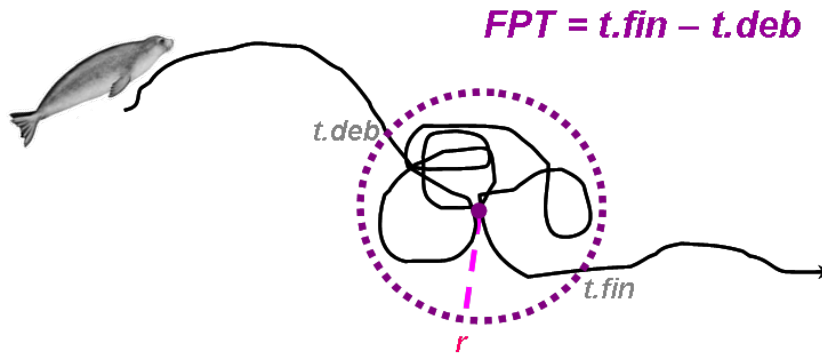
### 3.1.2.1 Descripteurs empiriques

Pour estimer la qualité de la segmentation de méthodes analytiques, nous avons choisi de travailler dans un premier temps sur quatre descripteurs empiriques des trajets d'éléphants de mer : la longueur de pas, le nombre de plongées par km, les résidus du bottom time et la profondeur maximale de plongée. Dans le contexte de la recherche en zone restreinte (ARS), la détection des événements de foraging intensif s'effectue quand les animaux se déplacent avec une petite longueur de pas, un fort nombre de plongées par km, une faible profondeur de plongée et de forts résidus du temps passé au fond des plongées. Nous avons travaillé sur des séries temporelles catégorielles indiquant l'occurrence du foraging intensif pour les valeurs extrêmes en longueur de pas ( $< 10\%quantile$ ), nombre de plongées par km ( $> 90\%quantile$ ), résidus du temps passé au fond ( $> 90\%quantile$ ) et profondeur maximale de plongée ( $< 10\%quantile$ ).

### 3.1.2.2 “First-Passage-Time” et “First-Bottom-Time”

La méthode du “*first-passage-time*” (FPT) a été développée pour la première fois en écologie par Fauchald and Tveraa [2003]. Le terme “*first-passage-time*” fait référence au temps nécessaire à un animal, se déplaçant selon une marche aléatoire, pour sortir d'un cercle virtuel centré sur sa localisation au temps  $t$  (Figure 3.2). L'hypothèse sous-jacente est qu'un fort “*first-passage-time*” dans certaines zones correspond à un comportement de recherche en zone restreinte effectuée à l'échelle spatiale  $S$ , qui est le rayon du cercle centré sur la localisation de l'animal au temps  $t$ . Cette échelle spatiale est déterminée comme la valeur à laquelle la variance relative du “*first-passage-time*” est maximale. Par ailleurs, Bailleul et al. [2008] ont adapté la méthode du “*first-passage-time*” aux prédateurs plongeurs en utilisant les résidus du temps passé au fond, définis dans le paragraphe précédent. Nous avons utilisé leur méthode, appelée le “*first-bottom-time*” (FBT), pour analyser les trajets Argos et GPS de femelles en période de post-reproduction. Les zones de foraging intensif le long de ces trajets étaient définies par de longs “*first-passage/bottom-time*” (quantile à 90%) aux échelles spatiales ( $S$ ). Fauchald and Tveraa [2003] et Schick et al. [2008] présentent plus de détails sur la méthodologie du “*first-passage-time*”. Dans nos travaux présentés dans l'Annexe C, pour chaque individu, nous avons utilisé les méthodes du FPT et du FBT sur les trajets Argos et GPS. Des analyses préliminaires ont permis de déterminer les échelles spatiales ( $S$ ) sur chaque type de résolution : pour les trajets Argos,

$49 \pm 32\text{km}$  (FPT) et  $57 \pm 23\text{km}$  (FBT). Les échelles spatiales (S) pour les trajets GPS étaient  $36 \pm 16\text{km}$  (FPT) et  $60 \pm 47\text{km}$  (FBT). Le long des trajets des individus, nous avons estimé les séries temporelles catégorielles indiquant l'occurrence du foraging intensif pour les valeurs extrêmes des "first-passage/bottom-times" (90% quantile, détails fournis dans le manuscrit en préparation, cf Annexe E).



**FIGURE 3.2** – Calcul du first-passage-time (FPT) : le temps de résidence dans un cercle virtuel de rayon  $r$  est calculé pour chaque localisation du trajet. Plus ce temps est grand et plus l'animal a intensifié sa recherche dans le cercle. Figure modifiée d'après Pinaud [2005].

### 3.1.2.3 Modèles Espace-État & Modèles de Markov cachés

Comme mentionné précédemment, les modèles espace-état sont des modèles de mouvement qui sont de plus en plus utilisés en écologie. Ils reposent sur un processus Markovien aux paramètres inconnus qui permet de tenir compte des erreurs de localisation et des changements de comportement des animaux au cours de leur trajets (review dans Patterson et al. [2008] et Schick et al. [2008]). C'est cette deuxième partie des modèles qui va être présentée ici.

Le modèle de processus des modèles espace-état s'applique à la suite du modèle d'observation. **Les modèles de Markov caché (HMM) reposent également sur un processus Markovien, généralement d'ordre 1, qui leur permet d'estimer le mode comportemental caché d'un animal à partir de ses paramètres de mouvements** (pour plus de détails, Morales et al. [2004], Jonsen et al. [2007]). Les modèles de processus des modèles espace-état et des HMM font l'hypothèse que la distribution des observations est conditionnelle à un nombre fini  $N$  d'états comportementaux cachés [Cappé et al., 2005]. Ce sont ces états comportementaux qui vont influencer le déplacement de l'animal et le faire passer du foraging intensif au foraging extensif (pour  $N = 2$ ). Ces modèles font également l'hypothèse que le trajet de l'animal est une combinaison de  $N$  marches aléatoires corrélées et/ou biaisées. **Ces modèles de processus permettent, à partir de données filtrées et à pas de temps constant, d'attribuer à chaque observation une (et une seule) appartenance à une des  $N$  marches aléatoires et donc des  $N$  états comportementaux cachés.** Afin d'évaluer l'influence de l'environnement local ou du comportement

de plongée de l'animal, nous avons ajouté des covariables pour l'estimation des probabilités d'être dans un état comportemental ou dans un autre. Bost et al. [2009] ont montré l'importance des structures frontales et tourbillonnaires chez un grand nombre de prédateurs australiens. Nous avons donc utilisé les anomalies de hauteur d'eau (SLA) comme indicateurs de la présence de ces structures qui pourraient influencer le comportement d'approvisionnement des éléphants de mer. L'hypothèse était que des anomalies négatives, indicatrices de la présence de tourbillons cycloniques par exemple, pourraient favoriser la probabilité de passer en mode de foraging intensif. De façon similaire, les résidus du bottom time ont été utilisés comme covariable comportementale : des résidus positifs pourraient favoriser la probabilité de passer en mode de foraging intensif. Dans un dernier modèle, nous avons ensuite combiné ces deux covariables (plus de détails dans l'Annexe C). Comme mentionné précédemment, des techniques MCMC (Monte Carlo par chaînes de Markov) ont permis l'ajustement des modèles dans le logiciel WinBUGS (Bayesian Analysis Using Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. [1999]).

### 3.1.3 Mise en relation des zones de recherche intensive et du succès alimentaire

Quelque soit la méthode d'analyses de trajet et la résolution des données, la détection des zones principales d'ARS ne correspond qu'à un indicateur du comportement alimentaire de l'animal estimé depuis la dimension horizontale. Afin de pouvoir avancer que les prédateurs se sont particulièrement bien alimentés dans les zones d'ARS détectées, il faut au préalable valider l'hypothèse d'ARS. Une partie de ce projet de thèse s'est attachée à cette validation en utilisant le comportement de plongée particulier des éléphants de mer. L'analyse de la flottabilité des animaux pendant les plongées de dérive a en effet permis d'obtenir un indicateur de la condition corporelle des animaux et de son évolution le long des trajets en mer (plus de détails dans la section suivante et dans le manuscrit en Annexe C). À l'aide de cet indice déduit du taux de dérive, nous avons identifié les zones de succès alimentaire à l'échelle des trajets et avons pu les comparer avec les zones d'intensification du comportement de recherche (ARS). **Les différentes méthodes de segmentation présentées ci-dessus ont été évaluées à l'aide de cet indice de la condition corporelle des éléphants de mer.** Par ailleurs, la maximisation de la similarité entre les zones d'ARS et les zones de succès alimentaire pour les différentes méthodes testées a permis d'estimer un lag minimal de métabolisation.

Ces premiers travaux ont déterminé quelle était la meilleure méthodologie pour identifier, avec des données Argos et des données GPS, les zones de succès alimentaire.



## § 3.2 ANALYSES DES DONNÉES DE PLONGÉES

S'agissant de prédateurs plongeurs, les trajets dans la dimension verticale, c'est-à-dire dans la colonne d'eau, peuvent être analysés de la même façon que les trajets dans la dimension horizontale. Ainsi, l'analyse des séries temporelles de profondeur en fonction du temps peut-elle permettre d'identifier les plongées d'approvisionnement potentiel des animaux et les phases au sein de ces plongées où les animaux recherchent activement à s'alimenter.

### 3.2.1 Analyses sur données de moyenne résolution

Différents paramètres du comportement de plongée ont été calculés à partir des données de plongée à moyenne résolution temporelle (données CTD et Fluo-CTD) : la profondeur maximale, la vitesse de descente, la vitesse de remontée, le temps passé en plongée, le temps passé au fond de la plongée (qui pour ces analyses correspondait au temps passé à plus de 80% de la profondeur maximale<sup>1</sup>), les résidus du temps passé au fond et le temps passé en surface. Ces paramètres, calculés pour chaque plongée, ont ensuite pu être croisés avec les paramètres de déplacements (longueur de pas et nombre de plongées par km) ainsi qu'avec des paramètres océanographiques mesurés *in situ* tels que la température et la salinité le long de la colonne d'eau. Pour cela, nous avons utilisé une technique de ré-échantillonnage classique : le bootstrap paramétrique [Efron and Tibshirani, 1993]. **L'objectif de cette analyse était d'identifier les facteurs environnementaux affectant à l'échelle des trajets le foraging intensif des femelles éléphants de mer** (plus de détails sont fournis dans Dragon et al. [2010] présenté dans l'Annexe B).

### 3.2.2 Classification des plongées sur données de fine résolution

Les phoques du lac Baïkal (*Phoca sibirica*) et les éléphants de mer sont les deux seules espèces de prédateurs marins qui présentent de longues plongées passives [Biuw et al., 2003]. Pendant ces phases passives de plongée, les animaux se laissent dériver dans la colonne d'eau et sont supposés être à l'affût pour les courtes séquences ou bien sont supposés dormir pour les plus longues séquences passives. Pour cette deuxième catégorie, on parle de plongées de dérive ou *drift dives*. Les autres classes de plongées peuvent également être identifiées à partir de paramètres du comportement de plongée calculés par plongée.

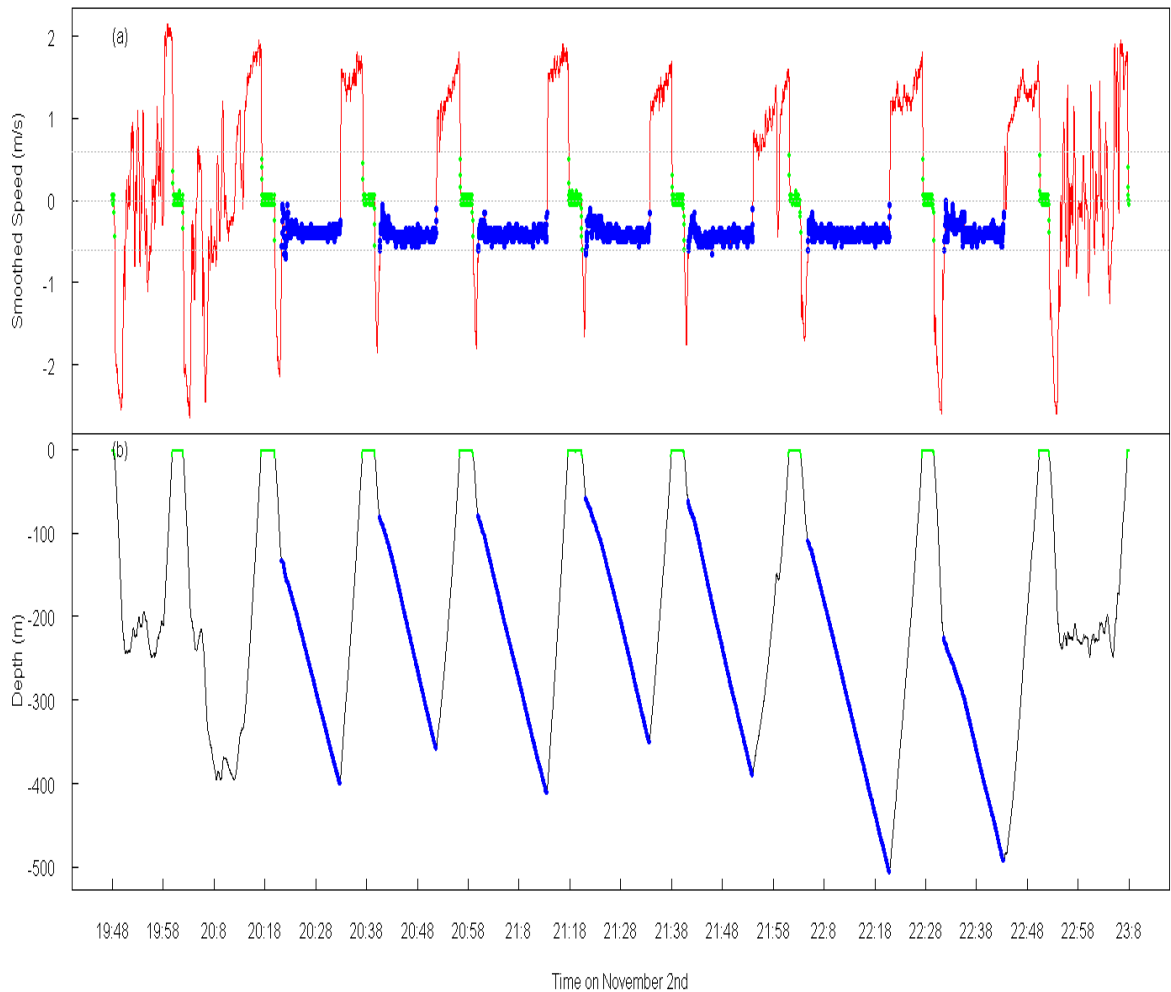
#### 3.2.2.1 Détection des plongées de dérive

À partir des données de plongée à fine résolution temporelle, il est possible d'identifier les plongées de dérive. Les figures 3.3 & 3.4 illustrent le processus de détection de ces plongées passives. La vitesse verticale instantannée est d'abord calculée puis lissée par une moyenne mobile (fenêtre de 10 secondes). Les phases de dérive ont ensuite été identifiées comme des phases d'au moins 3 minutes pendant lesquelles la vitesse verticale de l'animal était stable et

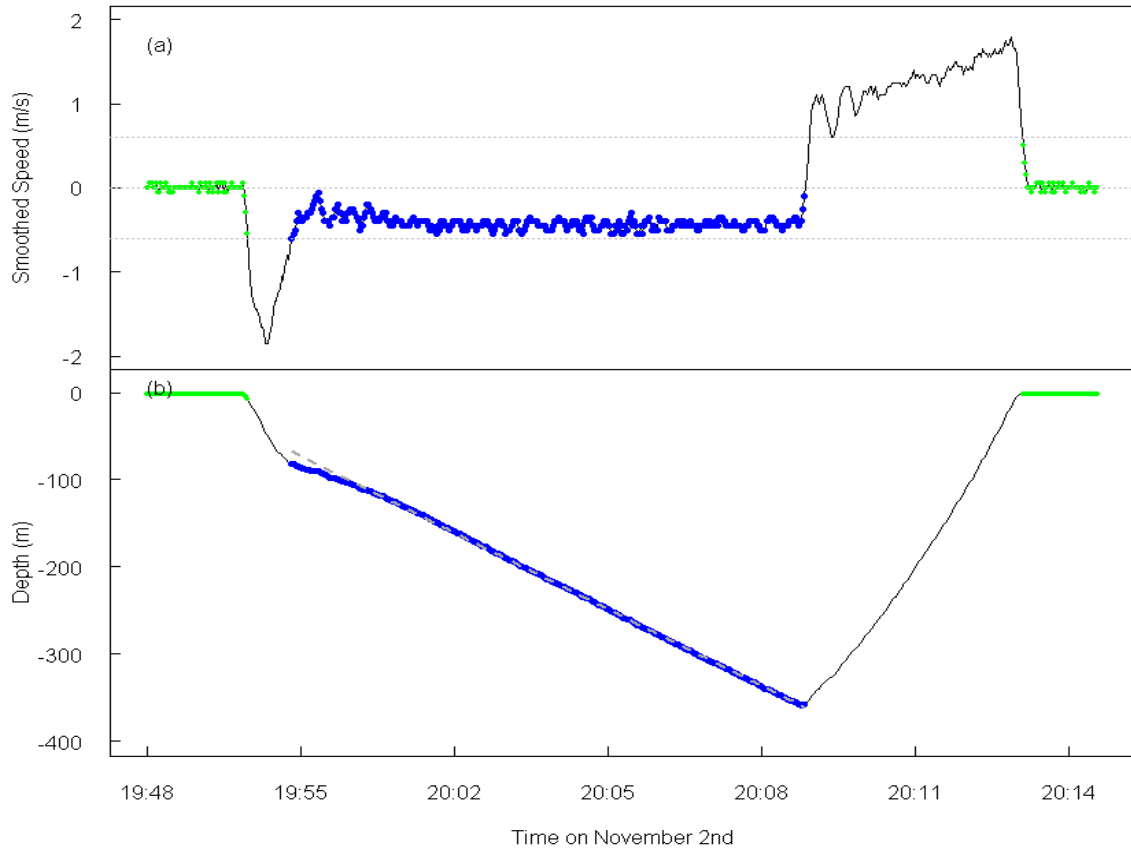
---

1. Par exemple, la profondeur de début du bottom sera de 1200m pour une plongée dont la profondeur maximale est 1500m.

proche de 0 (Fig. 3.4, plus de détails sont fournis dans l'Annexe C). Le taux de dérive, indicateur de la flottabilité de l'animal et donc de son engraissement, a ensuite pu être calculé comme la pente de la régression linéaire entre la profondeur et le temps pendant les phases de dérive. **L'évolution de ce taux au cours du trajet de l'animal a été utilisée pour estimer le gain de masse des femelles au cours de leur trajet en mer ainsi que pour identifier les zones où elles avaient le mieux amélioré leur condition [Crocker et al., 1997, Biuw et al., 2003, Bailleul et al., 2007b].**



**FIGURE 3.3** – *Processus de détection des plongées de dérive : séries temporelles de (a) la vitesse verticale lissée (“smoothed speed”) et de (b) la profondeur (“depth”). Cet exemple montre la détection d’un set de plongées de dérive négative, avec les sections de nage passive en bleu, les phases de surface en vert et les phases de nage active en rouge (a) ou noir (b).*



**FIGURE 3.4** – Exemple d’une plongée de dérive négative (a & b) : séries temporelles de (a) la vitesse verticale lissée (“smoothed speed”) et de (b) la profondeur (“depth”). La phase de surface (en vert avec une vitesse verticale proche de 0) est suivie d’une phase de descente (vitesse verticale négative et inférieure à  $-0.6\text{m/s}$ ). La phase au fond de la plongée est ensuite considérée avec une longue phase de dérive négative (en bleu avec une vitesse verticale entre  $-0.6$  et  $0\text{m/s}$ ). Finalement le phoque revient à la surface à la fin de sa plongée. Une régression linéaire (ligne pointillée grise sur le graphe b) est calculée pendant la phase de dérive. Le coefficient de la pente de la régression correspond au taux de dérive associé à la plongée.

### 3.2.2.2 Détermination des paramètres de classification

Les paramètres du comportement de plongée calculés à partir des données de plongée à fine résolution temporelle des balises MK9 et MK10 (enregistrements de la profondeur toutes les 2 secondes) sont similaires à ceux présentés dans les paragraphes suivants : la profondeur maximale, la vitesse de descente, la vitesse de remontée, le temps passé au fond de la plongée (qui pour ces analyses correspondait au temps entre la fin de la phase de descente et le début

de la phase de remontée) et les résidus du temps passé au fond. Un dernier paramètre a été calculé pour chaque plongée : la sinuosité dans le fond des plongées (Equation 3.2, dérivée de Weimerskirch et al. [2007]).

$$BottomSinuosity = \frac{BottomDistance_{observée}}{BottomDistance_{euclidienne}} \quad (3.2)$$

avec  $BottomDistance_{observée}$  la distance totale nagée dans le fond de la plongée, et  $BottomDistance_{euclidienne}$  la somme des distances Euclidiennes de la profondeur au début de la phase de fond à la profondeur maximale de la plongée et de cette profondeur maximale à la profondeur du début de la remontée.

La sinuosité prend la valeur de 1 quand l'animal nage en ligne droite dans le fond de sa plongée. Tout écart à la ligne droite augmente la valeur de la sinuosité [Davis et al., 2001]. La distance horizontale parcourue entre chaque plongée a également été calculée à partir de données télémétriques GPS ré-interpolées linéairement.

Les distributions des paramètres caractéristiques des plongées ont permis de mettre en évidence plusieurs classes de plongées communes aux femelles s'étant rendues en milieu pélagique dans la zone interfrontale. Pour identifier statistiquement ces différentes classes de plongée à partir de leurs paramètres, une classification de type "k-mean" a été appliquée sur les scores normalisés d'une ACP [Forgy, 1965]. Les détails de la méthodologie utilisée sont donnés dans l'Annexe D.

### 3.2.3 Segmentation du comportement dans la dimension verticale

La section précédente a montré que les données de comportement de plongée permettaient la détection, à l'échelle de la plongée, des zones les plus actives du comportement de plongée. Dans la suite de ce projet, nous nous sommes intéressés à la **détection du comportement de recherche active au sein des plongées de ces prédateurs**. Pour cela nous avons utilisé une série temporelle de 12h de la profondeur, enregistrée toutes les 2 secondes, d'une femelle s'étant rendue dans la zone interfrontale en période de post-reproduction. **Nous avons ainsi transposé l'hypothèse d'ARS à la dimension verticale pour pouvoir identifier, dans cette dimension, différents états comportementaux.**

Un modèle de Markov caché a ainsi été ajusté sur les données de sinuosité et de vitesse de déplacement dans la colonne d'eau calculées à partir de la profondeur en fonction du temps (un script implémentant un tel modèle est disponible dans l'Annexe C). La vitesse verticale de l'animal présentant une distribution bimodale, la segmentation a été réalisée avec deux modes comportementaux. Le premier mode correspondant à une vitesse verticale faible et une forte sinuosité, ce qui indiquerait une forme de recherche en zone restreinte dans la dimension verticale. Le deuxième mode comportemental étant adopté par l'animal lorsqu'il explore la colonne d'eau de façon plutôt extensive.

Dans un deuxième temps, nous avons estimé l'**importance de l'influence des conditions thermiques dans la colonne d'eau sur le comportement de l'animal**. Nous avons ainsi ajouté les covariables température et gradient de température au modèle de Markov caché. Afin d'évaluer

plus précisément l'importance de ces variables dans l'estimation des modes comportementaux de la dimension verticale, celles-ci ont été introduites sous la forme d'une régression logistique dans le calcul des probabilités d'appartenir à un mode comportemental ou à l'autre (Equation 3.3). Les modèles ont été ajustés grâce à l'utilisation des techniques MCMC (Monte Carlo par chaînes de Markov) dans le logiciel WinBUGS (Bayesian Analysis Using Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. [1999]) appelé depuis le logiciel R [R Development Core Team, 2009] avec le package R2WinBUGS [Sturtz et al., 2005]. Le modèle a tourné sur 3 chaînes et 20 000 itérations (après un burn in de 10 000 itérations). Des priors peu informatifs ( $dnorm(0,0.1)$ ) ont été choisis pour les paramètres du modèle. Les valeurs de la statistique de convergence de Gelman-Rubin ont ensuite été calculées [Brooks and Gelman, 1998]. Ce test compare les variances entre et au sein des différentes chaînes de Markov : s'il y a convergence, on observe alors une asymptote à 1 pour les variances.

$$\begin{aligned} reg[t] &= a0[b.mode_{t-1}] + a1[b.mode_{t-1}] \times Temp[t] + a2[b.mode_{t-1}] \times Grad.Temp[t] \\ &\quad + a3[b.mode_{t-1}] \times Temp[t] \times Grad.Temp[t] \\ Proba[t, b.mode_{t-1}] &= \frac{\exp(reg[t])}{1 + \exp(reg[t])} \end{aligned} \quad (3.3)$$

avec  $Proba[t, b.mode_{t-1}]$  le vecteur probabilité d'être dans un mode comportemental (ici foraging intensif ou foraging extensif) au temps  $t$  sachant le mode comportemental du pas de temps précédent ( $mode[t-1]$ )

$a0[b.mode_{t-1}]$  ordonnée à l'origine de la régression multiple dépendant du mode comportemental du pas de temps précédent

$Temp[t]$  le vecteur de données de Températures, ici au pas de temps  $t$

$Grad.Temp[t]$  le vecteur de données de Gradient de Températures

$a1[b.mode_{t-1}], a2[b.mode_{t-1}], a3[b.mode_{t-1}]$  les pentes respectivement associées aux variables Température, Gradient de Température et à l'interaction des deux. Ces pentes dépendent également du mode comportemental au pas de temps précédent

Pour étendre les analyses à d'autres individus, nous avons adopté une méthodologie statistique classique (GLM, famille binomiale). En effet, les modèles de Markov caché et leur implémentation dans le logiciel WinBUGS demandent des temps de calcul presque égaux à la durée des données (i.e. 12h de données segmentées en près de 12h de calcul). La mise en place d'analyses similaires sur un jeu de données plus grand n'a donc pas été envisagée. La méthodologie et les résultats de la suite de cette étude sont présentés dans un manuscrit en préparaion (cf Annexe E).

### § 3.3 MISE EN RELATION DU COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE ET DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES

La mise en relation du comportement de recherche alimentaire et des conditions environnementales s'est faite à différentes échelles au cours de cette thèse. À chaque trajet ont été associées des séries temporelles comportementales (vitesse de déplacement le long du trajet, nombre de plongées par kilomètres ...) ainsi que des séries temporelles environnementales (température de surface, anomalies de hauteur d'eau, température à 500m de profondeur ...). L'enregistrement de données océanographiques *in situ* par les balises des animaux a permis d'avoir accès aux conditions environnementales locales rencontrées par les animaux le long de leur trajet et le long des colonnes d'eau dans lesquelles ils se sont déplacés. Par ailleurs, l'utilisation de données environnementales satellitaires a permis d'accéder aux mesures locales des anomalies de hauteur d'eau, de la concentration en chlorophylle *a* ou encore des vitesses géostrophiques. À l'échelle du trajet de chaque individu, les séries temporelles comportementales et environnementales ont ainsi pu être mises en relation à l'aide d'un bootstrap paramétrique (Efron and Tibshirani [1993], méthode détaillée dans Dragon et al. [2010] en Annexe B). Les transitions comportementales (passage du foraging extensif au foraging intensif par exemple) détectées pendant cette étude ont également pu être associées à certaines caractéristiques océanographiques locales. La combinaison d'un grand nombre de variables océanographiques a permis d'identifier le type de structures mesoéchelle privilégiées par les éléphants de mer lors de l'intensification de leur comportement de recherche alimentaire.

À l'aide de modèles de Markov caché, l'estimation des modes comportementaux a également pris en compte des covariables environnementales (anomalies de hauteur d'eau) à l'échelle des trajets (manuscrit en Annexe C) ou à fine échelle au sein des plongées (température et gradient de température). L'utilisation de covariables dans les modèles de Markov caché a permis de quantifier l'importance, dans la dimension horizontale, des anomalies de hauteur d'eau pour le passage du mode comportemental extensif au mode intensif et, dans la dimension verticale, de la structuration thermique de la masse d'eau pour l'intensification de l'activité de recherche dans la colonne d'eau. Les probabilités de passage d'un mode comportemental à l'autre, dans les deux dimensions, ont pu être décrites comme des fonctions des covariables environnementales (détails dans le manuscrit en Annexe C). L'utilisation de différentes variables océanographiques, dans les dimensions horizontale et verticale, a permis d'identifier la structuration mesoéchelle lors de l'intensification du comportement de recherche alimentaire des éléphants de mer.

Enfin dans une dernière étude, nous nous sommes intéressés à une structure tourbillonnaire longuement visitée par un animal ayant eu un très bon succès alimentaire. En associant l'intensification du comportement de recherche alimentaire aux conditions océanographiques locales, nous avons pu caractériser les zones *a priori* riches en proies que l'animal a exploité pendant son séjour dans la structure. Les conditions thermiques en surface et dans la colonne d'eau ont pu être associées aux changements comportementaux, dans le temps et l'espace, de l'animal. L'aspect interdisciplinaire de ce dernier projet a permis de caractériser la structure d'un point de

vue océanographique puis d'un point de vue écologique, avant de combiner finalement ces deux points de vue.

Toutes les analyses de ce projet de thèse ont été réalisées dans le logiciel R [R Development Core Team, 2009] et dans le logiciel WinBUGS (Bayesian Analysis Using Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. [1999]).

**TROISIÈME PARTIE**

---

**PRINCIPAUX RÉSULTATS**





---

Cette partie se divise en 2 chapitres complémentaires qui présentent les principaux résultats obtenus pendant le travail de thèse. Certains des travaux ont fait l'objet de publications, d'autres ont été soumis ou sont encore en cours de préparation. Ces résultats renvoient aux manuscrits intégrés en Annexes.

La première partie présente les développements méthodologiques associés à nos travaux pour l'identification du comportement d'approvisionnement chez un prédateur plongeur.

*Dans une première question*, nous avons cherché à **évaluer l'influence de la résolution d'enregistrement des données de tracking (Argos vs. GPS) pour cette détection des zones de foraging**. Nous cherchions à déterminer si la résolution basse des données Argos (actuellement les plus utilisées en écologie) permettait de détecter aussi bien ces zones que la haute résolution des données GPS.

*Dans une deuxième question*, nous cherchions à **identifier la meilleure méthodologie pour détecter, dans la dimension horizontale, les zones de foraging à succès**. Pour confirmer que les zones identifiées correspondaient bien à des zones d'approvisionnement, nous avons utilisé un indice de la condition corporelle des éléphants de mer déduit du taux de dérive passive.

Enfin, *dans une troisième question*, nous avons déterminé **dans quelle mesure le comportement de recherche alimentaire détecté dans la dimension horizontale à l'échelle du trajet coïncidait avec le comportement de recherche alimentaire détecté dans la dimension verticale à l'échelle des plongées**. Nous cherchions à déterminer si l'utilisation seule des données de trajet dans la dimension horizontale correspondait aux zones de plongées dont les caractéristiques révèlent une activité de pêche intensive.

La deuxième partie des résultats se focalise sur la dimension écologique de nos travaux : nous avons **caractérisé les facteurs océanographiques affectant le comportement d'approvisionnement** des femelles éléphants de mer. Nous cherchions en particulier à **évaluer l'importance des structures mesoéchelle pour le déplacement et l'approvisionnement de ces prédateurs**. Pour cela, nous avons déterminé les conditions environnementales accompagnant les transitions comportementales des individus à l'échelle de leur trajets dans la zone interfrontale. Puis nous nous sommes intéressés aux conditions océanographiques rencontrées *in situ* par les individus à l'échelle de leurs plongées. Enfin, nous avons prolongé ce travail par l'étude à fine échelle du séjour d'un individu dans une structure tourbillonnaire typique de la zone interfrontale.



## - CHAPITRE 4 -

---

### MÉTHODOLOGIE DE LA DÉTECTION DU COMPORTEMENT D'APPROVISIONNEMENT

---

L'approvisionnement d'un prédateur parmi un champ de patches de proies repose sur une maximisation du gain énergétique net. Ainsi, la concentration de la recherche d'un prédateur dans une zone donnée est un comportement adaptatif souvent observé s'expliquant par l'agrégation locale des ressources. Nous avons cherché pendant ce projet de thèse à identifier les lieux d'occurrence de ce phénomène à l'échelle du trajet d'un éléphant de mer et à l'échelle des plongées qu'il effectue pour exploiter son environnement. Assimilant les trajets à des marches aléatoires, nous avons employé différentes méthodologies pour analyser nos données. **Ce chapitre présente les résultats d'une comparaison de ces différentes méthodes quant à la robustesse de l'identification des zones d'approvisionnement dans la dimension horizontale, sur des trajets Argos et sur des trajets GPS. Une deuxième section s'intéresse à l'adéquation entre la détection du foraging via le déplacement des animaux en surface et l'analyse du comportement de plongée en profondeur.**

#### § 4.1 DÉTECTION DU COMPORTEMENT D'APPROVISIONNEMENT DANS LA DIMENSION HORIZONTALE

Les travaux présentés dans cette section ont fait l'objet d'une publication dont le manuscrit a été soumis à *Marine Ecology Progress Series* et figure dans l'Annexe C du présent manuscrit.

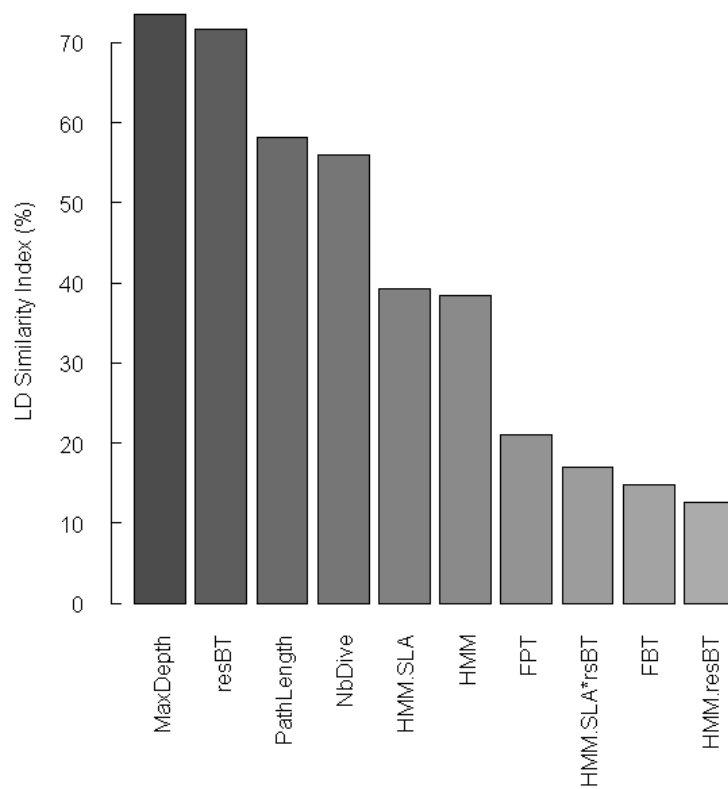
À partir de données de tracking satellitaire, nous avons essayé de détecter le long des trajets les zones de foraging intensif, où les animaux s'étaient potentiellement alimentés. Nous avons évalué différentes méthodes analytiques et nous sommes intéressés à l'effet de la résolution d'enregistrement des données de tracking (Argos vs. GPS) pour détecter, avec robustesse, ces zones d'intérêt. Pour confirmer l'intérêt de ces zones de foraging comme des zones d'alimentation et valider l'hypothèse d'ARS chez les éléphants de mer, nous avons utilisé l'indicateur de

condition corporelle qu’est le taux de dérive le long du trajet (plus de détails dans le manuscrit présenté en Annexe C).

#### 4.1.1 Quelles méthodes détectent les mêmes zones de foraging intensif à partir des données Argos et GPS ?

La figure 4.1 illustre la similarité, entre les trajets Argos et GPS, de la localisation des zones de foraging intensif. Les quatre méthodes basées sur des descripteurs empiriques présentent de fortes similarités (le nombre de plongées par km (Nb.Dive), les résidus du temps passé au fond (resBT), la profondeur maximale de plongée (Max.Depth) et la longueur de pas (Path-Length)). Deux modèles de Markov cachés présentent également de fortes similarités entre les zones détectées sur les trajets Argos et GPS : HMM sans covariable et HMM avec la covariable anomalies de hauteur d’eau (HMM.SLA). Finalement, les méthodes du “*first-passage-time*” et celle du “*first-bottom-time*”, ainsi que les deux autres modèles de Markov cachés, présentent une faible similarité.

Toutefois, les méthodes basées sur des descripteurs empiriques dépendent en grande partie du pas de temps, et non pas des localisations en elles-mêmes. Au contraire, les méthodes du “*first-passage-time*” et celle du “*first-bottom-time*” reposent sur un choix d’échelle spatiale [Barraquand and Benhamou, 2008]. Ainsi, ces deux méthodes pourraient présenter de mauvaises similarités entre les segmentations de trajets Argos et de trajets GPS à cause des différences de résolutions spatiales et d’échelles entre les deux résolutions de trajets. En ce qui concerne les modèles de Markov cachés, ils ne reposent pas sur un tel choix d’échelle spatiale et, à l’exception des modèles avec les résidus du temps passé au fond comme covariable, ils présentent des similarités intermédiaires entre les analyses des trajets Argos et GPS. Par ailleurs, la proportion de temps passé en foraging intensif estimée par les différentes méthodes a permis de montrer que les modèles HMM sans covariable et HMM avec la covariable anomalies de hauteur d’eau (HMM.SLA) segmentaient de façon similaire les trajets Argos et GPS (Figure A2 du manuscrit en Annexe C). En conséquence, les deux résolutions de données (Argos et GPS) semblent permettre la détection des zones de foraging intensif en utilisant des modèles de type modèles de processus.



**FIGURE 4.1** – Pourcentage de similarité, calculé avec l’indice de similarité présenté dans l’Annexe C (1-Levenshtein distance), entre les segmentations des trajets Argos et GPS. Les descripteurs empiriques présentent les plus fortes similarités (plus de 50 %) et les 2 modèles de Markov cachés présentent des similarités proches de 40%.

### 4.1.2 Lag temporel de métabolisation & Similarité des zones de succès alimentaire et des zones de foraging intensif

L’indice de similarité entre les sorties d’une méthode d’analyse de trajet et l’indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive a été calculé avec des lags temporels allant de 0 à 12 jours. Cet indice de similarité, calculé pour les différentes méthodes, a montré de fortes variations entre les résolutions Argos et GPS (Tableau 4.1). Les données Argos ont montré la plus forte similarité pour un lag moyen de 4 jours ( $4.27 \pm 0.79$ , écart-type entre méthodes) alors que la similarité avec les données GPS était maximisée pour des lags plus grands ( $6.15 \pm 1.67$ ). Cependant, pour le modèle HMM sans covariable, les estimations de lag étaient très proches entre Argos et GPS : lag de  $4.33 \pm 2.52$  jours (écart-types entre les individus) pour Argos et  $4.67 \pm 5.51$  jours avec les trajets GPS. C’est-à-dire qu’il faut un minimum de 4 jours entre le moment où l’animal effectue un comportement de type ARS et le moment où sa condition corporelle va significativement augmenter. En conséquence, pour le reste de notre étude, le lag temporel moyen minimal de métabolisation a été considéré proche de 4 jours. Cette valeur est proche de celles mentionnées dans la littérature pour les femelles post-reproduction et semble cohérente d’un point de vue biologique [Rosen et al., 2007, Thums et al., 2008].

**TABLE 4.1** – Lags temporels de métabolisation estimés pour toutes les méthodes d’analyse de trajet de l’étude appliquées sur les trajets Argos et GPS. Les écart-types entre individus sont indiqués pour chaque méthode. Les écart-types entre méthodes sont indiqués pour les moyennes totales.

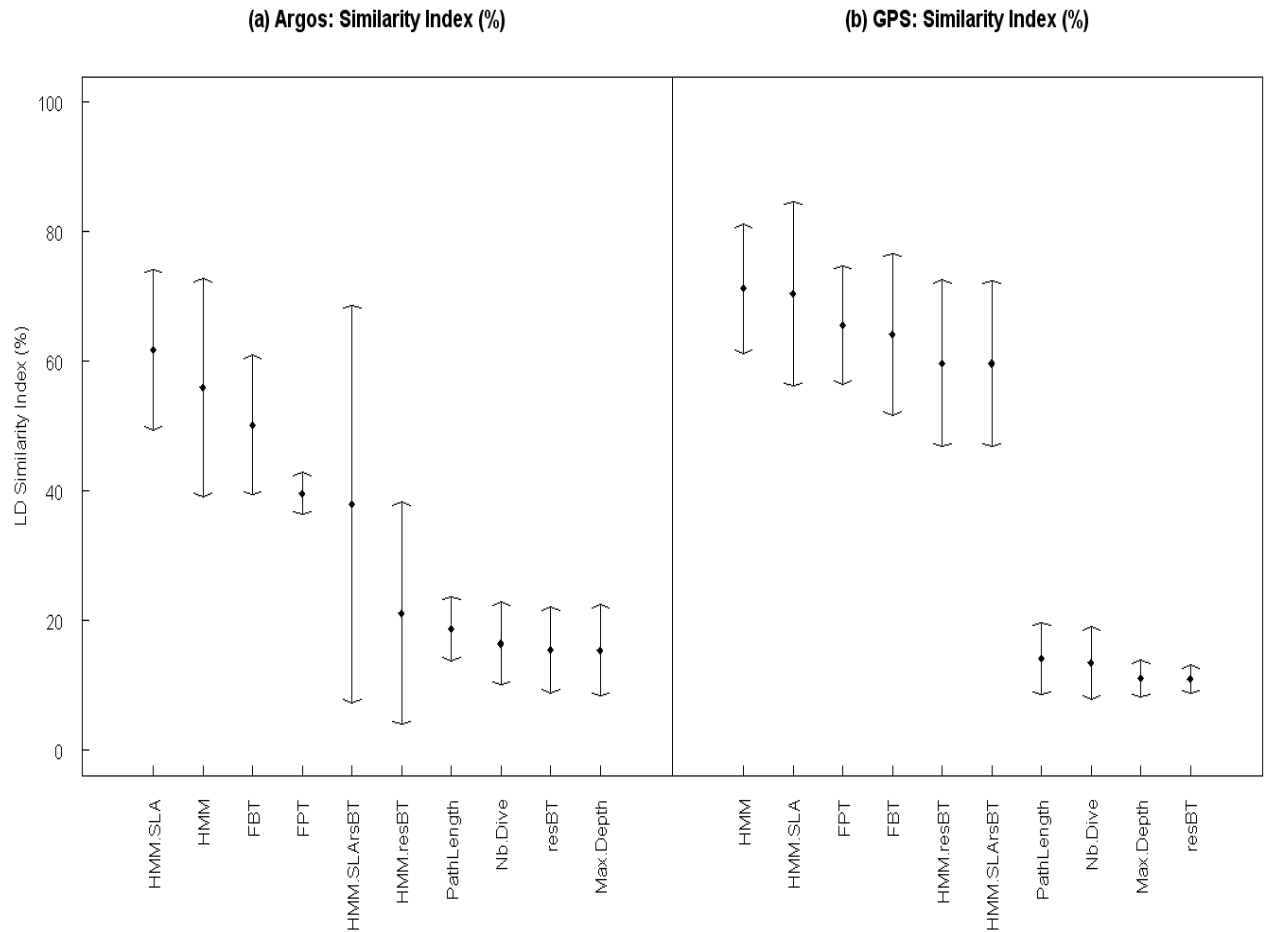
Methods	Argos	GPS
Number Dives per km	$3.33 \pm 1.15$	$5.00 \pm 4.36$
Bottom Time Residuals	$3.67 \pm 3.79$	$3.00 \pm 3.46$
Path Length	$3.33 \pm 4.04$	$6.33 \pm 1.15$
Maximum Diving Depth	$5.33 \pm 3.51$	$6.67 \pm 1.53$
First-Passage-Time	$4.07 \pm 0.43$	$9.57 \pm 0.97$
First-Bottom-Time	$5.00 \pm 1.05$	$5.42 \pm 1.74$
<i>Mean</i>	$3.95 \pm 0.65$	$5.99 \pm 2.17$
Hidden Markov Model	$4.33 \pm 2.52$	$4.67 \pm 5.51$
Hidden Markov Model (environmental covariate)	$4.33 \pm 4.04$	$6.67 \pm 3.79$
Hidden Markov Model (behavioural covariate)	$6.00 \pm 7.07$	$7.00 \pm 5.29$
Hidden Markov Model (env*behav covariate)	$4.33 \pm 4.93$	$6.33 \pm 4.62$
<i>Mean</i>	$4.74 \pm 0.83$	$6.37 \pm 0.63$
<b>Total Mean</b>	$4.27 \pm 0.79$	$6.15 \pm 1.67$

Sachant ce lag temporel de 4 jours, la similarité entre les sorties des différentes méthodes et l’indice de succès alimentaire a pu être estimée (figure 4.2). Les valeurs de similarité à l’indice du taux de dérive pour les méthodes appliquées sur les trajets Argos étaient du même ordre de grandeur que celles trouvées pour les données GPS (Argos :  $33.29\% \pm 18.13$  ; GPS :  $44.04\% \pm 27.51$ ,

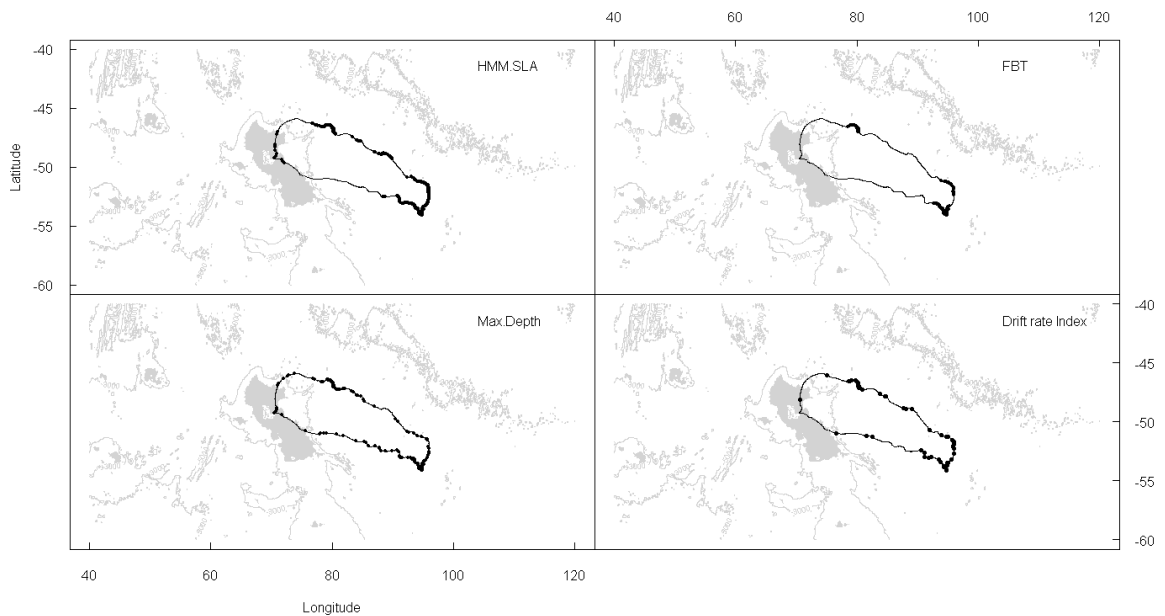
$t = -1.03$ ,  $df = 15.5$ ,  $p.value = 0.31$ ). Pour les trajets Argos, les plus fortes similarités à l’indice de succès alimentaire ont été obtenues pour les modèles de Markov cachés sans covariable (56.00 %) et avec les anomalies de hauteur d’eau comme covariable (61.86 %). Les deux autres HMMs ont présenté de fortes variations entre les individus et des valeurs de similarité plus faibles que les méthodes FPT et FBT (50.19 % pour FBT et 39.62 % pour FPT). Pour les trajets GPS, la similarité maximale, entre les zones d’amélioration de la condition corporelle (c’est-à-dire une forte augmentation du coefficient de dérive) et les zones identifiées comme foraging intensif, a été obtenue avec les segmentations des modèles HMM et HMM.SLA (respectivement 71.23% et 70.45%). Les autres méthodes d’analyse de trajets comme le modèle de Markov caché avec covariable comportementale (HMM.resBT) et les méthodes FPT et FBT ont présenté également de fortes similarités avec l’indice de succès alimentaire. Finalement, les plus mauvaises similarités ont été obtenues pour les méthodes basées sur des descripteurs empiriques du comportement alimentaire. Par exemple la profondeur maximale de plongée (Max.Depth) dont la similarité était de 15.42 % pour les trajets Argos et de 11.04 % avec les données GPS.

La figure 4.3 illustre les segmentations avec le modèle HMM.SLA, la méthode du “*first-bottom-time*”, la profondeur maximale et les plongées de dérive sur le trajet GPS d’une femelle équipée en octobre 2009 (sachant un lag temporel de 4 jours). La figure permet de voir les différentes qualités de segmentation : le modèle de Markov caché présente la plus forte similarité avec la segmentation obtenue avec l’indice du succès alimentaire. La méthode du “*first-bottom-time*” permet de bien détecter les zones principales d’approvisionnement. Enfin le descripteur empirique, ici la profondeur maximale, ne permet pas de distinguer les zones de succès alimentaire.





**FIGURE 4.2** – Index moyen de similarité (1-Levenshtein distance, cf manuscrit en Annexe C pour la définition de cet index) calculé pour tous les individus (en %) entre l’indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive et les sorties des méthodes d’analyses de trajets sur des trajets Argos (a) et sur des trajets GPS (b). Un lag temporel de 4 jours a été inclus entre les sorties des méthodes d’analyses de trajets et l’indice de succès alimentaire. La taille des flèches est proportionnelle aux écart-types entre individus.



**FIGURE 4.3** – Exemples des résultats des méthodes d’analyse de trajets sur les données GPS d’un individu. Les segmentations sont représentées pour un modèle de Markov caché avec une covariable environnementale (HMM.SLA), la méthode du “first-bottom-time” (FBT), la profondeur maximale de plongée (Max.Depth) et l’indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive (Drift). Un lag temporel de 4 jours a été inclus entre les sorties des différentes méthodes et les changements dans le taux de dérive, indicateurs du succès alimentaire. Les zones de foraging extensif, fines lignes noires, correspondent aux zones où l’animal se déplaçait vite et de façon rectiligne. Au contraire les zones de foraging intensif, en points noirs présentent les caractéristiques de la recherche en zone restreinte (forte sinuosité et faible vitesse de déplacement). Les zones avec une bathymétrie au-dessus de 1000m de profondeur, comme le plateau de Kerguelen, sont légèrement grisées. Les isobathes 3000m et 5000m sont également représentées en gris clair. Les contours de l’île de Kerguelen apparaissent en blanc.

### 4.1.3 Conclusion

Pour conclure cette partie sur la détection des zones d’approvisionnement des éléphants de mer, **nous avons pu montrer que le temps minimal de métabolisation est estimé à 4 jours pour des femelles en trajet de post-reproduction.** Les différentes méthodes testées ne présentent pas toutes de fortes similarités entre les analyses sur les trajets Argos et sur les trajets GPS. D’autres méthodes ne présentent pas de similarité entre leurs sorties et l’indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive. Ainsi, les méthodes basées sur des descripteurs empiriques ont présenté de fortes similarités entre les segmentations appliquées sur les trajets Argos et sur les trajets GPS, alors que ces mêmes sorties ne coïncident pas avec les zones détectées par l’indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive. Les méthodes du “*first-bottom-time*” et du “*first-passage-time*” ont présenté, au contraire, de fortes similarités avec cet indice de succès alimentaire mais très peu de cohérence entre les zones d’ARS identifiées le long des trajets Argos et des trajets GPS. Dans un environnement spatio-temporellement hétérogène, les prédateurs peuvent s’approvisionner sur des patchs de différentes tailles et densités. On s’attend ainsi à ce qu’un prédateur présente des mouvements d’ARS à différentes échelles spatiales et temporelles [Fauchald, 1999]. Certains mouvements d’ARS pourront en effet être réalisés au sein du patch de proie et correspondront à de la fine échelle, alors que d’autres mouvements pourront être effectués à une échelle entre les patchs. Pour l’analyse des trajets avec les méthodes du “*first-bottom-time*” et du “*first-passage-time*”, il faut au préalable choisir une de ces échelles spatiales qui correspondra au rayon du cercle virtuel déplacé le long du trajet de l’animal [Fauchald and Tveraa, 2003]. Le choix d’une seule de ces échelles pour ces méthodes limite alors la détection de zones d’ARS qui peuvent avoir lieu à différentes échelles [Orians and Wittenberger, 1991].

Au contraire, les méthodes de type modèles de processus, comme les modèles de Markov cachés, ne nécessitent pas de choix d’échelle spatiale et peuvent ainsi détecter toutes les zones d’ARS, quelque soit l’échelle à laquelle elles ont lieu. En conclusion, **les modèles de Markov cachés HMM et HMM.SLA sont les seules méthodes qui ont pu combiner, dans notre étude, une forte similarité entre les sorties des analyses sur les trajets Argos et sur les trajets GPS ainsi qu’une forte similarité entre leurs sorties et celles de l’indice de succès alimentaire.** Ces modèles, et par extension les modèles de processus des modèles espace-état, permettent d’identifier, aussi bien sur des données de tracking Argos que sur des données GPS, des zones homogènes de foraging intensif. Ces zones correspondaient aux zones où les animaux avaient notablement amélioré leur condition corporelle, ce qui était “visible” par un indice de leur flottabilité : le taux de dérive. Ces modèles enfin ont montré qu’ils pouvaient incorporer des covariables environnementales dans leur structure, indiquant précisément les liens entre le comportement des animaux et leur environnement (ce dernier point sera repris dans le 2<sup>ème</sup> chapitre des résultats). Par ailleurs, il est intéressant de souligner que les zones identifiées sur les trajets Argos ne différaient pas de celles identifiées sur des trajets GPS avec une bien meilleure résolution temporelle et spatiale : il semblerait donc que **l’utilisation de la méthode de tracking Argos soit entièrement exploitable pour des questions de home-range ou d’identification à moyenne échelle des zones d’intérêt des prédateurs.**

Par ailleurs, cette étude a permis de mettre en évidence que la détection des zones de succès

alimentaire pouvait s’effectuer uniquement avec les données télémétriques. **L’utilisation des ARS s’est avérée un bon indicateur de l’approvisionnement des éléphants de mer, sans que l’analyse du comportement de plongée ne soit nécessaire.** La détection des zones favorables à ces prédateurs plongeurs peut ainsi reposer sur des données de trajet de moyenne résolution. À la suite de ces travaux sur la détection du succès alimentaire le long des trajets des éléphants de mer, nous nous sommes toutefois intéressés au comportement de ces prédateurs dans la dimension verticale. Nous cherchions à déterminer dans quelle mesure le comportement de recherche alimentaire détecté dans la dimension horizontale à l’échelle du trajet coïncidait avec le comportement de recherche alimentaire détecté dans la dimension verticale à l’échelle des plongées.

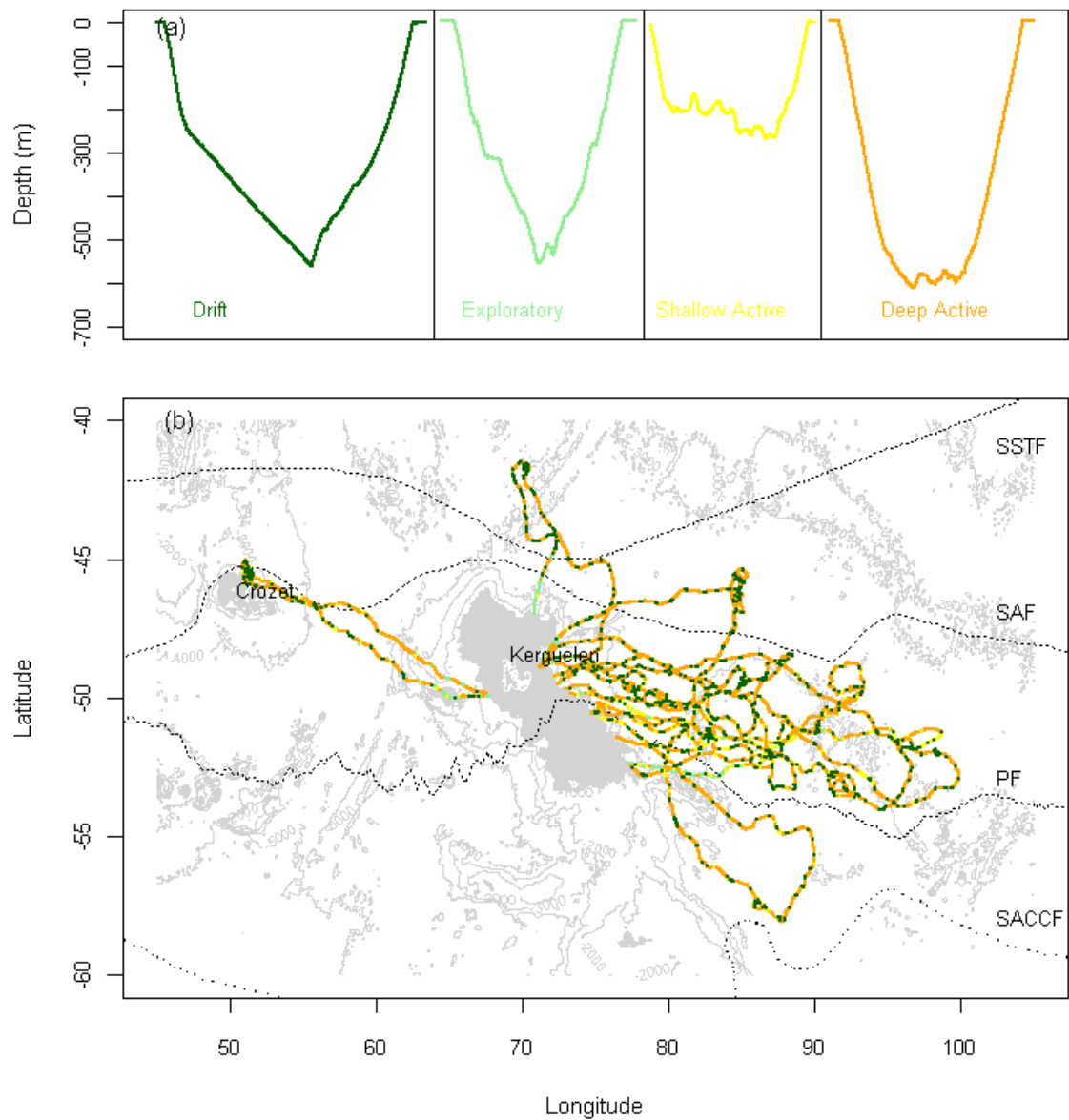
## § 4.2 DÉTECTION DU COMPORTEMENT D’APPROVISIONNEMENT DANS LA DIMENSION VERTICALE

Les travaux présentés dans cette section ont fait l’objet d’une publication dont le manuscrit a été soumis à *Marine Ecology Progress Series* et figure dans l’Annexe D du présent manuscrit.

La section précédente a montré que les seules données télémétriques de trajets permettaient la détection, à moyenne échelle temporelle, des zones où les animaux s’approvisionnaient. Sachant que l’on considère des animaux plongeurs, il semble cependant évident qu’ils ne se nourrissent pas en surface et que la détection de l’approvisionnement, à fine échelle, implique d’étudier avec précision le comportement de plongée de ces prédateurs. Pour cela nous avons utilisé les séries temporelles de profondeur, enregistrée toutes les 2 secondes, de femelles s’étant rendues dans la zone interfrontale en période de post-reproduction. Nous avons ainsi pu identifier, dans la dimension verticale, différents comportements et les mettre ensuite en relation avec les états comportementaux observés dans la dimension horizontale, c’est-à-dire depuis les données télémétriques de surface.

### 4.2.1 Classification des plongées

Quatre classes de plongées ont pu être identifiées, à partir des paramètres de plongée précédemment définis, chez les individus de l’étude présentée dans l’Annexe D. Ces quatre classes ont été définies comme des plongées de dérive (*drift dive*), des plongées exploratoires (*exploratory dive*), des plongées actives peu profondes (*shallow active dive*) et des plongées actives profondes (*deep active dive*). La figure 4.4a présente les quatre profils typiques de ces classes de plongées. On peut ainsi voir que les plongées exploratoires présentent moins de sinuosité dans le fond que les deux classes de plongées actives. Ces dernières se distinguent entre elles par la profondeur maximale atteinte par l’animal au cours de sa plongée. Toutes ces classes de plongées sont présentes tout le long des trajets (Figure 4.4b). Par ailleurs, les probabilités de transitions d’une classe de plongée à l’autre ont révélé une forte persistance temporelle, i.e. une auto-corrélation temporelle, dans le comportement des animaux et une hiérarchie dans la réalisation des classes de plongées (cf détails dans table 3 de l’Annexe D). Ainsi, un animal réalisant une plongée active peu profonde au temps  $t$  a une probabilité plus forte de réaliser une plongée de la même classe au temps  $t + 1$  que de changer de classe.

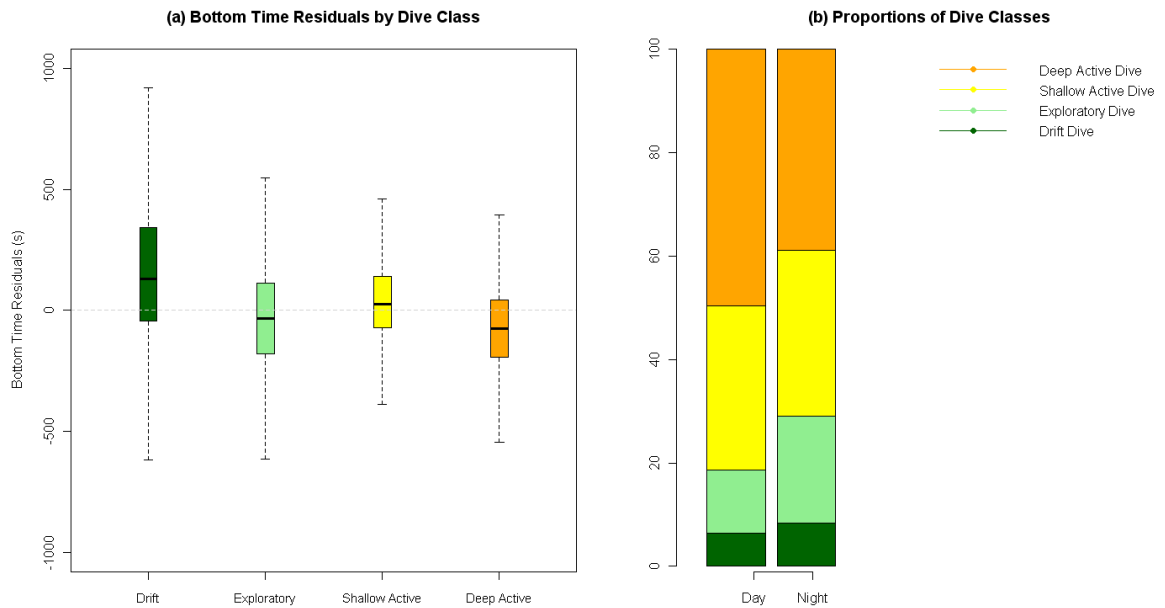


**FIGURE 4.4** – (a) Profils profondeur-temps typiques des quatre classes de plongées. (b) Localisations des plongées le long des trajets des animaux, uniquement en zone pélagique. Les points orange correspondent aux plongées actives profondes, jaune aux actives peu profondes, vert clair aux plongées exploratoires et finalement vert foncé aux plongées de dérive. Toutes les classes de plongées apparaissent tout le long des trajets, aussi bien de jour que de nuit. Les zones avec une bathymétrie au-dessus de 1000m de profondeur, comme le plateau de Kerguelen, sont légèrement grisées. Les isobathes 3000m et 5000m sont également représentées en gris clair. Les contours de l’île de Kerguelen apparaissent en blanc. Enfin les différents fronts de la zone interfrontales apparaissent en lignes pointillées : SSTF, front subtropical sud ; SAF, front subantarctique ; PF, front polaire ; SACCF, front sud du courant circumpolaire Antarctique.

	Drift	Exploratory	Shallow Active	Deep Active
N =	2846	6221	12482	17656
Bott.Time (s)	951 ± 362	678 ± 287	790 ± 199	606 ± 217
Res.Bott.Time (s)	158 ± 355	-37 ± 283	43 ± 171	-70 ± 194
Max.Depth (m)	424 ± 118	348 ± 156	324 ± 127	698 ± 131
Sinuosity	0.29 ± 0.05	0.35 ± 0.08	0.41 ± 0.06	0.52 ± 0.04
Asc.Speed (m/s)	1.21 ± 0.22	1.31 ± 0.24	1.77 ± 0.19	1.56 ± 0.15
Des.Speed (m/s)	1.18 ± 0.37	1.22 ± 0.27	1.74 ± 0.26	1.76 ± 0.25
Horiz.Dist (km)	0.98 ± 0.74	1.57 ± 0.67	1.20 ± 0.32	0.97 ± 0.54

**TABLE 4.2** – *Caractéristiques des classes de plongées. Toutes les différences, entre les classes, sont significatives ( $p < 0.001$ ). “Bott.Time” est l’abréviation du temps passé au fond et “Res.Bott.Time” celle des résidus du temps passé au fond. “Max.Depth” correspond à la profondeur maximale de plongée. “Asc.Speed” et “Des.Speed” sont les abréviations respectives de vitesse de remontée et vitesse de descente. Finalement, “Horiz.Dist” correspond à la distance horizontale parcourue par l’animal pendant sa plongée, estimée à partir des données de tracking réinterpolées.*

La figure 4.5 et la table 4.2 présentent quelques unes des caractéristiques de ces quatre classes de plongées (caractéristiques détaillées dans la figure 2 de l’Annexe D). Même si leurs proportions varient, toutes les classes de plongées ont pu être observées de jour comme de nuit (Figure 4.5b). Les plongées de dérive sont moins sinueuses et présentent de très longs temps passé au fond des plongées (Figure 4.5a) et de faibles distances horizontales. Pendant que les animaux dérivent passivement dans la colonne d’eau (“*drift-diving*”), ils adoptaient de faibles vitesses de descente et de remontée. Les plongées de dérive sont globalement peu profondes. Au contraire, les plongées “*deep active*” et “*shallow active*” présentaient une forte sinuosité verticale pendant le temps passé au fond des plongées. Les plongées actives profondes étaient les plus sinueuses de toutes les classes de plongées. Les plongées actives, à la fois profondes et peu profondes, présentaient de fortes vitesses de descente et de remontée. Enfin, les plongées actives profondes se caractérisent également par de faibles distances horizontales parcourues entre deux plongées de cette classe. Finalement, la classe de plongées actives profondes présentait également des résidus du temps passé au fond négatifs (Figure 4.5a). Alors que ces résidus sont positifs pour la classe de plongées actives peu profonde, ce qui semble indiquer une adaptation selon la profondeur du temps passé au fond. En ce qui concerne la classe de plongées exploratoires, elle se caractérise par une importante distance horizontale, une sinuosité verticale moyenne et une faible vitesse de descente.



**FIGURE 4.5** – *Caractéristiques des classes de plongées : plongées de dérive (drift dives, vert foncé), plongées exploratoires (exploratory dives, vert clair), plongées actives peu profondes (shallow active dives, yellow) et plongées actives profondes (deep active dives, orange). (a) Variations des résidus du temps passé au fond (bottom time residuals) : les plongées de dérive sont les plus longues alors que les plongées actives profondes présentent des résidus du temps passé au fond qui sont négatifs. (b) Occurrences des classes de plongées : toutes les classes de plongées ont lieu aussi bien de jour que de nuit.*



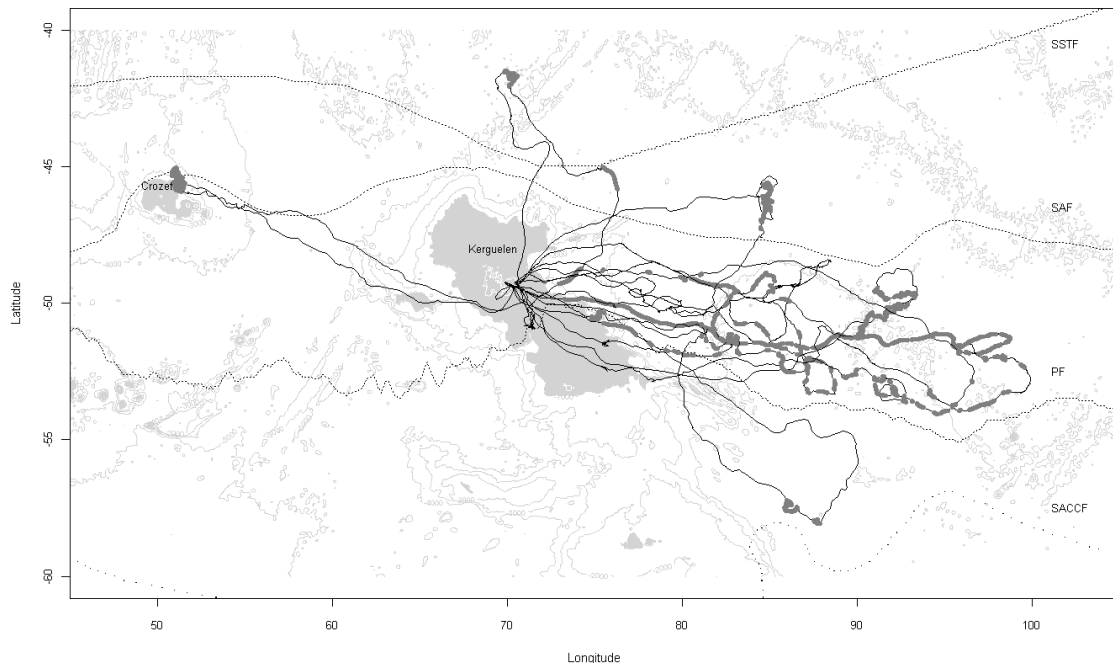
**En conclusion, les différentes classes de plongée se caractérisent principalement par des différences entre les distances parcourues horizontalement, le temps passé au fond et la sinuosité dans le fond des plongées.** Une forte sinuosité des plongées de classe active a été interprétée comme une intensification de la recherche alimentaire. Inversement, les fortes distances horizontales parcourues pendant les plongées de classe exploratoire ont été interprétées comme un comportement principalement de déplacement, typique d'un prédateur cherchant à changer de zone. Ainsi la classe de plongées qualifiées d'exploratoires semble correspondre à des plongées de déplacement entre deux zones d'intérêt pour le prédateur. L'animal serait donc plutôt en foraging extensif pendant ces plongées, en opposition aux classes de plongées actives où ils seraient plutôt en foraging intensif. À la suite de ces travaux de classification, nous avons cherché à déterminer la cohérence entre le comportement d'approvisionnement détecté dans la dimension horizontale et celui détecté dans la dimension verticale.

### 4.2.2 Lien entre les dimensions horizontale et verticale

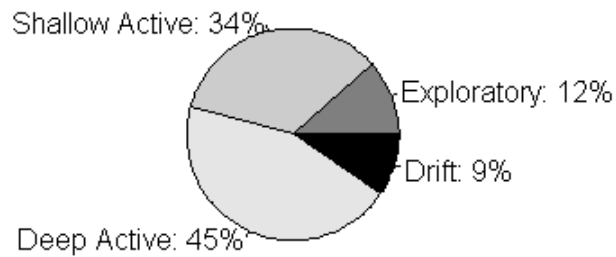
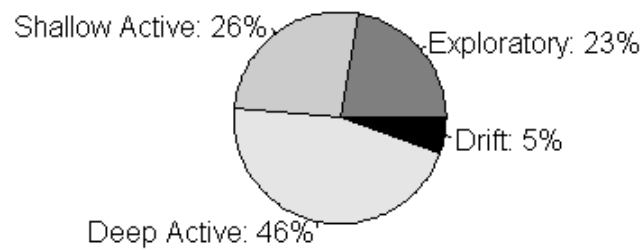
La figure 4.7(a, b) présente les variations de proportions des 4 classes de plongées entre les 2 états comportementaux détectés à partir des données de tracking : foraging intensif (a) et extensif (b, cf figure 4.6 pour la segmentation de ces trajets dans la dimension horizontale). Les proportions de plongées qualifiées d’exploratoires doublent presque dans les zones de foraging extensif comparé aux zones intensives. Simultanément, le nombre de plongées de dérive est divisé par 2 en zone de foraging extensif. La proportion de plongées actives profondes tend, elle, à rester stable alors que la proportion de plongées actives peu profondes augmente avec l’intensification du comportement de foraging. Finalement, comme attendu, la proportion de plongées actives, en combinant ensemble les plongées actives profondes et peu profondes, est plus importante en zones de foraging intensif qu’en zones extensives. Des modèles linéaires mixtes ont confirmé ces tendances : les proportions quotidiennes de plongées actives peu profondes étaient négativement dépendantes de la distance horizontale parcourue quotidiennement ( $\text{ordonnée à l'origine} = 42.11 \pm 5.42$ ,  $p.\text{value} < 0.0001$  ; et  $\text{pente}(\text{Hor.Dist}) = -0.26 \pm 0.03$ ,  $p.\text{value} < 0.0001$ ) et positivement de l’intensité du foraging à la surface ( $\text{pente}(\text{ARS}) = 5.32 \pm 2.35$ ,  $p.\text{value} = 0.02$ ). Par ailleurs, la proportion quotidienne de plongées de dérive était positivement dépendante de la proportion de plongées actives peu profondes ( $\text{ordonnée à l'origine} = 5.91 \pm 1.28$ ,  $p.\text{value} = 0$  ; et  $\text{pente}(\text{Shallow.Active}) = 0.03 \pm 0.01$ ,  $p.\text{value} = 0.03$ ) et de l’intensité du foraging à la surface ( $\text{pente}(\text{ARS}) = 1.37 \pm 0.73$ ,  $p.\text{value} = 0.05$ ). Cette étude a permis de souligner l’importance des plongées actives peu profondes qui doivent être effectuées lorsque les patches de proies sont plus proches de la surface. Les proies étant plus accessibles à des prédateurs plongeurs, ces derniers peuvent ainsi maximiser leur temps efficace d’approvisionnement en réduisant les temps de transit entre la surface, où ils respirent, et la profondeur du patch, où ils s’alimentent.

Ainsi, les proportions de classes de plongées évoluent en fonction du mode comportemental observé en surface : quand les animaux sont en recherche alimentaire intensive, les classes de plongées actives sont les plus représentées, e.g. les plongées les plus coûteuses énergétiquement (forte sinuosité verticale, fortes vitesses de descente et de remontée ...). Les proportions des plongées de dérive varient également en fonction du comportement de foraging détecté en surface : quand l’animal est en foraging intensif, il effectue plus de plongées de dérive. Ceci pourrait traduire leur besoin de plus de phases de repos/récupération dans ces zones de forte activité, ou simplement leur besoin de phases consacrées à la digestion des proies [Biuw et al., 2003]. Au contraire, quand les animaux sont en foraging extensif, ils présentent de nombreuses plongées d’exploration (“exploratory”) et une plus faible proportion de plongées de dérive ce qui peut traduire un besoin moindre pour des phases de repos ou de digestion.

La proportion des plongées de classes actives (en particulier les plongées de classe active peu profonde) varie selon le mode de comportement d’approvisionnement détecté dans la dimension horizontale. De la même façon, la proportion de plongées exploratoires dépend du comportement détectable en surface.



**FIGURE 4.6** – Trajets segmentés de 9 femelles éléphants de mer équipés en Octobre 2009 en post-reproduction (trajets en lignes noires). Les localisations du comportement de recherche intensive (ARS) sont indiquées par les points gris.

**(a) Intensive Foraging (ARS)****(b) Extensive Foraging**

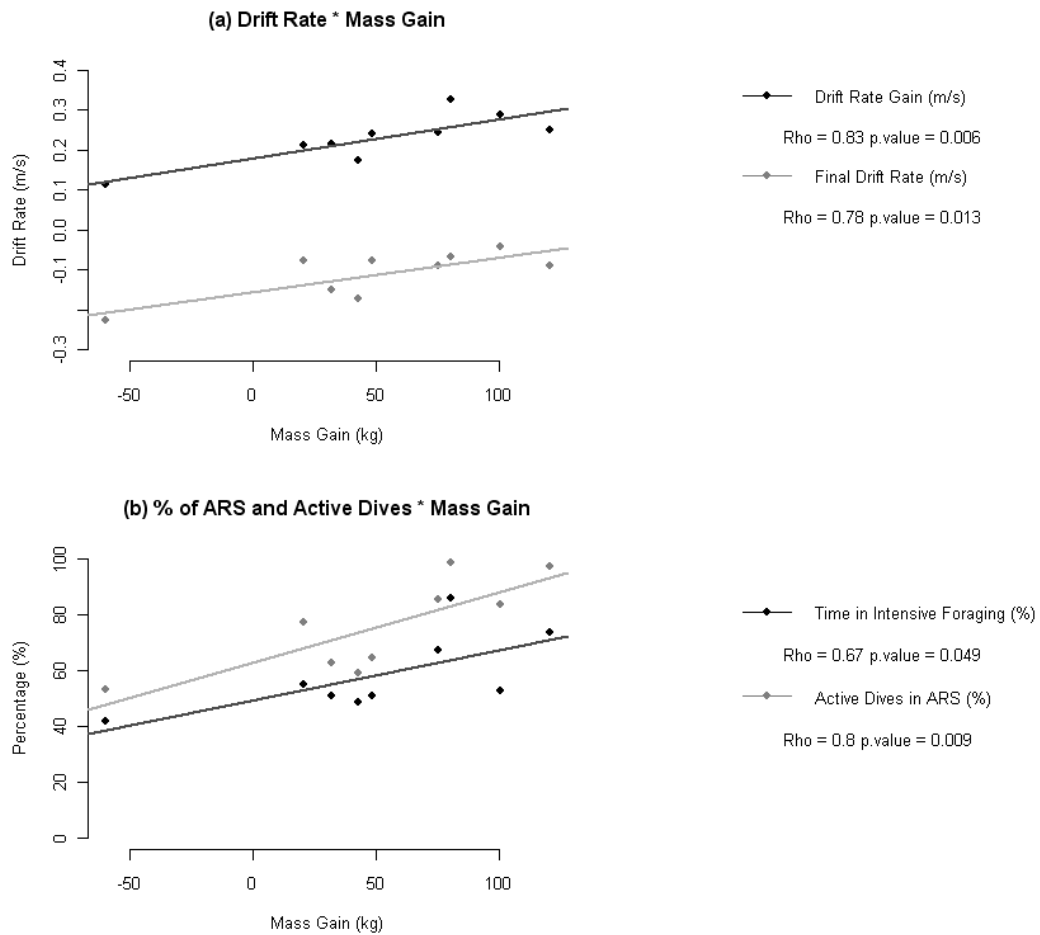
**FIGURE 4.7** – (a) et (b) Proportions des classes de plongées en foraging intensif (ARS,  $N = 11,463$  dives) vs. extensif ( $N = 15,081$  dives). La combinaison des plongées actives profondes et peu profondes est plus importante en foraging intensif qu’en extensif.

### 4.2.3 Conclusion

Les travaux de cette étude ont permis de mettre en évidence des variations dans le comportement de plongée des éléphants de mer qui peuvent s’organiser en quatre classes distinctes. **Ces classes sont communes au comportement des 9 individus qui ont été étudiés et sont directement en relation avec le comportement d’approvisionnement (ARS) qui est détecté en surface le long des trajets.** Dans la dimension horizontale, le comportement d’approvisionnement peut être divisé en deux modes : le foraging intensif (recherche alimentaire active) et le foraging extensif. Ces deux modes se distinguent par des différences de distribution dans les paramètres de mouvement mais également par des différences de distribution des classes de plongées. Par ailleurs, la localisation des classes de plongées le long des trajets a permis de mettre en évidence l’occurrence de comportement de recherche (identifié par les classes de plongées actives) tout au long du séjour en mer des femelles en période de post-reproduction (figure 4.4b). En comparaison, **les zones d’ARS détectées dans la dimension horizontale, qui ont été montrées comme des zones où les animaux amélioreraient significativement leur condition corporelle, sont localisées sur certaines portions des trajets (figure 4.6) et doivent dès lors correspondre aux zones les plus favorables à l’approvisionnement.**

Enfin, les proportions de classes de plongées actives, en particulier, varient selon le mode comportemental détecté dans la dimension horizontale. Et l’étude du gain de masse accumulé par les individus lors de leur trajet en mer a également permis de déterminer quel était le meilleur prédicteur du succès alimentaire global (à l’échelle du trajet entier) des individus de notre étude. La figure 4.8 présente ainsi le meilleur indice du succès de foraging, à savoir le gain de masse accumulé pendant leur séjour en mer, qui est lié significativement aux pourcentages d’ARS et de plongées actives dans les zones d’ARS : **plus la proportion de plongées actives était importante et plus les animaux présentaient un gain de masse important.**

Ainsi, nous avons pu montrer qu’**un indice du comportement dans la dimension verticale (la proportion de plongées actives) est directement relié à un indice du comportement dans la dimension horizontale (le mode comportemental ARS).** Et nous avons également pu montrer que ces deux indices permettent de prédire le succès global de l’approvisionnement des individus à l’échelle de leur trajet.



**FIGURE 4.8** – Pour tous les individus, gain de masse présenté en fonction du (a) : changement de taux dérive sur l’ensemble du trajet, et taux de dérive final et (b) : pourcentage du temps passé en foraging intensif et proportion de plongées actives réalisée en foraging intensif. Les lignes correspondent aux regressions linéaires significatives entre les variables.



## - CHAPITRE 5 -

---

### FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ET APPROVISIONNEMENT DES FEMELLES ÉLÉPHANTS DE MER

---

Dans l'Océan Austral, des relations entre des structures océanographiques de la zone interfrontale et le comportement des prédateurs supérieurs de cet environnement ont été mises en évidence [Bost et al., 2009]. De grandes structures océanographiques, telles que les fronts et les tourbillons adjacents, agencent en effet la distribution spatiale des blooms phytoplanc-toniques, ce qui amène à une agrégation des ressources des échelons trophiques supérieurs dans les zones favorables du milieu océanique. L'approvisionnement des prédateurs parmi ces champs de patchs repose sur leur localisation à moyenne échelle et l'exploitation des ressources qu'ils peuvent y trouver. **On peut donc supposer qu'un certain nombre d'indicateurs environnementaux guident ces prédateur dans l'environnement dynamique et imprévisible de l'Océan Austral. Ces indicateurs peuvent s'identifier à l'échelle du trajet effectué par l'animal pour atteindre la structure, ou bien à l'échelle de la plongée réalisée par l'animal pour atteindre ses proies au sein d'une structure donnée.** Ce chapitre va présenter les résultats obtenus dans ce domaine au cours du projet de thèse.

#### § 5.1 À L'ÉCHELLE DU TRAJET : FORAGING INTENSIF & CHAMP TOURBILLONNAIRE

La première partie du projet de thèse a consisté à évaluer comment les mouvements et le comportement de plongée de 22 éléphants de mer, équipés de balises CTD, changent en fonction des conditions environnementales rencontrées *in situ* par les animaux le long de leurs trajets. Nous avons étudié les liens entre les variables océanographiques, dont la température, la concentration en chlorophylle *a* et les anomalies de hauteur d'eau, et les comportements de plongée et de mouvement comme la vitesse de déplacement, le temps de plongée et le temps passé au fond. Les coefficients de corrélation entre chaque série temporelle ont été calculés et leur signifi-cativité statistique a été testée à l'aide d'un bootstrap paramétrique [Efron and Tibshirani, 1993]. Nous nous sommes particulièrement intéressés aux changements océanographiques, à la fois tem-porels et spatiaux, ayant lieu pendant des transitions comportementales de façon à clarifier les



connections entre le comportement et l'environnement marin des animaux. Les résultats sont présentés plus en détails dans un manuscrit publié en 2010 dans *Progress in Oceanography* (Dragon et al. [2010], Annexe B du présent manuscrit de thèse).

### 5.1.1 Températures le long de la colonne d'eau

En surface, les températures présentent une corrélation positive significative avec différentes variables comportementales. Elles ont été positivement corrélées avec les vitesses de descente (coefficient de corrélation  $\pm$  écart-type :  $0.37 \pm 0.16$ ) et de remontée ( $0.13 \pm 0.03$ ) et négativement corrélées avec la durée de plongée ( $-0.37 \pm 0.14$ ).

En profondeur, la vitesse de remontée et la durée de plongée ont été positivement corrélées avec la température à 50m (resp.  $0.38 \pm 0.09$  et  $0.4239 \pm 0.319$ ), à 100m (resp.  $0.12 \pm 0.02$  et  $0.32 \pm 0.17$ ) et à 200m (resp.  $0.12 \pm 0.02$  et  $0.32 \pm 0.24$ ). La profondeur maximale de plongée a aussi été corrélée positivement avec la température à 50m ( $0.52 \pm 0.18$ ) et celle à 200m ( $0.16 \pm 0.03$ ). Enfin, la vitesse de descente, la durée de plongée et la longueur de pas sont apparues corrélées positivement avec la température à 500m (respectivement :  $0.33 \pm 0.16$  ;  $0.25 \pm 0.11$  ;  $0.27 \pm 0.13$ ). Toutefois, très peu de corrélations ont présenté des valeurs de coefficients supérieures à 0.3 en valeur absolue, soulignant la probable non-linéarité des relations entre comportement et environnement.

Des résultats similaires avec la densité le long de la colonne d'eau ont également pu être obtenus et sont présentés en détails dans la publication Dragon et al. [2010] en Annexe B.

### 5.1.2 Concentration en Chlorophylle *a*

Plusieurs variables d'intérêt ont pu être corrélées avec la concentration en chlorophylle *a* et les anomalies en chlorophylle. La profondeur maximale de plongée (Chl :  $-0.38 \pm 0.16$  ; Anom-Chl :  $-0.26 \pm 0.08$ ), la durée de plongée (Chl :  $-0.26 \pm 0.02$ ) et la longueur de pas (AnomChl :  $-0.16 \pm 0.02$ ) sont corrélées négativement avec la concentration en chlorophylle *a* et ses anomalies. Par ailleurs, les résidus du temps passé au fond (AnomChl :  $0.17 \pm 0.11$ ), le nombre de plongées réalisées par kilomètre (Chl :  $0.26 \pm 0.02$ ), la vitesse de déplacement (Chl :  $0.16 \pm 0.02$ ) et la vitesse de remontée (Chl :  $0.57 \pm 0.15$ ) sont positivement corrélées avec la concentration en chlorophylle *a* et ses anomalies.

### 5.1.3 Anomalies de Hauteur d'Eau et Vitesses Géostrophiques

Les anomalies de hauteur d'eau (SLA) ont présenté une corrélation négative avec le nombre de plongées par km, le temps passé au fond et ses résidus (respectivement  $-0.16 \pm 0.11$  ;  $-0.16 \pm 0.09$  et  $-0.15 \pm 0.04$ ). La topographie dynamique (AbDynTopo) a été négativement corrélée à la fois à la vitesse de déplacement et aux résidus du temps passé au fond (resp.  $-0.18 \pm 0.04$  et  $-0.15 \pm 0.04$ ). Elle a également été positivement corrélée avec la longueur de pas ( $0.28 \pm 0.20$ ) et la durée de plongée ( $0.12 \pm 0.04$ ). Considérant les vitesses géostrophiques, les valeurs absolues ont été positivement corrélées avec la profondeur maximale de plongée (AbGeoVel :  $0.25 \pm 0.12$ ) alors que les valeurs absolues et leurs anomalies ont été toutes les deux positivement corrélées avec la vitesse de descente (AbGeoVel :  $0.32 \pm 0.31$  ; GeoVelAn :  $0.25 \pm 0.09$ ).

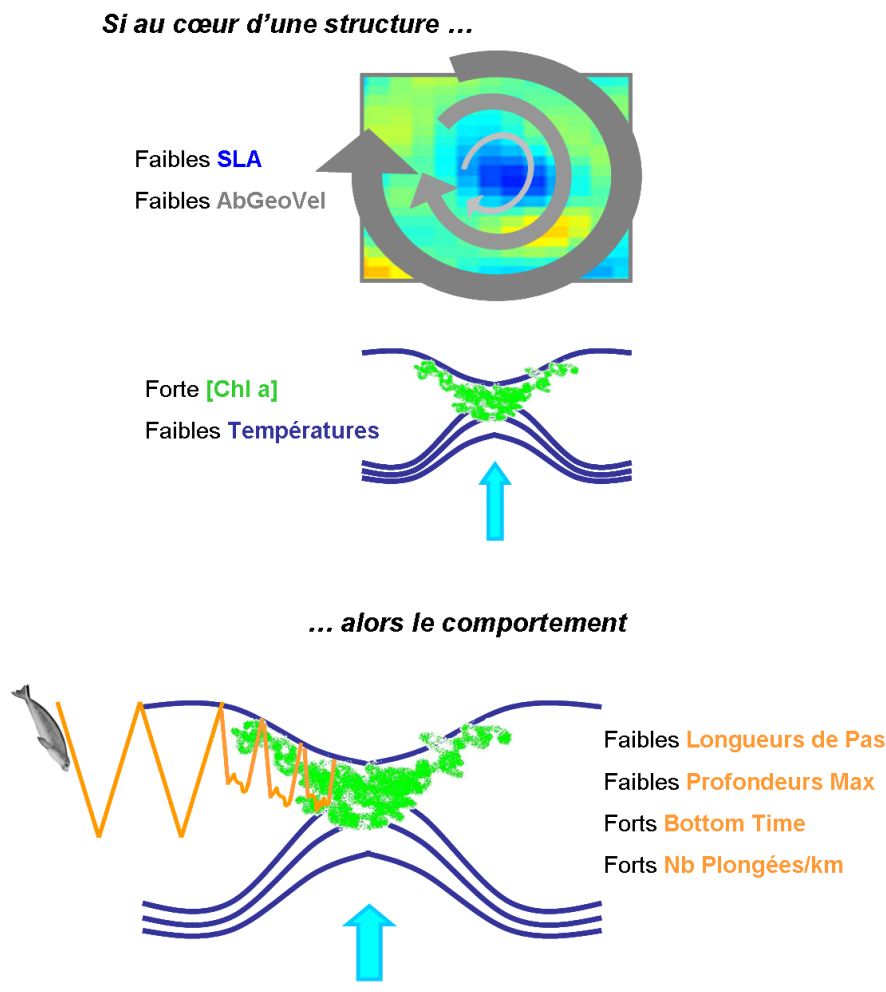
Finallement, les deux variables géostrophiques ont été négativement corrélées avec le temps passé au fond (AbGeoVel :  $-0.12 \pm 0.05$  ; GeoVelAn :  $-0.17 \pm 0.14$ ).

#### 5.1.4 Analyses des Transitions Comportementales

Les variables environnementales ont ensuite été comparées entre (i) les 48h avant une transition comportementale vers une zone de foraging intensif, définie par un fort accroissement des résidus du temps passés au fond (plus de détails dans les méthodes de l'Annexe B), et (ii) les 48h après cette transition. Les anomalies de hauteur d'eau et la topographie dynamique ont présenté des différences négatives (p.values respectives de SLA : 0.033 ; AbDynTopo : 0.012), c'est-à-dire des valeurs moyennes dans les 48h après la transition comportementale plus faibles que celles d'avant la transition. Inversement, la densité et la salinité de surface mesurées *in situ* ont présenté des différences positives (p.values respectives de Dens.Surf : 0.048 ; Sal.Surf : 0.05), c'est-à-dire des valeurs plus fortes après la transition comportementale.

#### 5.1.5 Conclusion

La figure 5.1 présente un schéma synthétique des différents résultats obtenus au cours de ces travaux. **La simultanéité des changements comportementaux des éléphants de mer (diminution de la distance parcourue entre deux plongées, augmentation du nombre de plongées et de la sinuosité de leurs trajets ...) indique une modification du comportement d'approvisionnement vers une intensification de la recherche alimentaire.** Par ailleurs, cette intensification a pu être significativement reliée à des changements dans les conditions océanographiques locales. Ainsi, les transitions comportementales sont-elles apparues conjointement à tres transitions océanographiques. **Une augmentation de l'effort de recherche alimentaire a pu être observée quand les anomalies de hauteur d'eau et les vitesses géostrophiques diminuaient.** L'augmentation de la vitesse de descente et de leur temps de plongée a également pu être reliée à une diminution de la température et de la densité des eaux à 500m de profondeur. Une augmentation de la longueur de pas (un indicateur de la vitesse de déplacement dans la dimension horizontale) a été mise en évidence quand la température et la densité des eaux à 500m de profondeur augmentaient. Tous ces résultats suggèrent **une augmentation de l'effort de recherche dans les eaux froides et à haute densité.** Par ailleurs, dans les deux jours suivant une transition comportementale du mode "foraging extensif" au mode "foraging intensif", les éléphants de mer ont pu être observés dans des eaux plus denses et plus basses en terme d'anomalies de hauteur d'eau que les deux jours précédents la transition comportementale. Les éléphants de mer dans les eaux plus froides et plus denses, potentiellement des eaux de résurgence, ont également augmenté leur fréquence de plongées et leur temps passé au fond des plongées. Par ailleurs, dans les zones de forte concentration en chlorophylle *a*, les animaux réduisaient leur longueurs de pas et leur profondeurs maximales de plongée. [Flierl and McGillicuddy \[2002\]](#) ont montré que des masses d'eaux froides et une importante biomasse dans les couches de surface pouvaient causer une diminution de la luminosité amenant à la présence de proies à des profondeurs plus faibles.



**FIGURE 5.1** – Schéma récapitulatif des résultats obtenus au cours de cette première étude. Les corrélations significatives obtenues entre l'environnement et le comportement de plongée des animaux permettent de caractériser les conditions environnementales où les animaux intensifient leur comportement de recherche alimentaire.

Les zones de foraging les plus favorables semblent donc être associées aux tourbillons cycloniques. Cependant, un rebond des isopycnes en bordure d'un tourbillon anti-cyclonique pourrait également induire de telles caractéristiques océanographiques : faibles anomalies de hauteur d'eau et eaux plus froides que les eaux adjacentes [Bakun, 2006]. **Les structures ciblées par les éléphants de mer peuvent donc correspondre ou bien aux coeurs des tourbillons cycloniques ou bien aux bordures des tourbillons anti-cycloniques.** La visualisation des tourbillons présents sur les cartes satellites aux dates d'occurrence des transitions comportementales a permis de confirmer ces interprétations.

Toutefois, ces résultats correspondent au comportement alimentaire à moyenne résolution (données Argos) en relation avec les conditions environnementales, nous nous sommes donc intéressés dans la suite du projet au comportement à fine échelle dans la dimension verticale des éléphants de mer en relation avec l'environnement local.

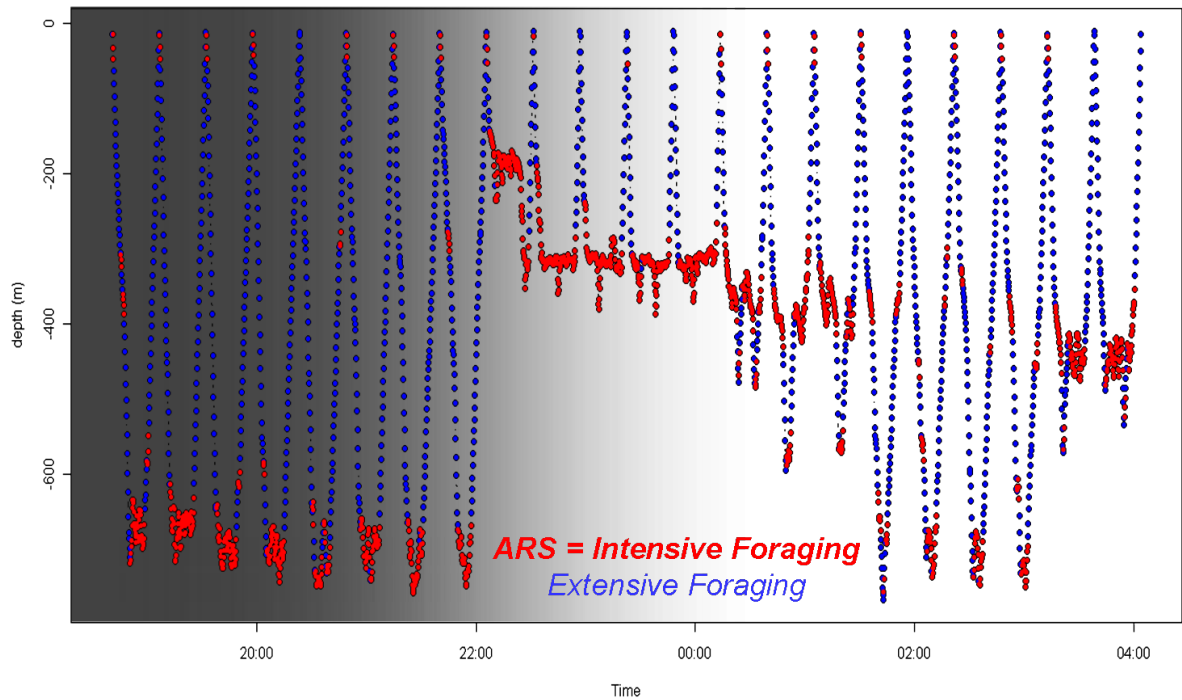
## § 5.2 GRADIENT DE TEMPÉRATURE ET DIMENSION VERTICALE

En ce qui concerne l'influence de variables environnementales sur le comportement des éléphants de mer dans la dimension verticale, nous nous sommes intéressés au comportement de plongée dans une portion de 12h de trajet localisée dans une zone de foraging intensif. Un manuscrit est actuellement en préparation (cf liste en Annexe E) qui présente les résultats d'analyses similaires sur un échantillon plus grand des trajets de 9 femelles s'étant rendues dans la zone interfrontale.

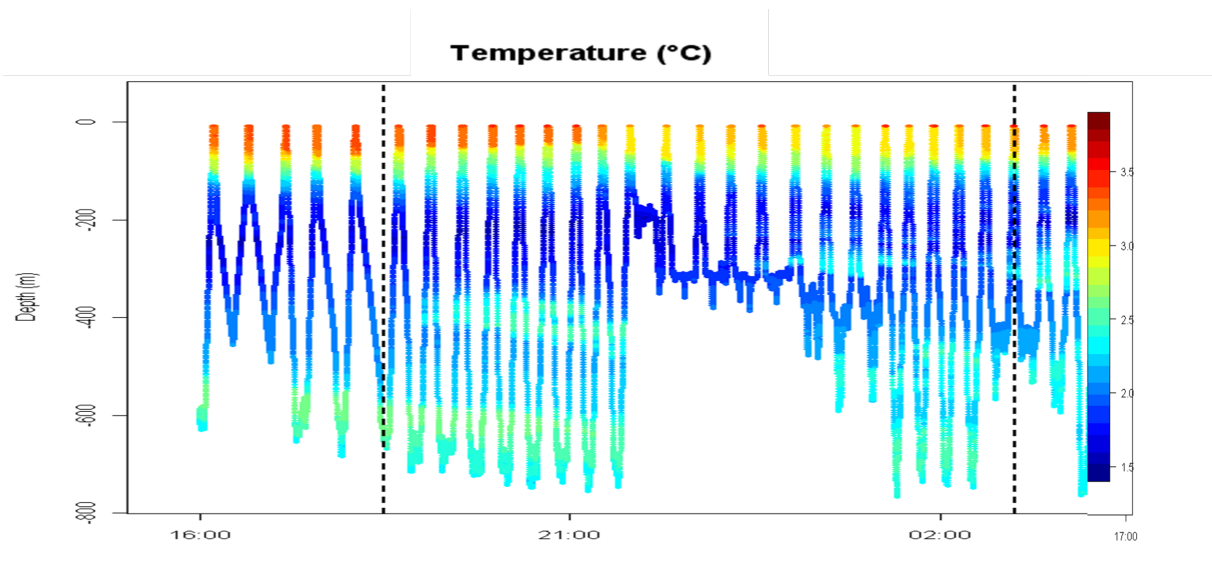
### 5.2.1 Segmentation dans la dimension verticale

Un modèle de Markov caché a été ajusté sur les données de sinuosité et de vitesse de déplacement dans la colonne d'eau calculées à partir de la profondeur en fonction du temps. La segmentation a été réalisée avec deux modes comportementaux. Le premier mode correspond à une vitesse verticale faible et une forte sinuosité, qui correspondrait à une forme de recherche en zone restreinte dans la dimension verticale (en rouge sur la figure 5.2). Le deuxième mode comportemental a été obtenu en majorité sur les phases de descente et de remontée des plongées de l'animal : c'est-à-dire quand l'animal se déplaçait entre la surface et le fond de sa plongée (en bleu sur la figure 5.2). **Par parallélisme avec les modes comportementaux observés en surface, le premier mode a été appelé mode de foraging vertical-intensif et le deuxième foraging vertical-extensif.**

Visuellement, il est possible d'associer l'adaptation de la profondeur maximale de plongée de l'animal avec une masse d'eau froide insérée entre la couche de surface et la couche de fond (figure 5.3). On peut ainsi voir l'animal ralentir en fin de nuit aux alentours de 300m de profondeur (mode comportemental vertical-intensif au milieu de la phase de descente de l'animal), puis l'animal ajuste sa profondeur maximale de plongée dans les plongées suivantes comme pour exploiter la masse d'eau, et les proies potentielles, présentes à cette profondeur. **La suite de l'analyse a justement consisté à valider cette hypothèse en ajoutant les covariables température et gradient de température au modèle de Markov caché.**



**FIGURE 5.2** – Portion de trajet de 12h localisée dans une zone d'ARS. L'intensité du fond de figure en gris indique l'intensité lumineuse en surface : les 12h de cette portion de trajet englobent donc la fin de nuit et le début de journée. La segmentation par le modèle de Markov caché permet de mettre en évidence deux modes comportementaux distincts : un mode de foraging vertical-intensif et un mode de foraging vertical-extensif. Pendant le foraging vertical-intensif, l'animal explore le fond de ses plongées en diminuant sa vitesse verticale et augmentant la sinuosité de son déplacement. Inversement, pendant le mode de foraging vertical-extensif, l'animal se déplace rapidement dans la colonne d'eau.



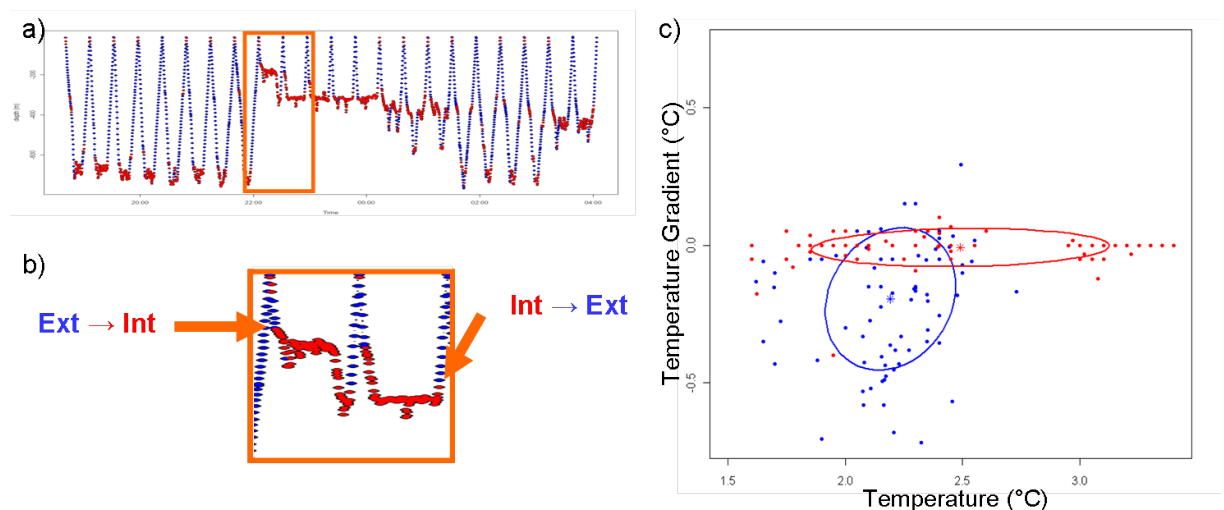
**FIGURE 5.3** – Portion de trajet de 12h localisée dans une zone d'ARS. La couleur des points correspond à la température de l'eau mesurée in situ par la balise (température variant entre 1.4°C, en bleu foncé, et 4°C, en rouge foncé). On peut ainsi différencier les masses d'eau de surface, une masse intermédiaire très froide et une couche de fond autour de 2.5°C.

### 5.2.2 Utilisation de la Température et du Gradient de Température

À partir des distributions de températures et de son gradient (lissé sur une fenêtre de 10 secondes), nous avons pu observer que l'animal présentait un mode de foraging vertical-intensif quand la masse d'eau était homogène. Les températures étaient en effet très uniformes (autour de 2°C) et le gradient de température était très fort aux bordures des zones d'intensification du comportement de recherche dans la dimension verticale. Selon les précédentes observations, nous cherchions à valider l'hypothèse que les températures seraient autour de 2°C pendant le mode comportemental vertical-intensif, et des gradients de température proche de 0. Pour le foraging vertical-extensif, les températures et le gradient de température présenteraient de plus grandes distributions.

Après convergence du modèle, nous nous sommes intéressés aux zones de transitions entre les modes comportementaux obtenus. La figure 5.4a&b présente les deux types de transitions sur lesquelles nous avons travaillé : en rouge, l'animal passe du mode comportemental foraging vertical-intensif au mode vertical-extensif. On peut ainsi voir que le foraging vertical-intensif a

#### Transitions Comportementales



**FIGURE 5.4** – (a) et (b) détermination des zones de transitions entre les modes comportementaux : de vertical-extensif à vertical-intensif et vice versa. (c) Conditions thermiques quand les transitions comportementales ont lieu : en bleu, les transitions du mode de foraging vertical-extensif au mode vertical-intensif; et en rouge, les transitions du mode de foraging vertical-intensif au mode de foraging vertical-extensif. Les ellipses représentent les contours de la distribution de 50% des points.

eu lieu dans des zones de gradient de température nul indiquant des conditions océanographiques homogènes (points de transition en rouge sur la figure 5.4c). Inversement, en bleu sur la fi-



gure 5.4c, l'animal change du mode vertical-extensif au mode vertical-intensif dans une zone où la température est centrée sur 2.19°C et avec des valeurs de gradient de température négatives. Cela indiquerait que l'animal passe en mode de foraging vertical-intensif après que la température a baissé.

Finalemment, la probabilité d'être en mode de foraging vertical-intensif au temps  $t + 1$  alors que l'animal est déjà en foraging vertical-intensif au temps  $t$  a été estimée proche de 1 quelques soient les conditions thermiques au temps  $t$ . De la même façon, la probabilité de rester en foraging vertical-extensif a également été estimée proche de 1. Ceci indique la persistance des modes comportementaux de l'individu dans cette masse d'eau.

### 5.2.3 Conclusion

Dans ces travaux, nous avons pu distinguer statistiquement deux modes comportementaux au sein des plongées des éléphants de mer. Un mode correspond à des vitesses de déplacement faibles indiquant une intensification de l'exploitation de la colonne d'eau. Cette intensification a été interprétée comme un comportement de recherche alimentaire. De façon parallèle avec nos travaux de détection du comportement d'approvisionnement dans la dimension horizontale, ces prédateurs plongeurs adaptent leur vitesse et la sinuosité dans le fond de leurs plongées en fonction de conditions océanographiques particulières. Nous avons ainsi pu montrer que **les transitions comportementales d'un éléphant de mer dépendaient de la structuration thermique de la colonne d'eau**. Les transitions du mode comportemental foraging vertical-intensif au mode foraging vertical-extensif se sont ainsi caractérisées par des masses d'eaux froides et homogènes (faible température et gradient nul). **L'animal quitte donc son comportement d'approvisionnement intensif lorsque la masse d'eau est homogène et froide**. Les transitions inverses de l'animal (mode comportemental foraging vertical-extensif au mode foraging vertical-intensif) se sont caractérisées par des masses d'eau avec **un gradient de température négatif indiquant une diminution de la température au moment du changement de mode comportemental**. L'animal intensifie donc son comportement de recherche dans la dimension verticale lorsque la masse d'eau devient plus froide. La poursuite de cette étude sur un plus grand nombre d'individus est actuellement en cours et devrait permettre de généraliser ces relations entre le comportement de recherche alimentaire dans la dimension verticale et les conditions océanographiques rencontrées par l'animal dans la colonne d'eau.

### § 5.3 PERSPECTIVES : EXPLOITATION INTENSIVE D'UNE STRUCTURE CYCLONIQUE

Un dernier projet s'est focalisé sur un cas d'étude : l'utilisation pendant plus de 2 semaines d'une structure tourbillonnaire par une femelle qui a pris plus de 120kg pendant ses 3 mois de trajet en mer alors que la moyenne est habituellement autour de 50 kg. On peut donc supposer que **cette femelle a adopté une stratégie d'approvisionnement très efficace qui lui a permis d'exploiter au mieux des zones riches en proies**. Les travaux présentés dans cette section sont encore en cours et constituent une première étape vers une étude interdisciplinaire de cette structure océanographique.

#### 5.3.1 Comportement en surface : échantillonnage d'une structure mesoéchelle

Le trajet de cette femelle permet de mettre en évidence deux zones particulièrement exploitées (identifiées comme ARS par un modèle espace-état) :

- une zone au nord de Kerguelen, localisée en eaux subtropicales dans laquelle la femelle a passé plus de 2 semaines (du 2 au 18 novembre 2009, zone T sur la figure 5.5a) ;
- une zone sur le plateau de Kerguelen dans laquelle la femelle a passé près de 3 semaines avant de rentrer à Kerguelen pour muer (du 10 décembre 2009 au 2 janvier 2010, zone P sur la figure 5.5a) .

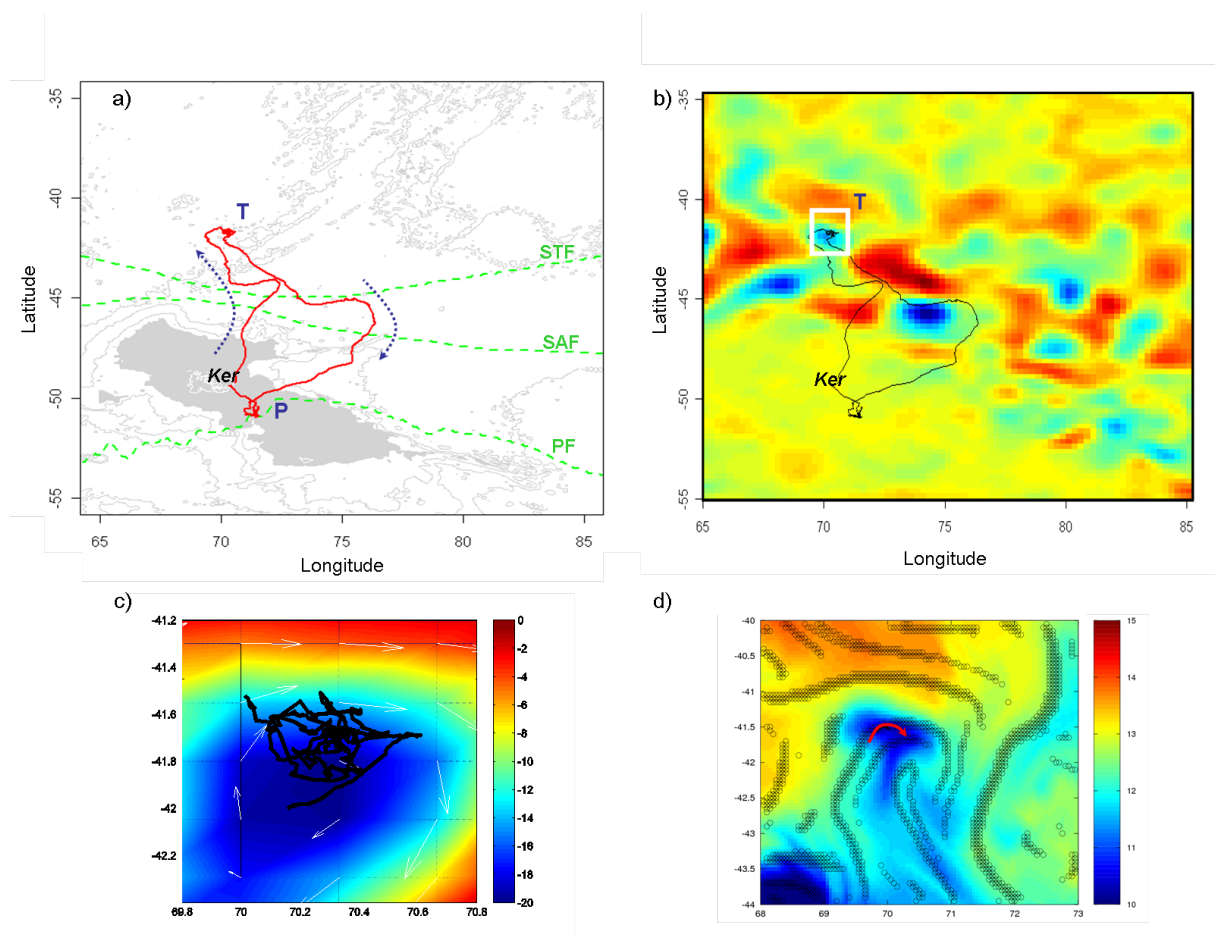
La zone que nous avons choisie pour ces travaux correspond à un tourbillon cyclonique localisé dans des eaux pélagiques subtropicales qui a été utilisé par l'animal pendant plus de 2 semaines en novembre 2009 (figure 5.5b & c). À partir du trajet et des données satellitaires en surface, plusieurs observations peuvent être faites :

- l'animal est arrivé par le sud de la structure (figure 5.5d) ;
- l'animal a exploité une zone très localisée dans la structure cyclonique : son trajet est virtuellement délimité par un carré de 60km de coté ;
- cette structure mesoéchelle correspond probablement à un méandre du front subtropical : pendant les deux semaines de présence de la femelle dans la structure, la masse d'eau piégée dans le tourbillon est significativement plus froide ( $11.90^\circ \pm 1.27$ ) que les eaux subtropicales environnantes ( $13.72^\circ \pm 1.04$ ,  $t = -5.1259$ ,  $p - value = 8.54 * 10^{-6}$ ) ;
- le sens et la direction de déplacement de l'animal semble coïncider avec ceux des filaments de la submesoéchelle (figure 5.6, cartes et analyses réalisées par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN) ;
- l'animal est reparti vers le sud-est après le réchauffement progressif des eaux de la structure (figure 5.6 où on voit que les eaux de surface le 19 novembre étaient autour de 13°C). Le réchauffement moyen de la structure peut d'ailleurs être modélisé par un simple processus auto-régressif d'ordre 1 ( $pente = 0.87$ , Brockwell and Davis [1991]).

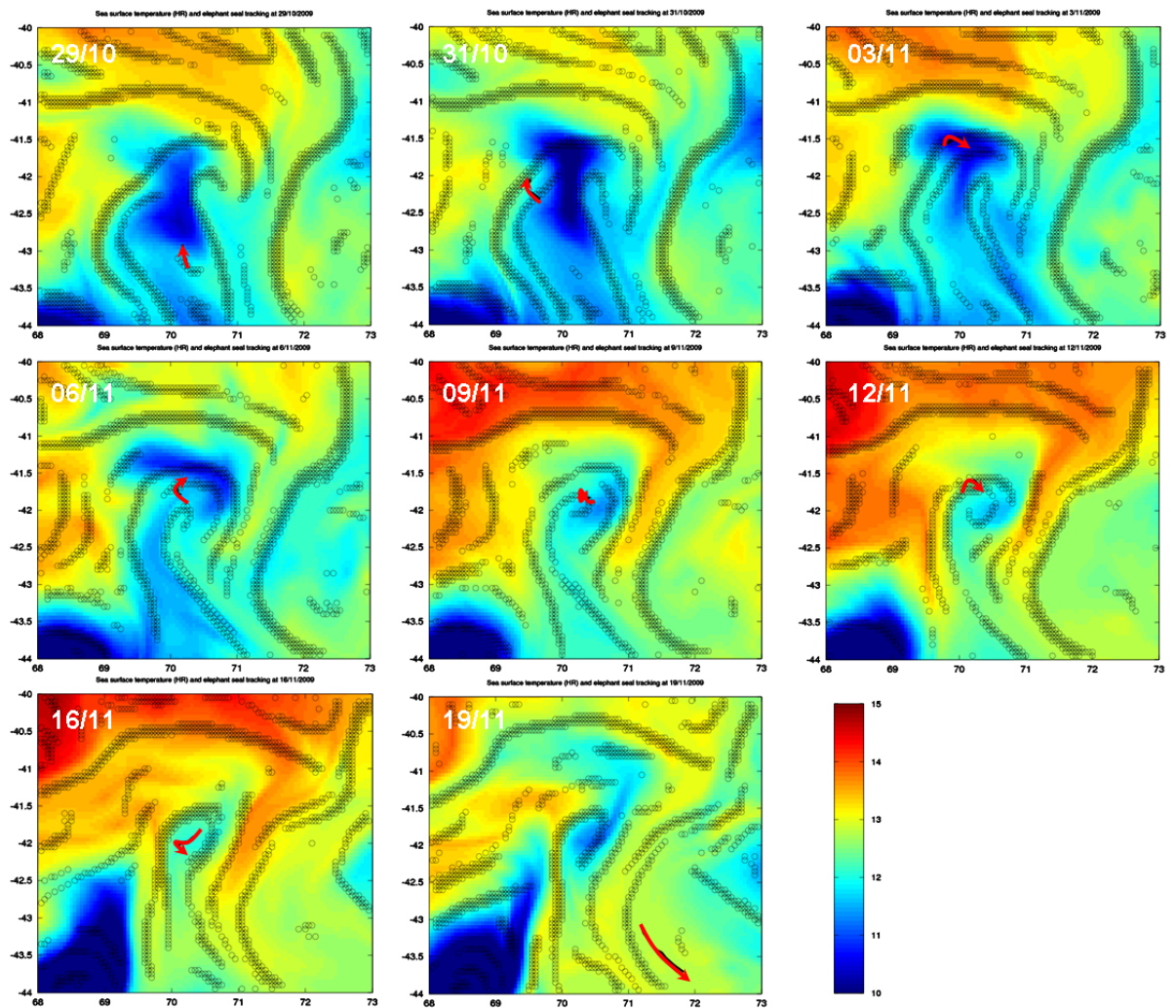
Ces différentes observations semblent donc indiquer que l'animal est arrivé du sud en "accompagnant" la masse d'eau subantarctique détachée du front subtropical et ayant migré vers le nord. L'animal a ensuite exploité le tourbillon cyclonique en restant dans cette zone très localisée d'eaux plus froides et en suivant les filaments de la structure. On peut donc supposer que l'animal a plongé de façon particulièrement intensive dans cette zone de recherche restreinte. Au

---

cours des deux semaines de présence de l'animal, on peut également supposer que la structure mesoéchelle a évolué non seulement du fait d'un réchauffement marqué des eaux de la structure dû aux échanges thermiques avec les eaux subtropicales environnantes, mais également d'une diminution potentielle de l'intensité de la structure mesoéchelle. À l'issue de ces changements, l'animal a quitté la zone en repartant vers le sud, potentiellement à la recherche de masses d'eau subantarctiques et de structures similaires. L'étude à fine échelle du comportement de plongée de la femelle ainsi que de la structuration thermique de la colonne d'eau devraient permettre de confirmer ces hypothèses.



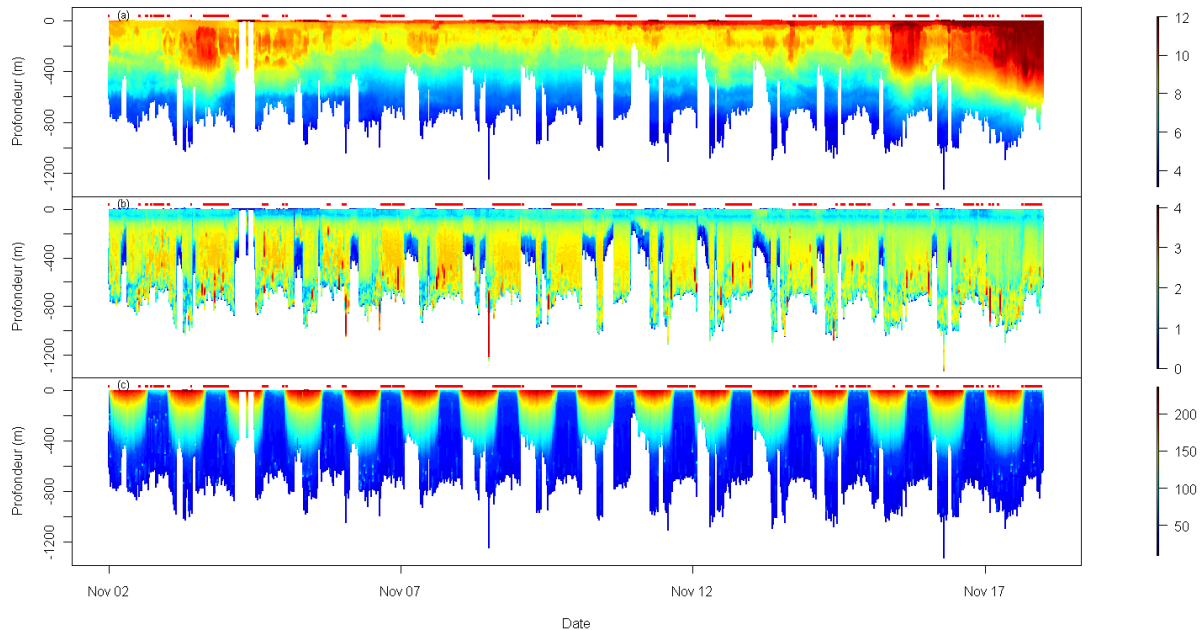
**FIGURE 5.5** – (a) Trajet (en rouge) de la femelle équipée de la balise MK10 numéro 09-78524 fin octobre 2009. Le plateau de Kerguelen est symbolisé par la région grise où la profondeur est inférieure à 1000m. Le contour de l'île de Kerguelen (Ker) est dessiné en blanc et les isobathes de 2000, 3000 et 4000m de profondeur sont dessinées en gris clair. Les lignes vert clair correspondent aux différents front (STF : front subtropical, SAF : front subantarctique, PF : front polaire). Le sens du trajet est indiqué par les flèches pointillées bleues et les deux zones particulièrement exploitées par l'animal sont localisées par les lettres T et P. (b) La carte composite hebdomadaire des anomalies de hauteur d'eau du 10 novembre 2009 est représentée sous le trajet de la femelle 09-78524. On peut ainsi voir que la femelle a passé près de 2 semaines dans un tourbillon cyclonique (anomalies négatives représentées en bleu) dont le zoom est présenté dans la partie c de la figure. (c) Les anomalies de hauteur d'eau de la zone du tourbillon sont représentées avec le trajet de l'animal par dessus en noir. Les flèches blanches indiquent le sens et l'amplitude des courants géostrophiques (carte fournie par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN). (d) Le 3 novembre 2009, les températures de surface de la zone du tourbillon sont représentées avec le trajet quotidien de l'animal en rouge (la flèche indique la direction de l'animal). Les ronds noirs indiquent les filaments de la mesoéchelle pour ce jour là (cartes et analyses réalisées par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN).



**FIGURE 5.6** – Cartes des températures de surface quotidiennes dans la zone d'étude (sélection de journées du 29 octobre au 19 novembre 2009). Les ronds noirs indiquent les filaments de la mesoéchelle reconstruits pour chaque jour (cartes et analyses réalisées par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN). Le trajet quotidien de l'animal est représenté par une flèche rouge.

### 5.3.2 Exploitation de la colonne d'eau

La femelle ayant été équipée d'une balise de type MK10, nous avons pu utiliser les données de profondeur, de température et de lumière enregistrées toutes les 2 secondes tout le long du trajet de l'animal. La figure 5.7 présente pour la zone du tourbillon d'étude la température enregistrée le long des plongées de l'animal, la vitesse verticale (*Vertical Speed*) calculée à partir de différentiels de profondeur et la lumière (*Light*). À partir de ces données océanographiques

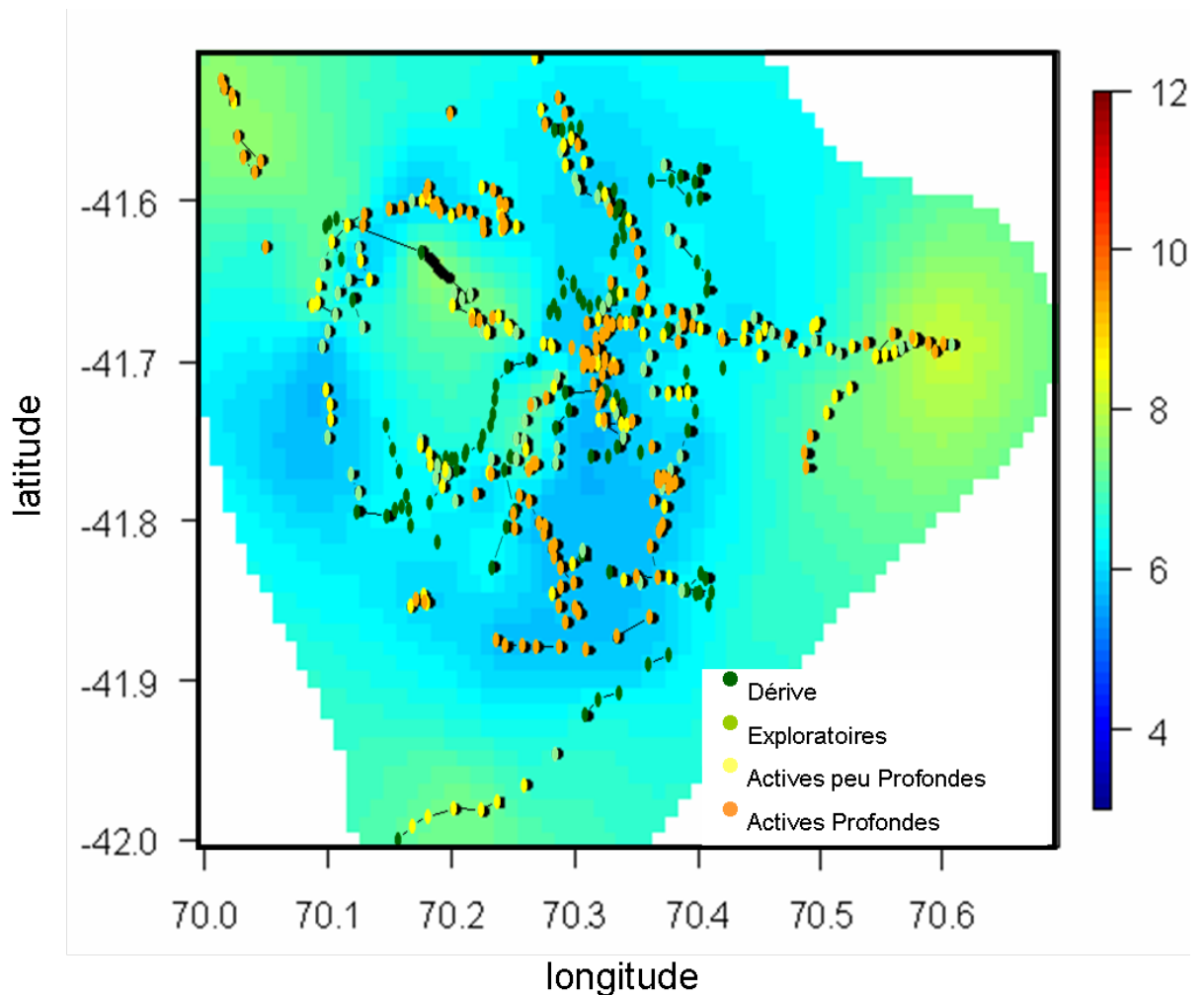


**FIGURE 5.7** – Dans la zone du tourbillon d'étude, (a) température ( $^{\circ}\text{C}$ ) enregistrée in situ le long du trajet de l'animal dans la colonne d'eau. (b) la vitesse verticale ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) et (c) la lumière sont également représentées, indiquant les cycles jour-nuit. Sur tous les graphes, les points rouges localisés au-dessus de la surface correspondent aux plongées de classe active, présentée précédemment.

et comportementales, plusieurs observations peuvent être faites :

- la profondeur maximale de plongée de l'animal est très importante ( $665\text{m} \pm 185$  comparée aux valeurs obtenues sur les autres femelles en milieu pélagique  $489\text{m} \pm 219$ ,  $t = 29.43$ ,  $p\text{-value} < 2.2 * 10^{-16}$ );
- les eaux rencontrées par l'animal à de telles profondeurs sont froides ( $5.16^{\circ} \pm 1.23$ ) par rapport à la température de référence à cette latitude et à cette profondeur (autour de  $8^{\circ}\text{C}$  à 600m de profondeur à la latitude de  $42^{\circ}\text{S}$ , d'après [Park et al. \[2002\]](#));
- les plongées actives profondes (localisées en rouge sur la figure 5.7) ont lieu en longs sets ( $18 \pm 15$ ) de plongées successives, réalisées principalement de nuit :  $57.69\% \pm 16.39$  des plongées de jour sont de classe active alors que  $94.76\% \pm 10.08$  des plongées de nuit sont

- des plongées de cette classe ( $t = -8.171$ ,  $p - value = 6.33 * 10^{-9}$ );
- les plongées de dérive, repérables sur le graphe de la vitesse verticale par de très faibles vitesses (colorées en bleu), ont lieu également par sets ( $6.08 \pm 4.41$  plongées) et principalement en début de journée, c'est-à-dire après les nuits occupées à plonger activement :  $39.75\% \pm 16.81$  des plongées de jour sont des plongées de dérive alors que  $1.33\% \pm 3.77$  des plongées de nuit sont des plongées de cette classe ( $t = 9.4561$ ,  $p - value = 1.48 * 10^{-8}$ ).

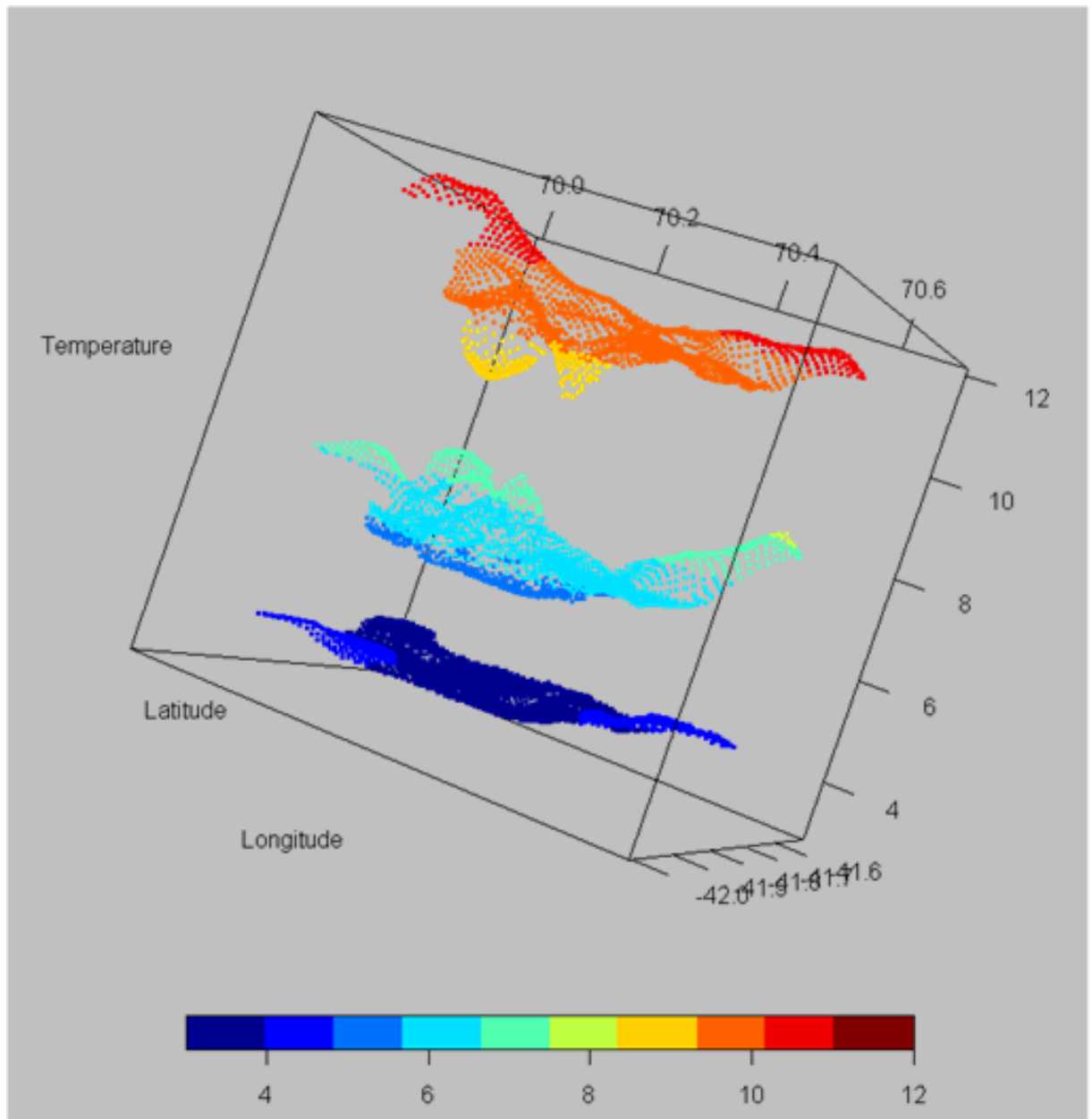


**FIGURE 5.8** – Carte krigée de la température de l'eau à 500m de profondeur (carte et krigeage réalisés par Emily Walker, BioSP, INRA Avignon) où les localisations des plongées et leur classe sont indiquées. Les plongées de classe active profonde sont représentées par des points oranges. Les autres classes, active peu profonde - exploratoire - dérive, sont respectivement représentées par des points de couleur jaune - vert clair - vert foncé.



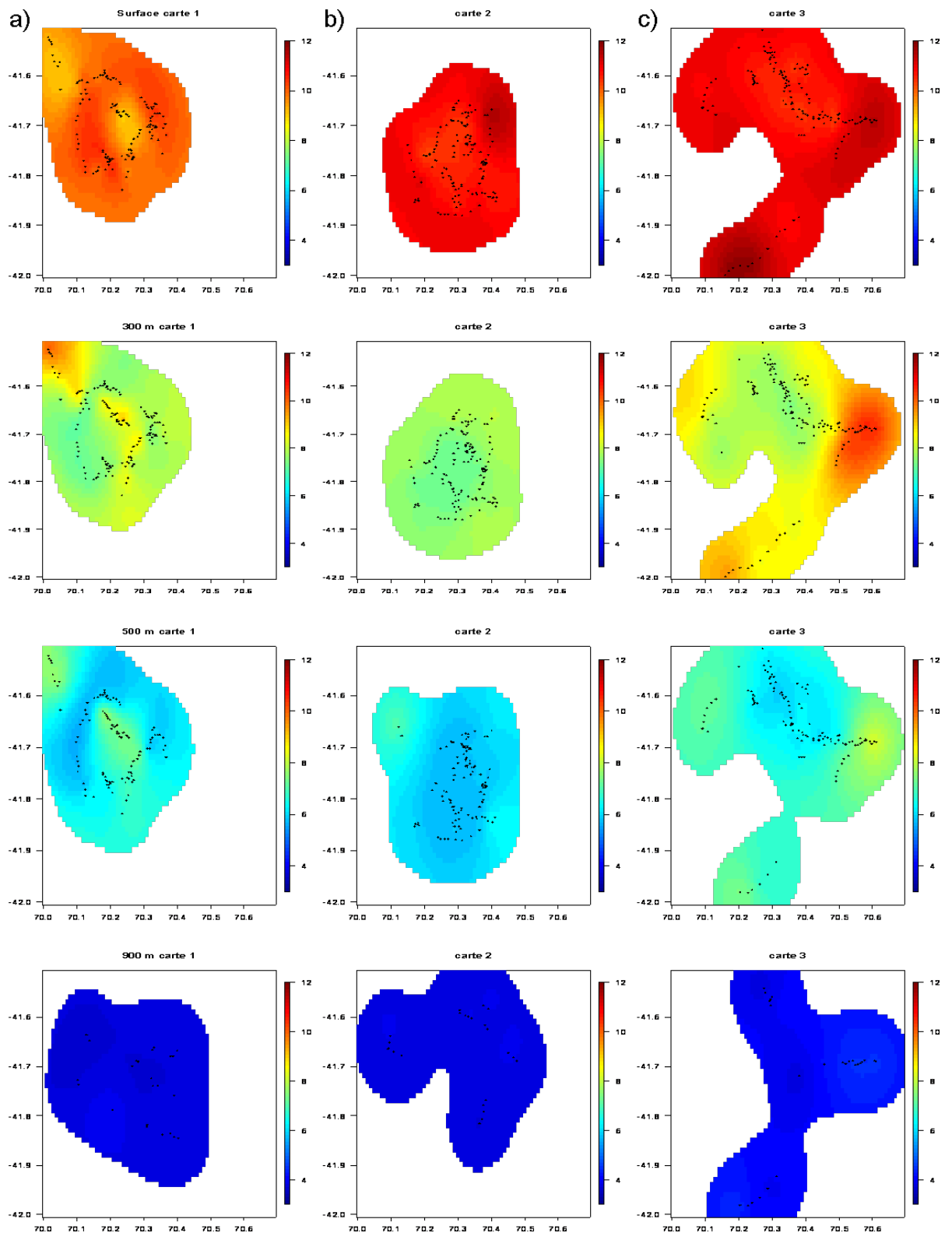
L'enregistrement de la température par la balise permet par ailleurs de cartographier, via un krigeage (Cressie [1993], analyses et cartes réalisées par Emily Walker, BioSP, INRA Avignon), la température à une profondeur donnée (figure 5.8). Après classification des plongées, on peut localiser les différentes classes de plongées sur la carte des températures. Ainsi, les plongées de classe active profonde apparaissent nettement dans les zones les plus froides du tourbillon. Inversement, les plongées de dérive semblent localisées dans les eaux les plus chaudes de la structure. Enfin, très peu de plongées exploratoires ont été réalisées pendant ces 2 semaines. L'animal semble donc bien avoir plongé très activement et avoir ciblé les eaux les plus froides de cette structure mesoéchelle.

Enfin, d'un point de vue océanographique, l'enregistrement de données *in situ* à très fine échelle spatiale et à haute résolution temporelle permet d'étudier le tourbillon de façon synoptique. Ainsi, la reconstitution par krigeage des champs de température à différentes profondeurs permet l'obtention de la figure 5.9 qui se focalise sur 3 profondeurs de référence (0, 500 et 900m). On peut remarquer l'hétérogénéité spatiale du champs de températures de surface avec, au centre de la structure, deux coeurs froids à 9°C. À la profondeur de 500m, ces deux coeurs froids se fondent en une seule zone centrale avec une température de 5°C. On peut également voir l'homogénéité de la masse d'eau à 900m de profondeur où les variations de températures sont très faibles.



**FIGURE 5.9** – Représentations en 3 dimensions des champs de températures dans la structure tourbillonnaire. Les cartes krigées de la température de l'eau en surface, à 500m et à 900m de profondeur sont représentées avec un code couleur de 3 à 12°C.

En ce qui concerne l'hypothèse du déclin d'intensité de la structure tourbillonnaire au cours des 2 semaines, les résultats présentés en figure 5.10 semblent la confirmer. Les champs de températures krigées des séries a (5 premiers jours que l'animal a passé dans le tourbillon), b (jours 6 à 11) et c (5 derniers jours) sont présentés à 4 profondeurs : 0, 300, 500 et 900m. On peut ainsi voir le réchauffement progressif de la structure opérer aux différentes profondeurs, à l'exception des eaux profondes qui restent à une température stable inférieure à 4°C. Sachant que plus le différentiel est important entre les températures des masses d'eau environnantes et celle de la masse d'eau du tourbillon et plus la force de ce dernier est intense [Bakun, 2006], on peut ainsi supposer que l'intensité de la structure décroît au cours du temps.



**FIGURE 5.10** – (a) Série de 4 cartes krigées de températures mesurées du 1er au 5 novembre aux profondeurs 0, 300, 500 et 900m. (b) Série de 4 cartes krigées de températures mesurées du 6 au 11 novembre aux profondeurs 0, 300, 500 et 900m. (c) Série de 4 cartes krigées de températures mesurées du 12 au 17 novembre aux profondeurs 0, 300, 500 et 900m.

### 5.3.3 Conclusion et Perspectives

En l'état, ces travaux présentent une vision descriptive de la structure mesoéchelle visitée par un animal ayant maximisé efficacement son succès alimentaire. À terme, ce projet permettra une reconstruction dans le temps et l'espace de l'environnement tourbillonnaire exploité par cet animal. Ce projet repose sur la combinaison des données océanographiques à fine échelle mesurées *in situ* par la balise de l'animal et du comportement d'approvisionnement, estimé dans les dimensions horizontale et verticale. La partie océanographique du projet devrait permettre **(1) d'étudier les structures océanographiques meso et submesoéchelles depuis la surface et en profondeur grâce aux mesures *in situ*, (2) d'estimer l'importance du mélange vertical au sein de la structure tourbillonnaire et ainsi (3) d'aboutir à la structuration en 3 dimensions du tourbillon et des filaments** exploités par cet animal. La partie écologique permettra **(1) d'estimer l'importance du succès alimentaire de l'individu à l'aide de l'évolution du taux de dérive, (2) de localiser, en identifiant statistiquement l'intensification de l'approvisionnement dans la dimension verticale, les zones de succès de pêche dans la colonne d'eau et (3) d'étudier les transitions comportementales** au sein de cette structure 3D. Enfin, **la combinaison de ces travaux assurera une caractérisation océanographique à fine échelle spatiale et temporelle des zones de succès de pêche de l'animal permettant ainsi la reconstitution de l'enveloppe environnementale des champs de proies exploités au sein de cette structure.**

## QUATRIÈME PARTIE

---

# DISCUSSION



**- CHAPITRE 6 -**

---

---

**SYNTHÈSE DES RÉSULTATS OBTENUS AU COURS DE CETTE THÈSE**

---

---



Annexe		
A	<b>Variabilité spatio-temporelle de la production biologique de l'Océan Austral</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Forte productivité biologique dans la zone interfrontale Est et sur le plateau de Kerguelen.</li> <li>– Importance de la température de surface (effet positif) et de la puissance des vents (effet négatif) pour la production en <i>Chlorophyllle a</i></li> </ul>
C	Détection du <b>comportement d'approvisionnement dans la dimension horizontale (trajet)</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Les <b>modèles de Markov cachés</b>, et modèles de processus, sont les plus efficaces sur des données de tracking Argos et GPS</li> </ul>
D	Détection du <b>comportement d'approvisionnement dans la dimension verticale (plongée)</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Coexistence de <b>2 classes de plongées actives</b> où l'animal intensifie son comportement d'approvisionnement.</li> <li>– Existence d'une forme d'<b>ARS vertical</b> avec la diminution de la vitesse et l'augmentation de la sinuosité verticale dans certaines couches d'eau.</li> <li>– Augmentation de la proportion de plongées actives dans les zones associées au foraging intensif détecté sur les données de tracking surface</li> </ul>
C	<b>Lag temporel de métabolisation</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– La durée minimale avant l'observation d'un effet sur la condition corporelle (augmentation de la flottabilité) après un épisode de foraging intensif a été estimée à <b>4 jours</b></li> </ul>
B	<b>Foraging intensif horizontal</b> et Champs tourbillonnaire	<ul style="list-style-type: none"> <li>– L'intensification du comportement d'approvisionnement a pu être mise en relation avec différentes variables descriptrices d'un <b>champs tourbillonnaire</b> (anomalies de hauteur d'eau, températures de surface, vitesses géostrophiques ...)</li> </ul>
<i>in prep.</i>	<b>Foraging intensif vertical</b> et Gradient de Température	<ul style="list-style-type: none"> <li>– L'intensification du comportement d'approvisionnement dans la colonne d'eau a pu être mise en relation avec des <b>températures locales plus froides et un fort gradient de température</b></li> </ul>

**TABLE 6.1** – Synthèse des résultats obtenus au cours de la thèse.

---

Le but de ce travail était de comprendre l'hétérogénéité spatio-temporelle de la zone interfrontale et son influence sur les processus d'acquisition des ressources chez des prédateurs marins. Cette influence s'établissant à larges échelles spatiales, il a été mis en évidence que la détection des zones de recherche alimentaire peut s'effectuer à l'aide d'une méthodologie indépendante de la résolution des données de tracking disponibles. À une échelle spatiale moindre, cette détection des zones de recherche alimentaire s'est également effectuée dans la dimension verticale, là où des prédateurs plongeurs vont s'alimenter en proies. Enfin une estimation de la durée du processus de métabolisation a été réalisée permettant une appréciation de l'échelle temporelle d'allocation des ressources chez des prédateurs supérieurs de l'Océan Austral. Finalement, il a été mis en évidence que la structuration physique de l'environnement conditionne la recherche alimentaire des femelles éléphants de mer et donc, *a priori*, la distribution des agrégats de leurs proies. La discussion de nos principaux résultats s'articule donc en deux parties. **La première partie discute de la détection des zones de recherche alimentaire à l'aide de différentes méthodes et sur plusieurs types de données disponibles dans le but d'étudier ensuite les interactions entre les zones de recherche alimentaire et les processus océanographiques. La deuxième partie aborde les mécanismes physiques et biologiques mesoéchelle influençant la distribution des zones de foraging intensif le long des trajets et les conséquences sur les stratégies d'acquisition des ressources des éléphants de mer.**



## - CHAPITRE 7 -

---

### LA DÉTECTION DU FORAGING PEUT S'EFFECTUER À DIFFÉRENTES ÉCHELLES ET DIMENSIONS SPATIALES

---

Depuis longtemps, la détection des zones de foraging intensif le long des trajets de prédateurs est une question importante en écologie spatiale [Banks, 1957, Smith, 1974a,b, Parker and Stuart, 1976]. Les méthodes d'analyse dédiées à la question doivent prendre en compte la résolution spatiale de données complexes et individu-centrées (Jonsen et al. [2007], Bailleul et al. [2008] entre autres). Les progrès techniques depuis les premières poses de balises télémétriques ont permis en quelques années de passer des données de radio-tracking enregistrant une position quotidienne aux données GPS enregistrant presque en continu des localisations à haute résolution spatiale [Buechner et al., 1971, White and Garrott, 1990, Block et al., 2001]. Cependant, l'utilisation de tels outils ne se fait pas sans compromis : les besoins fixes en batterie pour l'enregistrement et l'émission des données de localisation contraignent la qualité des localisations par la durée des trajets. Un tel compromis doit par exemple s'effectuer entre une balise GPS de très hautes précisions et fréquence d'échantillonnage mais avec une durée de vie courte et une balise Argos moins précise mais capable d'enregistrer sur plusieurs mois consécutifs. **Une partie de ce projet de thèse a donc consisté en l'évaluation de quelques-unes de ces méthodes parmi celles existantes pour inférer, au mieux, à partir de données télémétriques de différentes résolutions, le comportement de recherche alimentaire.** L'analyse dans la dimension horizontale de deux types de données de tracking, haute (GPS) et basse (Argos) résolutions, a ainsi permis l'identification des échelles spatiales de foraging perçues depuis la surface. Certaines des méthodes de segmentation peuvent combiner les patterns de mouvements horizontaux à des covariables, telles que des paramètres environnementaux ou du comportement de plongée, pour mieux identifier les zones de foraging. Cependant, les prédateurs marins tels que les éléphants de mer austraux ne passent que quelques minutes en surface et s'alimentent donc exclusivement dans la colonne d'eau qu'ils traversent. La détection des zones de foraging intensif peut donc s'effectuer à une échelle plus fine sur les données de plongées à haute résolution de ces prédateurs. **Une deuxième partie de ce projet s'est donc focalisée sur la détection d'une plongée à l'autre, puis au sein des plongées, de ces phases de haute activité alimentaire.**

**Ce chapitre permet donc de montrer que la détection du foraging peut s'effectuer à différentes échelles (échelle de la plongée, échelle du trajet) et dimensions spatiales (horizontale et verticale) à l'aide de données à la résolution adaptée.**

## § 7.1 LOCALISATION DE LA RECHERCHE EN ZONE RESTREINTE DANS LA DIMENSION HORIZONTALE

La structure morcelée et hiérarchisée des ressources exploitées, conjuguée à la forte contrainte liée à l'approvisionnement à partir d'un lieu central, Kerguelen, impose aux éléphants de mer de longs déplacements pour localiser les agrégats de proies. Les analyses spatiales des trajets alimentaires montrent que la majorité des individus adopte un comportement de recherche alimentaire concentré sur des zones restreintes, c'est-à-dire vérifie l'hypothèse d'ARS (cf Annexes A, C et D). Ce comportement est en relation directe avec la structuration agrégée des ressources exploitées, où l'effort de recherche est concentré dans les patchs détectés [Kareiva and Odell, 1987, Benhamou, 1992].

Dans la dimension horizontale et à grande échelle spatiale, dans notre cas à partir de données de tracking Argos, la détection des zones de foraging intensif peut s'effectuer à l'aide de nombreuses méthodes, descriptives ou statistiques. Toutes présentent des avantages et des inconvénients qui ont été présentés dans des reviews exhaustives [Barraquand and Benhamou, 2008, Schick et al., 2008]. Certaines, telles que le "*first passage time*", permettent la détermination de l'échelle à laquelle s'effectue la recherche en zone restreinte dont on peut déduire une estimation de la taille des patchs présents dans l'environnement du prédateur. **Enfin, dans le cas des éléphants de mer austraux, l'utilisation d'un indice, mesuré *in situ*, de la condition corporelle du prédateur le long du trajet permet d'évaluer la qualité de segmentation de ces méthodes et d'estimer la durée nécessaire à la métabolisation des proies.**

### 7.1.1 Résolution des données télémétriques : Argos, GPS ou les deux ?

L'analyse simultanée des trajets Argos et GPS d'individus équipés des deux types de balises a permis d'évaluer l'importance de la résolution des données pour l'identification des zones d'ARS chez un prédateur marin. La variabilité des similarités entre les sorties des analyses sur trajets Argos et sur trajets GPS a souligné les différences des méthodes que nous avons testées dans cette étude. Les quatre méthodes basées sur des descripteurs empiriques ont présenté les plus fortes similarités entre les trajets Argos et GPS, démontrant l'absence d'importance de la résolution des données pour ce type de méthodes. Par contre, les autres méthodes descriptives testées, celle du "*first-passage-time*" et du "*first-bottom-time*", ont présenté de très faibles similarités entre les sorties des analyses sur les trajets Argos et celles sur les trajets GPS. Or, pour chaque résolution de données, l'analyse par la méthode du "*first-passage-time*", resp. "*first-bottom-time*", nécessite le choix d'une et une seule échelle spatiale. L'environnement étant structuré de façon hiérarchique, la détection de la recherche en zone restreinte peut s'effectuer à autant d'échelles spatiales qu'il y a de niveaux hiérarchiques organisant l'agrégation des proies

[Pinaud, 2005]. L'absence de similarité que nous avons observée entre les sorties des analyses de FPT, resp. FBT, sur les trajets Argos et GPS peut donc potentiellement provenir d'une différence d'échelle spatiale entre les 2 résolutions de données. Les échelles pour les trajets GPS (FPT :  $36 \pm 16km$  et FBT :  $60 \pm 47km$ ) semblent, pour la méthode FPT, un peu plus petites que celles obtenues pour les trajets Argos (FPT :  $49 \pm 32km$  et FBT :  $57 \pm 23km$ ) ce qui permettrait la détection d'ARS en réponse à des agrégations plus petites de proies. Cependant, l'hypothèse que ces faibles similarités proviennent du choix des échelles spatiales, qui diffèrent selon la résolution des données, reste à tester dans une étude future où la combinaison d'une succession de différentes échelles spatiales pour les analyses FPT et FBT pourrait également être envisagée. Enfin, deux modèles de Markov cachés ont présenté de fortes similarités entre les zones détectées sur les trajets Argos et GPS. Les sorties de ces modèles semblent donc partiellement indépendantes de la résolution des données analysées impliquant que **l'utilisation de l'une ou de l'autre des résolutions disponibles permet d'identifier aussi bien les zones d'ARS.**

### 7.1.2 Prise en compte du lag temporel de métabolisation

À partir des sorties des méthodes testées, le lag temporel minimal entre l'effort de foraging et l'apparition de changements positifs dans le taux de dérive a été estimé proche de 4 jours pour les femelles en période de post-reproduction. Cette valeur est cohérente avec les valeurs mentionnées dans la littérature pour les éléphants de mer [Thums et al., 2008] et pour d'autres espèces de mammifères marins [Rosen et al., 2007]. Cependant, les différences dans les échelles temporelles des événements détectés représentent la principale limitation de cette étude : des changements importants dans le taux de dérive ne peuvent pas être détectés de façon immédiate. La mise en place des processus de l'anabolisme lipidique décale ainsi dans le temps la détection des changements de flottabilité par rapport aux changements de succès alimentaires, ce qui prévient la détection de zones éphémères d'important succès alimentaire. Cependant en nous focalisant sur les changements les plus détectables dans le taux de dérive (quantile à 90%), nous avons adopté une approche conservatrice pour l'estimation de ce lag temporel. En conséquence, nous pouvons faire l'hypothèse que la détection des changements du taux de dérive a fourni une information valable sur les zones de foraging à succès à moyennes échelles temporelle et spatiale. Cet ordre de grandeur d'échelles correspond mieux à la résolution Argos qu'à celle, beaucoup plus fine, du GPS. Cette différence d'échelle pourrait expliquer les différences observées entre les deux résolutions pour l'estimation du lag (lag sur trajets Argos :  $4.27 \pm 0.79$  jours et sur trajets GPS :  $6.15 \pm 1.67$  jours). Cependant, l'identification d'un lag minimal, commun aux individus de l'étude et globalement commun aux différentes méthodes et résolutions de données, permet de valider l'hypothèse d'ARS chez les éléphants de mer : à l'issue d'une période d'ARS, quelques jours plus tard un changement significatif dans la condition corporelle des animaux peut être observé. Les animaux s'approvisionnent donc bien de façon importante dans les zones d'ARS.

### 7.1.3 Méthodologie la plus adaptée aux deux résolutions des données de tracking

La segmentation par des modèles de processus ("*process-based models*"), dans notre étude des modèles de Markov caché, est apparue comme la méthode la plus efficace et robuste que

ce soit sur les données de résolution Argos ou GPS. Le modèle le plus simple a permis une segmentation adéquate, sous réserve de priors suffisamment vagues et d'une distribution bimodale dans les paramètres de mouvement. L'homogénéité des segments, liée à la continuité du comportement animal, a été obtenue grâce au processus de Markov sous-jacent que suivent les caractéristiques du mouvement. Au regard du nombre d'itérations et des temps de calcul habituellement mentionnés dans des études similaires [Morales et al., 2004, Jonsen et al., 2007], nous avons utilisé un faible nombre d'itérations pour nos modèles. Pourtant, pour ce faible nombre d'itérations et de temps de calcul, la convergence pour les 2 modèles les plus simples, sans covariable et avec une covariable environnementale (SLA), a été rapidement atteinte pour tous les individus. Les valeurs de DIC pour ces 2 modèles étaient également les plus faibles. Concernant les modèles HMM incluant la covariable comportementale de plongée (HMM.resBT et HMM.SLA  $\times$  resBT), la non-vérification de l'hypothèse de linéarité entre la probabilité d'être dans un mode comportemental et la covariable, dans ce cas les résidus du temps passé au fond, pourrait expliquer les difficultés de convergence que nous avons rencontrées. En effet, si la relation entre la probabilité d'être dans un mode comportemental ou dans un autre ne dépend pas linéairement de la covariable, le lien "logit" choisi ne peut pas aider à l'estimation des modes comportementaux. Ainsi dans une étude future, le comportement de plongée, par les résidus du temps passé au fond, pour l'estimation des modes comportementaux dans la dimension horizontale pourrait-il être pris en compte via d'autres types de liens.

Les deux modèles qui ont convergé pour tous les individus (HMM et HMM.SLA) présentaient par ailleurs une similarité entre la segmentation sur les trajets Argos et GPS, en passant par les fréquences d'échantillonnage intermédiaires (cf Annexe C). La marche aléatoire composée, qui est sous-jacente au modèle et dont la longueur de pas et l'angle de virage moyens sont indexés par le mode comportemental caché du temps  $t$ , s'est adaptée efficacement à notre résolution minimale de données (Argos). Cela nous a ainsi permis d'identifier les principales zones de foraging sur les données Argos ainsi que sur les données GPS. Les sorties des modèles sans ou avec covariable environnementale sont très similaires et le DIC le plus bas a toujours été obtenu pour le modèle le plus simple. Le meilleur compromis méthodologique pour détecter correctement les zones de foraging intensif semble donc être l'utilisation du modèle le moins paramétré : le modèle sans covariable. Par ailleurs, les modèles de processus testés ont présenté les segmentations les plus proches, que ce soit avec les données Argos ou GPS, avec la segmentation obtenue avec les plongées de dérive.

Dans notre étude, nous avons fait l'hypothèse que les données Argos filtrées et les données GPS contenaient peu d'erreurs de mesure. L'estimation des modes comportementaux a ainsi pu s'effectuer sur les données Argos aussi bien que sur les données GPS à l'aide de modèles de processus. Il est cependant probable que le filtrage des données Argos n'assure pas un retrait complet des erreurs de mesure associées aux localisations. Les modèles espace-état ("*state-space models*") intègrent dans leur structure un modèle d'observation qui ré-estime les localisations véritables de l'animal en tenant compte des erreurs de localisation. Les modèles de processus, tels que les modèles espace-état, permettent alors d'analyser directement des données bruitées avec une bonne robustesse statistique [Patterson et al., 2008]. Dans l'état actuel de notre

étude, la méthodologie permettant la meilleure estimation des zones de foraging à succès le long d'un trajet de prédateur semble être les modèles de processus : modèles de Markov cachés pour des données sans erreur de mesure et modèles espace-état pour des données télémétriques "brutes".

#### 7.1.4 Identification de l'échelle spatiale de la recherche en zone restreinte

Les techniques d'analyse de la structure spatiale d'une distribution ou d'un trajet permettent d'identifier les échelles d'interaction avec l'environnement [Fauchald, 1999]. 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 prédateurs dans un environnement complexe et hiérarchisé. Une analyse fractale, menée sur des prédateurs marins de l'Océan Austral [Fritz et al., 2003], a montré que les prédateurs ajustent leur trajets en fonction de la distribution spatiale hiérarchique des ressources en proies et des facteurs environnementaux. Sachant la structure agrégée des ressources en milieu océanique, l'effort de recherche des éléphants de mer est concentré dans les patchs détectés [Kareiva and Odell, 1987, Benhamou, 1992]. Ces prédateurs semblent donc faire le choix de se déplacer rapidement et de délaisser certaines zones où les ressources ne sont pas assez abondantes pour engager un comportement de recherche intensive. Ils concentrent ainsi leur effort sur une zone précise où les ressources sont vraisemblablement accessibles en fortes densités [Hunt et al., 1999]. Ceci implique une connaissance du milieu et/ou une capacité de déplacement rapide et peu coûteuse énergétiquement pour gagner les zones riches [Williams et al., 2000, Williams, 2001]. L'augmentation de l'effort de recherche n'a ainsi lieu qu'à partir d'une certaine échelle spatiale [Pinaud, 2008].

Les échelles spatiales identifiées dans les études préliminaires aux méthodes de "first-passage-time" (FPT) et "first-bottom-time" (FBT) étaient globalement les mêmes entre les trajets Argos des individus et celles des trajets GPS. Ces échelles moyennes spatiales des zones de recherche, quelque soit la résolution des données, étaient beaucoup plus petites que celles des éléphants de mer de l'île de Macquarie (250km), calculées à partir de données moins précises de géolocalisation [Thums et al., 2011]. Ces échelles étaient également plus petites que celles calculées, dans une étude précédente, sur des individus en trajet post-mue de la population de Kerguelen ( $104.7 \pm 67.3$  km) [Bailleul et al., 2008]. Enfin, ces échelles étaient presque deux fois plus petites que celles des femelles de l'espèce d'éléphant de mer du nord (*M. angustirostris*;  $81.4 \pm 32.4$  km) [Robinson et al., 2007]. Des échelles spatiales plus petites peuvent être attendues pour les animaux en période de post-reproduction car ils présentent des trajets plus courts et donc un éloignement à la colonie plus faible que les trajets post-mue. Les animaux en post-reproduction, et plus particulièrement les femelles gravides, disposent de moins de temps pour améliorer leur condition corporelle dans un milieu océanique très vaste. En opposition aux animaux en post-reproduction, les éléphants de mer en trajets post-mue exploitent une grande zone géographique pour se nourrir. Les animaux en post-reproduction ont donc tendance à rechercher leur alimentation le long de leurs trajets et présentent donc de nombreux comportements d'ARS mais à échelle réduite. Ces échelles réduites ont ainsi été observées chez les femelles éléphant de mer du nord en post-reproduction [LeBoeuf et al., 2000]. En général, ces différences dans



l'ordre de grandeur de l'échelle prospectée peuvent s'expliquer par une influence de biologie de l'espèce, de milieu parcouru ou d'espèce de proies dans ce milieu [Fauchald, 1999, Fritz et al., 2003]. **Dans le cas des éléphants de mer, ces différences entre les trajets post-reproduction et post-mue peuvent trouver leur origines dans les différents milieux parcourus et leur variabilités saisonnières qui affectent la distribution des champs de proies.** Ainsi, des dissimilarités entre échelles de recherche peuvent être notamment liées à des densités de proies différentes entre habitats : une recherche à une échelle plus fine est adoptée par un prédateur lors de la rencontre de patchs présentant une densité de proies plus élevée [Fauchald, 1999]. Les différences observées dans les échelles de recherche pourraient dès lors s'expliquer par des différences de richesse entre milieux, les habitats les plus riches favorisant la mise en place d'un court rayon de recherche en relation avec un taux élevé de rencontre des proies [Ferran and Dixon, 1993, Morgan et al., 1997]. Un autre facteur pouvant influencer l'échelle de recherche des éléphants de mer est la distribution liée aux types de proie et aux différences de distributions spatio-temporelles de ces proies (par leur biologie, leur accessibilité, leur mobilité, leur niveau trophique occupé . . . , Johnson et al. [2001], Ritchie [1998]).

### 7.1.5 Conclusion

Chez les espèces marines effectuant de grandes migrations, l'existence d'informations sur la localisation du comportement de foraging provient essentiellement de l'analyse des mouvements vus à la surface. La première approche utilisée pour explorer les mouvements repose sur les données liées à la télémétrie, ce qui représente un champ grandissant de la recherche en écologie. Le suivi de l'activité de foraging via le système GPS produit de nouvelles informations sur le comportement et l'effort des prédateurs dans le temps et l'espace. Le système GPS procure des estimateurs plus précis et moins biaisés que les études basées sur des données Argos [Frair et al., 2010, Urbano et al., 2010]. Notre étude de détermination quantitative du succès réel de foraging, à partir de la détection des plongées de dérive, a permis la validation de la segmentation et de la classification réalisée sur les trajets Argos et GPS. **Les zones de foraging favorables identifiées par des modèles de processus, type modèles de Markov cachés, sur chacune des deux résolutions, ont été localisées là où des changements positifs de la condition corporelle des animaux ont été observés, sachant un lag temporel minimal de 4 jours.** Par ailleurs, ces modèles, avec ou sans covariable, sont apparus comme la méthodologie la plus adéquate pour identifier les zones profitables aux animaux. La flexibilité des modèles de processus permet l'adaptation aux caractéristiques biologiques des espèces de prédateurs : les modèles de processus peuvent en effet être étendus à 3 (ou plus) modes comportementaux et les relations entre le comportement du prédateur et son environnement direct peuvent être prises en compte par l'ajout de covariables dans le modèle [Eckert et al., 2008]. Dans l'état actuel des technologies télémétriques, **nous avons montré que la méthodologie permettant la meilleure estimation des zones de foraging à succès le long d'un trajet de prédateur est celle des modèles de processus : modèles de Markov cachés pour des données sans erreur de mesure et modèles espace-état pour des données télémétriques "brutes".** Finalement, la détection des principales zones de foraging a été obtenue sur les seuls trajets Argos, sans que l'analyse de données de meilleure résolution ne soit nécessaire. Ce qui permet l'utilisation de ce type de résolution pour des questions à échelle spatiale moyenne par exemple la détermination de "home-range"

en vue d'applications à la conservation. La résolution plus fine des données GPS, d'un point de vue temporel et spatial, en particulier quand elles sont combinées avec des données TDR permet de répondre à des questions plus précises telles que, par exemple, les changements à fine échelle du comportement des prédateurs en réponse aux structures océanographiques.

Cependant, **notre étude repose sur la validation de l'hypothèse d'ARS. La mise en relation de l'amélioration systématique de la condition corporelle des animaux avec l'occurrence d'une phase de foraging intensif quelques jours auparavant tend à valider cette hypothèse pour notre modèle d'étude.** Néanmoins, rien n'indique que les animaux ne s'alimentent pas hors de ces zones où ils concentrent leur activité de recherche : l'amélioration continue du taux de dérive le long du trajet des animaux le suggère. [Thums et al. \[2011\]](#) ont récemment montré que certains éléphants de mer s'alimentaient sans présenter de recherche en zone restreinte. Toutefois, au regard du temps passé dans certaines zones et des nettes augmentations du taux de dérive qui suivent ces périodes, on peut supposer que, le long d'un trajet de plusieurs mois, les principales zones d'alimentation de ces prédateurs peuvent s'identifier par un comportement prolongé de recherche en zone restreinte. Une autre limite de notre première approche concerne le fait que les éléphants de mer, prédateurs plongeurs, ne s'alimentent pas en surface. En réalité, ils passent rarement plus de quelques minutes en surface avant de plonger de nouveau [[Hindell et al., 1991](#)] pour s'alimenter sur des proies profondes [[Ducatez et al., 2008](#)]. La détection des zones de recherche alimentaires à partir des données de tracking en surface permet donc leur localisation à moyenne échelle temporelle et seulement dans la dimension horizontale. L'étude du comportement de ces prédateurs dans la dimension verticale et à plus fine échelle temporelle a donc été abordée dans la suite du projet.

## § 7.2 L'IMPORTANCE DE LA DIMENSION VERTICALE POUR UN PRÉDATEUR PLONGEUR

L'animal venant respirer en surface entre chaque plongée, les localisations GPS sont espacées de 20 minutes en moyenne. L'échelle de la plongée correspond donc à l'échelle minimale d'étude autorisée dans la dimension horizontale. Notre démarche s'est inscrite dans le cadre de la recherche d'un indice de détection du comportement de recherche alimentaire proposant le meilleur compromis entre le coût (et la difficulté) d'acquisition des données et la valeur des informations apportées par les outils déployés. Le projet de thèse s'est donc attaché à étudier le comportement de plongée des éléphants de mer dans la dimension verticale à l'échelle temporelle de la plongée. Le comportement détecté dans la dimension horizontale a ainsi directement pu être mis en relation avec celui qui avait été détecté dans la dimension verticale. Nous avons ensuite, dans un dernier projet, étudié le comportement de plongée à fine échelle temporelle de façon à évaluer le comportement de recherche alimentaire au sein même des plongées.

### 7.2.1 Intensification du comportement de plongée le long du trajet

Dans les eaux pélagiques de la zone interfrontale, tous les individus ont présenté quatre classes distinctes de plongées. Parmi ces plongées, la classe des plongées de dérive était la moins

abondante sauf pour un individu. Comme mentionné par [Hindell et al. \[1991\]](#), les plongées de dérive, supposées être des plongées de repos et/ou de digestion, apparaissent en séquences (ou “sets”) en général en début de journée. Pour certains individus, l'apparition des longues séquences de plongées de dérive suivait des sets de plongées actives profondes.

**Une forte sinuosité, correspondant à un nombre important de “wiggles” (ondulations) dans le fond de la plongée, combinée à une maximisation du temps passé au fond de la plongée (i.e. fortes vitesses de descente et de remontée) peut être associée à une recherche alimentaire très active [[Fedak et al., 2001](#)].**

Les deux types de plongées actives, profondes et peu profondes, étaient des classes très abondantes, apparaissant en séquences de profondeur maximale homogène. Finalement, les plongées actives profondes ont été caractérisées par des résidus négatifs du temps passé au fond, c'est-à-dire un temps passé au fond court relativement à la profondeur maximale atteinte. Ceci semble caractériser des classes de plongées à forte demande énergétique. Les plongées actives peu profondes ont présenté des résidus du temps passé au fond légèrement positifs correspondant à un temps passé au fond plus long qu'attendu. Les résidus positifs du temps passé au fond, ont été considérés dans plusieurs études comme un indice d'intensité du foraging [[Bailleul et al., 2007b](#)]. En considérant le paramètre temps passé au fond des plongées, les femelles éléphant de mer semblent présenter une forme de compromis entre l'intensité de leur foraging et la profondeur des plongées à laquelle ce foraging a lieu. Les résidus du temps passé au fond étant calculés via une régression linéaire multiple [[Bailleul et al., 2007b, 2008](#)], il semble plausible qu'aux grandes profondeurs, là où les plongées de classe active profonde ont lieu, cette relation évolue entre la durée de la plongée et le maximum de profondeur atteint. L'inflexion de cette relation pourrait alors amener à l'observation d'une inversion de signe sur les résidus du temps passé au fond entre les classes de plongées actives profondes et actives peu profondes. Cette interprétation de la relation des résidus du temps passé en fond avec la profondeur et l'activité des éléphants de mer conforte l'absence de convergence que nous avons observée sur les modèles de Markov cachés utilisant cette covariable pour estimer le mode comportemental dans la dimension horizontale (à savoir HMM.resBT et HMM.SLA  $\times$  resBT). En l'absence de relation linéaire entre le mode comportemental et les résidus du temps passé au fond, la convergence ne pouvait pas être obtenue avec le faible nombre d'itérations choisi pour l'étude.

Ainsi, les plongées actives peu profondes, qui présentent des résidus positifs, doivent être effectuées lorsque les patches de proies sont plus proches de la surface et les proies plus accessibles. Les prédateurs peuvent alors maximiser leur temps efficace d'approvisionnement en réduisant les temps de transit entre la surface, où ils respirent, et la profondeur du patch, où ils s'alimentent. Les deux classes de plongées actives sont donc supposées représenter une activité intense de foraging comme les plongées de type “square” avaient été décrites dans des études sur d'autres prédateur marins [[LeBoeuf et al., 1988](#), [Hindell et al., 1991](#), [Schreer and Testa, 1996](#), [Fedak et al., 2001](#), [Schreer et al., 2001](#), [Hassrick et al., 2007](#)]. Globalement, la sinuosité verticale dans le fond des plongées s'est avérée être un prédicteur important de la classe de plongée comme la vitesse ou la profondeur avaient pu l'être dans des études précédentes [[Hindell et al., 1991](#), [Thums et al., 2008](#)].

Finalement, les plongées dites exploratoires (“*exploratory*”) ont présenté d’importantes distances parcourues horizontalement et de forts résidus positifs du temps passé au fond des plongées. Il semble donc que cette classe de plongée corresponde à des plongées de déplacement (“*traveling*”) où les animaux passent beaucoup de temps au fond, sans activité de “*wiggles*” particulière (faible sinuosité dans le fond des plongées), dans la limite aérobie de plongée (résidus positifs du temps passé au fond, [Davis et al. \[2001\]](#)) et se déplaçant potentiellement dans la direction horizontale. Toutes ces caractéristiques décrivent également les plongées de type “V” (“*V-shape dives*”) présentées dans des études précédentes [[Schreer et al., 2001](#)].

Ceci étant, bien que les femelles éléphant de mer passent la majorité de leur temps en mer dans des eaux pélagiques [[Dragon et al., 2010](#), [Bailleul et al., 2010b](#)], elles peuvent également plonger et s’alimenter sur des talus continentaux [[Hindell et al., 1991](#)]. Dans ces conditions, elles sont amenées à interagir avec d’autres conditions océanographiques, adapter leur comportement de plongée en conséquence et peuvent alors présenter d’autres classes de plongées. Les données sur lesquelles nous avons travaillé sont par conséquent un sous-échantillonnage du spectre global du comportement de plongée des éléphants de mer. Tous nos individus dans cette étude étant par ailleurs des femelles, il est fort probable qu’une étude complémentaire sur le comportement de plongée des mâles de la même espèce amène à la mise en évidence de nouveaux comportements et de nouvelles classes de plongées [[Schreer et al., 2001](#)].

### 7.2.2 Mise en relation du comportement de plongée avec l’activité perçue depuis la surface

Nos résultats, d’après la segmentation des données de tracking, indiquent que les éléphants de mer passent plus de 30% de leur temps en foraging intensif (ARS) et ceci principalement en domaine pélagique. D’après des études précédentes de tracking, les éléphants de mer austraux sont supposés être des prédateurs qui prospectent continuellement au sein des patchs ou entre les patchs de leur environnement [[Bailleul et al., 2008](#)]. On peut s’attendre à ce que ce soit particulièrement le cas des femelles gravides qui doivent adopter une stratégie de “*capital-breeder*” en accumulant d’importantes réserves avant leur retour à terre pour la mue ou la reproduction [[Berta et al., 2006](#)]. Entre ces deux périodes de jeûne, les femelles éléphant de mer passent 3 mois en mer après la reproduction. Elles doivent optimiser sur cette courte période leur recherche alimentaire de façon à récupérer du mois passé à terre à jeûner et allaiter leur petit et surtout à préparer la prochaine période de jeûne à terre, la mue. Tous les individus de cette étude ont présenté une forte proportion de plongées actives tout au long de leur trajet aussi bien de jour que de nuit. Ceci semble confirmer que ces animaux recherchent et s’alimentent tout le long de leur séjour en mer et que l’intensification, perçue depuis la surface, de leur recherche alimentaire traduit une rencontre avec un patch particulièrement favorable. Les proportions de classes de plongées évoluaient également en fonction du mode comportemental observé en surface : quand les animaux étaient en recherche alimentaire intensive, les classes de plongées actives étaient plus représentées, e.g. les plongées les plus coûteuses énergétiquement (forte sinuosité verticale, fortes vitesses de descente et de remontée ...). L’ajustement entre les comportements de foraging intensif et extensif détectés dans la dimension horizontale n’a cependant pas été observé sur

la proportion de plongées actives profondes mais uniquement sur celle des plongées actives peu profondes. Ces dernières semblent donc être particulièrement importantes pour l'ajustement de l'approvisionnement au cours du trajet : leur capacité à maximiser l'efficacité de la pêche dans une masse d'eau expliquerait pourquoi cette classe de plongée est celle qui varie principalement selon le mode comportemental détecté en surface. Par ailleurs, d'un point de vue physiologique, une séquence de nombreuses plongées profondes qui requièrent une forte activité de foraging pourrait être très contraignante du fait du temps de récupération nécessaire associé [Costa et al., 2004]. La présence chez certains individus de longues séquences de plongées de dérive juste après les longues séquences de plongées actives profondes semble conforter cette hypothèse. La proportion de plongées actives profondes en zones de foraging intensif et extensif (qui est autour de 45%) pourrait correspondre à un seuil moyen de l'abilité des éléphants de mer à plonger profond sans avoir à effectuer de compromis sur la récupération énergétique nécessaire aux longues séries de plongées profondes [Davis et al., 2001, Costa et al., 2004].

En ce qui concerne les proportions des plongées de dérive, elles varient également en fonction du comportement de foraging détecté en surface : quand l'animal est en foraging intensif, il effectue une proportion plus importante de plongées de dérive. Ceci pourrait traduire leur besoin de plus de phases de repos/récupération dans ces zones de forte activité, ou simplement leur besoin de phases consacrées à la digestion des proies [Biuw et al., 2003]. Au contraire, quand les animaux sont en foraging extensif, ils présentent de nombreuses plongées d'exploration ("exploratory") et une plus faible proportion de plongées de dérive ce qui peut traduire un besoin moindre pour des phases de repos ou de digestion.

Par ailleurs, le meilleur indice du succès de foraging des individus de notre étude, à savoir le gain de masse accumulé pendant leur séjour en mer, a pu être lié significativement aux pourcentages d'ARS et de plongées actives dans les zones d'ARS : plus la proportion de plongées actives était importante et plus les animaux présentaient un gain de masse important (Annexe D). **À l'échelle du trajet, l'utilisation du taux d'ARS ou de la proportion de plongées actives s'est donc avéré être un très bon prédicteur de la qualité du foraging des individus et de leur gain de masse.** L'étude de l'écologie alimentaire des éléphants de mer a donc montré que la détection de leur zones de succès de pêche pouvait s'effectuer à l'aide des seules données télémétriques de moyenne résolution et que l'estimation de leur succès sur l'ensemble du trajet pouvait également s'effectuer via un indicateur moyenne échelle de leur comportement. Bien que ces prédateurs adoptent des comportements complexes à fine échelle, l'étude des seules principales zones d'ARS permet d'apprécier correctement la qualité de leur approvisionnement. Toutefois, l'étude du comportement d'approvisionnement local en réponse aux variations fines de l'environnement nécessite-t-il la prise en compte de la dimension verticale chez un prédateur plongeur.

### 7.2.3 Comportement au sein des plongées : intensification dans la dimension verticale

Après avoir étudié en détail le lien entre le comportement d'approvisionnement détecté depuis la surface et le comportement dans la dimension verticale à l'échelle de la plongée, nous

nous sommes concentrés sur le comportement à fine échelle dans la colonne d'eau. Au sein d'une zone d'ARS, nous avons donc segmenté en modes comportementaux distincts le comportement le long des plongées d'une femelle éléphant de mer. Le premier mode s'est caractérisé par une vitesse verticale faible et une forte sinuosité, qui correspondrait à une forme de recherche en zone restreinte dans la dimension verticale. Le deuxième mode comportemental a été en majorité obtenu sur les phases de descente et de remontée des plongées de l'animal : c'est-à-dire quand l'animal se déplaçait entre la surface et le fond de sa plongée. Nous pouvons ainsi visualiser indirectement l'intensification du comportement de recherche probablement en réaction aux densités locales des proies. L'animal, en chasse, atteint une couche d'eau riche en proies et ralentit sa vitesse verticale pour demeurer dans la même couche d'eau et y exploiter le patch potentiellement rencontré. Cette interprétation semble confirmée par l'ajustement de la profondeur maximale dans la séquence de plongées au niveau de la couche d'eau exploitée (cf figure 6.2).

Cependant, en nous intéressant uniquement à la dimension verticale à l'aide de données TDR dont la fréquence d'échantillonnage est de 2 secondes, cette étude ne peut pas prétendre à l'interprétation du comportement de poursuite-capture-manipulation des proies qu'un prédateur-chasseur présente [Liebsch et al., 2007]. Il est fort probable que les éléphants de mer présentent des accélérations très rapides, et dans les 3 dimensions de l'espace, au moment de la capture de leurs proies, ce que nous ne pouvons pas mesurer avec une fréquence d'échantillonnage de 2 secondes. **À la résolution où nous travaillons, l'hypothèse d'ARS verticale semble donc se confirmer mais des travaux futurs s'intéressant au comportement à très fine échelle et dans les 3 dimensions amèneront à la confirmation de nos interprétations.** Il existe en effet des difficultés d'interprétation des données en 2-dimensions (temps et profondeur) pour traduire un comportement qui a lieu, en réalité, dans 4 dimensions (temps-longitude-latitude-profondeur, Thums et al. [2008]). Brillinger and Stewart [1997] ont par exemple montré qu'une courbe de profondeur en fonction du temps pouvait correspondre à plusieurs trajets différents en 4D. On peut donc s'attendre à ce que des différences similaires existent entre les trajets observés dans la dimension horizontale (longitude-latitude en surface) et le trajet réel de l'animal plongeur. D'autres études se sont intéressées à la validité des interprétations comportementales basées sur des jeux de données ne comportant pas les 4 dimensions [Harcourt et al., 2000, Davis et al., 2003]. Le développement de nouveaux outils technologiques amène à l'augmentation de la précision, de la fréquence d'échantillonnage et de la résolution spatiale des données acquises. Il reste toutefois à déterminer dans quelle mesure l'observation du comportement à fine échelle confortera les prédicteurs actuels de moyenne échelle tels que la classification des plongées ou les modes comportementaux dans la dimension horizontale.

#### 7.2.4 Conclusion

Des études antérieures ont montré que les éléphants de mer présentent plusieurs modes comportementaux dans la dimension horizontale [Bailleul et al., 2008] et plusieurs classes de plongées en profondeur [Hindell et al., 1991, Thums et al., 2008]. Une partie du projet de thèse a permis de montrer que **les proportions des classes de plongées présentées par les femelles éléphant de mer varient selon leur mode comportemental dans la dimension horizontale.** Il est probable qu'en allant dans la zone polaire frontale où les ressources sont spatialement et

temporellement variables, les éléphants de mer peuvent concentrer leur recherche alimentaire dans les dimensions horizontale et verticale pour maximiser leur succès alimentaire au sein des parties les plus productives. Ainsi, adaptent-ils continuellement leur comportement de plongée à l'accessibilité de leurs proies dans la colonne d'eau et semblent présenter un compromis entre la profondeur de plongée et leur temps de récupération. Le gain de masse a également pu être fortement corrélé aux proportions d'ARS détectées à la surface. **L'amélioration de la condition corporelle des animaux a finalement pu être associée à l'occurrence, dans la dimension verticale, de séquences de plongées très actives.** La classification du comportement de plongée n'est pas une fin en soi, mais plutôt un outil qui nous a permis une première combinaison du comportement horizontal et vertical d'un prédateur supérieur. Dans des environnements variables, l'addition d'enregistrements à haute résolution *in situ* des conditions océanographiques aux bases de données du comportement à fine échelle est un nouvel axe de recherche dans le domaine de l'écologie comportementale en relation avec la distribution des proies.

### § 7.3 DÉTECTION DU COMPORTEMENT D'APPROVISIONNEMENT : QUELLES DONNÉES, QUELLES MÉTHODES ?

Les premières études d'écologie du mouvement portaient sur des questions d'habitat et de domaine vital. Au fur et à mesure, l'augmentation en qualité et en quantité des données télémétriques a autorisé le développement de questions de plus en plus complexes. La vérification de la cohérence des analyses réalisées sur différentes qualités de données est désormais devenu un point important dans la mesure où l'accès à des données plus fines peut parfois changer les interprétations d'études plus anciennes. Un lien doit être ainsi maintenu entre les études actuelles et les études antérieures qui disposaient de résolutions de données inférieures aux possibilités actuelles. Au regard de nos travaux, nous avons pu montrer que **l'écologie alimentaire chez un prédateur marin pouvait reposer sur des prédicteurs simples du comportement.** Après l'étude du comportement de plongée à fine échelle et de l'amélioration de la condition corporelle, nous avons pu montrer que les zones principales d'approvisionnement correspondaient aux zones dites de recherche en zone restreinte. Nous avons également montré que les données télémétriques de moyenne résolution autorisaient la détection de ces zones d'approvisionnement à succès. **Chez les éléphants de mer, l'étude du comportement alimentaire à grande échelle ne nécessite donc pas l'acquisition de données haute résolution du déplacement ou du comportement de plongée.** Toutefois, les données haute résolution permettent de répondre à des questions plus précises telles que l'adaptation instantanée du comportement de recherche en réponse aux densités locales de proies ou aux indicateurs biologiques ou physiques de leur présence. La suite de notre travail s'est ainsi orientée vers l'identification des conditions environnementales qui accompagnent les transitions comportementales locales des prédateurs en recherche alimentaire.

## - CHAPITRE 8 -

---

### LA STRUCTURATION SPATIALE DU MILIEU CONDITIONNE L'APPROVISIONNEMENT

---

Après la détection du comportement d'approvisionnement à différentes échelles et dans les deux dimensions auxquelles il s'observe, le projet de thèse s'est orienté vers la mise en évidence des liens régissant le comportement d'approvisionnement des éléphants de mer au sein de l'environnement complexe de l'Océan Austral. Dans un premier temps, nous nous sommes concentrés sur l'influence de la variabilité environnementale de la zone interfrontale sur le comportement d'approvisionnement des éléphants de mer à l'échelle du trajet. Puis nous avons essayé d'évaluer l'influence de cette forte hétérogénéité sur les processus d'acquisition des ressources dans la dimension verticale. Nous nous sommes particulièrement intéressés aux mécanismes physiques et biologiques à mesoéchelle pour montrer leur influence sur la distribution des zones de foraging intensif le long des trajets des éléphants de mer.

#### § 8.1 INFLUENCE DES STRUCTURES MESOÉCHELLE SUR L'APPROVISIONNEMENT DES ÉLÉPHANTS DE MER AUSTRAL

Des études océanographiques ont montré qu'il existe une décorrélation spatiale et temporelle, liée aux phénomènes d'advection associés aux courants, entre la distribution du phytoplancton et la distribution de la production secondaire et tertiaire [Vinogradov, 1981, Jacques, 1988, Lévy, 1996, Jaquet and Whitehead, 1996, Wheeler et al., 2003]. Cette faible corrélation peut s'expliquer par un lag temporel et spatial entre les différents niveaux de production [Frontier and Pichod Viale, 1998, Guinet et al., 2001]. Dans la zone interfrontale, la forte variabilité spatiale et saisonnière de la biomasse phytoplanctonique implique donc, avec la prise en compte d'un décalage spatial et temporel dû au passage des différents niveaux trophiques, une forte hétérogénéité dans la distribution du champ de proies des prédateurs supérieurs. Or, l'absence de données de biomasses des proies des prédateurs supérieurs dans les zones éloignées de l'Océan Austral rend leur étude et celles du comportement alimentaire de ces prédateurs assez difficiles. L'utilisation d'indicateurs du comportement des prédateurs supérieurs est donc fondamentale



pour inférer les processus de distribution des ressources et de leur acquisition par les éléphants de mer. Nous nous sommes intéressés aux indicateurs disponibles depuis la surface (dimension horizontale) puis dans la colonne d'eau (dimension verticale).

Dans l'Océan Austral, les zones frontales sont des composants majeurs en terme de production biologique et sont structurées par d'intenses tourbillons mesoéchelle où les mécanismes d'enrichissement, de concentration et de rétention sont profitables aux prédateurs [Bakun, 1996]. Au cours de cette thèse, nous avons montré que les éléphants de mer se rendant dans la zone interfrontale pendant leurs longues migrations modifient leur comportement d'approvisionnement, par exemple diminuent la distance parcourue entre deux plongées, augmentent le nombre de plongées et la sinuosité de leur trajet, en réponse à des conditions océanographiques spécifiques (Annexes B et C). Une augmentation de l'effort de recherche a pu être observée quand les anomalies de hauteur d'eau, la topographie dynamique et les vitesses géostrophiques diminuaient. Sur un grand nombre de femelles s'étant rendues dans la zone interfrontale, l'augmentation de la vitesse de descente et de leur temps de plongée a également pu être reliée à une diminution de la température et de la densité des eaux à 500m de profondeur. Une augmentation de la longueur de pas (un indicateur de la vitesse de déplacement dans la dimension horizontale) a été mise en évidence quand la température et la densité des eaux à 500m de profondeur augmentaient. Tous ces résultats suggèrent une augmentation de l'effort de recherche dans les eaux froides et à haute densité. Par ailleurs, dans les deux jours suivant une transition comportementale du mode "foraging extensif" au mode "foraging intensif", les éléphants de mer ont pu être observés dans des eaux plus denses et plus basses en terme d'anomalies de hauteur d'eau que les deux jours précédents la transition comportementale. Dans une autre étude (Annexe C), le modèle de Markov caché avec les anomalies de hauteur d'eau comme covariable a permis de mettre en évidence des changements positifs dans la probabilité que l'animal soit en mode de recherche intensive en relation avec de faibles anomalies de hauteur d'eau. Ainsi, les animaux de cette étude, des femelles en trajet de post-reproduction, présentaient-elles une amélioration de leur conditions corporelles 4 jours après qu'elles soient passées dans des zones de faibles anomalies de hauteur d'eau. Les zones de foraging les plus favorables à l'intensification du comportement alimentaire semblent donc être associées aux tourbillons cycloniques. Cependant, un rebond des isopycnes en bordure d'un tourbillon anti-cyclonique pourrait également induire de telles caractéristiques océanographiques : faibles anomalies de hauteur d'eau et eaux plus froides que les eaux adjacentes [Bakun, 2006]. Les structures avec des remontées de masses d'eau froides, provenant généralement de coeurs de tourbillons cycloniques et de bordures de tourbillons anti-cycloniques [Bakun, 2006], ont été présentées comme des structures préférentielles pour le foraging de plusieurs espèces de prédateurs marins [Bost et al., 2009, Bailleul et al., 2010b, Dragon et al., 2010]. **Les structures ciblées par les éléphants de mer peuvent donc correspondre ou bien aux coeurs des tourbillons cycloniques ou bien aux bordures des tourbillons anti-cycloniques.** La visualisation des tourbillons présents sur les cartes satellites des dates d'occurrence des transitions comportementales a permis de confirmer ces interprétations.

De plus, dans la dimension verticale, l'augmentation des plongées actives peu profondes dans les zones de foraging intensif pourrait mettre en évidence l'augmentation de l'accessibilité

des proies dans la colonne d’eau. En effet, les éléphants de mer dans les eaux plus froides et plus denses ont également augmenté leur fréquence de plongées et leur temps passé au fond des plongées. Par ailleurs, dans les zones de forte concentration en chlorophylle-a, les animaux réduisaient leurs longueurs de pas et leurs profondeurs maximales de plongée, c’est à dire intensifiaient leur comportement de recherche alimentaire. Une étude récente a suggéré que, pour éviter les prédateurs pouvant détecter des proies bioluminescentes, ces proies adaptaient leur localisation dans la colonne d’eau en fonction du niveau de lumière en profondeur [Widder, 2010]. Les poissons de la famille des myctophidés, appelés poissons lanterne du fait de leur capacités de bioluminescence, sont la proie principale des femelles éléphant de mer [Ducatez et al., 2008, Cherel et al., 2008]. Pour des proies bioluminescentes comme les myctophidés, l’habitat optimal dépend ainsi de la température et de la densité mais surtout du niveau de lumière de cette couche d’eau, lié à l’atténuation de la lumière dans la colonne d’eau, qui leur permet de se “cacher” au mieux de leurs prédateurs [Widder, 2010]. La biologie de ces proies se caractérise ainsi par des variations nyctémérales : le jour, ces poissons s’enfoncent dans la colonne d’eau vers les couches d’eau moins lumineuses. Et c’est ce que suggère la figure 5.2 présentée dans les résultats : la femelle éléphant de mer a adapté la profondeur de son foraging vertical-intensif au moment du lever du jour. Toutefois, dans l’état actuel de cette étude, il est difficile de déterminer si l’animal a suivi la couche d’eau froide homogène pour l’adaptation de sa profondeur de plongée ou bien s’il a suivi l’enfoncement progressif des bancs de myctophidés au lever du jour. Il ne nous a pas été possible de déterminer si l’influence des conditions océanographiques se jouait plutôt via un effet structurant du milieu marin ou via la stimulation biologique le long de la chaîne trophique [Flierl and McGillicuddy, 2002].

Cependant, des mouvements verticaux des masses d’eau associés aux tourbillons peuvent généralement induire un rapprochement des isopycnes pouvant influencer le comportement des proies locales, par exemple en dirigeant des mouvements de migrations vers le haut de la structure afin que les proies puissent rester dans les masses d’eau aux densités et températures optimales de leur habitat [Wiebe, 1982]. Flierl and McGillicuddy [2002] ont montré que des masses d’eaux froides et une importante biomasse dans les couches de surface pouvaient causer une diminution de la luminosité amenant à la présence de proies, comme les Myctophidés, à des profondeurs plus faibles. Nos études (Annexes B et C) ont permis de montrer que les femelles éléphant de mer intensifiaient leur comportement de plongée et diminuaient leur profondeurs de plongées dans les eaux riches des zones de résurgence (“*up-welling*”) où les proies sont *a priori* localisées plus proches de la surface car l’atténuation de la lumière dans la colonne d’eau y est plus importante [Dragon et al., 2010]. Dans de telles zones, on peut donc s’attendre à ce que les animaux présentent de plus fortes proportions de plongées actives peu profondes et adaptent ainsi leur comportement alimentaire à la structuration de la colonne d’eau influant sur la localisation des proies.

Même si les éléphants de mer sont des prédateurs plongeurs exceptionnels, trouver leurs proies à une profondeur moindre est *a priori* avantageux. Les stratégies de recherche alimentaire chez les prédateurs reposent en effet sur des compromis entre les coûts et les bénéfices énergétiques [Costa, 1991]. Une meilleure accessibilité de la ressource alimentaire dans la co-

lonne d'eau induit ainsi une diminution du coût énergétique associé à la plongée et donc une maximisation du temps efficace de pêche permettant l'exploitation rapide du patch. De plus l'élévation des proies peut s'accompagner d'une agrégation dans la dimension verticale, ce qui semble être un élément important pour l'exploitation optimale des ressources par un prédateur. Ces conditions favorables se retrouvent en bordure des tourbillons anticycloniques ou au centre des tourbillons cycloniques où sont déjà combinées la production et l'agrégation dans la dimension horizontale [Bakun, 2006]. Les éléphants de mer semblent donc favoriser, voire cibler, les zones les plus productives de la zone interfrontale. Toutefois, nous n'avons pas trouvé de différence significative entre la chlorophylle-a 2 jours avant et 2 jours après les transitions comportementales, ce qui suggère donc un lien causal indirect entre le comportement de recherche et la concentration en chlorophylle-a. La concentration de surface en chlorophylle-a pourrait ainsi être un simple marqueur biologique des structures mesoéchelle et de la richesse biologique locale [Park et al., 2002] plutôt qu'un indicateur direct de la densité en proies. La pertinence de l'utilisation de la chlorophylle-a comme marqueur du comportement de recherche alimentaire horizontal et vertical chez les prédateurs supérieurs reste encore à déterminer dans une étude future.

Enfin, l'étude du comportement de recherche à fine échelle dans la dimension verticale a permis de mettre en évidence un ralentissement des déplacements verticaux dans les zones de gradient de température nul. Au sein des plongées, l'homogénéité des conditions océanographiques semblent donc diriger l'intérêt des animaux pour certaines couches d'eau. L'étude des transitions comportementales au sein des plongées a également souligné la diminution des températures locales lorsque les animaux passaient en mode de foraging vertical-intensif. Le passage vers le mode de foraging vertical-intensif semble donc s'effectuer dans les zones de thermocline caractérisées par de forts gradients de température. Boyd and Arnborn [1991] et Charrassin and Bost [2001] avaient montré que le comportement de plongée de prédateurs supérieurs dépendait de la structure hydrothermale de la colonne d'eau. Dans les océans, les gradients thermiques sont généralement accompagnés de gradients de salinité et de densité [Park et al., 1998]. Les discontinuités dans les propriétés physiques de la colonne d'eau pourraient résulter dans un accroissement de l'activité biologique. En effet, un "effet barrière" est induit par ces gradients de densité ce qui amène à une concentration des nutriments dans la colonne d'eau [Boyd and Arnborn, 1991]. Les interfaces entre ces couches riches en nutriments pourraient ainsi attirer les proies potentielles des prédateurs plongeurs [Slip, 1995]. Dans la zone interfrontale, les masses d'eaux froides sont généralement associées aux mouvements verticaux des structures de résurgence biologiquement riches, comme les coeurs de tourbillons cycloniques et les bordures de tourbillons anticycloniques [Bakun, 2006]. De plus, en milieu Antarctique, Bailleul et al. [2007a] ont montré que les éléphants de mer en plongée ciblaient des couches d'eau très froides (températures parfois proches de  $-2^{\circ}$ ). La température est un facteur physique important qui affecte les processus physiologiques des organismes aquatiques hétéothermes [Reynolds and Casterlin, 1979]. Il a donc été suggéré que le froid des zones ciblées par les éléphants de mer pourrait entraîner une léthargie de leurs proies facilitant leur capture par ces prédateurs homéothermes [Bailleul et al., 2007a]. **Dans la zone interfrontale, on peut ainsi supposer que les éléphants de mer intensifient leur recherche alimentaire dans les couches d'eau plus froides que les eaux adjacentes**

afin de profiter de la densité locale des proies et/ou de leur léthargie potentielle.

## § 8.2 STRATÉGIES D'ACQUISITION DES RESSOURCES CHEZ LES ÉLÉPHANTS DE MER AUSTRAL

Nos résultats sont cohérents avec ceux obtenus, dans la dimension horizontale, par [Campana et al. \[2006\]](#) sur un seul éléphant de mer, et par [Bailleul et al. \[2010b\]](#) qui ont utilisé le critère d'Okubo-Weiss pour identifier les tourbillons. Cependant, alors qu'une majorité des femelles cible les tourbillons cycloniques, où elles peuvent potentiellement trouver des densités importantes de proies, certains individus diffèrent dans leur comportement de recherche en relation avec les structures mesoéchelle. Ces différences ne sont pas encore bien comprises mais pourraient être une conséquence des expériences passées de ces individus [[Bradshaw et al., 2004](#)]. Des études antérieures ont mis en évidence la fidélité régionale des prédateurs "*central-place-forager*" en milieu austral [[Bradshaw et al., 2004](#), [Cotté et al., 2007](#)]. L'éléphant de mer austral présente une distribution circumpolaire que les analyses de trajets dans de précédentes études ont pu organiser en différentes zones principales de prospection [[Biuw et al., 2007](#)]. Les individus, équipés en Géorgie du Sud, aux îles MacQuarie et aux Kerguelen, présentent des préférences en termes de stratégies géographiques d'approvisionnement (plateau antarctique, zones des glaces péri-antarctique, zone interfrontale, [Biuw et al. \[2007\]](#)). Cependant, tous ces individus ont présenté des voyages globalement en ligne droite entre les zones où ils recherchent activement leur alimentation. On suppose que les individus de cette espèce prospectent continuellement et tirent avantage, en intensifiant leur mode de déplacement, des zones à forte densité de patches de proies rencontrées. Des études sur la population d'éléphants de mer de MacQuarie ont en effet montré que les individus présentaient une forte fidélité de stratégie géographique d'approvisionnement : des individus équipés plusieurs années successives se rendaient dans les mêmes zones géographiques que celles où ils avaient été s'alimenter les années précédentes [[Bradshaw et al., 2004](#)]. Les variations dans le comportement de recherche alimentaire et/ou les différences dans la sélection des proies [[Field et al., 2004, 2007b](#)] pourraient expliquer cette variabilité inter-individuelle à l'origine de la plasticité de la population. La variabilité en fitness, ou valeur sélective, est probablement liée à des stratégies inter-individuelles [[Hindell et al., 1999, Field et al., 2007a](#)]. Comme nous l'avons montré dans l'étude présentée en Annexe D, les femelles équipées sont parties dans la zone interfrontale pendant seulement 3 mois mais ont présenté une forte variabilité en terme de prise de poids nette (entre -60 et plus de 100 kg). Sachant que nous avons équipé des femelles de masses et longueurs sensiblement identiques, nous pouvons supposer que ces individus avaient à peu près les mêmes âges et expériences. **Ainsi, la forte variabilité individuelle observée découle-t-elle directement de différences de comportement de recherche alimentaire ou de choix de proies [[Field et al., 2004, 2007b](#)] et confirme donc l'importance des expériences passées à l'échelle de l'individu dans cet environnement dynamique et localement imprévisible [[Hindell et al., 1999, Bradshaw et al., 2004](#)].** Sachant les variabilités inter-individuelle et parfois intra-individuelle, l'importance de l'origine des masses d'eaux d'intérêt ou de l'évolution des structures mesoéchelle dans le temps et l'es-

pace demeure à déterminer dans des études futures. Ces études complémentaires permettraient d'expliquer pourquoi certaines structures tourbillonnaires sont longuement exploitées alors que d'autres structures ne sont que traversées [Bailleul et al., 2010b].

Par ailleurs, un autre projet mené au cours de cette thèse [Authier et al., submitted] a permis de mesurer directement cette variabilité individuelle grâce à un suivi du poids des petits au sevrage [McMahon and Burton, 2005]. En utilisant 4 années successives de données, la masse au sevrage des petits a été modélisée à l'aide de données isotopiques. La signature isotopique du carbone, transmise par le lait des mères à leur petits, s'est avéré être un bon prédicteur de la masse au sevrage. Ainsi, les femelles s'alimentant dans la zone interfrontale ont sevré des petits avec une masse plus faible que ceux des femelles s'étant alimentées dans les eaux Antarctiques. Dans la zone interfrontale, la masse au sevrage des petits a pu être estimée avec un indice de la productivité primaire globale. Les fortes variations en productivité primaire globale ne correspondaient pas aux larges variations des signatures isotopiques des petits sevrés. Ceci pourrait être interprété comme une fidélité des mères à une et une seule stratégie d'acquisition des ressources, quelque soit la qualité des conditions environnementales dans la zone interfrontale. La stratégie Antarctique, en opposition à la stratégie Interfrontale, serait plus risquée mais avec de meilleurs gains énergétiques menant au sevrage de petits plus gros (détails dans Authier et al. [submitted]). Bradshaw et al. [2004] ont montré que les éléphants de mer présentaient une remarquable fidélité inter-saisonnière et inter-annuelle pour leur stratégies géographiques d'acquisition de ressources. Sachant la forte variabilité de la productivité biologique, il a été suggéré que cette fidélité ne serait pas due à la qualité et à la richesse en proies des zones mais plutôt à une recherche de maximisation du gain net d'énergie sur le long terme. Privilégier les régions de productivité élevée en moyenne plutôt que de rechercher des sites ponctuels très riches augmenterait la probabilité, sur le long terme, de survivre et de se reproduire [Bradshaw et al., 2004].

Les éléphants de mer austraux sont des prédateurs prospectant continuellement leur environnement au sein et entre les patchs de proies [Bailleul et al., 2007b]. De la perspective d'un individu, la zone interfrontale se caractérise par des tourbillons : (1) qui sont aléatoires et imprévisibles ; (2) qui sont suffisamment nombreux ; (3) et qui apparaissent de façon structurée dans l'espace, c'est-à-dire que la zone interfrontale peut être représentée comme un champ 3D dynamique de tourbillons [Knox, 2006]. Ainsi, pendant leurs longues migrations, il existe une forte probabilité de rencontrer ces structures, même sans une connaissance préalable de l'environnement acquise lors de trajets précédents. Les individus ne peuvent pas estimer directement et précisément la qualité de l'habitat dans lequel ils se rendent mais en se basant sur leur expérience, ils savent, à grande échelle, vers quelle région se diriger. Hassell and Southwood [1978] ont classé les niveaux environnementaux perceptibles par les prédateurs en proie, patch et habitat. On peut alors considérer que l'orientation des animaux dans leur environnement s'organise de façon hiérarchique : à l'échelle locale, les animaux réagissent aux stimuli physiques (champ favorable de températures etc.) ou biologiques (bioluminescence etc.) leur indiquant la présence de proies, à moyenne échelle, ces prédateurs "apprécient" la qualité des structures océanographiques et à grande échelle, leur expérience doit leur permettre de se diriger dans cet immense domaine pélagique entre leur colonie d'origine et leurs zones d'alimentation.

Le déplacement des éléphants de mer constituerait ainsi une combinaison de mécanismes de mouvements aléatoires, corrélés et biaisés.

### § 8.3 LES INDICATEURS OCÉANOGRAPHIQUES ET BIOLOGIQUES DE L'ACCESSIBILITÉ À LA RESSOURCE

Des études antérieures ont montré que les fronts et la glace de mer jouaient un rôle prépondérant pour l'activité de recherche alimentaire des éléphants de mer [Bradshaw et al., 2004, Biuw et al., 2007, Bailleul et al., 2007a]. La majorité des femelles éléphants de mer de la population de Kerguelen adopte une stratégie d'alimentation dans la zone interfrontale [Dragon et al., 2010, Bailleul et al., 2010a]. Ces animaux recherchent préférentiellement leurs proies dans certaines structures océanographiques. Les zones frontales sont des composants majeurs de la production biologique de l'Océan Austral et présentent de nombreuses structures tourbillonnaires qui agencent et agrègent les ressources locales. Des zones de résurgence d'eaux froides, provenant des coeurs de tourbillons cycloniques ou des périphéries des tourbillons anti-cycloniques, sont apparues comme les structures préférentielles d'animaux qui intensifiaient leur activité de recherche alimentaire. Au sein de ces structures, les animaux semblaient particulièrement cibler les couches d'eau les plus froides où la densité locale en proies devait être plus élevée. En effet, dans la zone interfrontale, où les ressources sont variables spatialement et temporellement, les éléphants de mer concentrent probablement leur effort de recherche dans les zones les plus productives de cette région de façon à maximiser leur succès alimentaire. À cause du nombre restreint de navires océanographiques se rendant dans ces régions éloignées, très peu d'information existe sur la distribution des proies dans la zone interfrontale. Le suivi du comportement de plongée de cette espèce et l'enregistrement *in situ* des conditions océanographiques, parfois à haute résolution, a permis au cours de cette thèse d'appréhender les relations entre les structures mesoéchelle et le comportement d'alimentation d'un des prédateurs supérieurs de l'Océan Austral. Nous avons ainsi pu identifier les indicateurs physiques et biologiques de l'accessibilité de ces prédateurs à leurs ressources et déterminer dans quelle mesure la structuration spatiale de la zone interfrontale par la mesoéchelle conditionnait l'approvisionnement des éléphants de mer. **Les interactions des éléphants de mer avec les phénomènes dynamiques obtenus dans ce travail de thèse suggèrent que les processus mesoéchelle jouent un rôle prépondérant sur l'écologie alimentaire de ces prédateurs.**

Cependant, on ne sait toujours pas si les éléphants de mer recherchent certaines conditions océanographiques particulières pour s'alimenter ou bien s'ils répondent à la concentration locale de proies qui se situent dans des structures océanographiques spécifiques. La réponse d'un prédateur pourrait également être une combinaison de ces deux extrêmes : l'animal répondant à la densité locale de proies et se basant sur ses expériences précédentes pour se diriger dans l'environnement pélagique de la zone interfrontale [Bradshaw et al., 2004]. Cette connaissance / expérience des zones potentielles d'alimentation est en effet attendue chez les prédateurs marins sous contrainte d'approvisionnement depuis un lieu central, notamment quand la distribution des

proies est, tout ou en partie, prévisible spatialement [Iron, 1998]. Cette connaissance du milieu semble possible à mesoéchelle car les localisations des zones frontales sont prévisibles [Budillon and Rintoul, 2003] même si la distribution des structures tourbillonnaires où sont localisées des proies ne l'est pas [Hunt et al., 1999].

CINQUIÈME PARTIE

---

CONCLUSIONS, QUESTIONS EN  
SUSPENS ET PERSPECTIVES





---

Durant ce travail de doctorat, l'hétérogénéité de l'environnement océanographique austral et les stratégies alimentaires d'une des principales espèces de prédateurs supérieurs de cet environnement ont été étudiées. L'utilisation d'une combinaison de données satellitaires, océanographiques et télémétriques, a permis une meilleure compréhension du comportement de recherche de ces prédateurs pouvant directement influencer la dynamique de leurs populations. L'importance des phénomènes mesoéchelles a également été soulignée dans les zones frontales de 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" [Strass, 2005]. Cette activité meso- et submesoéchelle est donc supposée influencer les prédateurs supérieurs, et l'ensemble du réseau trophique austral, pendant leur recherche alimentaire, dans la mesure où ces structures participent à des augmentations locales en ressources.

Cette étude a permis de mettre en évidence une très forte variabilité spatiale et temporelle dans la richesse biologique de l'écosystème austral et en particulier dans la zone interfrontale. Cette variabilité a pu être reliée à la dynamique de circulation autour du plateau de Kerguelen et dans les zones de fronts en milieu pélagique. Nous avons également apporté de nouveaux éléments sur le comportement alimentaire des femelles éléphant de mer qui parcourent la zone interfrontale pendant de longues migrations. Les indices d'approvisionnement sont souvent difficiles à obtenir directement, la plupart des études utilisent des substituts ("*proxy*") pour étudier le comportement alimentaire des grands prédateurs. Notre étude, bien que ne s'intéressant qu'aux éléphants de mer, a permis d'évaluer différentes méthodologies de détection des comportements d'intensification de la recherche alimentaire. L'utilisation d'une technologie récente (balises MK10 combinant enregistrements de plongée à fine échelle et enregistrements des trajets en résolutions Argos et GPS) a contribué à cette évaluation. Les modèles de processus, dont les modèles de Markov caché sont un cas particulier, semblent les plus robustes pour détecter, sur des données Argos et GPS, le comportement alimentaire de ces prédateurs. Dans les dimensions horizontale et verticale, cette méthodologie repose sur la détection des changements de modes de déplacements qui ont été assimilés à des changements de comportement. Avec l'ajout de covariables comportementales ou environnementales, plusieurs modèles ont pu être testés et il serait intéressant, à l'avenir, de reprendre ces modèles et de chercher à les affiner par l'utilisation de données physiologiques par exemple. Les plongées de dérive présentées par les éléphants de mer font de cette espèce un modèle unique pour l'étude de l'amélioration *in situ* de leur condition corporelle : l'ajout d'une telle covariable physiologique, moyennant le lag temporel de métabolisation que nous avons estimé, permettrait à terme d'identifier les zones les plus favorables à ces prédateurs.

Dans la zone interfrontale, les analyses à partir des données enregistrées *in situ* par les balises et les données satellitaires ont permis de montrer des différences de comportements de déplacement et une mise en relation des modes comportementaux avec les structures tourbillonnaires de la zone d'étude. La périphérie des tourbillons anticycloniques et le cœur des tourbillons cycloniques sont apparus comme des zones préférentielles pour l'approvisionnement

des femelles éléphant de mer. Les profondeurs maximales, les temps de plongée et les caractéristiques de ces plongées dépendent par ailleurs du mode comportemental de recherche : le comportement de plongée des éléphants de mer varie pendant leur séjour en mer en fonction des structures rencontrées et des ressources qu'elles recèlent. Cette étude a également démontré l'importance de la prise en compte des échelles spatiales et temporelles via des lags temporels ou un choix de résolution de données adapté aux questions biologiques. La compréhension globale des relations entre la distribution des prédateurs marins et leur environnement repose sur des études successives de plus en plus précises. Les interactions des éléphants de mer avec les phénomènes dynamiques obtenus dans ce travail de thèse suggèrent que les processus mesoéchelle jouent un rôle important sur l'écologie alimentaire de ces prédateurs. L'étude du comportement d'alimentation au sein des plongées a ensuite permis de mettre en évidence les caractéristiques thermiques de certaines masses d'eau exploitées par les éléphants de mer. Ces interactions, à moyenne et fine échelles, constituent des indications sur les caractéristiques de la distribution des champs de proies dont dépendent ces prédateurs. Par ailleurs, au vu de la variabilité inter-individuelle des comportements au sein de cet environnement dynamique, nos résultats soulignent certes l'importance des structures mesoéchelles pour le comportement de ces prédateurs supérieurs mais introduisent également de nouvelles questions en ce qui concerne l'importance de l'origine et de l'intensité de ces structures.

L'information directe sur la distribution des proies demeure très rare dans l'Océan Austral. En conséquence, l'identification des phases de foraging intensif reste le moyen le plus usuel pour étudier la distribution des proies des prédateurs supérieurs. Cette identification de la recherche alimentaire intensive est nécessaire pour expliquer les distributions horizontales et verticales en tenant compte des caractéristiques de l'habitat et des mécanismes comportementaux sous-jacents que les prédateurs utilisent pour capitaliser sur de tels habitats [Mangel and Clark, 1989, Patterson et al., 2008]. Le comportement animal peut être modélisé par une variable dynamique qui se modifie selon l'état interne de l'animal ou selon son environnement [Morales et al., 2004, Jonsen et al., 2007]. La combinaison de l'analyse des points de changements, de la segmentation des trajectoires et de l'identification de ces segments est un moyen intéressant dans l'étude du comportement des prédateurs marins et en particulier de leur comportement dans la dimension verticale. L'identification systématique des transitions comportementales le long des profils de plongées et leur association aux conditions océanographiques environnantes pourraient, à terme, répondre à certaines de nos interrogations. Toutefois, la validation de telles analyses repose non seulement sur de nouveaux développements statistiques mais également sur de nouveaux outils technologiques.

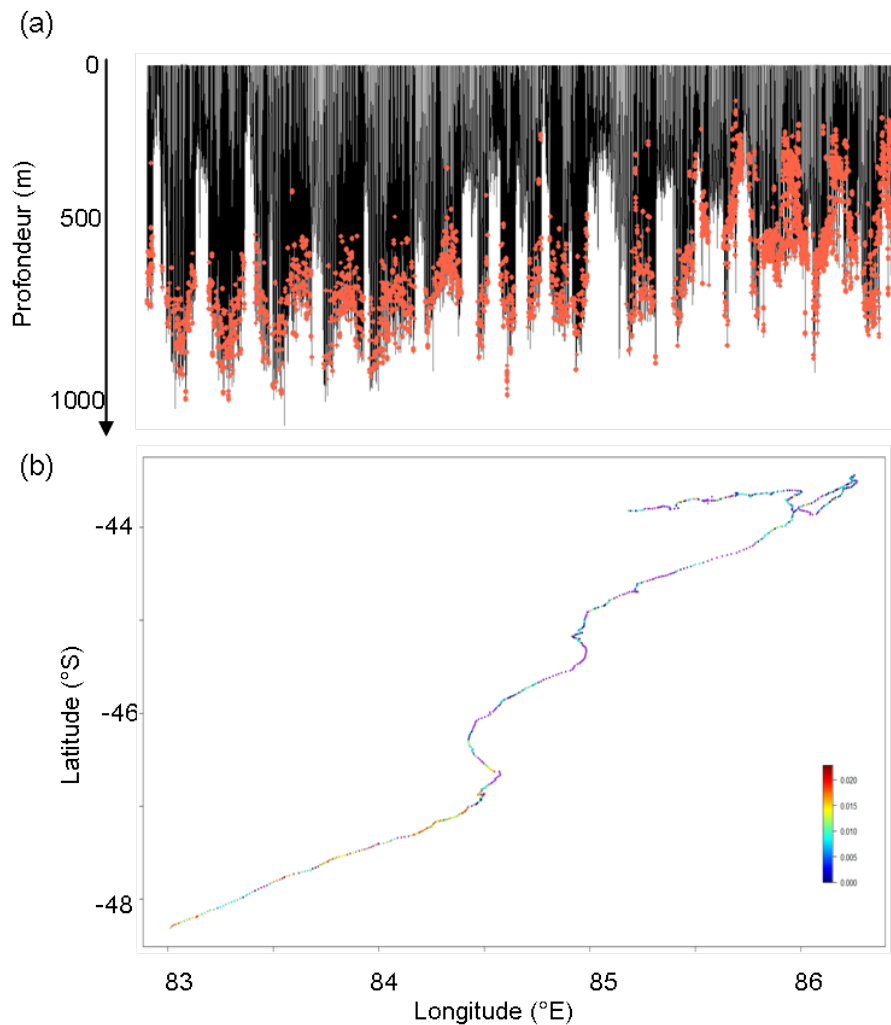
Ces nouveaux outils technologiques, tels que les accéléromètres en 3D et les caméras vidéo, sont des voies très prometteuses pour répondre à ces questions. Chez les phoques de Weddell par exemple, des études utilisant des enregistrements vidéo ont prouvé l'occurrence de rencontres prédateurs-proies dans les plongées dites de foraging [Davis et al., 2003]. Chez des lions de mer de Steller captifs, des accéléromètres ont permis de détecter avec précision les événements d'ouverture de mâchoire liés aux tentatives de captures de proies [Viviant et al., 2010]. L'accès aux enregistrements du comportement à très fine échelle se traduit cependant par une importante

---

masse de données qu'il s'agit de traiter au mieux et au plus vite. Les accéléromètres en 3D et les caméras video sont des voies très prometteuses pour répondre aux questions d'écologie comportementale. Mais leur déploiement ne pourra sans doute jamais s'effectuer à l'échelle populationnelle. De tels outils d'enregistrements *in situ* permettront d'indiquer l'activité comportementale réelle et ainsi d'aider dans l'identification de bons prédicteurs en 2-dimensions de l'effort de foraging. À l'heure où les lignes de données s'accumulent plus vite que les analyses ne s'effectuent, seuls des indices fiables permettront en effet d'identifier les subtilités du comportement alimentaire des prédateurs migrants. L'utilisation de modèles statistiques flexibles et parcimonieux sur des échantillons de jeux de données à très fine échelle permet d'imaginer la mise au point d'indices robustes du comportement d'alimentation sur les jeux de données à fine voire moyenne échelle. La boucle sera ainsi bouclée : les prédateurs supérieurs dans un environnement peu prévisible utilisent des indicateurs de la richesse biologique locale pour maximiser leur succès alimentaire. Et désormais, les écologistes étudiant ces prédateurs reviendront à ces indicateurs, probablement d'océanographie physique, pour expliquer le comportement alimentaire de leurs modèles d'étude.

Les études réalisées au cours de ce projet de thèse ont abouti à un faisceau de conclusions qui convergent pour indiquer que les éléphants de mer austraux sont des prédateurs marins utilisant la recherche en zone restreinte pour exploiter au mieux leur environnement. L'utilisation du taux de dérive a permis de valider l'hypothèse d'ARS dans la dimension horizontale et à l'échelle du trajet. Toutefois, à l'échelle de la plongée ou même à fine échelle au sein des plongées, la validation de l'hypothèse de recherche en zone restreinte reste une question en suspens. Seuls des indices de captures de proies (apportés par exemple par l'accélérométrie) pourront apporter cette validation nécessaire à la poursuite des études reliant comportement et environnement. Des analyses préliminaires de données accélérométriques sur des femelles éléphant de mer en zone interfrontale sont en cours depuis début 2011. La localisation des tentatives de capture au sein des plongées permet de valider la classification de plongées présentée dans les résultats ainsi que l'hypothèse d'ARS verticale et également d'identifier le long des trajets des animaux les zones qui leur sont les plus favorables (Figure 8.1). À terme une caractérisation océanographique de ces zones permettra une meilleure connaissance de la distribution à fine échelle des champs de proies de l'Océan Austral.

Identifié comme une composante fondamentale de la distribution de ces champs de proies, la variabilité de la concentration en chlorophylle-a, indicatrice de la richesse des premiers échelons trophiques, demeure encore à déterminer dans la dimension verticale. En océanographie, la distribution de la chlorophylle-a le long de la colonne d'eau est un des paramètres biologiques les plus importants car il s'agit d'un indicateur direct de la variabilité spatio-temporelle de la productivité primaire [Behrenfeld and Falkowski, 1997]. Cependant, notre compréhension de la variabilité de la production primaire est restreinte par la surface et souffre d'un manque de mesures *in situ* du fait de l'éloignement des régions d'étude. Dans l'Océan Austral, la couverture nuageuse rend les observations via les satellites difficiles à obtenir tout au long de l'année. De plus, les satellites ne font que mesurer les variables en surface alors que la distribution verticale du phytoplancton est généralement non-uniforme [Sathyendranath and Platt, 2006]. Dans



**FIGURE 8.1** – Premiers résultats des études accélérométriques sur 2 semaines de trajet d’une femelle éléphant de mer (28 novembre au 12 décembre 2010, l’animal se dirigeant vers le sud). (a) Distribution dans la colonne d’eau des fortes accélérations (en rouge), dans les 3 axes du mouvements, qui indiquent des tentatives de capture de proies. (b) Localisation le long des 2 semaines de trajet du nombre de tentatives de capture par minute (plus le point est rouge plus ce nombre est important).

la zone interfrontale, des maxima profonds peuvent être trouvés entre 40 et 75m de profondeur [Quéguiner and Brzezinsky, 2002]. Il a été montré que l’estimation de la biomasse phytoplanctonique totale dans la zone euphotique à partir des seules données satellite peut ainsi mener à une importante sous-estimation [Sathyendranath and Platt, 2006, Dierssen, 2010]. Le lancement récent de flotteurs Argo a considérablement augmenté les informations disponibles sur

---

les océans du monde [Gould et al., 2004]. Ces nouvelles sources d'informations *in situ* sont précieuses mais ne permettent pas encore d'aller dans les zones les plus reculées de l'Océan Austral où la glace saisonnière et les forts courants diminuent l'efficacité d'échantillonnage des flotteurs Argo [Klatt et al., 2007].

Le développement récent d'instruments océanographiques miniaturisés, telles les balises CTD-SRDL, pour équiper des prédateurs plongeurs a permis d'enregistrer leur mouvements et d'échantillonner leur habitats. Les éléphants de mer, de par leurs plongées profondes et leurs longues migrations, sont des modèles d'étude idéaux pour l'utilisation de tels instruments. Leur étude à Kerguelen depuis 2003 a permis l'acquisition de nombreuses informations sur leur écologie en mer ainsi que sur l'océan dans lequel ils évoluent. Récemment, le développement d'une nouvelle technologie, l'incorporation de capteurs de fluorescence aux balises des éléphants de mer, a rendu possible l'acquisition d'une description spatio-temporelle de la dynamique de production primaire à partir de ces mesures de fluorescence. Sur les 4 ans de l'étude, d'octobre 2007 à décembre 2010, les éléphants de mer ont "patrouillé" le secteur indien de l'Océan Austral et enregistré un grand nombre de profils de température, salinité et fluorescence. Les données de ces profils verticaux de fluorescence ont été calibrées et traitées de façon à fournir des profils verticaux à fine échelle de la concentration en chlorophylle-a. **La suite du projet permettra d'examiner la variabilité spatiale et inter-annuelle de la dynamique de la production primaire sur l'ensemble de la couche euphotique du secteur indien de l'Océan Austral (Guinet et al. *in prep.*)**. Ainsi, les champs 3D de la productivité primaire en subsurface dans la zone interfrontale et sur le plateau de Kerguelen constituent un jeu de données original qui représente une opportunité unique sur une si vaste région et sur l'ensemble de la zone euphotique. Dans un futur très proche, l'influence directe ou indirecte de ces champs pourra être estimée sur l'utilisation écologique que les prédateurs austraux font de l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau, due à la concentration en chlorophylle-a. Il est en effet peu probable que les prédateurs perçoivent directement la concentration en chlorophylle-a de leur environnement et l'utilisent comme un indicateur biologique de la présence ou absence de proies. Toutefois, l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau, liée à la présence de nombreux nutriments profitables aux proies, représente un indicateur potentiel détectable par des prédateurs plongeurs, d'autant plus s'ils s'alimentent de proies bioluminescentes telles que les poissons lanternes.

D'un point de vue océanographique, l'amélioration de l'estimation de la production primaire par la prise en compte de la composante verticale est une question essentielle pour l'utilisation de ce paramètre dans des modèles climatiques globaux. En effet, l'Océan Austral est particulièrement sensible aux changements climatiques et son importante productivité marine est inféodée à la présence de glace de mer en zone Antarctique et à la structuration de la colonne d'eau en zone Interfrontale. La stratification de l'Océan Austral dépend essentiellement de la densité de ses masses d'eau et dirige la stabilité verticale de celles-ci. Par exemple, les changements de flux d'eau douce, via les variations de la fonte des glaces de mer et continentales ou via les précipitations, peuvent affecter cette stabilité verticale. Par ailleurs, il a été suggéré que le régime des vents dans l'Océan Austral avait considérablement augmenté au cours des

dernières décades [Meredith and Hogg, 2006]. Cette augmentation du régime des vents serait à l'origine d'une augmentation de l'activité tourbillonnaire en nombre et en intensité qui pourrait avoir un impact significatif sur la productivité primaire [Le Quéré et al., 2007]. Ainsi, une intensification des vents et/ou des précipitations et/ou une diminution de glaces de mer, résultants d'un réchauffement climatique, pourrait augmenter la stratification de cet océan affectant par conséquent la productivité primaire, la disponibilité en proies [Loeb et al., 1997, Nicol et al., 2000] et indirectement la démographie des prédateurs supérieurs [Croxall et al., 1999].

Finalement, les perspectives de ce projet de thèse sont très vastes :

d'un *point de vue méthodologique*, les premières études à fine échelle dans la dimension verticale ouvrent le questionnement sur la détection du comportement alimentaire au sein des plongées. La quantité de données TDR actuellement disponible empêche l'utilisation générale de modèles de processus pour estimer statistiquement le mode comportemental vertical. Le développement de modèles plus flexibles permettra à terme de combiner la rapidité d'analyse à la robustesse statistique. La détection des modes comportementaux verticaux pourrait, par exemple, passer par l'utilisation dans la dimension verticale d'une combinaison des méthodes descriptives, telles que le "*first-passage-time*", appliquées à différentes échelles spatiales pour tenir compte de la structure hiérarchique de la distribution en proies. Le développement d'outils pour l'enregistrement en 3 dimensions du comportement d'alimentation, tels que les accéléromètres, devrait par ailleurs permettre la validation (ou pas) des indicateurs utilisés jusqu'à présent. L'analyse du comportement alimentaire à très fine échelle permettra ainsi d'étudier les réponses locales des prédateurs à leur environnement.

d'un *point de vue océanographique*, l'estimation du décalage spatio-temporel entre les échelons du réseau trophique austral demeure une question cruciale. L'environnement dans lequel les prédateurs marins évoluent étant désormais échantillonné à fine échelle dans les dimensions horizontale et verticale, de prochaines études devraient aboutir à la structuration en 3D des champs de la productivité biologique, via la concentration en chlorophylle-a et la fluorescence dans la zone euphotique (combinaison des mesures satellitaires et des mesures *in situ* par les balises Fluo-CTD). L'obtention d'une telle cartographie saisonnalisée de la richesse en phytoplancton, premier échelon trophique de l'écosystème austral, pourra, par la comparaison avec les zones favorables aux prédateurs supérieurs, contribuer à l'estimation de ce décalage spatio-temporel entre les échelons du réseau trophique austral. L'estimation de cette décorrélation spatiale et temporelle, liée aux phénomènes d'advection associés aux courants, entre les distributions des productions primaire, secondaire et tertiaire repose également sur le suivi spatio-temporel des masses d'eau [Vinogradov, 1981, Jacques, 1988, Lévy, 1996, Jaquet and Whitehead, 1996, Wheeler et al., 2003]. Les phénomènes de rétention de masses d'eau, au sein des tourbillons par exemple, sont en effet à l'origine de la mise en place des réseaux trophiques les plus complexes [Jaquet and Whitehead, 1996, Durant et al., 2005]. Par ailleurs, certains prédateurs supérieurs, dont les éléphants de mer, ont montré des préférences, à ce jour inexplicables, pour certaines structures tourbillonnaires. *A priori* l'âge ou l'origine des masses d'eau de ces structures les distingueraient des autres structures mesoéchelles visitées mais pas exploitées par ces prédateurs

[Bailleul et al., 2010b]. Une autre perspective océanographique sera donc l'étude de l'évolution et de la maturation des masses d'eau retenues au sein des tourbillons et dont les caractéristiques participent à l'agrégation des proies. Cette étude pourra s'effectuer par le suivi dans le temps et l'espace de ces structures en combinant les cartes de températures de surface, d'anomalies de hauteur d'eau et de richesse biologique (concentration en chlorophylle-a et composition planctonique).

enfin, d'un *point de vue écologique*, plusieurs questions sont ressorties de nos recherches sur le comportement des éléphants de mer.

(1) La mise en évidence de l'influence des structures mesoéchelles sur le foraging intensif des femelles en zone interfrontale amène à se questionner sur l'influence de l'origine et de l'intensité de ces structures mais également sur l'effet des structures de submesoéchelle. Plusieurs espèces d'oiseaux marins ont en effet montré une utilisation des filaments dans leur déplacements aériens via l'utilisation pour le vol des courants atmosphériques qui leur sont associés ou encore comme indicateur de champs de proies pris dans les courants filamentaires [Tew Kai et al., 2009]. On peut dès lors supposer que des prédateurs plongeurs au sein de ces champs de courants utilisent également ces structures riches en proies. Dans notre cas d'étude, la femelle exploitant une structure tourbillonnaire entourée de filaments semblait utiliser ceux-ci dans ses déplacements. La poursuite de ces travaux devrait permettre de confirmer cette hypothèse et d'obtenir une caractérisation en 3 dimensions de l'enveloppe océanographique des champs de proies exploités dans cette structure. L'augmentation des données de trajets à haute résolution, via les balises GPS, permettra prochainement de répondre, de façon statistique, à cette question dans la dimension horizontale.

(2) Par ailleurs, l'utilisation de ces structures submesoéchelles dans la dimension verticale représente une autre perspective. Il est désormais possible d'accéder aux mesures simultanées à fine échelle du comportement de plongée au sein de ces structures et des variables océanographiques caractérisant la colonne d'eau traversée. Au sein de ces structures où des champs de courants horizontaux se combinent aux mouvements verticaux pour structurer les masses d'eau, la perception et l'exploitation de cet environnement demeurent à déterminer. Des analyses sur des portions de trajets de 9 individus sont en cours et devraient permettre de mieux appréhender la complexité des réponses de ces prédateurs à leur environnement (manuscrit en préparation, cf liste en annexe E).

(3) Enfin, la combinaison des études à fine échelle du comportement d'alimentation des éléphants de mer permettra peut-être de savoir si ces prédateurs recherchent des conditions océanographiques spécifiques ou s'ils répondent aux concentrations locales de proies localisées dans ces structures. Parmi les indices disponibles pour répondre à cette question, l'étude de la bioluminescence des proies semble très prometteuse. Des études antérieures ont montré l'adéquation entre le spectre de longueurs d'ondes d'émission des myctophidés et celui de réception du système oculaire des éléphants de mer [Lythgoe and Dartnall, 1970]. Au sein des plongées, l'utilisation de la bioluminescence comme indicateur de présence des proies est en cours de détermination [Vacquie-Garcia et al., in preparation] et permettra d'évaluer si les éléphants de mer réagissent, par exemple en modifiant leur vitesse et direction de nage, en réponse à la présence d'évènements bioluminescents. La distribution des proies dans l'Océan Austral est très peu connue, en parti-



culier dans les zones très éloignées des terres où les éléphants de mer vont s'alimenter. Des mesures directes des prises alimentaires de ces grands prédateurs seront une des techniques à adopter dans de futures recherches pour valider et améliorer les connaissances actuelles sur les proies, leur densité de distribution et les indicateurs de leur présence utilisés par les prédateurs. (4) Finalement, la continuité des équipements d'éléphants de mer de Kerguelen depuis près de 10 ans autorise désormais le positionnement de cette étude dans une optique inter-annuelle et climatique. La variabilité saisonnière et inter-annuelle de la productivité biologique et des structures mesoéchelles pourrait affecter l'accessibilité horizontale et verticale des proies [Stammer and Wunsch, 1999]. Par exemple les années chaudes, nous pourrions nous attendre à une distribution des proies décalée en profondeur. Les prédateurs plongeurs, tels que les éléphants de mer, verraient alors leurs profondeurs moyennes de plongée augmenter pour accéder à une ressource localisée plus bas dans la colonne d'eau. Sur un trajet de plusieurs mois en mer, le coût physiologique cumulé de la recherche alimentaire serait probablement augmenté, ce qui pourrait affecter négativement la masse des petits au sevrage l'année suivante.

L'océanographie physique et l'écologie alimentaire représentent d'immenses champs de recherche dont la mise en commun des connaissances, par l'augmentation des études interdisciplinaires, amène chaque jour à une meilleure compréhension de la dynamique spatiale et du comportement de prospection des prédateurs d'un Océan Austral encore méconnu. Après 3 années de thèse, le nombre de questions sur ces prédateurs, leurs proies et leur environnement demeure plus important que le nombre de réponses que nous avons pu apporter. Il est toutefois enthousiasmant de savoir la relève assurée : l'inscription de ce travail de thèse dans le cadre d'un projet de grande ampleur assure en effet une continuité extrêmement prometteuse de ces travaux. Rendez-vous donc dans quelques mois ou années pour suivre les avancées de "nos" éléphants de mer et de l'intérêt qu'ils suscitent chez les chercheurs de multiples disciplines.

---



---

## TABLE DES FIGURES

---

1.1	Carte hebdomadaire (semaine du 1 <sup>er</sup> novembre 2008) de la concentration en chlorophylle <i>a</i> (bleu foncé, $0\text{mg.m}^{-3}$ , à rouge, $5\text{mg.m}^{-3}$ ). Le blanc correspond aux données manquantes qui ne sont pas mesurées à cause de la couverture nuageuse. . . . .	11
1.2	Échelles temporelles et spatiales des principaux phénomènes océanographiques (schéma adapté de Cotté [2009]). . . . .	14
1.3	Carte du secteur indien de l’Océan Austral, les couleurs indiquent la bathymétrie (en mètres). La position des principaux fronts océaniques (STF, front subtropical sud ; SAF, front subantarctique ; PF, front polaire ; SACCF, front sud du courant circumpolaire Antarctique) considérés dans cette étude sont aussi indiquées. . .	17
1.4	Carte de l’hémisphère sud avec les continents en bleu foncé, la glace de mer en gris et les anomalies de hauteur d’eau en couleurs (plus l’anomalie est positive et plus le point est rouge). On peut ainsi distinguer la zone interfrontale circumpolaire caractérisée par une forte activité mesoéchelle, et donc de fortes anomalies de hauteur d’eau. Au sein de cette zone interfrontale, plusieurs types de structures mesoéchelle sont visibles : des tourbillons formés (structures circulaires), des tourbillons en formation et des structures submesoéchelle comme des filaments. . . . .	18
1.5	Représentation schématique de coupes de tourbillons et des mouvements verticaux associés. Les lignes horizontales continues décrivent les isopycnes ( $\rho_1, \rho_2, \dots$ lignes d’isodensité). Dans le cas du tourbillon cyclonique, les isopycnes forment un dôme central indiquant le processus d’up-welling mis en place (flèche violette). Inversement, pour le tourbillon anti-cyclonique, les isopycnes forment une dépression au coeur du tourbillon qui signe le processus de down-welling (flèche violette). Il est à noter que des situations intermédiaires, avec up-welling en périphérie et down-welling au coeur du tourbillon par exemple, peuvent être obtenues lors de la perte de puissance des tourbillons [McGillicuddy Jr et al., 2007] . . . . .	20

1.6	Schéma de <a href="#">Park et al. [2008]</a> représentant la circulation géostrophique sur et autour du plateau de Kerguelen. Les isobathes 500m, 1000m, 2000m, 3000m et 4000m sont représentées par les fines lignes noires. Le flot principal de l'ACC, le front polaire et le courant du Fawn Trough [ <a href="#">Roquet et al., 2009</a> ] sont représentés. Les fines flèches numérotées représentent les vecteurs courant moyennés sur les 500m premiers mètres de la colonne d'eau (pour plus de détails, voir <a href="#">Park et al. [2008]</a> ). Les limites occidentales des courants de subsurface sont représentées en tirés gras. La carte illustre les liens entre les zones de bloom annuel de chlorophylle-a et les forts courants qui les entourent. . . . .	22
1.7	Octobre 2009, mâle éléphant de mer, "pacha" du harem, femelle et petit d'une dizaine de jours sur la plage de Ratmanoff, Kerguelen. . . . .	23
2.1	Octobre 2009, femelle éléphant de mer équipée sur la plage de Ratmanoff, Kerguelen. . . . .	34
2.2	Octobre 2009, femelle éléphant de mer prête à partir en mer après l'équipement. . . . .	34
2.3	Plongée typique d'un éléphant de mer dans la colonne d'eau. Les points rouge indiquent les points d'inflexion majeurs de la plongée qui seront transmis dans le message de données compressées fourni par la balise Argos. Dans le cas d'un enregistreur TDR, l'ensemble de la série temporelle Profondeur-Temps est collectée, et ce tout le long du trajet en mer. . . . .	36
2.4	(a) Trajets Argos filtrés de 6 femelles éléphants de mer équipées après la reproduction sur l'île de Kerguelen. (b) Trajets GPS des mêmes individus. Deux stratégies différents peuvent être observées : les femelles s'approvisionnent principalement dans la zone interfrontale (latitudes entre 35° et 60°) mais une présente une stratégie Antarctique (trajet en jaune). Le trajet de la femelle équipée en octobre 2008 est présenté en rouge, tous les autres individus ont été équipés en octobre 2009. Les surfaces grises correspondent aux zones où la bathymétrie est en dessous de 1000m de profondeur. Les contours de l'île de Kerguelen et de la côte Antarctique sont représentés en blanc. Les lignes pointillées noires symbolisent les fronts [ <a href="#">Orsi et al., 1995</a> ] : front subtropical (SSTF), front sub-Antarctique (SAF), front polaire (PF) et front circum-polaire Antarctique sud (SACCF). . . . .	38
2.5	Localisations de tous les profils de salinité, température et fluorescence enregistrés sur le Plateau de Kerguelen. L'île de Kerguelen est représentée en noire. Les isobathes de 800, 900 et 1000m de profondeur figurent en lignes noires alors que le tracé du front polaire est indiqué en vert foncé (PF). Les localisations des profils de température et salinité enregistrés sur le plateau figurent en bleu. Les profils de fluorescence sont respectivement représentés par des points rouge pour les profils enregistrés de jour et en vert pour ceux de nuit. Figure de Stéphane Marchand, MNHN. . . . .	41
3.1	Structure du modèle d'observation : $X(t)$ représente la position véritable de l'animal au temps $t$ alors que $Y(t)$ est la position observée contenant l'erreur Argos d'observation (par exemple le vecteur longitude-latitude au temps $t$ ). . . . .	48

3.2	Calcul du first-passage-time (FPT) : le temps de résidence dans un cercle virtuel de rayon $r$ est calculé pour chaque localisation du trajet. Plus ce temps est grand et plus l'animal a intensifié sa recherche dans le cercle. Figure modifiée d'après Pinaud [2005]. . . . .	50
3.3	Processus de détection des plongées de dérive : séries temporelles de (a) la vitesse verticale lissée ("smoothed speed") et de (b) la profondeur ("depth"). Cet exemple montre la détection d'un set de plongées de dérive négative, avec les sections de nage passive en bleu, les phases de surface en vert et les phases de nage active en rouge (a) ou noir (b). . . . .	53
3.4	Exemple d'une plongée de dérive négative (a & b) : séries temporelles de (a) la vitesse verticale lissée ("smoothed speed") et de (b) la profondeur ("depth"). La phase de surface (en vert avec une vitesse verticale proche de 0) est suivie d'une phase de descente (vitesse verticale négative et inférieur à $-0.6m/s$ ). La phase au fond de la plongée est ensuite considérée avec une longue phase de dérive négative (en bleu avec une vitesse verticale entre $-0.6$ et $0m/s$ ). Finalement le phoque revient à la surface à la fin de sa plongée. Une régression linéaire (ligne pointillée grise sur le graphe b) est calculée pendant la phase de dérive. Le coefficient de la pente de la régression correspond au taux de dérive associé à la plongée. . . . .	54
4.1	Pourcentage de similarité, calculé avec l'indice de similarité présenté dans l'Annexe C (1-Levenshtein distance), entre les segmentations des trajets Argos et GPS. Les descripteurs empiriques présentent les plus fortes similarités (plus de 50 %) et les 2 modèles de Markov cachés présentent des similarités proches de 40%. . . . .	65
4.2	Index moyen de similarité (1-Levenshtein distance, cf manuscrit en Annexe C pour la définition de cet index) calculé pour tous les individus (en %) entre l'indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive et les sorties des méthodes d'analyses de trajets sur des trajets Argos (a) et sur des trajets GPS (b). Un lag temporel de 4 jours a été inclus entre les sorties des méthodes d'analyses de trajets et l'indice de succès alimentaire. La taille des flèches est proportionnelle aux écart-types entre individus. . . . .	68

- 4.3 Exemples des résultats des méthodes d'analyse de trajets sur les données GPS d'un individu. Les segmentations sont représentées pour un modèle de Markov caché avec une covariable environnementale (HMM.SLA), la méthode du "first-bottom-time" (FBT), la profondeur maximale de plongée (Max.Depth) et l'indice de succès alimentaire déduit du taux de dérive (Drift). Un lag temporel de 4 jours a été inclus entre les sorties des différentes méthodes et les changements dans le taux de dérive, indicateurs du succès alimentaire. Les zones de foraging extensif, fines lignes noires, correspondent aux zones où l'animal se déplaçait vite et de façon rectiligne. Au contraire les zones de foraging intensif, en points noirs présentent les caractéristiques de la recherche en zone restreinte (forte sinuosité et faible vitesse de déplacement). Les zones avec une bathymétrie au-dessus de 1000m de profondeur, comme le plateau de Kerguelen, sont légèrement grisées. Les isobathes 3000m et 5000m sont également représentées en gris clair. Les contours de l'île de Kerguelen apparaissent en blanc. . . . . 69
- 4.4 (a) Profils profondeur-temps typiques des quatre classes de plongées. (b) Localisations des plongées le long des trajets des animaux, uniquement en zone pélagique. Les points orange correspondent aux plongées actives profondes, jaune aux actives peu profondes, vert clair aux plongées exploratoires et finalement vert foncé aux plongées de dérive. Toutes les classes de plongées apparaissent tout le long des trajets, aussi bien de jour que de nuit. Les zones avec une bathymétrie au-dessus de 1000m de profondeur, comme le plateau de Kerguelen, sont légèrement grisées. Les isobathes 3000m et 5000m sont également représentées en gris clair. Les contours de l'île de Kerguelen apparaissent en blanc. Enfin les différents fronts de la zone interfrontales apparaissent en lignes pointillées : SSTF, front subtropical sud ; SAF, front subantarctique ; PF, front polaire ; SACCF, front sud du courant circumpolaire Antarctique. . . . . 73
- 4.5 Caractéristiques des classes de plongées : plongées de dérive (*drift dives*, vert foncé), plongées exploratoires (*exploratory dives*, vert clair), plongées actives peu profondes (*shallow active dives*, yellow) et plongées actives profondes (*deep active dives*, orange). (a) Variations des résidus du temps passé au fond (bottom time residuals) : les plongées de dérive sont les plus longues alors que les plongées actives profondes présentent des résidus du temps passé au fond qui sont négatifs. (b) Occurrences des classes de plongées : toutes les classes de plongées ont lieu aussi bien de jour que de nuit. . . . . 75
- 4.6 Trajets segmentés de 9 femelles éléphants de mer équipés en Octobre 2009 en post-reproduction (trajets en lignes noires). Les localisations du comportement de recherche intensive (ARS) sont indiquées par les points gris. . . . . 78
- 4.7 (a) et (b) Proportions des classes de plongées en foraging intensif (ARS, N = 11,463 dives) vs. extensif (N = 15,081 dives). La combinaison des plongées actives profondes et peu profondes est plus importante en foraging intensif qu'en extensif. . . . . 79

- 4.8 Pour tous les individus, gain de masse présenté en fonction du (a) : changement de taux dérive sur l'ensemble du trajet, et taux de dérive final et (b) : pourcentage du temps passé en foraging intensif et proportion de plongées actives réalisée en foraging intensif. Les lignes correspondent aux regressions linéaires significatives entre les variables. . . . . 81
- 5.1 Schéma récapitulatif des résultats obtenus au cours de cette première étude. Les corrélations significatives obtenues entre l'environnement et le comportement de plongée des animaux permettent de caractériser les conditions environnementales où les animaux intensifient leur comportement de recherche alimentaire. 86
- 5.2 Portion de trajet de 12h localisée dans une zone d'ARS. L'intensité du fond de figure en gris indique l'intensité lumineuse en surface : les 12h de cette portion de trajet englobent donc la fin de nuit et le début de journée. La segmentation par le modèle de Markov caché permet de mettre en évidence deux modes comportementaux distincts : un mode de foraging vertical-intensif et un mode de foraging vertical-extensif. Pendant le foraging vertical-intensif, l'animal explore le fond de ses plongées en diminuant sa vitesse verticale et augmentant la sinuosité de son déplacement. Inversement, pendant le mode de foraging vertical-extensif, l'animal se déplace rapidement dans la colonne d'eau. . . . . 89
- 5.3 Portion de trajet de 12h localisée dans une zone d'ARS. La couleur des points correspond à la température de l'eau mesurée *in situ* par la balise (température variant entre 1.4°C, en bleu foncé, et 4°C, en rouge foncé). On peut ainsi différencier les masses d'eau de surface, une masse intermédiaire très froide et une couche de fond autour de 2.5°C. . . . . 90
- 5.4 (a) et (b) détermination des zones de transitions entre les modes comportementaux : de vertical-extensif à vertical-intensif et vice versa. (c) Conditions thermiques quand les transitions comportementales ont lieu : en bleu, les transitions du mode de foraging vertical-extensif au mode vertical-intensif ; et en rouge, les transitions du mode de foraging vertical-intensif au mode de foraging vertical-extensif. Les ellipses représentent les contours de la distribution de 50% des points. . . . . 91

- 5.5 (a) Trajet (en rouge) de la femelle équipée de la balise MK10 numéro 09-78524 fin octobre 2009. Le plateau de Kerguelen est symbolisé par la région grise où la profondeur est inférieure à 1000m. Le contour de l'île de Kerguelen (Ker) est dessiné en blanc et les isobathes de 2000, 3000 et 4000m de profondeur sont dessinées en gris clair. Les lignes vert clair correspondent aux différents front (STF : front subtropical, SAF : front subantarctique, PF : front polaire). Le sens du trajet est indiqué par les flèches pointillées bleues et les deux zones particulièrement exploitées par l'animal sont localisées par les lettres T et P. (b) La carte composite hebdomadaire des anomalies de hauteur d'eau du 10 novembre 2009 est représentée sous le trajet de la femelle 09-78524. On peut ainsi voir que la femelle a passé près de 2 semaines dans un tourbillon cyclonique (anomalies négatives représentées en bleu) dont le zoom est présenté dans la partie c de la figure. (c) Les anomalies de hauteur d'eau de la zone du tourbillon sont représentées avec le trajet de l'animal par dessus en noir. Les flèches blanches indiquent le sens et l'amplitude des courants géostrophiques (carte fournie par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN). (d) Le 3 novembre 2009, les températures de surface de la zone du tourbillon sont représentées avec le trajet quotidien de l'animal en rouge (la flèche indique la direction de l'animal). Les ronds noirs indiquent les filaments de la mesoéchelle pour ce jour là (cartes et analyses réalisées par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN). . . . . 96
- 5.6 Cartes des températures de surface quotidiennes dans la zone d'étude (sélection de journées du 29 octobre au 19 novembre 2009). Les ronds noirs indiquent les filaments de la mesoéchelle reconstruits pour chaque jour (cartes et analyses réalisées par Cédric Cotté, CEBC & LOCEAN). Le trajet quotidien de l'animal est représenté par une flèche rouge. . . . . 97
- 5.7 Dans la zone du tourbillon d'étude, (a) température ( $^{\circ}\text{C}$ ) enregistrée *in situ* le long du trajet de l'animal dans la colonne d'eau. (b) la vitesse verticale ( $m.s^{-1}$ ) et (c) la lumière sont également représentées, indiquant les cycles jour-nuit. Sur tous les graphes, les points rouges localisés au-dessus de la surface correspondent aux plongées de classe active, présentée précédemment. . . . . 98
- 5.8 Carte krigée de la température de l'eau à 500m de profondeur (carte et krigage réalisés par Emily Walker, BioSP, INRA Avignon) où les localisations des plongées et leur classe sont indiquées. Les plongées de classe active profonde sont représentées par des points oranges. Les autres classes, active peu profonde - exploratoire - dérive, sont respectivement représentées par des points de couleur jaune - vert clair - vert foncé. . . . . 99
- 5.9 Représentations en 3 dimensions des champs de températures dans la structure tourbillonnaire. Les cartes krigées de la température de l'eau en surface, à 500m et à 900m de profondeur sont représentées avec un code couleur de 3 à 12 $^{\circ}\text{C}$ . . 101

---

5.10	(a) Série de 4 cartes krigées de températures mesurées du 1er au 5 novembre aux profondeurs 0, 300, 500 et 900m. (b) Série de 4 cartes krigées de températures mesurées du 6 au 11 novembre aux profondeurs 0, 300, 500 et 900m. (c) Série de 4 cartes krigées de températures mesurées du 12 au 17 novembre aux profondeurs 0, 300, 500 et 900m. . . . .	103
8.1	Premiers résultats des études accélérométriques sur 2 semaines de trajet d'une femelle éléphant de mer (28 novembre au 12 décembre 2010, l'animal se dirigeant vers le sud). (a) Distribution dans la colonne d'eau des fortes accélérations (en rouge), dans les 3 axes du mouvements, qui indiquent des tentatives de capture de proies. (b) Localisation le long des 2 semaines de trajet du nombre de tentatives de capture par minute (plus le point est rouge plus ce nombre est important). . . . .	136





---



---

## LISTE DES TABLEAUX

---

2.1	Table de déploiements de 2002 à 2009 inclus : les années, périodes et types de balises sont indiqués ainsi que le nombre de balises de chaque type parmi lesquelles le nombre de femelles équipées et le nombre de celles qui se sont rendues dans la zone Interfrontale (ZIF). Les types de balises CTD et Fluo-CTD correspondent aux balises du SMRU et le type MK10 correspond aux balises de WildLife Computers. Enfin le type Fluo-CTD* indique une association de balise Fluo-CTD à un enregistreur de plongée de type MK9, fourni par WildLife Computers. Ces différents types d'équipements sont décrits dans les paragraphes suivants. . . . .	35
2.2	Caractéristiques des données Argos. . . . .	39
2.3	Caractéristiques des données GPS. . . . .	39
2.4	Description des différentes variables utilisées via l'imagerie satellitaire (1° correspond à environ 100km). Les sources sont les suivantes : (1) <a href="http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/">http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/</a> ; (2) <a href="ftp://ftp.ssmi.com/amsre">ftp://ftp.ssmi.com/amsre</a> ; (3) <a href="http://www.oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi.html">http://www.oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi.html</a> . Par ailleurs, le calcul des anomalies en Chlorophylle est détaillé dans l'Annexe A. . . . .	42
3.1	Table des précisions des classes de localisations Argos. La précision (p) est estimée en Latitude & Longitude. . . . .	46
4.1	Lags temporels de métabolisation estimés pour toutes les méthodes d'analyse de trajet de l'étude appliquées sur les trajets Argos et GPS. Les écart-types entre individus sont indiqués pour chaque méthode. Les écart-types entre méthodes sont indiqués pour les moyennes totales. . . . .	66
4.2	Caractéristiques des classes de plongées. Toutes les différences, entre les classes, sont significatives ( $p < 0.001$ ). "Bott.Time" est l'abréviation du temps passé au fond et "Res.Bott.Time" celle des résidus du temps passé au fond. "Max.Depth" correspond à la profondeur maximale de plongée. "Asc.Speed" et "Des.Speed" sont les abréviations respectives de vitesse de remontée et vitesse de descente. Finalement, "Horiz.Dist" correspond à la distance horizontale parcourue par l'animal pendant sa plongée, estimée à partir des données de tracking réinterpolées. . . . .	74
6.1	Synthèse des résultats obtenus au cours de la thèse. . . . .	108



---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Argos. *User's Manual*. CLS, Toulouse, 1996. 10
- A. Atkinson, V. Siegel, E. Pakhomov, and P. Rothery. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the southern ocean. *Nature*, 432 :100–103, 2004. 8
- D. Austin, W.D. Bowen, J.I. McMillan, and D.J. Boness. Stomach temperature telemetry reveals temporal patterns of foraging success in a free-ranging marine mammal. *Journal of Animal Ecology*, 75 :408–420, 2006. 7
- M. Authier, K. Delord, and C. Guinet. Population trends of female elephant seals breeding on the courbet peninsula, iles kerguelen. *Polar Biology*, 34 :319–328, 2011. 24
- M. Authier, A-C. Dragon, P. Richard, Y. Cherel, and C. Guinet. O' mother where wert thou ? maternal strategies in the southern elephant seal : a stable isotope investigation. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, submitted. 128
- F. Bailleul, J.B. Charrassin, R. Ezraty, F. Girard-Ardhuin, C.R. McMahon, I.C. Field, and C. Guinet. Southern elephant seals from kerguelen islands confronted by antarctic sea ice. changes in movements and in diving behaviour. *Deep-Sea Research, Part II*, 54 :343–355, 2007a. 24, 25, 126, 129
- F. Bailleul, J.B. Charrassin, P. Monestiez, F. Roquet, M. Biuw, and C. Guinet. Successful foraging zones of southern elephant seals from kerguelen islands in relation to oceanographic conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362 :2169–2181, 2007b. 7, 26, 53, 118, 128
- F. Bailleul, D. Pinaud, M. Hindell, J.B. Charrassin, and C. Guinet. Assessment of scale-dependent foraging behaviour in southern elephant seals incorporating the vertical dimension : a development of the first passage time method. *Journal of Animal Ecology*, 77 : 948–957, 2008. 7, 49, 111, 115, 118, 119, 121
- F. Bailleul, M. Authier, S. Ducatez, F. Roquet, J-B. Charrassin, Y. Cherel, and C. Guinet. Looking at the unseen : combining bio-logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological niche of a deep-diving predator. *Ecography*, 33(4) :709–719, 2010a. 24, 26, 129

- F. Bailleul, C. Cotté, and C. Guinet. Mesoscale eddies as foraging areas of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series*, 408 :251–264, 2010b. 119, 124, 127, 128, 139
- A. Bakun. *Patterns in the Ocean : Ocean processes and marine population dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA. in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico, 1996. 124
- A. Bakun. 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, 2006. 19, 86, 102, 124, 126
- C.J. Banks. The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. *British Journal of Animal Behaviour*, 222 :1203–1210, 1957. 6, 48, 111
- C. Barbraud and H. Weimerskirch. Emperor penguins and climate change. *Nature*, 411 :183–186, 2001. 12
- F. Barraquand and S. Benhamou. Animal movements in heterogeneous landscapes : identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89 (12) :3336–3348, 2008. 64, 112
- J. A. Beecham and Farnsworth K. D. Animal foraging from an individual perspective : an object oriented model. *Ecological Modelling*, 113 :141–156, 1998. 5
- M.J. Behrenfeld and P.G. Falkowski. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, 42 :1–20, 1997. 135
- S. Benhamou. Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, 159 :67–81, 1992. 112, 115
- S. Benhamou and P. Bovet. How animals use their environment : a new look at kinesis. *Animal Behaviour*, 38 :375–383, 1989. 7
- A. Berta, J. Sumich, and K. Kovacs. *Marine Mammals Evolutionary Biology (2nd ed.)*. Academic Press, Elsevier, 2006. 119
- M. Biuw, B.J. McConnell, C.J.A. Bradshaw, H.R. Burton, and M.A. Fedak. Blubber and buoyancy : monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology*, 206 :3405–3423, 2003. 25, 26, 52, 53, 77, 120
- M. Biuw, L. Boehme, C. Guinet, M. Hindell, D. Costa, J.B. Charrassin, F. Roquet, F. Bailleul, M. Meredith, S. Thorpe, Y. Tremblay, B. McDonald, Y.H. Park, S.R. Rintoul, N. Bindoff, M. Goebel, D. Crocker, P. Lovell, J. Nicholson, F. Monks, and M.A. Fedak. Variations in behaviour and condition of a southern ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 :13705–13710, 2007. 24, 25, 26, 127, 129

- S. Blain, G. Sarthou, and P. Laan. Distribution of dissolved iron during the natural iron fertilization experiment keops (kerguelen plateau, southern ocean). *Deep-Sea Research, Part I*, 55 : 559–565, 2008. 21
- B.A. Block, H. Dewar, S.B. Blackwell, T. Williams, E. Prince, A.M. Boustany, C. Farwell, D.J. Fudge, and A. Seitz. Migratory movements depth preferences and thermal biology of atlantic bluefin tuna. *Science*, 293 :1310–1314, 2001. 111
- B.A. Block, I.D. Jonsen, S.J. Jorgensen, A.J. Winship, S.A. Shaffer, and S.J. Bograd. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, in press :doi :10.1038/nature10082, 2011. 48
- C.L. Boggs. Resource allocation : exploring the connections between foraging and life histories. *Functional Ecology*, 6 :508–518, 1992. 8
- H. Bornemann, M. Kreyscher, S. Ramdohr, T. Martin, A. Carlini, L. Sellmann, and J. Plotz. Southern elephant seals movements and antarctic sea ice. *Antarctic Science*, 12 :3–15, 2000. 24
- C.A. Bost, C. Cotté, F. Bailleul, Y. Cherel, J.B. Charrassin, C. Guinet, D.G. Ainley, and H. Weimerskirch. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78 :363–376, 2009. 51, 83, 124
- I.L. Boyd. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology*, 77 :426–434, 1996. 12
- I.L. Boyd and T. Arnbohm. Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal : foraging implications. *Polar Biology*, 2 :259–266, 1991. 7, 126
- C. Bradshaw, M. Hindell, M. Sumner, and K. Michael. Loyalty pays : potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour*, 68 :1349–1360, 2004. 25, 127, 128, 129
- D.R. Brillinger and B.S. Stewart. Elephant seal movements : dive types and their sequences. *Modelling Longitudinal and Spatially Correlated Data. in Lecture Notes in Statistics, New-York, Springer*, 122 :275–288, 1997. 121
- P. J. Brockwell and R. A. Davis. *Time Series and Forecasting Methods*. Second edition. Springer, New York, 1991. 94
- S.P. Brooks and A. Gelman. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics.*, 7 :434–455, 1998. 56
- J.S. Brown. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, competition. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 22 :37–47, 1988. 4
- G. Budillon and S.R. Rintoul. Fronts and upper-ocean thermal variability south of new zealand. *Antarctic Science*, 15 :141–152, 2003. 130

- H. K. Buechner, F.C. Craighead, J.J. Craighead, and Coté. C.E. Satellites for research on free-roaming animals. *BioScience*, 21 :1201–1205, 1971. 111
- C. Campagna, A. Piola, M.R. Marin, M. Lewis, and T. Fernandez. Southern elephant trajectories, fronts and eddies in the brazil/malvinas confluence. *Deep-Sea Research, Part I*, 53 :1907–1924, 2006. 127
- O. Cappé, E. Moulines, and T. Ryden. *Inference in Hidden Markov Models*. New York, Springer, 2005. 8, 50
- A. Cézilly and S. Benhamou. Optimal foraging strategies : a review. *Revue d'Ecologie, la terre et la vie*, 51(1) :43–86, 1996. 5
- E.L. Charnov. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9 :129–136, 1976. 3, 4, 5
- J.B. Charrassin and C.A. Bost. Utilisation of oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 221 :285–297, 2001. 126
- J.B. Charrassin, M. Hindell, S.R. Rintoul, F. Roquet, S. Sokolov, M. Biuw, D. Costa, L. Boehme, P. Lovell, R. Coleman, R. Timmermann, A. Meijers, M. Meredith, Y.H. Park, F. Bailleul, M. Goebel, Y. Tremblay, C.A. Bost, C.R. McMahon, I.C. Field, M.A. Fedak, and C. Guinet. Southern ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 :11634–11639, 2008. 25
- Y. Cherel and H. Weimerskirch. Seabirds as indicators of marine resources : black-browed albatrosses feeding on ommastrephids squids in kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series*, 129 :295–300, 1995. 24
- Y. Cherel, S. Ducatez, P. Fontaine, P. Richard, and C. Guinet. Stable isotopes reveals the trophic position and mesopelagic diet of female southern elephant seals breeding on the kerguelen islands. *Marine Ecology Progress Series*, 370 :239–247, 2008. 24, 25, 125
- D.P. Costa. Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds : implications for lifehistory patterns. *American Zoology*, 31 :11–130, 1991. 125
- D.P. Costa, C.E. Kuhn, M.J. Weise, S.A. Shaffer, and J.P.Y. Arnould. When does physiology limit the foraging behaviour of freely diving mammals ? *International Congress Series*, 1275 :359–366, 2004. 120
- C. Cotté. *Influence de processus mesoéchelle sur la distribution et les mouvements des prédateurs marins supérieurs : le cas des cétacés en Méditerranée Occidentale et des manchots royaux de Crozet*. PhD thesis, Université de la Méditerranée, 2009. 14, 141
- C. Cotté, Y.H. Park, C. Guinet, and C.A. Bost. Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274 :2385–2391, 2007. 16, 127

- N.A.C. Cressie. *Statistics for Spatial Data*. Wiley, New-York, 1993. 100
- D.E. Crocker, B.J. Le Boeuf, and D.P. Costa. Drift diving in female northern elephant seals : implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology*, 75 :27–39, 1997. 26, 53
- J.P. Croxall. Southern ocean environmental changes : effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transaction of Royal Society of London B*, 338 :219–328, 1992. 9
- J.P. Croxall, P.A. Prince, and K. Reid. Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 177 :115–131, 1999. 138
- C. Darwin. *On the origin of species*. Murray, London, 1859. 3
- R.W. Davis, L.A. Fuiman, T.M. Williams, and B.J. Le Boeuf. Three-dimensional movements and swimming activity of a northern elephant seal. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 129 :759–770, 2001. 55, 119, 120
- R.W. Davis, L.A. Fuiman, T.M. Williams, M. Horning, and W. Hagey. Classification of weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations. *Marine Ecology Progress Series*, 264 :109–122, 2003. 121, 134
- G.E.R. Deacon. The hydrology of the southern ocean. *Discovery Report*, 15 :1–24, 1937. 15
- A.P. Dempster, N.M. Laird, and D.B. Rubin. Maximum likelihood from incomplete data via the em algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)*, 39(1) : 1–38, 1977. 48
- M. Dicke and P.A. Burrough. Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal traits. *Physiological entomology*, 13(4) :393–398, 1988. 7
- H.M. Dierssen. Perspectives on empirical approaches for ocean color remote sensing of chlorophyll in a changing climate. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 107(40) :17073–17078, 2010. 136
- A-C. Dragon, P. Monestiez, A. Bar-Hen, and C. Guinet. Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures : Southern elephant seals and mesoscale eddies east of kerguelen islands. *Progress in Oceanography*, 87 :61–71, 2010. 7, 26, 52, 57, 84, 119, 124, 125, 129
- A-C. Dragon, S. Marchand, M. Authier, C. Cotté, S. Blain, and C. Guinet. Insights into the spatio-temporal distribution of productivity in the indian southern ocean provided by satellite observations. *Cybiuim*, in press, 2011. 21, 22
- S. Ducatez, S. Dalloyau, P. Richard, C. Guinet, and Y. Cherel. Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*textitMirounga leonina*) breeding at kerguelen islands. *Marine Biology*, 155 :413–420, 2008. 24, 117, 125



- J.M. Durant, D. Hjermmann, T. Anker-Nilssen, G. Beaugrand, A. Mysterud, N. Pettorelli, and N.C. Stenseth. Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters*, 8 :952–958, 2005. 13, 138
- S.A. Eckert, J.E. Moore, D.C. Dunn, R. Sagarminaga van Buiten, K.L. Eckert, and P.N. Halpin. Modelling loggerhead turtle movement in the mediterranean : Importance of body size and oceanography. *Ecological Applications*, 18(2) :290–308, 2008. 116
- B. Efron and R. Tibshirani. *An introduction to the bootstrap. Monographs on Statistics and Applied Probability*. Chapman and Hall, New York, 1993. 52, 57, 83
- P. Fauchald. Foraging in a hierarchical patch system. *The American Naturalist*, 153 :603–613, 1999. 5, 12, 13, 70, 115, 116
- P. Fauchald and T. Tveraa. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology*, 84 :282–288, 2003. 6, 7, 12, 49, 70
- P. Fauchald, K.E. Erikstad, and H. Skarsfjord. Scale-dependent predator-prey interactions : the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology*, 81 :773–783, 2000. 5, 12
- M. Fedak, P. Lovell, and S. Grant. Two approaches to compressing and interpreting time-depth information and satellite-linked data recorders as collected by tdr. *Marine Mammal Science*, 17(1) :94–110, 2001. 118
- A. Ferran and A.F.G. Dixon. Foraging behaviour of ladybird larvae (coleoptera : Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 90 :383–402, 1993. 116
- I. Field, C. Bradshaw, H. Burton, and M. Hindell. Differential resource allocation strategies in juvenile elephant seals in the highly seasonal southern ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 331 :281–290, 2007a. 127
- I. Field, C. Bradshaw, J. van den Hoff, H. Burton, and M. Hindell. Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. *Marine Biology*, 150 :1441–1452, 2007b. 127
- I.C. Field, C.J.A. Bradshaw, C.R. McMahon, J. Harrington, and H.R. Burton. Effects of age, size and conditions of elephant seals *Mirounga leonina* on their intravenous anesthesia with tiletamine and zolazepam. *The Veterinary Record*, 151 :235–240, 2002. 33
- I.C. Field, C.J.A. Bradshaw, H. Burton, and M. Hindell. Seasonal use of oceanographic and fisheries management zones by juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from macquarie island. *Polar Biology*, 27 :432–440, 2004. 25, 127
- G. Flierl and D. McGillicuddy. Mesoscale and submesoscale physical-biological interactions. In : Robinson, A., McCarthy, J., Rothschild, B. (Eds.), *The Sea*, 12 :113–185, 2002. 21, 85, 125
- E. W. Forgy. Cluster analysis of multivariate data : efficiency vs interpretability of classifications. *Biometrics*, 21 :768–769, 1965. 55

- S.L. Fowler, D.P. Costa, J.P.Y. Arnould, N.J. Gales, and C.E. Kuhn. Ontogeny of diving behaviour in the australian sea lion : trials of adolescence in a late bloomer. *Journal of Animal Ecology*, 75 :358–367, 2006. 7
- J.L. Frair, J. Fieberg, M. Hebblewhite, F. Cagnacci, N.J. DeCesare, and L. Pedrotti. Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using gps telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365 :2187–2200, 2010. 116
- H. Fritz, S. Said, and H. Weimerskirch. Evidence for scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in long range foraging animals. *Proceedings of the Royal Society, London (B)*, 270 :1143–1148, 2003. 12, 115, 116
- S. Frontier and D. Pichod Viale. Ecosystemes : structure, fonctionnement, evolution. Technical report, INRA, 1998. 123
- R.W. Furness and J.J.D. Greenwood. *Birds as Monitors of environmental change*. Chapman & Hall (eds), London, 1993. 9
- P. Gaspar, J.Y. Georges, S. Fossette, A. Lenoble, S. Ferraroli, and Y. Le Maho. Marine animal behaviour : neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273 :2697–2702, 2006. 46
- W.R. Gilks, S. Richardson, and D.J. Spiegelhalter. *Markov Chain Monte Carlo in Practice*. Chapman & Hall, 1996. 48
- A.E. Gill. *Atmosphere-ocean dynamics*. Academic Press, New York, 1982. 43
- J. Gould, D. Roemmich, S. Wijffels, H. Freeland, M. Ignaszewsky, X. Jianping, S. Pouliquen, Y. Desaubies, U. Sens, K. Radhakrishnan, K. Takeuchi, K. Kim, M. Danchenkov, P. Sutton, B. King, B. Owens, and S. Riser. Argo profiling floats bring new era of in situ ocean observations. *Eos*, 85(19) :179–191, 2004. 137
- C. Guinet, P. Jouventin, and H. Weimerskirch. Population changes, movements of southern elephant seals on crozet and kerguelen archipelago in the last decades. *Polar Biology*, 12 : 349–356, 1992. 24
- C. Guinet, P. Jouventin, and H. Weimerskirch. Recent population change of the southern elephant seal at iles crozet and iles kerguelen : the end of the decrease ? *Antarctic Science*, 11 : 193–197, 1999. 24
- C. Guinet, L. Dubroca, M.A. Lea, S. Goldsworthy, Y. Cherel, G. Duhamel, F. Bonadonna, and J.P. Donnay. 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, 2001. 12, 123
- K.C. Hamer, E.M. Humphreys, S. Garthe, J. Hennicke, G. Peters, D. Gremillet, R.A. Phillips, M.P. Harris, and S. Wanless. 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, 2007. 13

- R.G. Harcourt, M.A. Hindell, D.G. Bell, and J.R. Waas. Three-dimensional dive profiles of free-ranging weddell seals. *Polar Biology*, 23 :479–487, 2000. 121
- S. Harris, G. McLaren, M. Morris, P. A. Morris, and D. Yalden. Mass/abundance relationships as a quantified basis for establishing mammalian conservation priorities. In *Ent-wistle, A. & Dunstone, N., editors. (Eds). Priorities for the conservation of mammalian diversity. Cambridge University Press. Cambridge*, pages 101–139, 2000. 10
- M.P. Hassell and T.R.E Southwood. Foraging strategies of insects. *Annual Review in Ecological Systems*, 9 :75–98, 1978. 128
- J.L. Hassrick, D.E. Crocker, R.L. Zeno, S.B. Blackwell, D.P. Costa, and B.J. LeBoeuf. Swimming speed and foraging strategies of northern elephant seals. *Deep-Sea Research, Part II*, 54 :369–383, 2007. 118
- L.R. Haury, J.A. McGowan, and P.H. Wiebe. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. eds *Steele, J.H., Pattern in plankton communities, Plenum Press, New York*, pages 227–327, 1978. 12
- M. Hindell, D. Slip, and H. Burton. The diving behaviour of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (pinnipedia : Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, 39 : 595–619, 1991. 37, 117, 118, 119, 121
- M. Hindell, B. McConnell, M. Fedak, D. Slip, H. Burton, P. Reijnders, and C. McMahon. Environmental and physiological determinant of successful foraging by naive southern elephant seal pups during their first trip to sea. *Canadian Journal of Zoology*, 77 :1807–1821, 1999. 127
- G.L. Hunt. Occurrence of polar seabirds at sea in relation to prey concentrations and oceanographic factors. *Polar Research*, 10 :553–559, 1991. 10
- G.L. Hunt, F. Mehlum, R.W. Russell, D. Irons, M.B. Decker, and P.H. Becker. Physical processes, prey abundance and the foraging ecology of seabirds. in *Adams, N.J, and R.H. Slotow editors. BirdLife South Africa, Johannesburg*, pages 2040–2056, 1999. 9, 12, 13, 115, 130
- D.B. Iron. Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology*, 79 :647–655, 1998. 130
- G. Jacques. Flux de carbone en milieu pélagique de méditerranée occidentale lors de la floraison printanière. *Oceanologica Acta*, pages 143–148, 1988. 123, 138
- N. Jaquet and H. Whitehead. Scale dependent correlation of sperm whale distribution with environmental features and productivity in the south pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 153 :1–9, 1996. 123, 138
- N. Jaquet, H. Whitehead, and M. Lewis. Coherence between 19th century sperm whale distributions and satellite-derived pigments in the tropical pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 145 :1–10, 1996. 13

- C.J. Johnson, K.L. Parker, and D.C. Heard. Foraging across a variable landscape : behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia*, 127 :590–602, 2001. 116
- F.C. Jonker and M.N. Bester. Seasonal movements and foraging areas of adult southern female elephant seals, *Mirounga leonina*, from marion island. *Antarctic Science*, 10 :21–30, 1998. 24
- I.D. Jonsen, R.A. Myers, and M.C. James. Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state–space model. *Marine Ecology Progress Series*, 337 :255–264, 2007. 6, 50, 111, 114, 134
- M.J. Kaiser, M.J. Attrill, S. Jennings, D.N. Thomas, D.K.A. Barnes, A.S. Brierley, N.V.C. Polunin, D.G. Raffaelli, and P.J. Williams. *Marine Ecology. Processes, Systems, and Impacts*. Oxford, University Press, 2005. 18
- P. Kareiva and G. Odell. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use area–restricted search. *The American Naturalist*, 130 :233–270, 1987. 112, 115
- J.R. King. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In *Paynter, R.A. (eds) Avian Energetics, Cambridge*, pages 1–85, 1974. 4
- O. Klatt, O. Boebel, and E. Fahrbach. A profiling float's sense of ice. *Journal of Atmospheric and Oceanographic Technics*, 24 :1301–1308, 2007. 137
- P. Knoppien and J. Reddingius. Predators with two modes of searching : a mathematical model. *Journal of Theoretical Biology*, 114 :273–301, 1985. 6, 49
- G. Knox. *The Biology of the Southern Ocean*. University Press, Cambridge, 2006. 128
- N.B. Kotliar and J.A. Wiens. Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59 :253–260, 1990. 5
- J.R. Krebs and N.B. Davies. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1993. 5
- D. Lack. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford, 1954. 4
- R.M. Laws. The ecology of the southern ocean. *American Scientist*, 73 :26–40, 1985. 15
- B.J. Le Boeuf. Variation in diving pattern of northern elephant seals with age, mass, sex, and reproductive condition. In : *Le Boeuf, B.J. & Laws, R.M. (Eds.), Elephant Seals : Population Ecology, Behaviour, and Physiology. University of California Press, Berkeley*, pages 237–252, 1994. 7
- C. Le Quéré, C. Rodenbeck, E. Buitenhuis, T. Conway, R. Langenfelds, A. Gomez, C. Labuschagne, M. Ramonet, T. Nakazawa, N. Metzl, N. Gillett, and M. Heimann. Saturation of the southern ocean co2 sink due to recent climate change. *Science*, 316 :1735–1737, 2007. 138

- B.J. LeBoeuf, D. Costa, A.C. Huntley, and S.D. Feldcamp. Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, 66 :446–458, 1988. 118
- B.J. LeBoeuf, D. Crocker, D. Costa, S. Blackwell, P. Webb, and D. Houser. Foraging ecology of northern elephant seal. *Ecological Monographs*, 70(3) :353–382, 2000. 115
- D. Lefevre, C. Guigne, and I. Obernosterer. The metabolic balance at two contrasting sites in the southern ocean : the iron fertilized kerguelen area and hnlc waters. *Deep–Sea Research, Part II*, 55(5–7) :766–776, 2008. 21
- S.A. Levin. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73 :1943–1967, 1992. 5, 12, 13
- M. Lévy. *Modélisation des processus biogéochimiques en Méditerranée Nord- occidentale. Cycle saisonnier et Variabilité mesoéchelle*. PhD thesis, university Paris VI, 1996. 123, 138
- M. Levy. The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. *Lecture Notes in Physics. Transport in Geophysical Flow : Ten years after. J.B. Weiss & A. Provenzale (Eds), Springer*, pp.744 :219–261, 1999. 19
- M. Lévy, P. Klein, and A.M. Tréguier. Impacts of submesoscale physics on phytoplankton production and subduction. *Journal of Marine Research*, 59(4) :535–565, 2001. 19
- N. Liebsch, R.P. Wilson, H. Bornemann, D. Adelung, and J. Plotz. Mouthing off about fish capture : Jaw movement in pinnipeds reveals the real secrets of ingestion. *Deep–Sea Research, Part II*, 54 :256–269, 2007. 121
- V. Loeb, V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece, and S. Trivelpiece. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the antarctic food web. *Nature*, 387 : 897–900, 1997. 138
- J.N. Lythgoe and H.J.A. Dartnall. A deep sea “rhodopsin” in a mammal. *Nature*, 227 :955–956, 1970. 139
- R.H. MacArthur and E.R. Pianka. On the optimal use of a patchy environment. *the american naturalist*, 100 :603–609, 1966. 4
- M. Mangel and C. Clark. *Dynamic modeling in behavioural ecology*. Princeton University Press, 1989. 134
- B.J. McConnell and M.A. Fedak. Movements of southern elephant seals. *Canadian Journal of Zoology*, 74 :1485–1496, 1996. 24
- B.J. McConnell, C. Chambers, and M.A. Fedak. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the southern ocean. *Antarctic Science*, 4 : 393–398, 1992. 24, 25, 47

- D.J. McGillicuddy Jr, A.R. Robinson, D.A. Spiegel, H.W. Jannasch, R. Jonhson, T.D. Dickey, J. McNeil, A.F. Michaels, and A.H. Knap. Influence of mesoscale eddies on new production in the sargasso sea. *Nature*, 394 :263, 1998. [18](#), [19](#)
- D.J. McGillicuddy Jr, L.A. Anderson, N.R. Bates, T. Bibby, K.O. Buesseler, C.A. Carlson, S.D. Cabell, C. Ewart, P.G. Falkowski, S.A. Goldthwait, D.A. Hansell, W.J. Jenkins, R. Johnson, V.K. Kosnyrev, J.R. Ledwell, Q.P. Li, D.A. Siegel, and D.K. Steinberg. Eddy-wind interaction stimulate extraordinary mid-ocean plankton bloom. *Science*, 316 :1021–1025, 2007. [20](#), [141](#)
- C. McMahon and H. Burton. Climate change and seal survival : evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272 :923–928, 2005. [128](#)
- C.R. McMahon, H.R. Burton, S. McLean, D.J. Slip, and M.N. Bester. Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *The Veterinary Record*, 146 :251–254, 2000. [33](#)
- M. Meredith and A. Hogg. Circumpolar response of southern ocean eddy activity to changes in the southern annular mode. *Geophysical Research Letters*, 33 :16–20, 2006. [138](#)
- P.J.O. Miller, M.P. Johnson, and P.L. Tyack. Sperm whale behaviour indicates the use of echolocation click buzzes ‘creaks’ in prey capture. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271 :2239–2247, 2004. [7](#)
- M. Mongin, E. Molina, and T.W. Trull. Seasonality and scale of the kerguelen plateau phytoplankton bloom : A remote sensing and modeling analysis of the influence of natural iron fertilization in the southern ocean. *Deep-Sea Research, Part II*, 55(5–7) :880–892, 2008. [21](#)
- J. Moore and M. Abbott. Phytoplankton chlorophyll distribution and primary production in the southern ocean. *Journal of Geophysical Research*, 105(c12) :709–722, 2000. [21](#)
- J.M. Morales, D.T. Haydon, J. Frair, K.E. Holsinger, and J.M. Fryxell. Extracting more out of relocation data : building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85 : 2436–2445, 2004. [8](#), [50](#), [114](#), [134](#)
- R.A. Morgan, J.S. Brown, and J.M. Thorson. The effect of spatial scale on the functional response of fox squirrels. *Ecology*, 78(4) :1087–1097, 1997. [116](#)
- R. Morrow, F. Birol, D. Griffin, and J. Sudre. Divergent pathways of cyclonic and anti-cyclonic ocean eddies. *Geophysical Research Letter*, 31 :L24311, 2004. [19](#)
- T. Mueller and W.F. Fagan. Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviour to population distributions. *Oikos*, 117 :654–664, 2008. [7](#)
- S. Nicol, T. Pauly, N. Bindoff, S. Wright, D. Thiele, G. Hosie, P. Strutton, and E. Woehler. Ocean circulation off east antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature*, 406 :504–507, 2000. [138](#)

- G.H. Orians and N.E. Pearson. On the theory of central place foraging. *Analysis of Ecological System*, eds D.J. Horn, E.T. Stairs & R.D. Mitchell, Columbus, pages 155–177, 1979. 4
- G.H. Orians and J.F. Wittenberger. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist*, 137 :829–849, 1991. 70
- A. Orsi, T. Whitworth III, and J.W. Nowlin. On the meridional extent and fronts of the antarctic circumpolar current. *Deep–Sea Research, Part I*, 42(5) :641–673, 1995. 15, 16, 38, 142
- H.Y. Park, L. Gamberoni, and E. Charriaud. Frontal structures, water masses and circulation in the crozet basin. *Journal of Geophysical Research*, 98 :12361–12385, 1993. 16
- H.Y. Park, E. Charriaud, and M. Fieux. Thermohaline structure of the antarctic surface water/wintre water in the indian sector of the southern ocean. *Journal of Marine Systems*, 17 : 51–23, 1998. 16, 126
- R.T Park, H.Y. Pollard, J.F. Read, and V. Leboucher. A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the crozet basin during the antares-4 cruise. *Deep–Sea Research, Part II*, 49 : 1823–1842, 2002. 43, 98, 126
- Y.H. Park, F. Roquet, I. Durand, and J.L. Fuda. Large scale circulation over and around the northern kerguelen plateau. *Deep–Sea Research, Part II*, 55(5–7) :566–581, 2008. 21, 22, 142
- G. Parker and R. Stuart. Animal behaviour as a strategy optimizer : evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *The American Naturalist*, 110(976) : 1055, 1976. 6, 111
- T. A. Patterson, L. Thomas, C. Wilcox, O. Ovaskainen, and J. Matthiopoulos. State–space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23 :87–94, 2008. 8, 47, 50, 114, 134
- D. Pinaud. *Relations entre les variations spatio-temporelles de l’environnement et les processus d’acquisition et d’allocation des ressources chez les procellariiformes*. PhD thesis, Université Louis Pasteur-Strasbourg, 2005. 13, 50, 113, 143
- D. Pinaud. Quantifying search effort of moving animals at several spatial scales using first-passage time analysis : effect of the structure of environment and tracking systems. *Journal of Applied Ecology*, 45 :91–99, 2008. 115
- D. Pinaud and H. Weimerskirch. Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*, 74 :852–863, 2005. 12, 13
- S. Pond and G.L. Pickard. *Intriductiry dynamical oceanography*. Pergamon Press, Oxford, 1978. 43
- G.H. Pyke. Optimal foraging theory : a critical review. *Annual reviews in ecology and systematics*, 15 :523–575, 1984. 4

- B. Quéguiner and M. Brzezinsky. Biogenic silica production rates and particulate organic matter distribution in the atlantic sector of the southern ocean, during austral spring 1992. *Deep-Sea Research, Part II*, 49) :1765–1786, 2002. 136
- K. Reid and J.P. Croxall. 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, 2001. 9
- W.W. Reynolds and M.E. Casterlin. Behavioural thermoregulation and the “final preferendum” paradigm. *American Zoologist*, 19 :211–224, 1979. 126
- M.E. Ritchie. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environment. *Evolutionary Ecology*, 12 :309–330, 1998. 116
- P. W. Robinson, Y. Tremblay, D. E. Crocker, M. A. Kappes, C. E. Kuhn, S. A. Shaffer, S. E. Simmons, and D. P. Costa. A comparison of indirect measures of feeding behaviour based on argos tracking data. *Deep-Sea Research, Part II*, 54 :356–368, 2007. 115
- F. Roquet, Y.H. Park, J.B. Charrassin, F. Bailleul, and C. Guinet. Observations of the fawn trough current over the kerguelen plateau from instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems*, 78 :377–393, 2009. 21, 22, 142
- D.A.S. Rosen, A.J. Winship, and L.A. Hoopes. Thermal and digestive constraints to foraging behaviour in marine mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362 : 2151–2168, 2007. 66, 113
- D.A. Roshier and J.R.W. Reid. On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, 26 : 539–544, 2003. 4
- S. Sathyendranath and T. Platt. Remote sensing of ocean chlorophyll : consequence of nonuniform pigment profile. *Science*, 314(5804) :1419–1423, 2006. 135, 136
- R. S. Schick, S.R. Loarie, F. Colchero, B.D. Best, A. Boustany, D.A. Conde, P.N. Halpin, L.N. Joppa, C.M. McClellan, and J.S. Clark. Understanding movement data and movement processes : current and emerging directions. *Ecology Letters*, 11 :1338–1350, 2008. 8, 49, 50, 112
- F. Schmitt and L. Seuront. Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A*, 301 : 375–396, 2001. 7
- T.W. Schoener. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *the American Naturalist*, 114 :902–914, 1979. 5
- J.F. Schreer and J.W. Testa. Classification of weddell seal diving behavior. *Marine Mammal Science*, 12 :227–250, 1996. 118
- J.F. Schreer, K.M. Kovacs, and R.J. O’Hara Hines. Comparative diving patterns of pinnipeds and seabirds. *Ecological Monographs*, 71(1) :137–162, 2001. 118, 119



- R.W. Schreiber and E.A. Schreiber. Central pacific seabirds and the el nino southern oscillation : 1982 to 1983 perspectives. *Science*, 225 :713–716, 1984. 12
- D.J. Slip. The diet of southern elephant seals *Mirounga leonina* from heard island. *Canadian Journal of Zoology*, 73 :1519–1528, 1995. 25, 126
- D.J. Slip and H.R. Burton. Population status and seasonal haulout patterns of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at heard island. *Antarctic Science*, 11 :38–47, 1999. 24
- J.N.M. Smith. The food searching behaviour of two european thrushes. i : Description and analyses of the search paths. *Behavior*, 48 :276–302, 1974a. 6, 48, 111
- J.N.M. Smith. The food searching behaviour of two european thrushes. ii : The adaptiveness of the search patterns. *Behavior*, 49 :1–61, 1974b. 6, 48, 111
- D.J. Spiegelhalter, A. Thomas, and N.G. Best. *WinBUGS Version 1.2 User Manual*. Cambridge : MRC Biostatistics Unit, 1999. 48, 51, 56, 58
- D. Stammer and C. Wunsch. Temporal changes in eddy energy of the oceans. *Deep–Sea Research, Part II*, 46 :77–108, 1999. 140
- S.C. Stearns. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, 1992. 3, 4
- N.C. Stenseth, A. Mysterud, G. Ottersen, J.W. Hurrell, K.S. Chan, and M. Lima. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297 :1292–1296, 2002. 5, 15
- D.W. Stephens and J.R. Krebs. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, 1986. 3, 4
- V.H. Strass. Studies of mesoscale physical-chemical-biological interactions in the antarctic circumpolar current. *CIESM Workshop Monographs*, 27 :91–96, 2005. 133
- V.H. Strass, A.C. Naveira Garabato, R.T. Pollard, H.I. Fischer, I. Hense, J.T. Allen, J.F. Read, H. Leach, and V. Smetacek. Mesoscale frontal dynamics : shaping the environment of primary production in the antarctic circumpolar current. *Deep–Sea Research, Part II*, 49 :3735, 2002. 16, 19
- S. Sturtz, U. Ligges, and A. Gelman. R2winbugs : a package for running *WinBUGS* from *R*. *Journal of Statistical Software*, 12(3) :1–16, 2005. 48, 56
- C.W. Sullivan, K.R. Arrigo, C.R. McClain, J.C. Comiso, and J. Firestone. Distributions of phytoplankton blooms in the southern ocean. *Science*, 262(5141) :1832–1837, 1993. 21
- W.J. Sydeman, R.D. Brodeur, C.B. Grimes, A.S. Bychkov, and S.M. McKinnell. Marine habitat “hotspots” and their use by migratory species and top predators in the north pacific ocean : introduction. *Deep–Sea Research, Part II*, 53 :247–249, 2006. 13
- P. Tchernia. *Océanographie régionale : Description physique des océans et des mers*. Ecole Supérieure des Techniques Avancées, 1978. 15

- E. Tew Kai, V. Rossi, J. Sudre, H. Weimerskirch, C. Lopez, E. Hernandez-Garcia, F. Marsac, and V. Garçon. Top marine predators track lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academic Society*, 106 :8245–8250, 2009. 139
- R Development Core Team. *R : a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2009. URL <http://www.R-project.org>. ISBN3–900051–07–0. 48, 56, 58
- M. Thums, C. J. Bradshaw, and M. A. Hindell. Tracking changes in relative body composition of southern elephant seals using swim speed data. *Marine Ecology Progress Series*, 370 : 249–261, 2008. 66, 113, 118, 121
- M. Thums, C. J. Bradshaw, and Hindell. M. A. In-situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology*, in press, 2011. 115, 117
- Y. Tremblay, A. J. Roberts, and D. P. Costa. Fractal landscape method : an alternative approach to measuring area-restricted searching behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 210 : 935–945, 2007. 6, 7
- P. Turchin. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology*, 72 :1253–1266, 1991. 8
- P. Turchin. *Quantitative analysis of movement : Measureing and modelling population redistribution in animals and plants*. Sinauer Associate, Sunderland, Massachusetts, USA, 1998. 6, 7
- F. Urbano, F. Cagnacci, C. Calenge, H. Dettki, A. Cameron, and M. Neteler. Wildlife tracking data management : a new vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365 : 2177–2185, 2010. 116
- J. Vacquie-Garcia, A-C. Dragon, F. Royer, and C. Guinet. Bioluminescence influence on southern elephant seals’ foraging behaviour at great depth. *Plos One*, in preparation. 139
- P. Van Beek, M. Bourquin, J.L. Reyss, M. Souhault, M.A. Charette, and C. Jeandel. Radium isotopes to investigate the water mass pathways on the kerguelen plateau (southern ocean). *Deep–Sea Research, Part II*, 55(5–7) :622–637, 2008. 21
- J.A. Van Franeker, N.W. Van Den Brink, U.V. Bathmann, R.T. Pollard, H.J.W. De Baar, and W.J. Wolff. Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila sp.*), to small-scale processes in the antarctic polar front. *Deep–Sea Research, Part II*, 59 :3931–3950, 2002. 13
- ME. Vinogradov. *Ecosystems of equatorial upwellings*. Ed : Longhurst AR - Analysis of marine ecosystems. Academic Press, London, 1981. 123, 138
- G.M. Viswanathan, V. Afanasyev, S.V. Buldyrev, E.J. Murphy, P.A. Prince, and H.E. Stanley. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature*, 381 :413–415, 1996. 7

- M. Viviant, A.W. Trites, D.A.S. Rosen, P. Monestiez, and C. Guinet. Prey capture attempts can be detected in steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*, 33 :713–719, 2010. 134
- G.R. Walther, E. Post, and P. et al. Convey. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416 :389–395, 2002. 8
- P.M. Webb, D.E. Crocker, S.B. Blackwell, D.P. Costa, and B.J. Le Boeuf. Effects of buoyancy on the diving behavior of northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology*, 201 :2349–2358, 1998. 25
- H. Weimerskirch. Are seabirds foraging for unpredictable resources ? *Deep–Sea Research, Part II*, 54 :211–223, 2007. 13
- H. Weimerskirch and P. Jouventin. Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature*, 343 :746–748, 1990. 10
- H. Weimerskirch, R.P. Wilson, C. Guinet, and M. Koudil. Use of seabirds to monitor sea-surface temperatures and to validate satellite remote-sensing measurements in the southern ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 126 :299–303, 1995. 24
- H. Weimerskirch, F. Bonadonna, F. Bailleul, G. Mabile, G. Dell’Omo, and H. P. Lipp. Gps tracking of foraging albatrosses. *Science*, 295 :1259, 2002. 10
- H. Weimerskirch, P. Inchausti, C. Guinet, and C. Barbraud. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the southern ocean. *Antarctic Science*, 15 :249–256, 2003. 8, 9
- H. Weimerskirch, D. Pinaud, F. Pawlowski, and C-A. Bost. Does prey capture induce area-restricted search ? a fine-scale study using gps in a marine predator, the wandering albatross. *the American Naturalist*, 170 :734–743, 2007. 55
- P. Wheeler, A. Huyer, and J. Fleischbein. Cold halocline, increased nutrients, and higher chlorophyll off oregon in 2002. *Geophysical Research Letters*, 30(15) :8021, 2003. 123, 138
- G.C. White and R.A. Garrott. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, 1990. 111
- E. Widder. Bioluminescence in the ocean : Origines of biological, chemical and ecological diversity. *Science*, 328 :704, 2010. 125
- P.H. Wiebe. Rings of the gulf stream. *Scientific American*, 246 :50–60, 1982. 125
- J.A. Wiens. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3 :385–397, 1989. 5
- T.M. Williams. Intermittent swimming by mammals : A strategy for increasing energetic efficiency during diving. *Integrative Computational Biology*, 41 :166–176, 2001. 115

- 
- T.M. Williams, R.W. Davis, L.A. Fuiman, J. Francis, B.J. Le Boeuf, M. Horning, J. Calambokidis, and D.A. Croll. Sink or swim : Strategies for cost-efficient diving by marine mammals. *Science*, 288 :133–136, 2000. 115



**SIXIÈME PARTIE**

---

**ANNEXES**



- ANNEXE A -

---

---

**INSIGHTS INTO THE SPATIO-TEMPORAL DISTRIBUTION OF  
PRODUCTIVITY IN THE INDIAN SOUTHERN OCEAN PROVIDED BY  
SATELLITE OBSERVATIONS**

---

**Anne-Cécile Dragon, Stéphane Marchand, Matthieu Authier,  
Cédric Cotté, Stéphane Blain, Christophe Guinet**  
*Cybiu*, sous presse



# Insights into the spatio-temporal productivity distribution in the Indian Sector of the Southern Ocean provided by satellite observations

by

Anne-Cécile DRAGON\* (1, 2), Stéphane MARCHAND (3), Matthieu AUTHIER (1),  
Cédric COTTÉ (4), Stéphane BLAIN (5) & Christophe GUINET (1).

**ABSTRACT.** - In the Indian sector of the Southern Ocean, satellite data were used to investigate the spatio-temporal dynamics of phytoplankton bloom in relation to physical oceanographic variations. Three geographical sectors were considered: the interfrontal zone, the Kerguelen Plateau and the Antarctic sector. The Kerguelen Plateau produces a very large phytoplankton bloom due to its relatively shallow depths and strong vertical mixing, that contrast with the surrounding high-nutrient low-chlorophyll (HNLC) waters of the interfrontal zone of the Southern Ocean. Understanding the spatio-temporal dynamics of phytoplankton biomass, as a proxy of primary production, is of fundamental importance since primary production sets a first-order constraint on the energy available to sustain the entire ecosystem. Analyses of high quality ocean color datasets revealed details of the inter-annual, seasonal and spatial dynamics of phytoplankton over the plateau, in the interfrontal zone and in the Antarctic sector. The parts of the plateau north and south of the polar front were found to exhibit different patterns. The plateau surface chlorophyll-a concentration and the productivity conditions available in the western and eastern interfrontal zones were also compared. This approach highlights the spatio-temporal variability of primary production in the Indian sector of the Southern Ocean and introduces a new prospect of investigation regarding the hydrography and biological richness of the Kerguelen Plateau.

**RÉSUMÉ.** - Distribution spatio-temporelle de la productivité à partir de données satellitaires dans le secteur Indien de l'océan Austral.

Des données satellitaires ont permis l'étude du bloom phytoplanctonique du secteur indien de l'océan Austral. La dynamique spatio-temporelle de ce bloom a ainsi pu être mise en relation avec les variations de différentes variables d'océanographie physique. Nous nous sommes particulièrement intéressés à trois aires géographiques : la zone interfrontale, le plateau de Kerguelen et le secteur Antarctique. Contrairement à la zone interfrontale australe caractérisée par des eaux riches en nutriments mais avec de faibles concentrations en chlorophylle (HNLC), le plateau de Kerguelen est à l'origine d'un important bloom phytoplanctonique en raison de ses eaux peu profondes et de l'important mélange vertical qui s'y effectue. La production primaire est connue comme étant le facteur limitant majeur à l'origine de l'énergie disponible pour approvisionner le reste de l'écosystème. Dès lors, la compréhension de la dynamique spatio-temporelle de la biomasse phytoplanctonique, utilisée comme un indicateur de la production primaire, est d'importance fondamentale. Dans nos trois aires géographiques d'intérêt, l'analyse de données de couleur de l'océan de très bonne qualité a permis de révéler les détails des dynamiques inter-annuelle, saisonnière et spatiale du phytoplancton. Les parties du plateau situées au nord et au sud du front polaire n'ont ainsi pas présenté la même dynamique. Une inter-comparaison des zones interfrontales à l'ouest et à l'est de Kerguelen avec le plateau de Kerguelen a également été réalisée. Notre approche a ainsi permis de comparer la variabilité spatiale et temporelle de la production primaire dans le secteur indien de l'océan Austral. Cette approche introduit de nouvelles perspectives de recherche en ce qui concerne l'hydrographie et la richesse biologique sur le plateau de Kerguelen.

Key words. - Chlorophyll-a - Biological richness - Interfrontal zone - Remote sensing - SeaWiFS - Phytoplankton biomass.

High latitude marine ecosystems contribute for more than 75% of the global ocean primary production, with the Southern Ocean as a major contributor (Sarmiento *et al.*, 2004). Photosynthesis by oceanic phytoplankton, inducing about half of the biosphere's primary production, is a vital

link between living and inorganic stocks of carbons (Field *et al.*, 1998; Behrenfeld *et al.*, 2001). Since primary production sets a first-order constraint on the energy available to sustain the entire ecosystem, understanding its spatio-temporal dynamics is of fundamental importance. Primary production

(1) CEBC-CNRS, 79360 Villiers-en-Bois, France. [matthieu.authier@cebc.cnrs.fr] [christophe.guinet@cebc.cnrs.fr]

(2) MAP5, UMR CNRS 8145, Paris, France. [acdragon@cebc.cnrs.fr]

(3) Muséum national d'Histoire naturelle, Département milieux et peuplements aquatiques, UMR 7159, CP 26, 43 rue Cuvier, 75231 Paris CEDEX 05, France. [marchand@mnhn.fr]

(4) LOCEAN, UPMC, UMR 7159, 4 place Jussieu, 75252 Paris CEDEX 5, France. [cecotte@cebc.cnrs.fr]

(5) Laboratoire d'Océanographie biologique, UMR CNRS 7621, 66650 Banyuls-sur-Mer, France. [stephane.blain@obs-banyuls.fr]

\* Corresponding author [acdragon@cebc.cnrs.fr]

and a close proxy, phytoplankton biomass, are regulated by a complex interaction of physiological, oceanographic and ecological factors (Irwin and Finkel, 2009). Their distributions, in space and time, are partly constrained by the availability of light and nutrients (Behrenfeld *et al.*, 2006). These growth-limiting factors are tightly linked to physical processes like the mixed-layer dynamics, magnitude and occurrence of upwelling, among others (Behrenfeld *et al.*, 2006). In the Southern Ocean, still the least exploited of the world's oceans, cloud-cover make year-round observations difficult with satellite instruments. However, long term high-quality datasets have been provided by various satellite devices, measuring biological and physical oceanographic variables in the remote and otherwise poorly sampled areas of the Southern Ocean. Among them the Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS, Hooker and McClain, 2000) was launched in September 1997. Since then, SeaWiFS provided the global monthly measurements of oceanic phytoplankton chlorophyll-a biomass. This continuous high-quality dataset allows the determination of phytoplankton dynamics on a wide range of spatial and temporal scales.

In contrast with the productive waters of the Kerguelen Plateau, the interfrontal zone of the Southern Ocean is characterized by high-nutrient-low chlorophyll (HNLC) environment with locally rich productive mesoscale structures (Martin *et al.*, 1990; Minas and Minas, 1992). Highly dynamic, the interfrontal zone of the Southern Ocean is shaped by several strong fronts within the Antarctic Circumpolar Current (ACC, Deacon, 1933). Those circumpolar fronts structure the transition between warm Subantarctic surface waters and colder Antarctic ones, and are important boundaries in terms of air-sea fluxes and heat budget of the Southern Ocean (Deacon, 1982). Several studies have shown the variability of locations exhibited by the circumpolar fronts, especially by the Polar Front (PF) whose dynamics is strongly influenced by bottom topography (Moore *et al.*, 1999). The PF current flows drive relatively high phytoplankton bloom concentrations (Moore and Abbott, 2002) in contrast to the HNLC surface waters of the Southern Ocean (Moore and Abbott, 2000). Under laboratory and field conditions, numerous studies on phytoplankton dynamics have demonstrated growth rate dependence upon various oceanographic factors: light intensity, temperature, water mixing, sea-ice concentration and nutrient supply (Behrenfeld *et al.*, 2006; Irwin and Finkel, 2009; Montes-Hugo *et al.*, 2009). Comiso *et al.* (1993) noted that phytoplankton blooms occur primarily in several regions including areas associated with sea ice retreat, shallow waters, areas of strong upwelling, and regions of high eddy kinetic energy (mainly associated with Southern Ocean fronts). The strongest correlation was a negative correlation between ocean depth and pigment concentrations, possibly the result of higher available iron concentrations in shal-

low water regions (Blain *et al.*, 2007; Hiscock *et al.*, 2009). Considering nutrient availability, artificial iron-fertilization experiments in HNLC waters have shown that iron, among other nutrients, especially promotes phytoplankton growth (De Baar *et al.*, 2005; Blain *et al.*, 2007). Few studies however have described the interaction of the five physical environmental parameters with chlorophyll-a concentration. These same environmental parameters vary greatly with season in the polar seas and presumably affect the inter-annual variability of phytoplankton concentration in the Indian sector of the Southern Ocean.

Due to its great meridional extent and relatively shallow depths, the Kerguelen Plateau constitutes a major barrier to the eastward flowing ACC in the Indian sector of the Southern Ocean. It extends for more than 2200 km southeast from the Kerguelen Islands (49.20°S, 69.20°E) and reaches as far south as the Princess Elizabeth Trough near 63°S. The Polar Front has been documented to be divided into two major currents, one skirting around the northern boundary of the Kerguelen Plateau and the other flowing across it (Roquet *et al.*, 2009). High-energy internal tidal waves that interact with the bathymetry enhance the vertical eddy diffusivity above the plateau, and hence the supply of nutrients (Park *et al.*, 2008a). This supply from below appears to be the main source to fuel the large phytoplankton bloom (Mongin *et al.*, 2008). Because of its shallower waters, PF interconnection and more intense bloom, our interest is focused on the portion of the plateau north of the Fawn Trough, between and to the east of the Kerguelen and Heard Islands (Fig. 1). In this paper, the region will be referred to as "the plateau". Con-

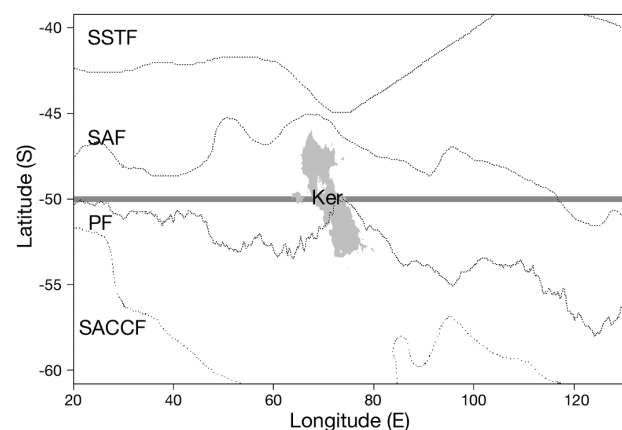


Figure 1. - Interfrontal zone surrounding the Kerguelen Plateau with light grey shading that represents the surface of the Kerguelen Plateau (depths less than 1,000 m). Kerguelen archipelago (Ker) and Heard Island are depicted in white over the plateau. The dark grey shaded line indicates the study surface of productivity in the interfrontal zone whose area is precisely equal to the light grey area of the Kerguelen Plateau. Dotted lines symbolised fronts (Orsi *et al.*, 1995): Southern Sub Tropical Front (SSTF), Sub-Antarctic Front (SAF), Polar Front (PF) crossing the Kerguelen Plateau and Southern Antarctic Circum-Polar Front (SACCF).

sidering the regional eastward-current dynamics, the plateau is expected to present a phytoplankton dynamic which should either be connected to the dynamics observed West of Kerguelen or influence the one located East of Kerguelen through the panache of the eastward flowing ACC.

In this study, we combined the time series of satellite-based chlorophyll-a values available from 1997 to 2009 in the Indian sector of the Southern Ocean with the time series of satellite-based sea-surface temperature, sea-ice concentration, wind pressure, sea level anomalies and photosynthetically active radiation values. All these environmental factors have been chosen as previous studies have shown that they act on phytoplankton development through surface nutrient enrichment by vertical mixing such as wind and mesoscale activity, but also light availability and temperature influencing phytoplankton growth (Comiso *et al.*, 1993; Martinez *et al.*, 2005). Several studies have stressed the importance of winter Antarctic sea-ice extent (SIE) on the level of phytoplankton biomass for the Southern Ocean (Arrigo *et al.*, 1997; Brierley and Thomas, 2008). We examined the variations of the phytoplankton dynamics, inferred from chlorophyll-a concentrations, over the plateau, in the surrounding interfrontal zone, along the western and eastern flows and in the Antarctic sector of the Southern Indian Ocean. These data were used to (1) evaluate the spatial variability of phytoplankton over the plateau especially during the summer bloom and in particular if differences could be found for parts of the plateau laying north and south of the Polar front (i.e., north or south of 50°S), (2) determine the temporal similarity of chlorophyll-a time series between the Kerguelen Plateau, the western and eastern interfrontal zones on both sides of the plateau and the Antarctic zone, and finally, (3) assess for the four geographical areas considered, the possible influence of physical factors on the temporal dynamics of phytoplankton biomass. We present here a description of the spatial, seasonal and inter-annual variations in the distribution of phytoplankton biomass, a close proxy of primary production, in relation to ocean-climate factors.

## MATERIAL AND METHODS

### Bathymetry and satellite data

The bathymetry used to define the offshore boundaries of the plateau was extracted from the ETOPO version 2, a 2' (approximately 3.6 km) worldwide global relief model of Earth's surface and bathymetry (available at <https://www.ngdc.noaa.gov/mgg/fliers/06magg01.html>). We delimited the Kerguelen Plateau at 100 m (to avoid coastal processes, see details in Cloern and Jassby, 2001) and 1000 m-isobaths. This represents a total of 34,315 pixels and a surface of  $3.8 \times 10^5$  km<sup>2</sup> (Fig. 1).

Satellites enable global coverage of the polar oceans, providing a unique monitoring capability of various oceanographic variables. For instance, SeaWiFS and AquaMODIS sea color views of the Southern Ocean allow the estimation of the seasonal and inter-annual variability of sea surface chlorophyll-a concentrations. In order to avoid calibration uncertainties inherent in the use of multiple instruments, we used the most recent and single origin datasets. Accordingly, we exclusively used the 12 years of the SeaWiFS data set from September 1997 to August 2009, the longest continuous single ocean color measurement available today. Ocean color data, e.g., chlorophyll-a, is provided by the SeaWiFS NASA project (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>) from the level 3 data set.

One of the objectives of this study was to evaluate links between chlorophyll-a dynamics and physical oceanographic factors within the Indian sector of the Southern Ocean. Considering that we did not know *a priori* what was affecting the dynamics of chlorophyll-a in this area, we decided to explore links with four oceanographic variables thought to influence the level of primary production. Monthly satellite maps of five ocean-climate factors were downloaded from free-access databases. Sea-surface temperature (SST) maps indicating the water masses types, while wind pressure (WP) and sea-level anomalies (SLA) were used as a proxy for the intensity of water mixing (Messié and Radenac, 2006). Sea-ice extent had previously been described to impact significantly the level of primary production in Antarctic waters (Cotté *et al.*, 2007). Finally, photosynthetically active radiation (PAR) and cloud cover were used as a proxy for light intensity.

The study is focused on the Kerguelen Plateau, defined from bathymetry, the interfrontal zone located between 20° and 130°E with latitudes ranging from 40° to 60°S, and the Antarctic sector with latitudes under 60°S and longitudes between 20° and 130°E. The interfrontal zone is centered on the Kerguelen Plateau and presents numerous oceanographic features, such as the Sub-Antarctic Front (SAF) and the Polar Front (PF) structures (Fig. 1). To remove all surface-related signals in the comparison between the interfrontal and plateau productivity dynamics, we focused on a band, illustrated on Figure 1, that has the same surface as the Kerguelen Plateau (34,315 pixels). This band extends from 48.9°S -50.2°S and from 20°E-130°E with shelf values (bathymetry < 1000 m) excluded for the west and east of Kerguelen. Maps of chlorophyll-a, and the oceanographic variables, over the interfrontal zone and the Antarctic sector were therefore computed with a ground resolution of 9 km × 9 km. Due to cloud cover causing a large percentage of missing pixels, especially during winter, monthly data and computed monthly average series for the Antarctic sector and the interfrontal zone west and east of the Kerguelen Plateau was used. For the Antarctic sector, monthly mean

values only when satellite data covered at least 30% of the considered surface was considered (Preunkert *et al.*, 2007).

## Data analyses

### Satellite data

For each month between September 1997 and August 2009, pixel values of the maps of chlorophyll-a, SST, SLA, WP and PAR were extracted. Monthly average maps were then computed from the time series data per pixel.

### Similarity of spatio-temporal productivity dynamics between Kerguelen Plateau and the interfrontal zone

The study searched for seasonal patterns in the computed time series, for instance, synchrony of the time series and amplitudes of monthly variability. Because of the strong seasonal signal in the productivity cycle of the Southern Ocean, this study focused on the time series of monthly residuals (e.g., trend and seasonal components removed) by using calculated anomalies about the monthly mean for each pixel. To evaluate the similarity between eastern, western parts of the interfrontal zone and northern, southern parts of the plateau, a linear relationship was assumed and calculated the pairwise Pearson correlation coefficient between time series of residuals calculated for the different geographical sectors. Care must be taken when computing numerous correlation coefficients from the same data set since chance alone may result in spuriously significant correlations. In order to mini-

mize this risk and assess the significance of the correlations, a parametric bootstrap was performed (Efron and Tibshirani, 1993; for details see Dragon *et al.*, 2010). The significance of each correlation was determined at probability  $\alpha = 0.05$ .

### Relationship between regional primary productivity and physical oceanographic dynamics

For each of the geographical sectors considered, the pairwise Pearson correlation between chlorophyll-a residuals time series and the SST, WP and PAR ones was calculated. Various temporal lags were computed from 0 to 6 months in order to evaluate the temporal variations in the relationships between chlorophyll-a and the physical oceanographic variables. Indeed, several studies have shown that environmental conditions occurring during winter and spring, such as the intensity of winter water mixing, were found to influence the level of primary production reached during the following spring and summer (Park *et al.*, 2008b). In the Antarctic sector, the influence of SIE on chlorophyll-a regional dynamics was also considered with various temporal lags, since winter SIE was suggested to influence the level of primary production of consecutive spring and summer (Arrigo *et al.*, 1997; Loeb *et al.*, 1997).

## RESULTS

### Climatology of summer satellite chlorophyll-a concentration over the Kerguelen Plateau

Ocean-color satellite images revealed that Kerguelen Plateau was a very productive area especially during the austral summer. Mean satellite chlorophyll-a values over the plateau reached up to  $0.7 \text{ mg.m}^{-3}$  in December whereas, during the winter months, values stayed close to  $0.2 \text{ mg.m}^{-3}$  (Fig. 2A). Besides winter season, average cloud cover, approximated by the percentage of NA values in the dataset, stayed globally weak in the area and rarely raised above 10% (Fig. 2B).

The 1997-2009 climatology of the chlorophyll-a over the plateau indicated the spatial dynamics variability within areas of the plateau (Fig. 3). Chlorophyll-a concentration peak occurred in December both for the northern and southern sectors of the plateau (Fig. 4). January presents a decrease of the bloom intensity in both northern and southern sectors. Finally in February, the bloom disappears in the southern sector but extends until March-April in the north. Due to the longer bloom period, the overall chlorophyll-a concentration was slightly higher for the northern sector of the plateau compared to the southern one. Globally high values of chlorophyll-a were segregated in the eastern parts of the plateau while western parts supported low chlorophyll-a concentration.

The time series of chlorophyll-a residuals were weakly correlated between the northern and southern sectors of the

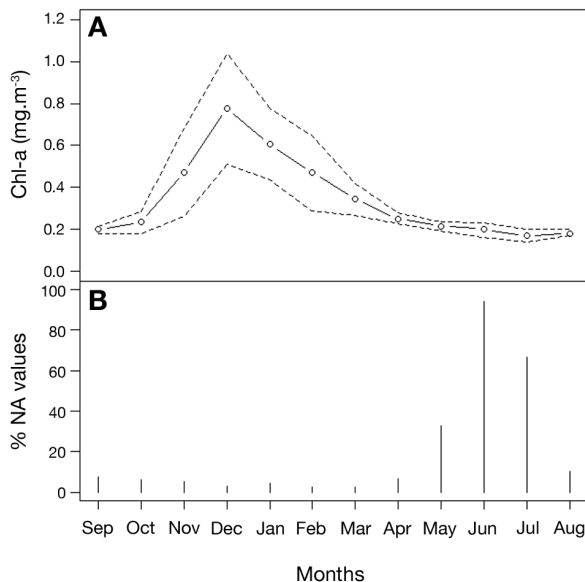


Figure 2. - **A:** Chlorophyll-a annual cycle from averaged SeaWiFS data over the Kerguelen Plateau from 1997 to 2009. Austral spring and summer present increasing values of chlorophyll-a indicating the occurrence of the bloom of productivity. **B:** Percentages of NA (data not available) values on satellite images, as a proxy of the cloud cover density.

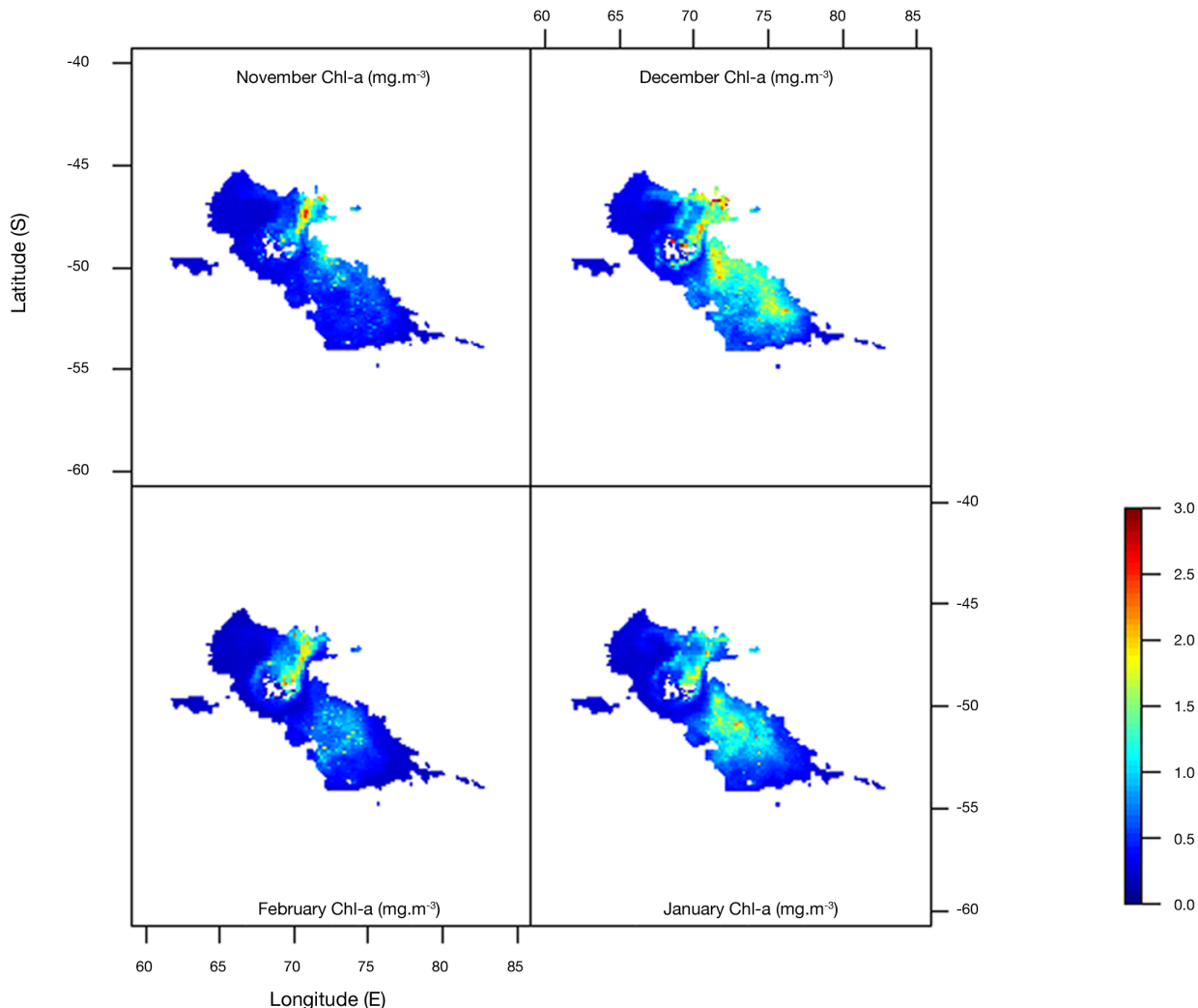


Figure 3. - Average chl-a concentration mapped over the Kerguelen Plateau from SeaWiFS dataset during the austral summer. Appearances of the bloom in the northern and southern sectors of the Plateau are not simultaneous. The northern bloom is more localised than the southern one which spreads over the whole shelf.

plateau. When comparing the monthly climatology of the chlorophyll-a concentration calculated for the sectors of the plateau north and south of the polar front, it was found that northern and southern sectors of the plateau present differences in bloom intensity and duration (Fig. 4).

All these results suggest that the northern and southern sectors of the plateau may function as two independent sub-systems.

**Similarity of productivity temporal dynamics between sectors of the interfrontal zone and the Kerguelen Plateau**

Time series of the various geographical zones are presented in figure 5. High seasonality can be detected for all time series and all regions are characterized by a very large

inter-annual variability. Compared to the interfrontal zone, both the northern and southern sectors of the plateau were found to exhibit higher mean chlorophyll-a concentrations. The mean yearly cumulative concentration of chlorophyll-a for the northern sector of the plateau represented 1.05, 1.37 and 1.83 times the cumulative chlorophyll-a concentrations found for the southern sector of the plateau, the eastern and the western interfrontal zone respectively.

Western and eastern parts of the interfrontal zone also presented high differences in chlorophyll-a: mean December bloom values for the eastern part were almost twice higher than the western ones (0.61 vs. 0.31 mg.m<sup>-3</sup>) and the mean chlorophyll-a values of the eastern interfrontal zone were 1.33 times larger than in the western interfrontal zone. The most productive years in the eastern and western parts of the

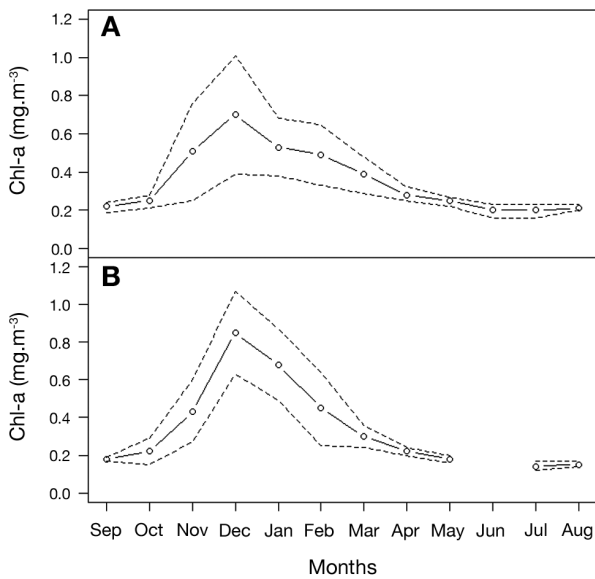


Figure 4. - Chlorophyll-a annual cycle from averaged SeaWIFS data over the Kerguelen Plateau from 1997 to 2009. **A**: Northern sector and **B**: Southern sector of the Kerguelen Plateau. Dotted lines represent the standard deviations. Increasing values of chlorophyll-a in Austral spring and summer indicate the occurrence of the bloom of productivity. Winter values are missing because of dense cloud cover.

Table I. - Correlation coefficients between the Interfrontal zone productivity time series (western (Z.Int.W) and eastern (Z.Int.E) sectors), the Kerguelen Plateau time series (northern (KP.N) and southern (K.P.S) sectors) and the Antarctic sector ( Z.Ant). Non-significant correlation coefficients ( $\alpha > 0.05$ ) are indicated by "ns".

	Z.Int.W	Z.Int.E	KP.N	K.P.S	Z.Ant
Z.Int.W	1				
Z.Int.E	ns	1			
KP.N	0.20	0.30	1		
K.P.S	ns	ns	0.19	1	
Z.Ant	ns	ns	0.23	0.28	1

interfrontal zone do not occur in same years. However, winter values of both parts tend to be in the same range.

Besides the seasonal driving of the bloom, northern and southern sectors of the plateau were weakly correlated; very productive years were not the same in the two sectors (Tab. I, Fig. 5). The highest significant correlation identified among the residual time series was between the northern sector of the Kerguelen Plateau and the eastern part of the interfrontal zone ( $\rho = 0.20$ ). Finally, significant correlations were found between the Antarctic sector and the northern ( $\rho = 0.23$ ) and the southern sectors ( $\rho = 0.28$ ) of the Kerguelen Plateau.

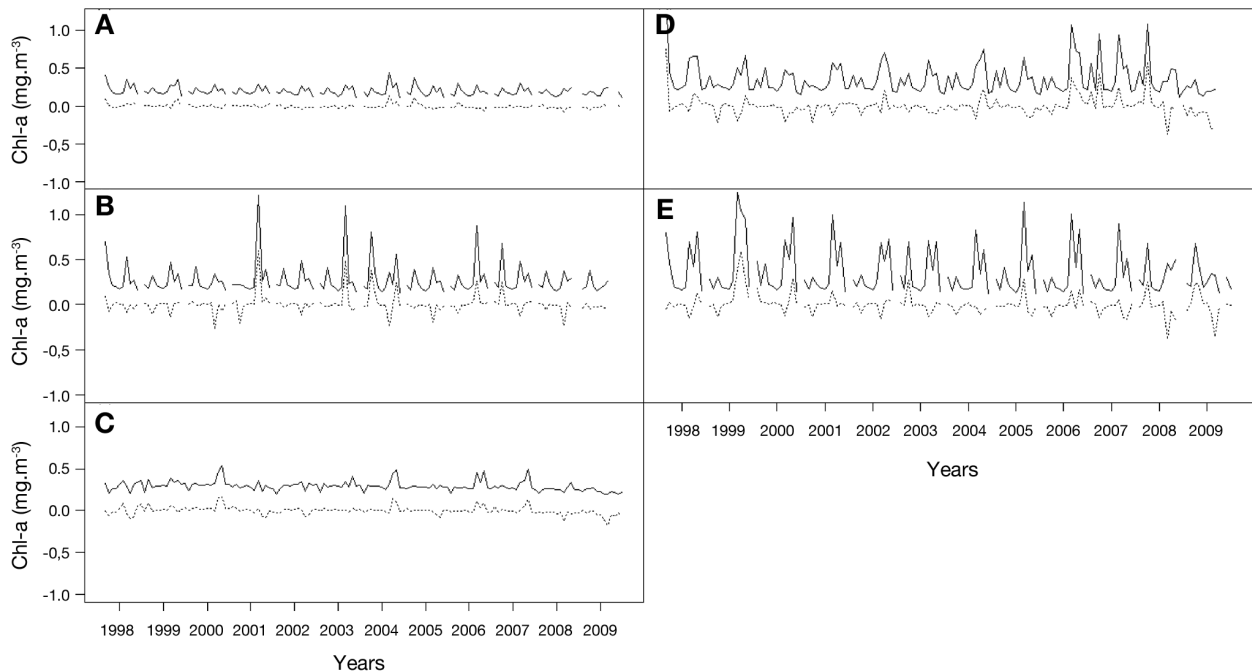


Figure 5. - Chlorophyll-a monthly time series derived from SeaWIFS datasets (black lines), and their residuals after removal of inter-annual and seasonal trends, (dotted lines), by year for the geographical regions considered. **A**: Western interfrontal zone dynamics; **B**: Eastern interfrontal zone and **C**: Antarctic sector; **D**: Northern sector of the Kerguelen Plateau and **E**: Southern sector of the plateau. The strong within-year seasonal signal appears combined with strong inter-annual variability in amplitude. Northern and southern sectors of the Kerguelen Plateau are not correlated in their respective dynamics. The Kerguelen Plateau as a whole is characterised by higher values all along the years in primary productivity than the interfrontal zone.

Table II. - Correlation coefficients between the residuals of Chlorophyll-a time series and sea-surface temperatures (SST), wind pressure (WP), photosynthetically active radiation (PAR) and sea-ice extent (SIE) in the geographical zones considered: western (Z.Int.W) and eastern (Z.Int.E) parts of the interfrontal zone, the Antarctic sector (Z.Ant) and the Kerguelen Plateau time series (northern (KP.N) and southern (KP.S) sectors). **Non-significant correlation coefficients** ( $\alpha < 0.05$ ) are indicated by “ns”. Temporal lags, in months, were used during the bootstrap analyses, maximum significant coefficient correlation are given with the corresponding lags. Calculations with sea-ice concentrations were only computed for the Antarctic sector.

	SLA	SST	WP	PAR	SIE
KP.N	ns	ns	-0.20; lag = 2	0.20; lag = 0	-
KP.S	-0.42; lag = 0	-0.26; lag = 0	ns	-0.24; lag = 1	-
Z.Int.W	ns	0.26; lag = 2	ns	ns	-
Z.Int.E	ns	0.30; lag = 0	-0.23; lag = 6	ns	-
Z.Ant	ns	-0.45; lag = 0	ns	ns	0.61; lag = 0

**Relationships between regional primary productivity and physical oceanographic dynamics**

Table II presents the significant correlation coefficients obtained between residuals of chlorophyll-a residuals time series and the five environmental variables considered. For the southern sector of the plateau, sea level anomalies and sea-surface temperatures presented a negative correlation with chlorophyll-a ( $\rho = -0.42$  and  $\rho = -0.26$  respectively) occurring with no temporal lag. No significant correlation was obtained between sea-surface temperature and chlorophyll-a in the northern sector of the plateau. Sea-surface temperatures in the western and eastern interfrontal zones were positively correlated to chlorophyll-a with either a 2-month or no temporal lag. With respect to the Antarctic sector, sea-surface temperatures were also negatively correlated with Antarctic chlorophyll-a, with no temporal lag. Almost no geographical zone presented significant correlations between chlorophyll-a and wind pressure; only the northern sector of Kerguelen Plateau (with a 2-month temporal lag) and the eastern part of the interfrontal zone (with a 6-month temporal lag) presented a negative correlation between chlorophyll-a and wind pressure. Regarding the PAR variable, northern and southern sectors of the plateau showed opposite signs in correlations with the chlorophyll-a. The PAR in the interfrontal zone and its eastern part were negatively correlated, with a 1-month temporal lag, with chlorophyll-a. Finally a highly positive correlation was obtained in the Antarctic sector between sea-ice extent and Antarctic chlorophyll-a ( $\rho = 0.61$ ).

**DISCUSSION**

In this study, we characterized the spatio-temporal dynamics of phytoplankton biomass over the Kerguelen Plateau with regards to the one in the interfrontal zone. We found evidence of significant correlations between phytoplankton biomass dynamics and various physical oceanographic variables. Previous studies have shown that the Southern Ocean

is a major contributor to the global ocean primary production (Sullivan *et al.*, 1993). While the Southern Ocean is characterized by HNLC waters, some areas contribute to the important biosphere’s primary production (Lefevre *et al.*, 2008). As found in previous studies, both the Kerguelen Plateau and the eastern interfrontal zone are two of those areas. Our study also highlights the links between the eastern interfrontal zone and the northern sector of the Kerguelen Plateau. Finally, the

relationships between chlorophyll-a, proxy for the base of the trophic chain, and sea-surface temperature, as well as light intensity, sea-level anomalies, wind pressure and sea-ice extent were evaluated.

The Kerguelen Plateau was found to be very productive with variations in the spatio-temporal dynamics of its northern and southern sectors. The two sub-systems had a dominant-12 month (annual) period of variability, commonly expressed as the canonical summer-bloom pattern in high latitudes waters (Boyd *et al.*, 2000). Both sub-systems were also not correlated over a decadal time series, therefore highlighting their differences of dynamics. These differences in dynamics can be explained by the geographical separation between the northern and southern sectors of the plateau, a relatively deep trough, called the Polar Front trough, running east-west across the plateau just south of the Kerguelen Island physically segregates the water masses of the two sectors (Mongin *et al.*, 2008). Acting as a barrier, the shallow bathymetry of the Kerguelen Plateau forces the large-scale flow of the ACC to divide into two main fluxes, with the majority of the transport going to the northern sector of the plateau exhibiting intense mesoscale activity (Moore and Abbott, 2000; Park *et al.*, 2008b; Roquet *et al.*, 2009). The bloom in the northern sector of the plateau reflects to some extent the interaction between the important eastward advection and the shallow bathymetry.

Both the western and eastern interfrontal zones were found to be less productive than the Kerguelen Plateau. A difference in bloom intensity was also observed between the eastern, more productive, and western, less productive, parts. The northern sector of the plateau and the eastern part of the interfrontal zone presented significant positive correlations in terms of chlorophyll-a concentration. This correlation reflects the bloom extension off the plateau, the Kerguelen plume, which follows the significant eastward transport of the ACC flowing across the northern sector of the plateau. We also found a weak correlation with the western interfrontal zone and the northern plateau. Strong westerly winds, combined to the eastward circulation of the ACC and

especially the polar front crossing the Kerguelen Plateau, drive the nutrients that are collected over the Kerguelen shelf towards the north-eastern part of the interfrontal zone (Blain *et al.*, 2008; Van Beek *et al.*, 2008). This suggests that the northern plateau may act as an amplifier of the primary production of the water advected from the west and extending eastward through the Kerguelen plume.

Finally, differences in the importance of climate-related oceanographic factors were found between the various geographical zones. Combined with a strong positive correlation between SIE and chlorophyll-a in the Antarctic sector, sea-surface temperatures were negatively correlated with phytoplankton biomass in this sector. This highlights the importance of sea-ice and Antarctic cold water masses for phytoplankton growth and thus primary production in Antarctic waters. In Antarctica, the most prominent physical process is the annual growth and decay of sea-ice (Brierley and Thomas, 2008). All physical components of the sea-ice system are associated with biological activity, having a profound impact on all levels of the Antarctic trophic chain. Typically, the decay of sea-ice in summer plays a major role in seeding the phytoplankton bloom by releasing dissolved organic matter to the water column (Brierley and Thomas, 2008). Sea-surface temperatures were also found to be positively correlated to chlorophyll-a in the interfrontal zone, underlying the importance of seasonal changes in water temperatures and of frontal features structuring the waters of the area (Park *et al.*, 2008a). This relationship could also suggest that a greater input of warmer waters, transported by anticyclonic eddies from a northerly origin could enhance the frontogenesis and stimulate the primary production within the interfrontal zones. These results suggest that we may expect a contrasted effect, with productivity of the Kerguelen and Antarctic shelf decreasing with ocean warming while the productivity of the waters of the interfrontal zone are enhanced. However as shelf waters are the most productive, we may expect an overall decrease of the productivity of the southern sector of the Indian Ocean with global warming. These relationships should now be investigated through dedicated process studies.

In the eastern interfrontal zone, the negative correlation between wind pressure and chlorophyll-a, with a 6-month temporal lag is likely to highlight the importance of the winter water dynamics for the summer bloom especially regarding vertical mixing. Stratification of high-latitude

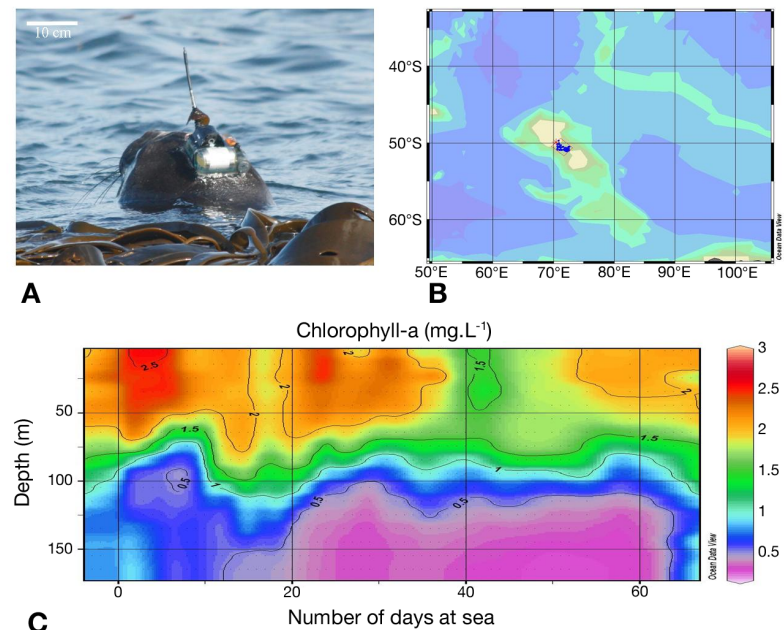


Figure 6. - **A**: Picture of a Southern elephant seal equipped by an Argos tag combined to a temperature, salinity and fluorescence data logger. **B**: Map of the Kerguelen Plateau and bathymetric surroundings. The Argos seal track is represented in blue lines: the seal spent over 60 days on the Kerguelen shelf recording in situ profiles of fluorescence, a close proxy from chlorophyll-a. **C**: Illustration of the vertical variability of chlorophyll-a distribution from the profiles recorded along the water column.

water masses and upper-ocean temperatures strongly influence the availability of nutrients for phytoplankton growth. Therefore reduced wind pressure during winter allows a vertical stratification in the upper-ocean seasonal mixed-layer, inducing important phytoplankton blooms the next summer (Behrenfeld *et al.*, 2006). The same relationship is observed in the northern sector of the plateau where wind pressure is negatively correlated to chlorophyll-a with a 2-month temporal lag. Although some were not significant, all the relationships between the wind pressure and chlorophyll-a concentration were characterised by a negative sign. Finally cloud cover, estimated by the PAR, presented opposite signs of correlation in the northern and southern sectors of the plateau. We are currently unable to explain this relationship unless these two habitats are dominated by different phytoplankton communities exhibiting different levels of sensitivity to light level, which could highlight the regionalisation of the dynamics of phytoplankton between the northern and southern part of the Kerguelen Plateau.

Our analyses further reveal the strong variability in space and season of the phytoplankton biomass. These fluctuations are regulated by physiological, oceanographic and ecological factors that are spatially dependent and organised in a complex interaction which need to be investigated by processes oriented studies.

The distribution of chlorophyll-a throughout the water



column is one of the most important biological parameters in the ocean because it is an indicator of the spatial and temporal variability of primary productivity (Behrenfeld and Falkowski, 1997). However, our understanding of the variability of primary production is restricted to the surface and clearly hampered by the lack of *in situ* optic measurements because of remoteness and poor data sampling cost-efficiency. In the Southern Ocean, cloud-cover makes year-round observations even more difficult with satellite instruments. Furthermore, satellites scan the sea-surface while vertical distribution of phytoplankton pigments is generally non-uniform (Sathyendranath and Platt, 2006) and thus deep fluorescence maximums could be found between 40 and 75 m within the interfrontal zone of the Antarctic Circumpolar Current (Quéguiner and Brzezinsky, 2002). It has been shown that the estimation of total phytoplankton biomass in the photic zone from satellite data can lead to significant errors (Sathyendranath and Platt, 2006; Dierssen, 2010). The recent launching of Argo floats has considerably increased the information available in the world's oceans (Gould *et al.*, 2004), but still, new sources of *in situ* data are most valuable, particularly in the southern part of the Southern Ocean where seasonal sea-ice, remoteness and zonally-oriented strong current diminish the sampling efficiency of Argo floats (Klatt *et al.*, 2007).

The recent development of miniaturized oceanographic instruments to equip diving predators has allowed the recording of 3D foraging movements while continuously sampling their habitats.

Southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Linnaeus, 1758), are one of the most important apex predators of the Southern Ocean ecosystem (Boyd and Arnborn, 1991). These animals travel large distances (McConnell *et al.*, 1992) and also display extraordinary diving abilities, achieving up to 2000-m depths (Stewart and DeLong, 1990; Hindell *et al.*, 1991). Taken together these factors make the animals exemplary broad-ranging samplers of the Southern Ocean (Biuw *et al.*, 2007; Charrassin *et al.*, 2008). Since 2003, a new approach using elephant seals from Kerguelen Islands as autonomous oceanographic profilers has provided new information on the hydrography and biological richness in the Indian sector of the Southern Ocean (Biuw *et al.*, 2007; Charrassin *et al.*, 2008). Recently, the development of a new technology, e.g., the incorporation of fluorescence sensors to satellite data relayed loggers deployed on deep diving and broad ranging elephant seals, has made possible a spatio-temporal description of primary production dynamics, inferred from fluorescence concentration. Over a 4-year period, from October 2007 to December 2010, southern elephant seals, have been surveying the Indian sector of the Southern Ocean and have provided a large number of temperature, salinity and fluorescence profiles over their home-range and especially over the Kerguelen Plateau (Fig. 6).

The vertical profiles of fluorescence gathered by the seals have yet to be processed to provide finely resolved vertical profiles of chlorophyll-a. It is our intention to examine in future works the inter-annual and spatial variability of *in situ* primary production dynamics. This approach introduces a new prospect of investigation regarding the recording of 3D *in situ* environmental parameters. Such an approach is valuable because data are cost-efficiently obtained in remote areas and because it also allows the acquisition of valuable hydrographic data for physical oceanography at local and regional scales. Further investigations and process oriented studies are now needed to assess the validity and the underlying mechanisms of the relationships presented in this study for the Indian sector of the Southern Ocean.

**Acknowledgements.** - This work was carried out in the framework of IPSOS-SEAL (ANR VMC 2008-2011) Program. We are indebted to IPEV (Institut Polaire Français Paul Emile Victor) and TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises) for financial and logistic support. This work was conducted as part of IPEV research program n°109 (Ecologie des Oiseaux et Mammifères Marins, resp. H. Weimerskirch). This study was also supported by the CNES-TOSCA (Centre National d'Études Spatiales-Terre Océan Surface Continentales et Atmosphère) and the Groupe de Mission CORIOLIS-MERCATOR. We are grateful to Gilles Reverdin for his continuous support and to all the colleagues and volunteers involved in the research on southern elephant seals in Kerguelen.

## REFERENCES

- ARRIGO K.R., WORTHEN D.L., LIZOTTE M.P., DIXON P. & DIECKMAN G., 1997. - Primary production in Antarctic sea-ice. *Science*, 276: 394-397.
- BEHRENFELD M.J. & FALKOWSKI P.G., 1997. - Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1-20.
- BEHRENFELD M.J., RANDERSON J.T., MCCLAIN C.R. *et al.* (12 authors), 2001. - Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 291: 2594-2597.
- BEHRENFELD M.J., O'MALLEY R.T., SIEGEL D.A., MCCLAIN C.R., SARMIENTO J.L., FELDMAN G.C., MILLIGAN A.J., FALKOWSKI P.G., LETELIER R.M. & BOSS E.S., 2006. - Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 444(7120): 695-696.
- BIUW M., BOEHME L., GUINET C. *et al.* (21 authors), 2007. - Variations in behaviour and condition of a Southern Ocean top predator in relation to *in situ* oceanographic conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104: 13705-13710.
- BLAIN S., QUÉGUINER B., ARMAND L. *et al.* (47 authors), 2007. - Effect of natural iron fertilisation on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature*, 446: 1070-1074.
- BLAIN S., SARTHOU G. & LAAN P., 2008. - Distribution of dissolved iron during the natural iron fertilization experiment KEOPS (Kerguelen Plateau, Southern Ocean). *Deep-Sea Res. II*, 55: 559-565.
- BOYD I.L. & ARNBOM T., 1991. - Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biol.*, 11: 259-266.

- BOYD P.W., WATSON A.J., LAW C.S. *et al.* (35 authors), 2000. - A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, 407: 695-702.
- BRIERLEY A.S. & THOMAS D.N., 2008. - Ecology of southern ocean pack ice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(12): 4775-4780.
- CHARRASSIN J.B., HINDELL M., RINTOUL S.R. *et al.* (22 authors), 2008. - Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 11634-11639.
- CLOERN J.E. & JASSBY A.D., 2001. - Complex seasonal patterns of primary producers at the land-sea interface. *Nature*, 410(6826): 360-363.
- COMISO J.C., MCCLAIN C.R., SULLIVAN C.W., RYAN J.P. & LEONARD C.L., 1993. - Coastal zone colour and colour pigment concentrations in the Southern Ocean and relationship to geophysical surface features. *J. Geophys. Res.*, 98: 2419-2451.
- COTTÉ C., GUINET C., PARK Y.H. & BOST C.A., 2007. - King penguins foraging in dynamic environment. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol.*, 274: 2385-2391.
- DEACON G.E.R., 1933. - A general account of the hydrology of the South Atlantic Ocean. *Discovery Rep.* 7: 177-238.
- DEACON G.E.R., 1982. - Physical and biological zonation in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res. I*, 29: 1-15.
- DE BAAR H.J.W., BOYD P., COALE K. & TSUDA A., 2005. - Synthesis of eight *in situ* iron fertilizations in high nutrient low chlorophyll waters confirms the control by wind mixed layer depth of phytoplankton blooms. *J. Geophys. Res.*, 110: 700-724.
- DIERSSEN H.M., 2010. - Perspectives on empirical approaches for ocean color remote sensing of chlorophyll in a changing climate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(40): 17073-17078.
- DRAGON A.-C., MONESTIEZ P., BAR-HEN A. & GUINET C., 2010. - Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands. *Prog. Oceanogr.*, 87: 61-71.
- EFRON B. & TIBSHIRANI R., 1993. - An Introduction to the Bootstrap. Monographs on Statistics and Applied Probability. New York: Chapman and Hall.
- FIELD C.B., BEHRENFELD M.J., RANDERSON J.T. & FALKOWSKI P.G., 1998. - Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281: 237-240.
- GOULD J., ROEMMICH D., WIJFFELS S. *et al.* (17 authors), 2004. - Argo profiling floats bring new era of *in situ* ocean observations. *Eos*, 85(19): 179-191.
- HINDELL M., SLIP D. & BURTON H., 1991. - The diving behaviour of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). *Aust. J. Zool.*, 39: 595-619.
- HISCOCK M.R., LANCE V.P., APPRILL A.M., BIDIGARE R.R., JOHNSON Z.I., MITCHELL B.G., SMITH W.O. Jr & BARBER R.T., 2009. - Photosynthetic maximum quantum yield increases are an essential component of the Southern Ocean phytoplankton response to iron. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(12): 4775-4780.
- HOKKER S.B. & MCCLAIN C.R., 2000. - The calibration and validation of SeaWiFS data. *Prog. Oceanogr.*, 45(3-4): 427-465.
- IRWIN A.J. & FINKEL Z.V., 2009. - Mining a sea of data: deducing the environmental controls of ocean chlorophyll. *Science*, 323(5920):1470-1473.
- KLATT O., BOEBEL O. & FAHRBACH E., 2007. - A profiling float's sense of ice. *J. Atmos. Ocean Tech.*, 24: 1301-1308.
- LEFEVRE D., GUIGUE C. & OBERNOSTERER I., 2008. - The metabolic balance at two contrasting sites in the Southern Ocean: the iron fertilized Kerguelen area and HNLC waters. *Deep-Sea Res. II*, 55(5-7): 766-776.
- LOEB V., SIEGEL V., HOLM-HANSEN O., HEWITT R., FRASER W., TRIVELPIECE W. & TRIVELPIECE S., 1997. - Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, 387: 897-900.
- MARTIN J.H., FITZWATER S.E. & GORDON R.M., 1990. - Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochem. Cycles*, 4: 5-12.
- MARTINEZ E., ANTOINE D., D'ORTENZIO F. & GENTILI B., 2005. - Climate-driven basin-scale decadal oscillations of oceanic phytoplankton. *Appl. Optics*, 44(14): 2857-62.
- MCCONNELL B.J., CHAMBERS C. & FEDAK M.A., 1992. - Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct. Sci.*, 4: 393-398.
- MESSIÉ M. & RADENAC M.-H., 2006. - Seasonal variability of the surface chlorophyll in the western tropical Pacific from SeaWiFS data. *Deep-Sea Res. I*, 53(10): 1581-1600.
- MINAS H.J. & MINAS M., 1992. - Net community production in High nutrient-low chlorophyll waters of the tropical and Antarctic oceans: grazing vs iron hypothesis. *Oceanol. Acta*, 15(2): 145-162.
- MONGIN M., MOLINA E. & TRULL T.W., 2008. - Seasonality and scale of the Kerguelen Plateau phytoplankton bloom: A remote sensing and modeling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res. II*, 55(5-7): 880-892.
- MONTES-HUGO M., DONEY S.C., DUCKLOW H.W., FRASER W., MARTINSON D., STAMMERJOHN S.E. & SCHOFIELD O., 2009. - Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. *Science*, 326(5957): 1253-1256.
- MOORE J.K., ABBOTT M.R., RICHMAN J.G., SMITH W.O., COWLES T.J., COALE K.H., GARDNER W.D. & BARBER R.T., 1999. - SeaWiFS satellite ocean color data from the Southern Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, 26(10): 1465-1468.
- MOORE J.K. & ABBOTT M.R., 2000. - Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean. *J. Geophys. Res.*, 105 (C12): 28709-28722.
- MOORE J.K. & ABBOTT M.R., 2002. - Surface chlorophyll concentration in relation to the Antarctic Polar Front: seasonal and spatial patterns from satellite observation. *J. Mar. Syst.*, 37: 69-86.
- ORSI A., WHITWORTH III T. & NOWLIN J.W., 1995. - On the meridional extent and fronts of the Antarctic circumpolar current. *Deep-Sea Res. I*, 42(5): 641-673.
- PARK Y.H., FUDA J.L., DURAND I. & NAVEIRA GARABATO A.C., 2008a. - Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Res. II*, 55(5-7): 582-593.
- PARK Y.H., ROQUET F., DURAND I. & FUDA J.L., 2008b. - Large scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Res. II*, 55(5-7): 566-581.



- ANNEXE **B** -

---

---

**LINKING FORAGING BEHAVIOUR TO PHYSICAL OCEANOGRAPHIC  
STRUCTURES : SOUTHERN ELEPHANT SEALS AND MESOSCALE  
EDDIES EAST OF KERGUELEN ISLANDS**

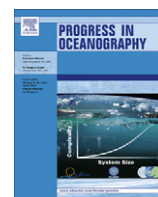
---

**Anne-Cécile Dragon, Pascal Monestiez, Avner Bar-Hen, Christophe  
Guinet**  
*Progress in Oceanography*, 2010, 87 : 61 – 71



Contents lists available at ScienceDirect

## Progress in Oceanography

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/pocean](http://www.elsevier.com/locate/pocean)

## Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands

Anne-Cecile Dragon<sup>a,c,\*</sup>, P. Monestiez<sup>b</sup>, A. Bar-Hen<sup>c</sup>, C. Guinet<sup>a</sup><sup>a</sup> CEBC-CNRS, Centre d'Etudes Biologiques de Chize, France<sup>b</sup> Biostatistique et Processus Spatiaux, INRA Avignon, France<sup>c</sup> MAP5, UFR de Mathématiques et Informatique, Université Paris Descartes, France

## ARTICLE INFO

## Article history:

Available online 29 September 2010

## ABSTRACT

In the Southern Ocean, mesoscale features, such as fronts and eddies, have been shown to have a significant impact in structuring and enhancing primary productivity. They are therefore likely to influence the spatial structure of prey fields and play a key role in the creation of preferred foraging regions for oceanic top-predators. Optimal foraging theory predicts that predators should adjust their movement behaviour in relation to prey density. While crossing areas with sufficient prey density, we expect predators would change their behaviour by, for instance, decreasing their speed and increasing their turning frequency. Diving predators would as well increase the useful part of their dive i.e. increase bottom-time thereby increasing the fraction of time spent capturing prey. Southern elephant seals from the Kerguelen population have several foraging areas: in Antarctic waters, on the Kerguelen Plateau and in the interfrontal zone between the Subtropical and Polar Fronts. This study investigated how the movement and diving behaviour of 22 seals equipped with satellite-relayed data loggers changed in relation to mesoscale structures typical of the interfrontal zone. We studied the links between oceanographic variables including temperature and sea level anomalies, and diving and movement behaviour such as displacement speed, diving duration and bottom-time. Correlation coefficients between each of the time series were calculated and their significance tested with a parametric bootstrap. We focused on oceanographic changes, both temporal and spatial, occurring during behavioural transitions in order to clarify the connections between the behaviour and the marine environment of the animals. We showed that a majority of seals displayed a specific foraging behaviour related to the presence of both cyclonic and anticyclonic eddies. We characterized mesoscale oceanographic zones as either favourable or unfavourable based on the intensity of foraging activity as identified by the behavioural variables. Our findings highlight the importance of mesoscale features for top-predators' behaviour and introduce a new approach for evaluating the importance to the seals of the origin and intensity of these features.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### 1. Introduction

Environmental resources are often heterogeneously distributed both in time and space which results in dynamic, unpredictable and multiscale habitat structures. This is particularly the case in the fluid marine environment. Optimal foraging theory (MacArthur and Pianka, 1966; Pyke, 1984) predicts that foraging strategies maximising resource acquisition in an individual's environment have been optimized through evolution. Predators should adjust their movement behaviour in relation to prey density (Charnov, 1976; Parker and Stuart, 1976; Parker and Sutherland, 1992). While crossing areas with sufficient prey density, we expect predators would change their behaviour by, for instance, decreasing

their displacement speed, increasing their turning frequency and, for diving predators, increasing the time spent at the bottom of a dive. This behaviour, called area-restricted search (ARS, Kareiva and Odell, 1987), is frequently observed in free-ranging predators that undertake long migration in very heterogeneous environments (Laing, 1938; Tinbergen et al., 1967; Waugh and Weimerskirch, 2003; Morales et al., 2004, among others).

The identification and validation of ARS for marine predators is particularly challenging since no direct observation of their prey is generally available. Over the last 20 years, new technologies have revolutionised the way we observe fast swimming, wide ranging marine animals and their environment. Satellite measurements of surface oceanographic variables now provide information in previously poorly sampled areas such as polar zones. In addition, instrumenting marine predator species with electronic tags has greatly improved the knowledge of their distribution, migration behaviour and foraging movements (Jouventin and Weimerskirch,

\* Corresponding author at: CEBC-CNRS, Centre d'Etudes Biologiques de Chize, France. Tel.: +33 5 49 09 96 03; fax: +33 5 49 09 65 26.

E-mail address: [acdragon@cebc.cnrs.fr](mailto:acdragon@cebc.cnrs.fr) (A.-C. Dragon).

1990). However, for deep diving predators, difficulties in obtaining *in situ* data throughout the water column previously limited our ability to detect useful relationships between oceanographic parameters and animal behaviour. New Argos satellite-relayed data loggers (SRDL, Argos, 1996) deliver valuable four-dimensional oceanographic data (temperature and salinity) of a quality that makes it possible to enlist animals as part of the Global Ocean Observing System (<http://ioc.unesco.org/goos>, SCOR, 1996; Malone and Cole, 2000; Nowlin et al., 2001). These tools allow the assessment of seasonal and inter-annual oceanographic variation, and also changes in foraging behaviour of animals in relation to the oceanographic features encounter (Biuw et al., 2007).

Studies combining remotely sensed oceanographic and animal tracking data have highlighted the importance of both large scale and mesoscale (of the order of 100 km) oceanographic structures in providing favourable feeding conditions for top-predators (Atlantic: Brown and Gaskin, 1988; Pacific: Briggs et al., 1987). The physical structuring of the marine environment drives the heterogeneous spatial distribution of prey, but with temporal and spatial lags. For example, many albatross and penguin species target frontal structures and mesoscale eddies to forage (McConnell et al., 1992; Guinet et al., 1997; Weimerskirch, 1998; LeBoeuf et al., 2000; Campagna et al., 2006; Biuw et al., 2007; Cotté et al., 2007). These species rely on mesopelagic fish whose spatial distribution is much more predictable close to frontal structures (Bost et al., 2009).

Travelling thousands of kilometers per year in the circumpolar waters of the Southern Ocean (McConnell et al., 1992), southern elephant seals, *Mirounga leonina*, have been instrumented with Argos loggers since 1990 both to study the ecology of the species and increase our knowledge of the Southern Ocean. Within the Kerguelen population three key foraging habitats have been identified, targeted by animals of different age and gender (Fig. 1, Bailleul et al., 2007b, 2010a). Some individuals remain in pelagic waters, mainly within the eastern interfrontal zone between the Polar Front (PF) and the Subtropical Front (STF), (McConnell et al., 1992; Jonker and Bester, 1998; van den Hoff et al., 2002). Another group feeds either in relatively shallow waters, near the Antarctic continent, where the sea-ice concentration is high or close to the ice-edge, while a third group forages on the Kerguelen Plateau. Foraging behaviour in Antarctic waters has been studied in detail (Bailleul et al., 2007a), however it remains poorly known in the interfrontal zone. This zone is highly dynamic with locally rich productive eddies in a high nutrient – low chlorophyll environment (Blain et al., 2007, Moore and Abbott, 2000). Since females comprise over two thirds of the animals foraging in this area, the interfrontal zone is likely to be of key evolutionary importance for the survival of the Kerguelen seal population.

Here, we extend recent work examining the influence of surface mesoscale structures on southern elephant seals' favourable foraging areas (Bailleul et al., 2010b), and focus on the links between behaviour and the vertical water column structure of eddies using *in situ* oceanographic data. Our primary objective is to examine whether the seals differed in their diving behaviour and foraging movement depending on their gender and on oceanographic conditions. Secondly, we focus on the observation of the oceanic mesoscale features specific to the interfrontal zone and characterise their influence on elephant seals' at sea activity. Gaining a better understanding of the foraging behaviour of the seals, especially females, in this zone will improve the ecological knowledge of this species and its prey as well as their use of oceanographic features typical of the interfrontal zone.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study species

Southern elephant seals are one of the important apex predators of the Southern Ocean ecosystem (Boyd and Arnborn, 1991). Kerguelen Island (49°20S; 69°20E), located on the boundary between Sub-Antarctic and Antarctic waters, hosts the second biggest sub-population of more than 120,000 individuals (Guinet et al., 1991). These animals travel large distances (McConnell et al., 1992) between semi-annual land residencies, which each lasts around 1 month during the austral spring (for reproduction) and late summer (for moulting). They also display extraordinary diving abilities, achieving up to 2000-m depths (Stewart and DeLong, 1990; Hindell et al., 1991). Taken together these factors make the animals exemplary broad-ranging samplers of the Southern Ocean (Biuw et al., 2007; Charrassin et al., 2008).

### 2.2. Tag deployment and data

Between 2003 and 2008, 55 southern elephant seals (31 females and 24 males) from the Kerguelen archipelago were tagged with conductivity – temperature – depth satellite – relayed data loggers (termed CTD-SRDLS). The devices collected and transmitted the locations of the seals as well as the pressure (dbar), temperature (°C), salinity (converted from conductivity) of the waters encountered by elephant seals. The loggers are designed and manufactured by the Sea Mammal Research Unit (University of St Andrews, Scotland). They were pressure-rated to 2000 m and a pseudo-random method was used to schedule the transmission of an unbiased data sample of the stored records (Fedak et al., 2002). Subadult males and adult females of similar mass (350–450 kg) were equipped. We focused our study on the interfrontal zone located between 0° and 125°E with latitudes ranging from 45° to 60°S. This area presents numerous oceanographic features, such as the Sub-Antarctic Front (SAF) and the Polar Front structures and covers a large part of the habitat range of the Kerguelen seal colony (Fig. 2a). Twenty-two seals went to the interfrontal zone among which 18 individuals were equipped before their post-moulting foraging trip, e.g. between December and March, and four others were equipped after a winter visit on land, e.g. in September during the austral spring (Table 1).

The diving behaviours derived from tags included: maximum depth, descent and ascent speeds, surface and diving durations, bottom-time (time spent below 80% of the maximum diving depth) as a proxy for the time spent hunting for prey (Chappell et al., 1993; Mitani et al., 2004) and bottom-time residuals (residuals of multiple regression of bottom-time vs. maximum dive depth + dive duration; calculated for each dive within a path, Bailleul et al., 2008). Argos locations were filtered using an Epanechnikov averaging filter based

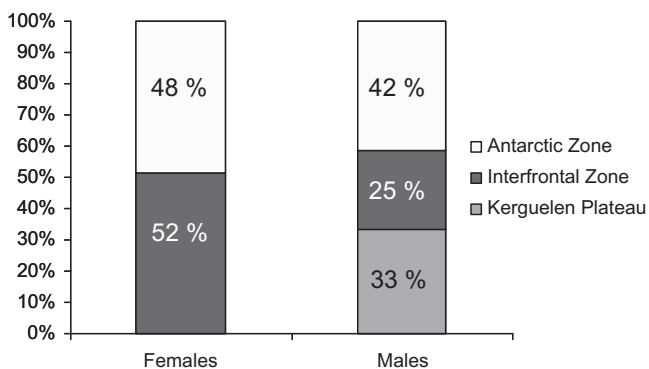
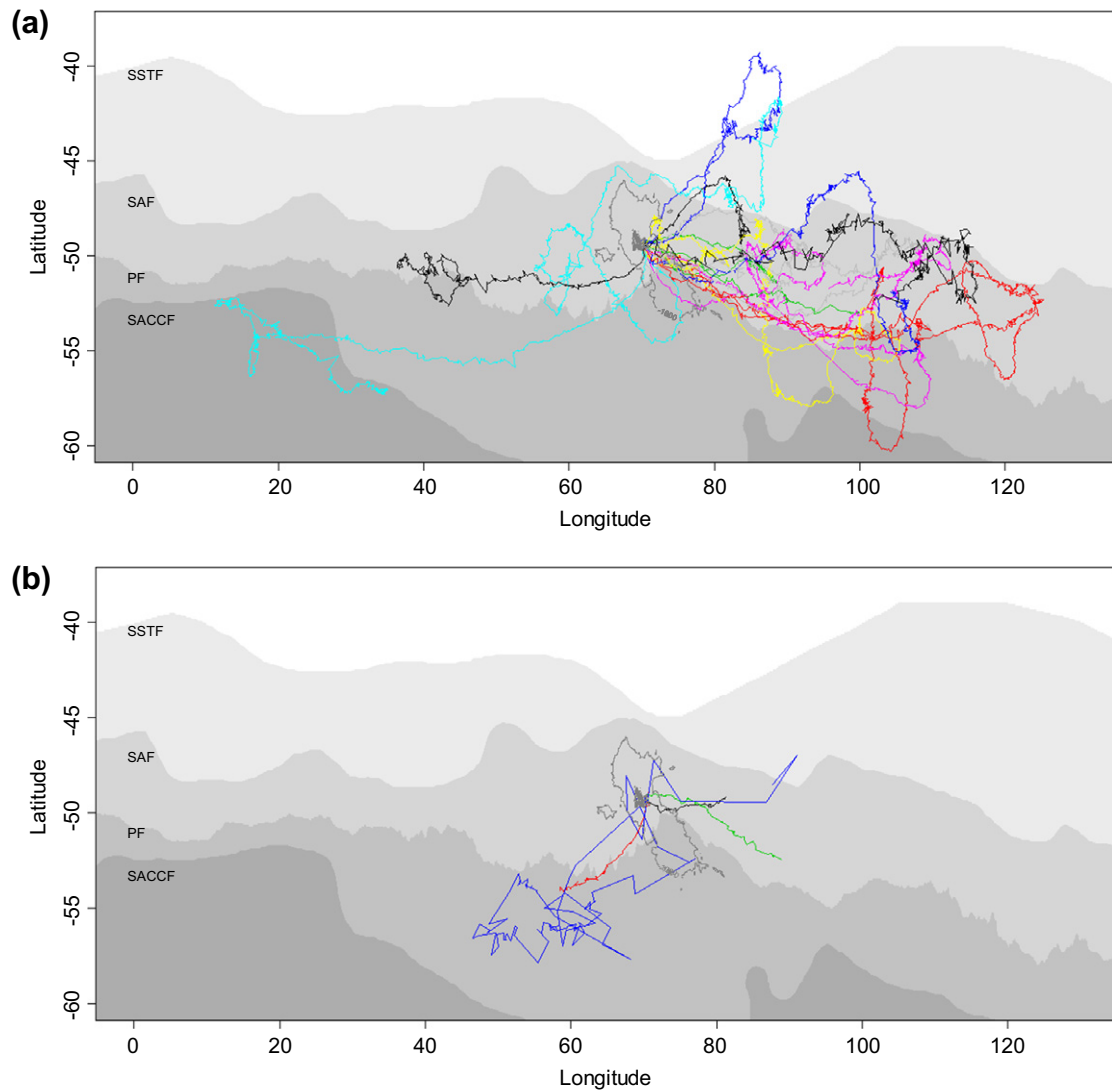


Fig. 1. Proportion of the subadult males and adult females in the three main habitats used as foraging areas.



**Fig. 2.** (a) Physical oceanography in the Southern Indian Ocean and Foraging trips of 18 southern elephant seals equipped between 2003 and 2008. Grey shaded zones indicate interfrontal areas encompassed between oceanographic fronts (from Moore et al., 1999). From the north to the south: Southern SubTropical Front (SSTF), Sub-Antarctic Front (SAF), Polar Front (PF) and Southern Antarctic Circum-Polar Front (SACCF). In this study, we refer to the interfrontal zone as the area between the STF and the PF. Kerguelen Island and 1000 m-isobath, around the Kerguelen Plateau, are indicated in dark grey and (b) physical oceanography in the Southern Indian Ocean and four trips excluded from the analysis either because of very poor quality location or duration shorter than a month.

on the assumption that southern elephant seals rarely travel at speeds higher than  $3 \text{ m s}^{-1}$  (Gaspar et al., 2006). Three movement variables were then calculated: path length (distance travelled between two Argos locations), number of dives per km and displacement speed. *In situ* oceanographic measurements of temperature and salinity, collected along the dives, provided a detailed description of the dynamic three dimensional environment.

### 2.3. Remotely sensed oceanographic data

The objective of this study was to evaluate links between behavioural and oceanographic variables within the interfrontal zone. Considering that we did not know *a priori* what was affecting the animal behaviour in an eddy field, we decided to explore links with a large set of oceanographic variables. Weekly satellite maps of sea level anomalies (SLA), absolute dynamic topography (AbDynTopo) and geostrophic velocities, absolute and anomalies values (respectively AbGeoVel and GeoVelAn), were used. Chlorophyll a concentration (Chl) was used as a proxy for primary productivity (Table 2a) but due to cloud cover causing a large

percentage of missing pixels, we used monthly data. Chlorophyll a anomalies about the monthly mean were also calculated for each pixel. The selected remotely sensed variables were extracted for each individual track location.

Mesoscale features were identified from SLA (Fig. 3) and other oceanographic data such as temperatures and water densities. Two kinds of eddies can be distinguished according to their rotation direction: cyclonic (clockwise in the southern hemisphere) and anticyclonic (counter-clockwise) eddies. In cyclonic eddies, the Coriolis and centrifugal forces are directed radially outward and so the dynamic balance is maintained by a pressure force directed radially inward towards a local “low” situated at the eddy’s center (Bakun, 2006). Therefore, the cores of cyclonic eddies present negative sea level anomalies combined with a shallower thermocline and isopycnals tightening in the water column. Conversely anticyclonic eddies present positive sea level anomalies and deepening of the thermocline at their center (Mann and Lazier, 2006). As a cyclonic eddy is spinning up, the isopycnals on its flanks steepen, and denser water is raised upward in the center – usually a good indication of upwelling. Therefore negative sea level

**Table 1**  
*Mirounga leonina*. Seal identification name, year of equipment, sex, deployment period (PM: post-moulting and PB: post-breeding) and at sea duration in days.

Seal	Year	Sex	Deployment period	At sea duration
ct3_9935_04	2004	F	PM	148
ct7_10033_05	2005	F	PM	245
ct7_10037_05	2005	F	PM	237
ct7_10039_05	2005	F	PM	42
ct7_10032_05	2005	M	PM	29
ct11_10064_05	2005	M	PB	71
ct11_10073_05	2005	M	PB	106
ct11_10096_05	2005	M	PB	65
ct11_10097_05	2005	M	PB	103
ct16-238-06	2006	F	PM	85
ct16-240-06	2006	F	PM	130
ct16-317-06	2006	F	PM	24
ct23-C05-06	2007	F	PM	215
ct23-C08-06	2007	F	PM	88
ct23-C09-06	2007	F	PM	224
ct23-C10-06	2007	F	PM	60
ct23-C11-06	2007	F	PM	157
ct23-C12-06	2007	F	PM	232
ct26-C13-07	2007	F	PM	233
ct26-C14-07	2007	F	PM	231
ct26-C15-07	2007	F	PM	210
ct26-C16-07	2007	M	PM	156

anomalies, cold temperatures and high water density are generally typical of spinning-up cyclonic eddies (Daniault and Ménard, 1985; Hayward and Mantyla, 1990; Park and Gambéróni, 1997). However decaying cyclonic eddies, can sometimes present similar characteristics (Bakun, 2006). In a downwelling process for instance, upward vertical motions at the flanks of the eddy make the isopycnals tend to mount back up to the levels that they were before the eddy span up. This eddy's outer edges will present weak sea level anomalies and relatively cold temperatures compared to the adjacent waters. Therefore, the identification of cyclonic and anticyclonic eddies was done with caution using the remotely sensed and *in situ* oceanographic variables available.

#### 2.4. Significance of relationships between behaviour and oceanography

We focused on the pelagic part of the track, considering only the zones with a bathymetry deeper than 1000 m and thereby exclud-

**Table 2a**  
 Oceanographic variables, abbreviation name, spatial resolution, temporal resolution and source.

Variable name	Abbreviation name	Spatial resolution	Temporal resolution	Source
Sea level anomalies	SLA	1/3°	Week	<a href="http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/">http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/</a>
Absolute dynamic topography	AbDynTopo	1/3°	Week	<a href="http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/">http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/</a>
Absolute geostrophic velocities	AbGeoVel	1/3°	Week	<a href="http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/">http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/</a>
Geostrophic velocities anomalies	GeoVelAn	1/3°	Week	<a href="http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/">http://atoll-motu.aviso.oceanobs.com/</a>
Chlorophyll	Chl	9 km	Month	<a href="http://www.oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi.html">http://www.oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi.html</a>
Chlorophyll anomalies	AnomChl	9 km	Month	Calculated from Chl
Surface temperature	Temp.Surf	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
50 m deep temperature	Temp.50	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
100 m deep temperature	Temp.100	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
200 m deep temperature	Temp.200	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
500 m deep temperature	Temp.500	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
Surface salinity	Sal.Surf	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
50 m deep salinity	Sal.50	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
100 m deep salinity	Sal.100	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
200 m deep salinity	Sal.200	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
500 m deep salinity	Sal.500	<i>In situ</i>	12 h	Recorded <i>in situ</i> by CTD tag
Surface density	Dens.Surf	<i>In situ</i>	12 h	Calculated from temperature and salinity
50 m deep density	Dens.50	<i>In situ</i>	12 h	Calculated from temperature and salinity
100 m deep density	Dens.100	<i>In situ</i>	12 h	Calculated from temperature and salinity
200 m deep density	Dens.200	<i>In situ</i>	12 h	Calculated from temperature and salinity
500 m deep density	Dens.500	<i>In situ</i>	12 h	Calculated from temperature and salinity

ing shelf areas where most of the seals forage benthically (Bailleul et al., 2007b). We linked the behavioural, positional and oceanographic data for the corresponding date with each filtered track location (Fig. 4, Tables 2a and 2b). Several depth classes were chosen on the basis of both biology and mesoscale ocean structure: the surface layer, 50 m layer ( $\pm 10\%$ ), 200 m layer ( $\pm 10\%$ , which characterises the presence of oceanographic fronts, Park et al. (1998)), and 500 m layer ( $\pm 10\%$ , which is the mean pelagic diving depth of elephant seals, McConnell et al. (1992)). Density in each depth class was then calculated from the *in situ* temperature and salinity. Abbreviations of the oceanographic variables, defined according to the previous depth classes mentioned, are presented in Table 2a.

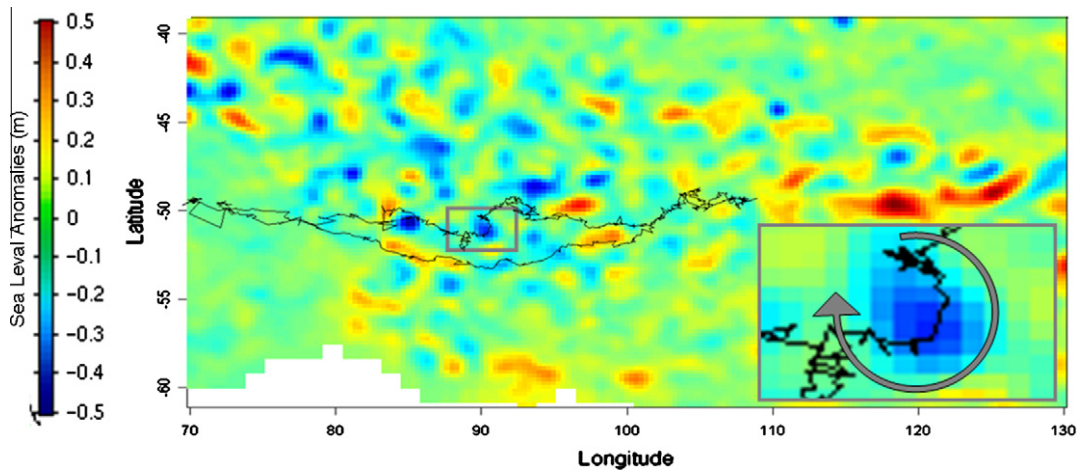
#### 2.4.1. Correlation coefficients

We worked with 16 oceanographic (Table 2a) and nine behavioural (Table 2b) variables. For each of the 144 pairs of variables per individual seal we calculated the pairwise Pearson correlation coefficient  $\rho_0$  between the behavioural and oceanographic time series (Pakhomov and McQuaid, 1996; R Development Core Team, 2005). We assumed a linear relationship between the behavioural and the oceanographic variables.

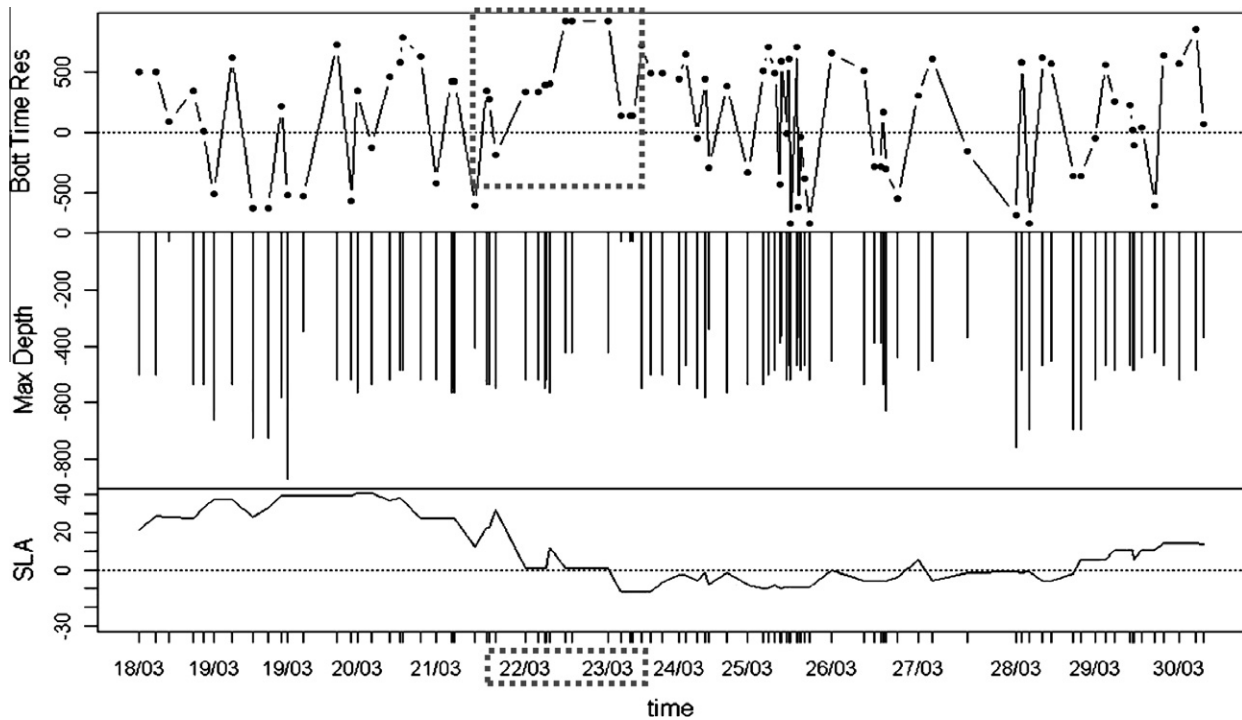
#### 2.4.2. Parametric bootstrap

In order to determine the strength of a linear link between the pairwise variables, we tested the significance of the correlation coefficients. When computing numerous correlation coefficients from the same data set, care must be taken since chance alone may result in spuriously significant correlations. Type I errors will be increased with spatially and temporally dependant data points. Therefore we used a bootstrap procedure (Gleason, 1988) to generate sampling distributions of the correlations for each data series (Efron and Tibshirani, 1993). To account for the temporal dependence within the time series we fitted, for each individual and each behavioural time series, an autoregressive moving average model (ARMA). The orders  $p$  and  $q$  of the ARMA (with  $p$ , for the AR part of the model, belonging to  $\{1, \dots, 5\}$  and  $q$ , for the MA part, belonging to  $\{1, \dots, 5\}$ ) were selected based on the smallest Akaike's Information Criterion (AIC, Akaike, 1973; Burnham and Anderson, 1998). We then simulated an ARMA with estimated coefficients in order to reproduce a series with the same characteristics as the original behavioural time series. Each series was simulated 1000 times, with the ARMA correlation model fitted on the behavioural variable. We calculated the correlation coefficient between each





**Fig. 3.** Argos track obtained for one individual combined with a weekly sea level anomalies (SLA) map. The corresponding week is framed in grey and enlarged. This portion of the track shows a cyclonic mesoscale eddies where the seal stayed and foraged.



**Fig. 4.** Corresponding time series obtained from one individual during 2 weeks. The two top time series are behavioural variables, respectively bottom-time residuals (s) and maximum diving depth (m). The last time series corresponds to the sea level anomalies extracted along the animal track from remotely sensed maps.

**Table 2b**  
Behavioural variables: abbreviation name, unit and source.

Variable name	Abbreviation name	Unit	Source
Travelling speed	Trav.Spd	km/day	Calculated from Argos track
Path length	PathLgth	m	Calculated from Argos track
Number of dives per km	Nb.Dive.	km	Calculated from Argos track
Descent speed	Des.Spd	m/s	TDR
Ascent speed	Asc.Spd	m/s	TDR
Dive duration	Dive.Dur	s	TDR
Maximum diving depth	Max.Depth	m	TDR
Bottom-time	Bott.Time	s	Calculated from TDR data
Bottom-time residuals	resBT	s	Calculated from TDR data

simulated behavioural ( $i$ ) and the oceanographic ( $j$ ) time series, thereby obtaining a distribution of the coefficient values. The significance of each correlation coefficient  $\rho_0$  was then determined at risk  $\alpha = 0.05$  i.e. through comparison with the 95%-confidence interval of this simulated distribution (Buckland and Garthwaite, 1991).

**2.5. Detecting homogeneous behavioural subsets among the individuals**

Among the individuals studied, gender, deployment date (post-breeding vs. post-moulting) and deployment year could be factors biasing the bootstrap results. To detect the existence of coherent subsets, a cluster analysis was conducted. Thereupon we deter-

mined whether the origin of these subsets stemmed from experimental bias. The distance matrix between individuals was calculated, with Euclidian distance, from the significant correlation coefficients matrix.

2.6. Behavioural transition analysis and associated oceanographic transitions

We focused the last part of the analysis on “behavioural transitions,” when the animals exhibited a sharp switch from extensive to intensive foraging behaviour. These were identified using bottom-time residuals (Bailleul et al., 2007b). Large positive residuals should indicate a longer than expected time at the bottom of the dive, presumably due to favourable foraging. The three broadest and longest transitions per track were identified using the 90% percentiles of the distribution of the residuals from an individual seals (Fig. 5). We then focused on the *in situ* and remotely sensed oceanographic data during the 48 h before and after each transition. A 2 day scale ensured a conservative approach to avoid artifacts related to local measurement errors. To corroborate the bootstrap results, we applied pairwise *t*-tests to the mean samples obtained 48 h before and 48 h after the behavioural transitions to evaluate which oceanographic variable showed significant variation during this time.

3. Results

3.1. Descriptive statistics of the tracks

Among the 22 animals equipped that went to the interfrontal zone, four presented either very poor quality locations or a track shorter than a month and were not used for the analyses (Fig. 2a and b). The 18 animals equipped for this study covered an average of  $11,790 \pm 6089$  km, including  $10,116 \pm 5687$  km in pelagic waters. They spent an average of 5.4 months at sea ( $162 \pm 68$  days) with 4.2 months in the pelagic area ( $126 \pm 67$  days). In our data, individual seals dived on average 67 times per day which is consistent with the literature (Boyd and Arnborn, 1991). This provided about  $10,854 \pm 4556$  dives while at sea, of which  $8442 \pm 4489$  were in pelagic waters.

3.2. Detection of homogeneous behavioural subsets among individuals

The subsets identified by the cluster analyses are presented in Fig. 6. The biggest subset of 13 pooled individuals which were not homogeneous in gender or deployment year. This supports the hypothesis of similarity in their foraging behaviour. However, of the remaining five individuals, no significant correlation for any pairwise test was obtained for two individuals, while the last three presented few significant correlations and these differed between three individuals. The subsequent analysis therefore focused on the homogeneous subset of 13 individuals.

3.3. Links between behavioural and oceanographic variables

3.3.1. Sea level and geostrophic velocities

For these 13 individuals, sea level anomalies showed a significant negative correlation with several behavioural variables such as number of dives per km, bottom-time and bottom-time residuals (correlation coefficients  $\pm$  standard deviation respectively  $-0.1643 \pm 0.1145$ ;  $-0.1627 \pm 0.0919$  and  $-0.1472 \pm 0.0429$ ). Absolute dynamic topography (AbDynTopo) was negatively correlated to both travel speed and the bottom-time residuals (resp.  $-0.1759 \pm 0.0416$  and  $-0.1539 \pm 0.0462$ ) and positively correlated with both path length ( $0.2835 \pm 0.2027$ ) and dive duration ( $0.1183 \pm 0.0451$ ). With respect to geostrophic velocities, absolute values were positively correlated with the maximum diving depth (AbGeoVel:  $0.2529 \pm 0.1223$ ) when both absolute values and anomalies were positively correlated with descent speed (AbGeoVel:  $0.3243 \pm 0.3163$ ; GeoVelAn:  $0.2515 \pm 0.0973$ ). Both geostrophic variables appeared negatively correlated with bottom-time (AbGeoVel:  $-0.1215 \pm 0.0587$ ; GeoVelAn:  $-0.1729 \pm 0.1416$ ).

3.3.2. Chlorophyll

Maximum diving depth (Chl:  $-0.3778 \pm 0.1631$ ; AnomChl:  $-0.2645 \pm 0.0894$ ), dive duration (Chl:  $-0.2639 \pm 0.0201$ ) and path length (AnomChl:  $-0.1586 \pm 0.028$ ) were negatively correlated with chlorophyll a concentration and its anomalies. However the bottom-time residuals (AnomChl:  $0.1702 \pm 0.1167$ ), number of dives per km (Chl:  $0.2644 \pm 0.0201$ ), displacement speed (Chl:

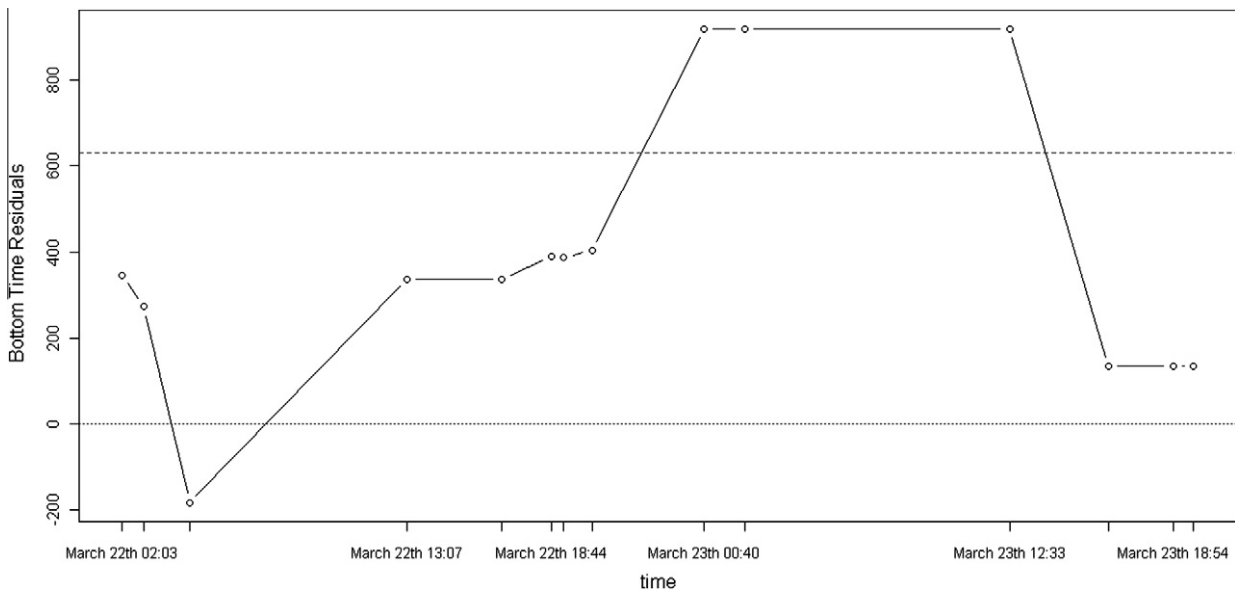
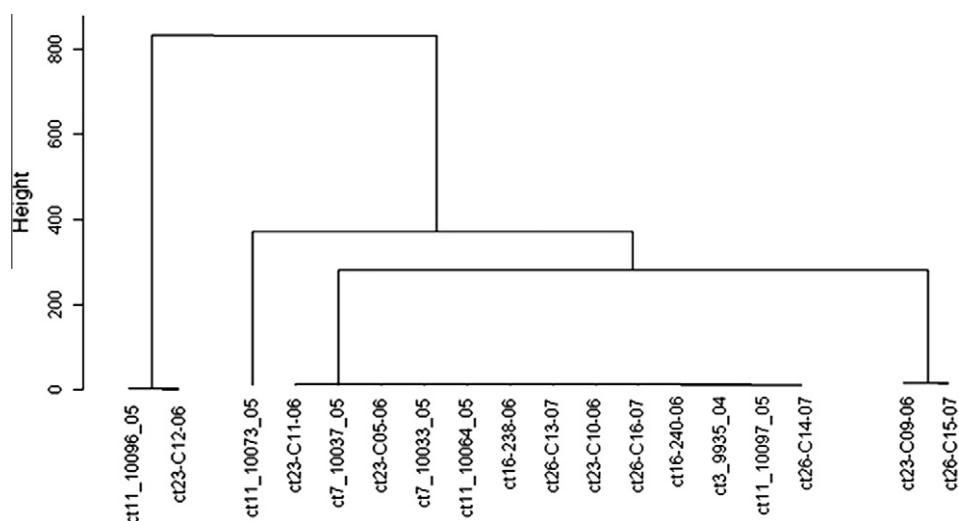


Fig. 5. Representation of a behavioural transition detection: dashed line corresponds to the 90% quantile value of the bottom-time residuals distribution. Highly positive bottom-time residuals indicate an intense foraging effort.



**Fig. 6.** Cluster dendrogram from the significant correlation coefficient distance matrix. Subsets of individual with similar correlations appear. The figure highlights that a majority of individuals present very similar relations between behavioural and oceanographic variables.

0.1631 ± 0.0245) and dive ascent speed (Chl: 0.5676 ± 0.1571) showed positive correlations with these two variables.

### 3.3.3. In situ temperature and density

Surface temperatures were positively correlated with descent (0.3663 ± 0.1656) and ascent (0.1336 ± 0.0342) speeds whilst negatively correlated with dive duration (−0.3718 ± 0.1476). Strong links, negative and positive, were also observed between the temperature of the bottom layers of the water column (depth > 50 m) and a number of behavioural variables. Ascent speed and dive duration were positively correlated with Temp.50 (resp. 0.3846 ± 0.0907 and 0.4239 ± 0.319), Temp.100 (resp. 0.1186 ± 0.0261 and 0.3241 ± 0.1727) and Temp.200 (resp. 0.1184 ± 0.0258 and 0.3156 ± 0.2413). Maximum diving depth was also positively correlated with Temp.50 (0.5248 ± 0.1883) and Temp.200 (0.1608 ± 0.0355). Descent speed, dive duration and path length appeared positively correlated with Temp.500 (respectively: 0.3338 ± 0.1672; 0.2511 ± 0.1187; 0.2717 ± 0.1349). However, few correlations with the water column temperature variables showed coefficients higher than 0.3.

With respect to the density variables, between 50 m and 500 m depth, the number of dives per km (Dens.200: 0.1214 ± 0.0265), bottom-time (Dens.100: 0.2039 ± 0.1665; Dens.200: 0.1668 ± 0.0265 and Dens.500: 0.1249 ± 0.0827), ascent (Dens.50: 0.3026 ± 0.1074) and descent speeds (Dens.200: 0.3858 ± 0.1525 and Dens.500: 0.3048 ± 0.0528) all showed positive correlations. Maximum diving depth (−0.2789 ± 0.2379) and dive duration (−0.11 ± 0.047) were negatively correlated with Dens.100. Considering the density at the surface, correlations with the same order of magnitude were obtained for all the behavioural variables mentioned above but with a sign inversion (Des.Spd: −0.2962 ± 0.216; Dive.Dur: −0.2553 ± 0.0641; Bott.Time: 0.1117 ± 0.0399 and resBT: 0.2042 ± 0.1208).

### 3.4. Behavioural transition analysis

Table 3 contains the significant ( $p$  value <0.05) or marginally significant ( $p$  value <0.1) paired  $t$ -tests realised on the 48 h before-transition and 48 h after-transition samples. Sea level anomalies as well as absolute dynamic topography both showed negative differences, i.e. averaged values from the 48 h after the behavioural transition were lower than during the 48 h before the transition. Conversely, *in situ* surface density and salinity showed positive

**Table 3**

Significant ( $p < 0.05$ ) and marginally significant ( $p < 0.1$ ) paired  $t$ -tests between the averaged 48 h before and the 48 h after behavioural transition samples.

	$t$ -Value	Mean	$p$ -Value
SLA	−2.1876	−3.107	0.033
AbDynTopo	−2.5897	−3.975	0.012
Dens.Surf	2.0299	2.978	0.048
Sal.Surf	2.0153	3.553	0.05

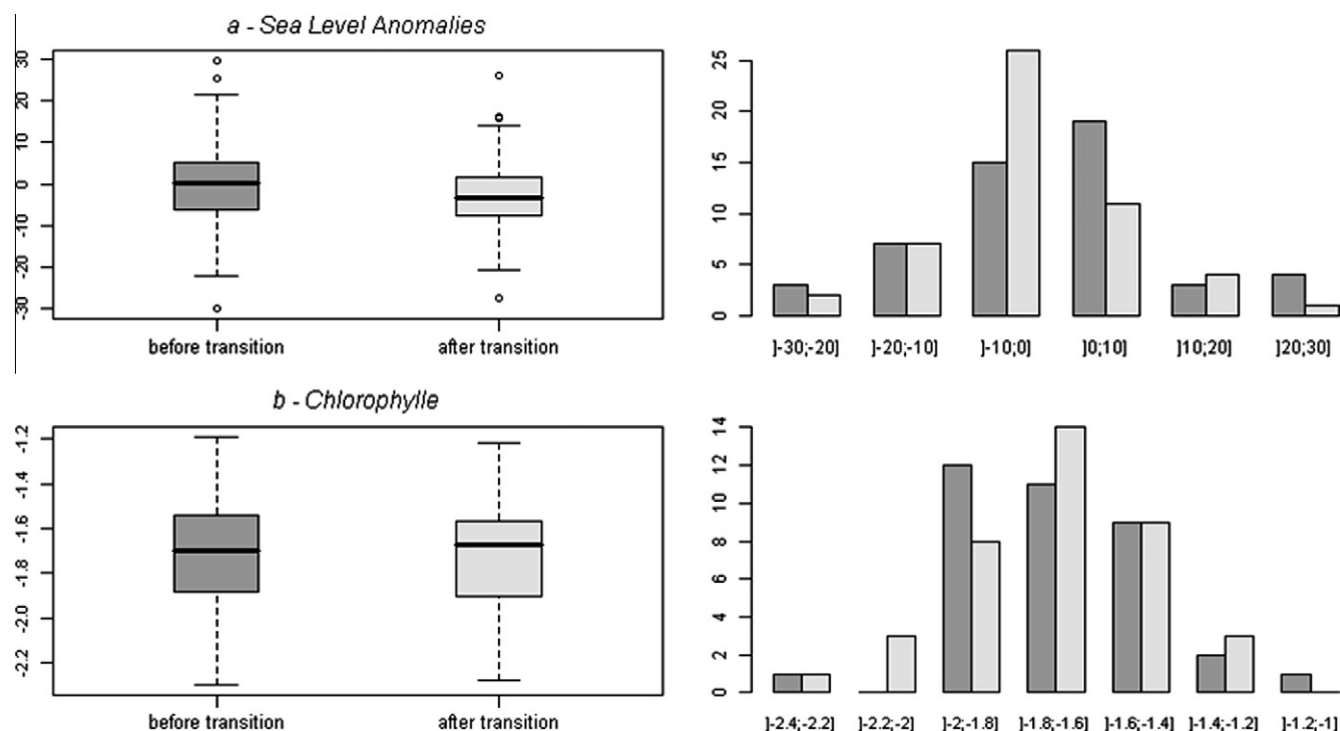
differences (Fig. 7), i.e. values before were higher than after the behavioural transition.

## 4. Discussion

In this study, we found evidence of significant correlations between southern elephant seal behaviour and their oceanographic environment in the interfrontal zone. Previous studies have shown that a variety of foraging strategies existing among the Kerguelen seal population. While some individuals target the Antarctic zone, others prospect in the interfrontal zone or the Kerguelen shelf. Considering the Antarctic foraging strategies, the influence of sea temperature and sea ice on elephant seal foraging behaviour has been studied in detail by Bailleul et al. (2007a). Our results suggest that the most favourable foraging habitats of elephant seals, in the interfrontal zone, are associated with cyclonic and anticyclonic eddies. Our study also highlights that, even within the polar interfrontal zone, relationships between the foraging behaviour and oceanographic conditions do vary between individuals.

### 4.1. Foraging patterns associated with mesoscale oceanographic structures

Within our subset of homogeneous foraging individuals, seals were found to modify their foraging behaviour, i.e. decrease the distance travelled, increase the numbers of dives performed per km and increase the relative time spent at the bottom of dives, in response to specific oceanographic conditions. All these behaviours were related to variations in sea level. A consistent increase of the foraging-searching effort of these seals was concordant with decreasing sea level anomalies, absolute dynamic topography and geostrophic velocities. The seals were also found to increase their descent speed and their dive duration with decreasing temperature



**Fig. 7.** Boxplot and distribution of averaged oceanographic variables for all individuals on the 48 h before behavioural transitions and 48 h after: (a) sea level anomalies present a significant difference between the values before and after behavioural transitions and (b) chlorophyll on the contrary does not present such significant difference.

and increasing water density at 500 m. They were also found to increase their path length (e.g. travelling speed) with increasing temperature and decreasing density at the depth of 500 m. These results suggest an increase in foraging –searching effort in high density and cold waters. Within the 2 days following a transition from extensive to intensive foraging–searching behaviour, elephant seals were consistently observed in waters that were significantly denser and with lower sea level anomalies, i.e. lower sea level in height, than the two previous days. All these results suggest that the most favourable foraging zones are associated with cyclonic eddies. However a bouncing effect on isopycnals at an anticyclonic eddy's outer edge can also induce weak SLA and relatively cold temperatures compared to the adjacent waters (Bakun, 2006). Therefore mesoscale structures targeted by the seals can either be the cores of cyclonic structures or the edges of anticyclonic structures. Inspection of the eddies present at the transition times (from mapped SLA and geostrophic velocities) confirm the importance of both structures: cores and outer edges in the opposite shear zone (Bakun, 2006).

Southern elephant seals in colder and denser waters, potentially upwelled mid-waters, were also found to increase their diving frequency and bottom-time, while decreasing their path length and maximum diving depth in regions of high chlorophyll concentrations. This finding suggests that these elephant seals may favour or target the most productive areas of the interfrontal zone. However no significant change in chlorophyll was found in the vicinity of behavioural transitions, suggesting rather an indirect causal link between foraging and chlorophyll. Surface chlorophyll-a concentration could simply be a bio-marker of these mesoscale features and of the local biological richness (Park et al., 2002) rather than a direct indicator of elephant seals' prey density. Oceanographic studies have actually shown that there is generally a spatial and temporal decorrelation, through advection processes associated with currents, between the distribution of phytoplankton and the distribution of secondary and tertiary production (Vinogradov,

1981; Jacques, 1988; Lévy, 1996; Jaquet and Whitehead, 1996; Wheeler et al., 2003). This low correlation can perhaps be explained by the time-lag and likely spatial-lag between primary, secondary and tertiary production (Frontier and Pichod Viale, 1998; Guinet et al., 2001).

Mesoscale processes such as eddies are known to be important for nutrient fluxes in the open ocean (McGillucuddy and Robinson, 1997). Eddies have different dynamical properties between the inner and outer part of their structure. While the interior part of the eddy, or core, transports particles within it, the outer produces intense stirring of the ambient environment (Olson, 1991). These physical processes can lead both to enhanced productivity due to the upwelling of deep nutrient rich waters and/or the spatial structuring and trapping of biological particles. Therefore nutrient injection in the surface layers due to upwelling processes can allow eddies to exhibit elevated primary productivity relative to the adjacent waters of the Southern Ocean (Ainley and DeMaster, 1990; Polovina et al., 2004). The increase in marine productivity associated with eddies can induce prey aggregation which can ultimately benefit top-predators. Isopycnal shoaling induced by vertical movement of water masses associated with eddies is likely to influence prey behaviour, driving upward migrations to remain at preferred densities and temperatures (Wiebe, 1982). Myctophid fish, principal prey for females and young males (Ducatez et al., 2008; Cherel et al., 2008), and euphausiids have been shown to aggregate in the periphery of downwelling structures where high biomass of micronekton and zooplankton is found (Rodhouse et al., 1996; Pakhomov and Froneman, 2000). Cold water and high biomass in the surface layers may cause a decrease of luminosity contributing to the presence of cryptic myctophids species at shallower depths (Flierl and McGillucuddy, 2002). To avoid predators which can detect bioluminescent prey, the optimal habitat of these fishes depends on temperature, density and especially light level at depth (Widder, 2010).

Our results are consistent with those obtained by Campagna et al. (2006) for a single individual elephant seal, and by Baillieu

et al. (2010b) who used the Okubo–Weiss criterion to identify eddies. However our findings further understanding of the relationships and processes linking the foraging-searching behaviour of elephant seals to mesoscale features within the interfrontal zone.

While a majority of seals target cyclonic eddies, where they probably find denser prey biomass, some individuals differ in their foraging behaviour in relation to mesoscale features. These differences are not understood but might be the consequences of each individual's past experiences (Bradshaw et al., 2004). Variations in foraging-searching behaviour and/or differences in prey selection (Field et al., 2004, 2007a) could explain this inter-individual variability that generates the observed population plasticity. Fitness variability is likely to be related to inter-individual strategies (Hindell et al., 1999; Field et al., 2007b). This could be directly measured through biometrics (pre- and post-track weights), changes in drift rate of dives along the track (Biuw et al., 2003) and ultimately through demographic monitoring, e.g. of reproduction success, pup weight, etc. (McMahon and Burton, 2005).

Southern elephant seals are predators that prospect continually within and between prey patches (Bailleul et al., 2007b). From the perspective of an individual seal, interfrontal zones are characterized by eddies: (1) that are random and unpredictable; (2) are sufficiently numerous, (3) and occur in spatially structured patterns, e.g. the interfrontal zone can be conceived as a moving three dimensional eddy field (Knox, 2006). Therefore, during any long range migration there may be a high probability of encountering a number of these structures en route, even without any previous experience. It is currently still unclear if elephant seals are searching for certain oceanographic conditions to find their prey or simply responding to changes in prey densities which are themselves related to oceanographic features. Relatively little is known about the distribution of prey in the interfrontal zone, particularly in the remote areas frequented by the seals. To investigate this point we need further information such as a direct measurement of prey intake or prey density within the habitats visited by southern elephant seals.

#### 4.2. Methodological perspectives

Statistical procedures were purposely chosen to be conservative, in order to identify the strongest and most significant relationships between seals behaviour and their environment. Another approach, such as integrative modeling (Box and Pierce, 1970), might also be appropriate but can often yield confusing interaction terms that are difficult to interpret. In this approach, it is also difficult to identify the individual process involved. We therefore preferred an inferential approach that allowed testing of our hypothesis. The oceanographic variables we chose focused on describing the direct physical surroundings and their gradients. Composite variables, such as Eddy Kinetic Energy, Okubo–Weiss Criterion or Lyapunov Exponents, were therefore excluded because of their redundancy with the other variables, although their use for the detection of eddies and sub-mesoscale structures is common (TewKai et al., 2009). Few studies have directly demonstrated the sensitivity of top-predator movements to their physical environment (Cotté et al., 2007), although it appears that swimming directions of elephant seals are not influenced by ocean currents (Bailleul et al., 2010b). As we identified all the individual significant relationships between behaviour and oceanographic variables, we were able to focus on the variables detected by the animal that significantly influenced their behaviour and those, (for instance those related to SLA), that are strong indicators of mesoscale features.

Identifying areas of intensive foraging is necessary to explain distribution with respect to habitat features, and the underlying behavioural mechanisms that predators use to capitalise on such

habitats (Mangel and Clark, 1989; Patterson et al., 2008). Animal behaviour can be modeled as a dynamic variable changing in relation to the animal's internal state and/or its environment (Morales et al., 2004; Jonsen et al., 2007). Search modes along the track can also directly depend on a behavioural variable such as the bottom-time or the time spent in the vicinity of successive path locations (Bailleul et al., 2008; Barraquand and Benhamou, 2008). The combination of change point analysis, trajectory segmentation and bout, e.g. segment of track, identification could be an interesting next step (Patterson et al., 2008). This could be used to systematically detect behavioural transitions along the tracks and associate them with the animal's surroundings. It is our intention to examine this in future work.

Finally new technological devices are very promising, such as fluorometers combined with the CTD-loggers and GPS technology added to high resolution temperature depth recorders. Fluorescence detection *in situ* within the upper 200 m of the water column can be used as a proxy for chlorophyll a. It will indicate the richness of the local biological productivity in the mesoscale and sub-mesoscale structures. Foraging behaviour and oceanographic features will be able to be simultaneously investigated at small spatial and temporal scales. Direct information on prey distribution remains very scarce in the Southern Ocean. Therefore the combination of fine scale foraging studies with *in situ* oceanographic measurements appears to be the most practical and cost effective way to improve knowledge on prey distribution and the feeding ecology of apex predators.

#### 5. Conclusion

Previous studies have shown that fronts and sea-ice play a key role in the foraging activity of elephant seals in other geographic areas (Bradshaw et al., 2004; Biuw et al., 2007). Here we have shown that the majority of the Kerguelen southern elephant seals that travel through the interfrontal zone forage preferentially within characteristic oceanographic mesoscale features. Frontal zones are major components of the Southern Ocean in terms of biological production and are frequently populated with intense mesoscale eddies. Upward cold water masses, from cyclonic eddies' cores and anticyclonic eddies' edges, appeared to be preferential foraging structures where the animals clearly intensified their diving effort. It is probable that by going to the interfrontal zone where resources are both spatially and temporally highly variable, elephant seals can concentrate their foraging searching activity in the most productive parts of the zone to maximise feeding success. Because of restricted ship deployments, relatively little is known about the distribution of prey in the interfrontal zone particularly in the remote areas frequented by the seals. Monitoring the diving behaviour of this species and the *in situ* oceanographic conditions with high resolution data, is an interesting further step in research on the foraging activity of elephant seals in relation to mesoscale structures and prey distribution in the Southern Ocean. It has been suggested that winds over the Southern Ocean have strongly increased over the past few decades (Meredith and Hogg, 2006) causing increased eddy activity and number. This could have significant impacts on primary productivity (Le Quéré et al., 2007) and hence prey opportunities for top-predators. However, the way in which these important mesoscale features, and the ecological communities they support, will vary on short and longer term time scales remains to be determined.

#### Acknowledgements

This work was carried out in the framework of IPSOS-SEAL (ANR 2008–2011) program. We are indebted to IPEV (Institut Polaire

Français) and TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises) for financial support of Antarctic research program 109. This study was also supported by the CNES (Centre National d'Etudes Spatiales) and the group CORIOLIS-MERCATOR. We are grateful to Dr. Eileen Hofmann and Dr Ian Perry for correcting and shaping this manuscript. Special thanks go also to two anonymous reviewers, Cedric Cotté and Sophie Bestley for very useful comments and for correction of the English. Finally we would like to thank all the colleagues and volunteers involved in the research on southern elephant seals in Kerguelen.

## References

- Ainley, D.G., DeMaster, D.P., 1990. Upper trophic levels in polar marine ecosystems. In: Smith, W.O., Jr. (Ed.), *Polar Oceanography: Part B: Chemistry, Biology and Geology*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 599–630.
- Akaike, H., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N., Czaki, P. (Eds.), *2nd International Symposium on Information Theory*, Akademiai Kiado, Budapest, pp. 267–281.
- Argos, 1996 User's Manual. CLS/Service Argos, Toulouse.
- Bailleul, F., Charrassin, J.B., Ezraty, R., Girard-Ardhuin, F., McMahon, C.R., Field, I.C., Guinet, C., 2007a. Southern elephant seals from Kerguelen Islands confronted by Antarctic sea ice. Changes in movements and in diving behaviour. *Deep Sea Research Part II* 54, 343–355.
- Bailleul, F., Charrassin, J.B., Monestiez, P., Roquet, F., Biuw, M., Guinet, C., 2007b. Successful foraging zones of southern elephant seals from Kerguelen Islands in relation to oceanographic conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, 2169–2181.
- Bailleul, F., Pinaud, D., Hindell, M., Charassin, J.B., Guinet, C., 2008. Assessment of scale-dependent foraging behaviour in Southern elephant seals incorporating the vertical dimension: a development of the first passage time method. *Journal of Animal Ecology* 77, 948–957.
- Bailleul, F., Authier, M., Ducatez, S., Roquet, F., Charrassin, J.B., Cherel, Y., Guinet, C., 2010a. Looking at the unseen: Combining animal bio-logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological niche of a deep diving predator. *Ecography* 408, 251–264.
- Bailleul, F., Cotté, C., Guinet, C., 2010b. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecological Progress Series* 408, 251–264.
- 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.
- Barraquand, F., Benhamou, S., 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* 89 (12), 3336–3348.
- Biuw, M., McConnell, B.J., Bradshaw, C.J.A., Burton, H.R., Fedak, M.A., 2003. Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology* 206, 3405–3423.
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., Tremblay, Y., McDonald, B., Park, Y.H., Rintoul, S.R., Bindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, F., Fedak, M.A., 2007. Variations in behaviour and condition of a Southern Ocean top predator in relation to *in situ* oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 13705–13710.
- Blain, S., Quéguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussard, C., Carlotti, F., Christaki, U., Corbière, A., Durand, I., Ebersbach, F., Fuda, J.-L., Garcia, N., Gerringa, L., Griffiths, B., Guigue, C., Guillerm, C., Jaquet, S., Jeandel, C., Laan, P., Lefèvre, D., Lomonaco, C., Malits, A., Mosseri, J., Obnersterer, I., Park, Y.-H., Picheral, M., Pondaven, P., Remy, T., Sandroni, V., Sarthou, G., Savoye, N., Scouarnec, L., Souhaut, M., Thuiller, D., Timmermans, K., Trull, T., Uitz, J., van-Beek, P., Veldhuis, M., Vincent, D., Viollier, E., Vong, L., Wagner, T., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature*, 446. doi:10.1038/nature05700.
- Bost, C.A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., Ainley, D.G., Weimerskirch, H., 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* 78, 363–376.
- Box, G., Pierce, D., 1970. Distribution of residual autocorrelations in autoregressive-integrated moving average time series models. *Journal of the American Statistical Association* 65 (332), 1509–1526.
- Boyd, I.L., Arnobom, T., 1991. Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biology* 11, 259, 266.
- Bradshaw, C., Hindell, M., Sumner, M., Michael, K., 2004. Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour* 68, 1349–1360.
- Briggs, K.T., Tyler, W.G., Lewis, D.B., Carlson, D.R., 1987. Bird communities at sea off California, 1975–1983. *Studies in Avian Biology* 11, 1–74.
- Brown, R.G.B., Gaskin, D.E., 1988. The pelagic ecology of the grey and red-necked phalaropes (*Phalaropus fulicarius* and *P. lobatus*) in the Bay of Fundy, Eastern Canada. *Ibis* 130, 234–250.
- Buckland, S.T., Garthwaite, P.H., 1991. Quantifying precision of mark-recapture estimates using the bootstrap and related methods. *Biometrics* 47, 255–268.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Campagna, C., Piola, A., Marin, M.R., Lewis, M., Fernandez, T., 2006. Southern elephant trajectories, fronts and eddies in the Brazil/Malvinas confluence. *Deep-Sea Research Part I* 53, 1907–1924.
- Chappell, M.A., Shoemaker, V.H., Janes, D.N., Maloney, S.K., Bucher, T.L., 1993. Energetics of foraging in breeding Adélie penguins. *Ecology* 74, 2450–2461.
- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129–136.
- Charrassin, J.B., Hindell, M., Rintoul, S.R., Roquet, F., Sokolov, S., Biuw, M., Costa, D., Boehme, L., Lovell, P., Coleman, R., Timmermann, R., Meijers, A., Meredith, M., Park, Y.H., Bailleul, F., Goebel, M., Tremblay, Y., Bost, C.A., McMahon, C.R., Field, I.C., Fedak, M.A., Guinet, C., 2008. Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 11634–11639.
- Cherel, Y., Ducatez, S., Fontaine, C., Richard, P., Guinet, C., 2008. Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female Southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series* 370, 239–247.
- Cotté, C., Guinet, C., Park, Y.H., Bost, C.A., 2007. King penguins foraging in dynamic environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 2385–2391.
- Daniault, N., Ménard, Y., 1985. Eddy kinetic energy distribution in the Southern Ocean from altimetry and FGGE drifting buoys. *Journal of Geophysical Research* 90 (C6), 11877–11889.
- Ducatez, S., Dalloyau, S., Richard, P., Guinet, C., Cherel, Y., 2008. Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. *Marine Biology* 155, 413–420.
- Efron, B., Tibshirani, R., 1993. *An introduction to the bootstrap*. Monographs on Statistics and Applied Probability. Chapman and Hall, New York.
- Fedak, M.A., Lovell, P., McConnell, B.J., Hunter, C., 2002. Overcoming the constraints of long range radio telemetry from animals: getting more useful data from smaller packages. *Journal of Integrative and Comparative Biology* 42 (3), 3–10.
- Field, I., Bradshaw, C., Burton, H., Hindell, M., 2004. Seasonal use of oceanographic and fisheries management zones by juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Macquarie Island. *Polar Biology* 27, 432–440.
- Field, I., Bradshaw, C., van den Hoff, J., Burton, H., Hindell, M., 2007a. Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. *Marine Biology* 150, 1441–1452.
- Field, I., Bradshaw, C., Burton, H., Hindell, M., 2007b. Differential resource allocation strategies in juvenile elephant seals in the highly seasonal Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 331, 281–290.
- Flierl, G., McGillicuddy, D., 2002. Mesoscale and submesoscale physical-biological interactions. In: Robinson, A., McCarthy, J., Rothschild, B. (Eds.), *The Sea*, vol. 12, pp. 113–185.
- Frontier, S., Pichod Viale, D., 1998. *Ecosystèmes: Structure, Fonctionnement, Evolution – INRA*, ISBN 2-10-003934-2.
- Gaspar, P., Georges, J.Y., Fossette, S., Lenoble, A., Ferraroli, S., Le Maho, Y., 2006. Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 2697–2702.
- Gleason, J.R., 1988. Algorithms for balances bootstrap simulations. *The American Naturalist* 42 (4), 263–266.
- Guinet, C., Jouventin, P., Weimerskirch, H., 1991. Population changes, movements of southern elephant seals on Crozet and Kerguelen Archipelagos in the last decades. *Polar Biology* 12 (3–4), 349–356.
- 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. *Marine Ecology Progress Series* 150, 11–20.
- 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.
- Hayward, T.L., Mantyla, A.W., 1990. Physical, chemical and biological structure of a coastal eddy near Cape Mendocino. *Journal of Marine Research* 48, 825–850.
- Hindell, M., Slip, D., Burton, H., 1991. The diving behaviour of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). *Australian Journal of Zoology* 39, 595–619.
- Hindell, M., McConnell, B., Fedak, M., Slip, D., Burton, H., Reijnders, P., McMahon, C., 1999. Environmental and physiological determinants of successful foraging by naive southern elephant seal pups during their first trip to sea. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1807–1821.
- Jacques, G., 1988. Flux de carbone en milieu pélagique de méditerranée occidentale lors de la floraison printanière. *Oceanologica Acta* 143, 148.
- Jaquet, N., Whitehead, H., 1996. Scale dependent correlation of sperm whale distribution with environmental features and productivity in the South Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 153, 1–9.
- Jonker, F.C., Bester, M.N., 1998. Seasonal movements and foraging areas of adult southern female elephant seals, *Mirounga leonina* from Marion Island. *Antarctic Science* 10, 21–30.
- Jonsen, I.D., Myers, R.A., James, M.C., 2007. Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series* 337, 255–264.

- Jouventin, P., Weimerskirch, H., 1990. Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343, 746–748.
- Kareiva, P., Odell, G., 1987. Swarms of predators exhibit 'prey taxis' if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist* 130, 233–270.
- Knox, G., 2006. *The Biology of the Southern Ocean*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Laing, J., 1938. Host finding by insect parasites. II. The chance of *Trichogrammae vanescens* finding its hosts. *Journal of Experimental Biology* 15, 281–302.
- LeBoeuf, B.J., Crocker, D., Costa, D., Blackwell, S., Webb, P., Houser, D., 2000. Foraging ecology of Northern Elephant Seal. *Ecological Monographs* 70 (3), 353–382.
- Le Quéré, C., Rödenbeck, C., Buitenhuis, E., Conway, T., Langenfelds, R., Gomez, A., Labuschagne, C., Ramonet, M., Nakazawa, T., Metz, N., Gillett, N., Heimann, M., 2007. Saturation of the Southern Ocean CO<sub>2</sub> sink due to recent climate change. *Science* 316, 1735–1737.
- Lévy, M., 1996. *Modélisation des processus biogéochimiques en Méditerranée Nord-occidentale. Cycle saisonnier et Variabilité méso-échelle*. PhD, University Paris VI.
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100, 603–609.
- Malone, T., Cole, M., 2000. Toward a global scale coastal ocean observing system. *Oceanography* 13 (1/2000), 7–11.
- Mangel, M., Clark, C., 1989. *Dynamic Modeling in Behavioural Ecology*. Princeton University Press.
- Mann, K.H., Lazier, J.R.N., 2006. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*, third ed. Wiley, Blackwell.
- McConnell, B.J., Chambers, C., Fedak, M.A., 1992. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 4, 393–398.
- McGillcuddy, D.J., Robinson, A.R., 1997. Eddy induced nutrient supply and new production in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research Part I* 44, 1427–1449.
- McMahon, C., Burton, H., 2005. Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 923–928.
- Meredith, M., Hogg, A., 2006. Circumpolar response of Southern Ocean eddy activity to changes in the Southern Annular Mode. *Geophysical Research Letters* 33, 16–20.
- Mitani, Y., Watanabe, Y., Sato, K., Cameron, M., Naito, Y., 2004. 3D diving behaviour of Weddell seals with respect to prey accessibility and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 281, 275–281.
- Moore, J., Abbott, M., Richman, J., 1999. Location and dynamics of the Antarctic polar front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research* 104, 3059–3073.
- Moore, J.K., Abbott, M.R., 2000. Phytoplankton chlorophyll distribution and primary production in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research* 105 (C12), 709–722.
- Morales, J.M., Haydon, D.T., Frair, J., Holsinger, K.E., Fryxell, J.M., 2004. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology* 85, 2436–2445.
- Nowlin, W.D., Briscoe, M., Smith, N., McPhaden, M.J., Roemmich, D., Chapman, P., Grasse, J.F., 2001. Evolution of a sustained ocean observing system. *Bulletin of the American Meteorological Society* 82, 1369–1376.
- Olson, D.B., 1991. Rings in the ocean. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 19, 283–311.
- Pakhomov, E., McQuaid, C., 1996. Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean. *Polar Biology* 16 (4), 271–286.
- Pakhomov, E.A., Froneman, P.W., 2000. Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997. *Polar Biology* 23, 410–419.
- Park, Y.H., Gambérone, L., 1997. Cross frontal injections of Antarctic intermediate water and Antarctic bottom water in the Crozet Basin. *Deep-Sea Research Part II* 44, 963–986.
- Park, Y.H., Charriaud, E., Ruiz Pino, D., Jeandel, C., 1998. Seasonal and interannual variability of the mixed layer properties and steric height at station KERFIX, southwest of Kerguelen. *Journal of Marine Systems* 17, 571–586.
- Park, Y.H., Pollard, R.T., Read, J.F., LeBoucher, V., 2002. A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. *Deep-Sea Research Part II* 49, 1823–1842.
- Parker, G., Stuart, R., 1976. Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *The American Naturalist* 110 (1976), 1055.
- Parker, G., Sutherland, W., 1992. The relationship between continuous input and interference models of ideal free distributions with unequal competitors. *Animal Behaviour* 44 (2), 345–355.
- Patterson, T.A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O., Matthiopoulos, J., 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 87–94.
- 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.
- Pyke, G.H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual reviews in ecology and systematics* 15, 523–575.
- 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.
- R Development Core Team, 2005. R: a language and environment for statistical computing. Version 2.0.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.rproject.org/>>.
- SCOR (1996). *GOOS Planning Workshop for Living Marine Resources. Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop / Report, No. 137*. UNESCO.
- Stewart, B.S., DeLong, R.L., 1990. Sexual differences in migration and foraging behaviour of northern elephant seals. *American Zoologist* 30, 44A.
- Tewkai, E., Rossi, V., Sudre, J., Weimerskirch, H., Lopez, C., Hernández-García, E., Marsac, F., Garçon, V., 2009. Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106, 8245–8250.
- Tinbergen, N., Impeken, M., Franck, D., 1967. An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour* 28 (3/4), 307–321.
- van den Hoff, J., Burton, H.R., Hindell, M.A., Sumner, M.D., McMahon, C.R., 2002. Migrations and foraging of juvenile southern elephant seals from Macquarie Island within CCAMLR managed areas. *Antarctic Science* 14, 134–145.
- Vinogradov, M.E., 1981. Ecosystems of equatorial upwellings. In: Longhurst, A.R. (Ed.), *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press, London, pp. 69–94.
- Waugh, S., Weimerskirch, H., 2003. Environmental heterogeneity and the evolution of foraging behaviour in long ranging greater albatrosses. *Oikos* 1030, 374–384.
- Weimerskirch, H., 1998. Foraging strategies of Indian Ocean albatrosses and their relationship with fisheries. In: Robertson, G., Gales, R. (Eds.), *Albatross: Biology and Conservation*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, pp. 168–179.
- Wheeler, P., Huyer, A., Fleischbein, J., 2003. Cold halocline, increased nutrients, and higher chlorophyll off Oregon in 2002. *Geophysical Research Letters* 30 (15), 8021.
- Widder, E., 2010. Bioluminescence in the Ocean: origins of biological, chemical and ecological diversity. *Science* 328, 704.
- Wiebe, P.H., 1982. Rings of the Gulf Stream. *Scientific American* 246, 50–60.

- ANNEXE C -

---

---

**COMPARATIVE ANALYSIS OF METHODS FOR INFERRING  
SUCCESSFUL FORAGING AREAS FROM ARGOS AND GPS  
TRACKING DATA**

---

**Anne-Cécile Dragon, Avner Bar-Hen, Pascal Monestiez, Christophe  
Guinet**  
*Marine Ecology Progress Series, under review*



1           Comparative analysis of methods for inferring  
2 successful foraging areas from Argos and GPS tracking  
3           data

4 Anne-Cécile Dragon<sup>1,2,4</sup>, Avner Bar-Hen<sup>2</sup>, Pascal Monestiez<sup>3</sup>, and Christophe  
5           Guinet<sup>1</sup>

6                           <sup>1</sup>CEBC-CNRS, France

7                           <sup>2</sup>MAP5-CNRS, France

8                           <sup>3</sup>BioSP-INRA, France

9                           <sup>4</sup>acdragon@cebc.cnrs.fr

10                           July 11, 2011

11 **Abstract**

12 Identifying animals' successful foraging areas is a major challenge in terms of comprehensive  
13 knowledge but also management and conservation of wild populations. In the last decades,  
14 numerous specific analytic methods were developed to handle tracking data and identify  
15 preferred foraging areas. In this study, we assessed the efficiency of different track-based  
16 methods along Argos and GPS predators' tracks. We investigated (1) the consistency in  
17 detection of foraging areas between track-based methods applied on two tracking data  
18 resolutions and (2) the similarity of foraging behaviour identification between track-based  
19 methods and an independent index of foraging success. We focused on the methods the most

20 commonly used in the literature: empirical descriptors of foraging effort, hidden Markov models  
21 and first passage time analyses. We applied those methods on satellite tracking data collected on  
22 six long-ranging elephant seals equipped with both Argos and GPS tags. Seals were also  
23 equipped with Time Depth Recorder loggers from which we estimated an independent index,  
24 based on the drift rate and the changes in seals' body conditions, as a proxy for foraging success  
25 along the tracks. Favourable foraging zones identified by track-based methods were compared  
26 to locations where the body condition significantly increased. Performed on high (GPS) and low  
27 (Argos) resolution data, hidden Markov models, with or without an environmental covariate,  
28 were the most reliable methods for identifying successful foraging areas. Areas identified by  
29 hidden Markov models as intensively used were congruent with the locations where seals  
30 significantly increased their body condition given a 4-day metabolisation lag.

31 **Keywords:** Area-restricted-search, drift dive, first-bottom-time, *Mirounga leonina*, movement  
32 analysis, state-space modelling

# 1 Introduction

In natural habitats, individual fitness directly depends on animals' ability to acquire resources compared in an efficient way [Stevick et al., 2002]. While foraging, predators often display movement patterns at multiple spatial and temporal scales that are assumed to match the spatial structure of their prey environment [Fauchald, 1999]. Therefore, it is expected that movement analysis can reveal profitable patches used by an animal [Turchin, 1991]. In a prey-aggregated environment such as the open ocean, it is predicted, under optimal foraging theory, that a predator having already captured a first prey would intensify its foraging in the patch [Charnov, 1976, Parker and Stuart, 1976]. This results in a behaviour called the Area-Restricted Search (ARS, Kareiva and Odell [1987]) and defined by a decrease in speed and an increase in sinuosity of movement [Benhamou and Bovet, 1989]. Between two patches, on the contrary, the forager travels more linearly and at a faster pace. Therefore, track-based measurements of free-ranging predators are thought to provide information on their foraging behaviour.

In the last decades, technical advances in wildlife telemetry have enabled the study of animals' movement patterns in both the terrestrial and marine realms [Buechner et al., 1971, White and Garrott, 1990, Block et al., 2001]. Nowadays, satellite telemetry (using the Argos system) and GPS (Global Positioning System) technologies yield the monitoring of high-quality tracking time series. For both Argos and GPS devices however, batteries have a limited lifespan and are designed to last for a specific number of acquisitions and/or transmissions. Argos devices allow the collection and emission by satellite of months-long, but noisy, recordings. This data resolution, low sampling frequency and low spatial resolution, will be referred in the manuscript as the Argos data resolution. On the other hand, GPS devices combine very high sampling frequency with high spatial resolution (95% points under 50 m-errors). Life expectancy of GPS devices though is shorter and generally does not afford data transmissions by satellite, making the device retrieving a compulsory duty to get GPS tracking data. Such compromise, typically

58 between accurate, frequent and power-consuming GPS locations and less precise, less frequent  
59 but longer recordings of Argos locations, has direct implications on tracking data analyses.  
60 Filtering of measurement errors, for Argos locations, and detection of changes in movement and  
61 foraging behaviour are two main issues in tracking data analyses. Recently, a growing number  
62 of analytical methods were developed to deal with one or both of these issues (Fauchald and  
63 Tveraa [2003], Jonsen et al. [2007], Tremblay et al. [2007], among others). Considering the  
64 identification of intensively used areas along predators' tracks, two types of approaches can be  
65 distinguished: descriptive methods and process-based models.

66 In the ARS context, empirical descriptors, such as path length or displacement speed, play a key  
67 role to detect intensive foraging areas [Benhamou and Bovet, 1989]. Considering a diving  
68 predator that forages and feeds in the water column, the number of dives per kilometre can also  
69 be an indicator for foraging intensity: the higher the number of dives in a given distance, the  
70 more intense the foraging of the predator [Dragon et al., 2010]. The proportion of the dive spent  
71 at the bottom has also been shown to be an indicator of foraging activity in several diving  
72 predators, with animals spending more time at the bottom in favourable foraging conditions  
73 (Elephant seal *Mirounga leonina*: Boyd and Arnborn [1991]; Sperm whale *Physeter*  
74 *macrocephalus*: Miller et al. [2004]; Grey seal *Halichoerus grypus*: Austin et al. [2006];  
75 Australian sea lion *Neophoca cinerea*: Fowler et al. [2006]). Furthermore, maximum diving  
76 depth can indicate the animal energetic budget: the deeper the dives in the water column, the  
77 more expensive the access to the resource and the less time the animal can spend at the bottom  
78 [Le Boeuf, 1994]. Positive residuals from a multiple regression (bottom time in function of  
79 maximum diving depth and dive duration) indicate longer bottom time than expected for given  
80 diving depth and duration [Bailleul et al., 2007b]. Therefore, higher bottom time residuals  
81 correspond to increased foraging time at the bottom of the dive [Bailleul et al., 2007b]. Other  
82 specific descriptive track-based analyses were recently published. Fractal analyses where a  
83 segment of a given length is moved along the animal track and the fractal dimension is

84 calculated for each segment [Dicke and Burrough, 1988, Schmitt and Seuront, 2001, Tremblay  
85 et al., 2007]. The ARSs are identified by high track convolutions corresponding to increased  
86 fractal dimension. Lévy flights model an animal path as mixtures of scale-free random walks  
87 [Viswanathan et al., 1996]. Intensively used areas are identified by the high values in the  
88 sinuosity distribution displayed by one of the random walks. Finally, first-passage-time (FPT)  
89 provides a measure of the time an animal takes to cross a virtual circle of a radius  $r$  that is  
90 moved along the track [Fauchald and Tveraa, 2003]. The underlying hypothesis is that high  
91 first-passage-time in certain areas corresponds to the display of an ARS behaviour by the  
92 animal. Bailleul et al. [2008] adapted FPT to the bottom time residuals. Their method, the  
93 first-bottom-time, identifies ARS for diving predators.

94 These descriptive methods may accurately detect the major ARS zones but lack a predictive  
95 capacity to statistically categorize distinct foraging behaviours. Process-based models allow a  
96 functional relationship between the system probability of being in a state at time  $t$  (for instance  
97 the animal location) and the previous system states. In a  $n$ -order Markov process, the process  
98 model probabilistically predicts the future system state from its  $n$  previous states [Cappé et al.,  
99 2005]. Animal movements can be assimilated to correlated (and/or biased) random walks  
100 [Turchin, 1991] that generally correspond to first-order Markov processes [Patterson et al.,  
101 2008]. In particular, state-space models combine an observation model to a process model  
102 (review in Patterson et al. [2008] and Schick et al. [2008]). The observation model describes  
103 mathematically how observations of the states (e.g. locations including measurement errors) are  
104 related to the real states. Finally, Hidden Markov Models (HMM) are process-based models  
105 where the state at time  $t$  also depends on a hidden variable, for instance the unobservable  
106 foraging mode of a free-ranging predator [Cappé et al., 2005]. HMM assume that the animal  
107 movement path is a composite correlated (and/or biased) random walk. The model classifies  
108 each state between the different random walks associated with a bijection to the different hidden  
109 movement modes. Considering filtered Argos locations or very low-error GPS data, hidden

110 Markov models assign behavioural modes from inferences on movement data [Morales et al.,  
111 2004]. The use of environmental covariates in the HMM inference can help in understanding  
112 how predators adapt their foraging behaviour to local environmental conditions [Morales et al.,  
113 2004]. For instance, numerous marine predators have shown preferences for oceanographic  
114 features that could be quantified in the HMM context [Bost et al., 2009]. Furthermore, the  
115 addition of behavioural covariates, such as the bottom time residuals for a diving predator, can  
116 potentially improve the foraging mode estimation.

117 Ultimately, the method choice depends on the predators' ecology, the resolution of the collected  
118 data and on the methods' appropriateness. Foraging ecologists are confronted to this choice  
119 with little information on the methods abilities, for a given data resolution, to properly detect  
120 successful foraging activity.

121 Wide-ranging predators are often impossible to observe across their range which hardens the  
122 estimation of their foraging success. Considering diving predators though, body condition  
123 depends on the animals' buoyancy determined by the relative proportions of lipid and lean body  
124 tissue [Webb et al., 1998]. Therefore, buoyancy modifications along a diving predator's track  
125 indicate variations of body condition that are directly related to its foraging success. In  
126 particular, a predator species that drift passively in the water column while diving, is an ideal  
127 study model to inform on *in situ* body condition [Biuw et al., 2003]. Travelling thousands of  
128 kilometres per year in the circumpolar waters of the Southern Ocean [McConnell et al., 1992],  
129 southern elephant seals, *Mirounga leonina*, are elusive marine predators. They continuously  
130 dive during their extended stay at sea and display behaviours qualified of "drift dives" along  
131 their tracks. Southern elephant seals regularly perform dives during which they stop swimming  
132 and drift passively in the water column [Biuw et al., 2003]. Vertical movements during these  
133 dives are related to the seal's body condition [Webb et al., 1998]: fat and positively buoyant  
134 seals will follow an upward drift. Inversely, lean seals with negatively buoyant body condition  
135 will sink during a drift dive. An increase in the drift rate over time indicates recent lipid

136 anabolism and the occurrence of a previous successful foraging activity [Biuw et al., 2007,  
137 Bailleul et al., 2007b]. This drift rate index provides a rare independent measure by which to  
138 evaluate the foraging zones identified using the track-based methods available to a foraging  
139 ecologist.

140 Among the track-based methods previously mentioned, Lévy flights and fractal dimension are  
141 still controversial [Turchin, 1996, Benhamou, 2004, 2007, Edwards et al., 2007] so that we  
142 decided to focus our study on the most commonly used methods for diving predators.

143 Therefore, we tested, on GPS data and previously filtered Argos data, four traditional track  
144 descriptors, first-passage-time and first-bottom-time methods and finally various hidden Markov  
145 models, with and without covariate. In this study, we assessed, for these different track-based  
146 methods, the similarity of ARS identification between analyses of elephant seals' GPS and  
147 filtered Argos tracks. We then evaluated, for each data resolution, the validity of ARS  
148 identification by the track-based methods against an independent dive-based measure of  
149 foraging success, given a metabolisation temporal lag to be estimated. Gaining a better  
150 assessment on the effect of data resolution on track-based methods will provide guidelines for  
151 future foraging studies. Furthermore, our study explicitly determines the most adequate  
152 track-based method for the proper identification of successful foraging areas.

## 2 Material & Methods

### 2.1 Tracking Data and Diving Behaviour

#### 2.1.1 Deployment of devices and data processing

Post-breeding southern elephant seal females were captured, in October 2008 ( $n = 2$ ) and 2009 ( $n = 5$ ), on Kerguelen Island ( $49^{\circ}20'S$ ,  $70^{\circ}20'E$ ). Animals were anaesthetised using a 1:1 combination of Tiletamine and Zolazepam (Zoletil 100) injected intravenously [McMahon et al., 2000]. After cleaning the hair with acetone, satellite relayed data loggers (MK10 Fast-Loc,  $105 * 60 * 20$  mm, 240 g, with cross-sectional area  $12\text{cm}^2$ , Wildlife Computers, Washington, USA) were glued on the seals' heads, using quick-setting epoxy (Araldite AW 2101). The loggers collected and transmitted both Argos and GPS location data (see Appendix tables 3 and 4 that present characteristics of both resolutions). The Time Depth Recorders (TDR) device collected pressure every two seconds. The time elapsed between two GPS locations was set to be a minimum of 20 minutes. Six out of the seven equipped females were recovered at the beginning of the moulting season (January 2009 and 2010) and the high resolution diving data sets were downloaded.

Argos locations of poorest quality (Class B and Z) were discarded. The speed between successive remaining locations was computed, and locations leading to values  $> 3\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  were discarded [Girard et al., 2006, Dragon et al., 2010]. To filter out the Argos location error, tracks were then smoothed and resampled at 6h intervals using an Epanechnikov filter with a time window of 2 days [Gaspar et al., 2006]. TDR data were processed with a standard zero-offset correction to take into account shifts in the pressure transducer calibration of the instrument over the period of data collection. Only dives deeper than 15 meters and lasting more than 3 minutes were kept for analysis. For Argos and GPS tracks, each tracking location was then associated with the following dive profile, subset from the TDR data.



## 177 **2.1.2 Drift Dives detection and Assessment of the seals' body conditions**

178 Drift dive identification was processed from the complete time-depth (TDR) data as follows.

179 First, instantaneous vertical speed was calculated from the time-depth data. It was then  
180 smoothed out by using a moving average (10 seconds window) in order to compensate for  
181 abrupt changes in depth reading due to the captor accuracy ( $\pm 1m$ ). Within dives, drift phases  
182 were isolated using a custom-made function under R software [R Development Core Team,  
183 2009]. Drift phases were detected as periods of time of more than 3 minutes during which the  
184 vertical speed was bounded between  $[-0.6; 0.6]m.s^{-1}$  and with a low variance ( $s^2 < 0.005$ )  
185 (Fig. 1, for more details see the annotated R codes in the supplementary material).

186 For each drift dive, a drift rate was determined as the slope coefficient of a linear regression  
187 between depths and time (see Bailleul et al. [2007a] and Fig. 1). Daily drift rate was then  
188 calculated along the 3-month tracks (see Appendix figure 6). Considering the global  
189 fattening-up trend of the seals along their tracks, we differentiated the daily drift rate to detect  
190 extreme changes in drift rate (90% quantile). Along each individual track, a drift rate categorical  
191 variable indicated the presence of successful foraging, e.g. where the seals extremely improved  
192 body condition and buoyancy [Crocker et al., 1997, Biuw et al., 2003, Bailleul et al., 2007b].

## 193 **2.2 Track-based Methods for the detection of foraging areas**

194 We focused on the most commonly used track-based methods and applied them on GPS and  
195 filtered Argos tracking data to identify intensive foraging areas.

### 196 **2.2.1 Empirical descriptors of tracking data**

197 We worked on both data resolutions to detect intensive foraging areas from simple track  
198 metrics. Four empirical descriptors of seal tracks were calculated: pathlength, number of dives,  
199 bottom time residuals and maximum diving depth. In the ARS context, we expected to detect

200 intensive foraging events when the seals displayed small path length, high number of dives per  
201 kilometre, small dive depth and high bottom time residuals. Therefore, four categorical  
202 variables indicated the presence of intensive foraging areas from the extreme values in  
203 pathlength ( $< 10\%quantile$ ), number of dives ( $> 90\%quantile$ ), bottom time residuals  
204 ( $> 90\%quantile$ ) and maximum diving depth ( $< 10\%quantile$ ).

### 205 **2.2.2 First-Passage-Time and First-Bottom-Time**

206 First-Passage-Time (FPT) refers to the period of time that an animal, supposed to be following a  
207 random walk, takes to leave a circle centred on its location at time  $t$  [Fauchald and Tveraa,  
208 2003]. High first-passage-time indicates ARS behaviour displayed at the spatial scale  $S$ , the  
209 chosen radius of the circle that corresponds to the maximum peak in FPT relative variance (see  
210 Fauchald and Tveraa [2003]). For each individual, we used FPT and its derived method (FBT,  
211 for First-Bottom-Time) to analyse the Argos and GPS tracking data. Identified in preliminary  
212 studies on the maximum peak in relative variance for each individual, spatial scales ( $S$ ) used for  
213 FPT and FBT analyses on Argos tracks were respectively  $49 \pm 32km$  (FPT) and  $57 \pm 23km$   
214 (FBT). And spatial scales on GPS tracks were  $36 \pm 16km$  (FPT) and  $60 \pm 47km$  (FBT). Along  
215 the paths, FPT and FBT categorical variables indicating presence of ARS were defined by long  
216 first-passage/bottom-times (90% quantile) determined at the scales  $S$ .

### 217 **2.2.3 Hidden Markov Models**

218 In this study, we used 4 Hidden Markov Models (HMM) developed by Morales et al. [2004]  
219 with two hidden, or unobservable, behavioural modes and an increased number of covariates.  
220 An HMM estimates the probability  $p[t, b.mode]$  of each observation point, in our case a vector  
221 of 2 components that are path length and turning angle calculated from tracking data at time  $t$ ,  
222 to be in the two different behavioural modes  $b.mode \in \{1, 2\}$  (Equation 1). At each time step,  
223 an individual can change from the current behavioural mode to a different one with an estimated

224 probability  $q$  as a function of time and the previous behavioural mode. For two possible  
 225 behavioural modes, the model estimates a  $2 \times 2$  probability matrix (for details see the annotated  
 226 *BUGS* code in the supplementary material). Model parameters are estimated, in each  
 227 behavioural mode, from specific distributions (Weibull distribution for path length and wrapped  
 228 Cauchy for turning angles, for details see Morales et al. [2004]).

$$\begin{cases} p[t, 1] = q[t, b.mode_{t-1}] \\ p[t, 2] = 1 - p[t, 1] \end{cases} \quad (1)$$

229 *With  $q$  the probability function that describes the probability of being in intensive foraging*  
 230 *mode ( $b.mode = 1$ ) at time  $t$  depending on the previous behavioural mode  $b.mode_{t-1}$ .*

231 The first HMM includes no covariate to estimate the probability of being in a behavioural mode  
 232  $i \in \{1, 2\}$  at time  $t$  given that the animal was in mode  $j \in \{1, 2\}$  at time  $t-1$ . The probability  
 233 matrix is fixed in time. However, probabilities of switching between behavioural modes can  
 234 also depend on environmental and/or diving covariates.

235 The second model (HMM.SLA) is defined by a switching probability depending on the previous  
 236 behavioural mode and a local environmental covariate that is likely to increase switching  
 237 probability from extensive to intensive foraging mode. A logistic link was used to transform the  
 238 regression with a continuous environmental covariate to a  $[0, 1]$  probability response (Equation  
 239 2).

$$q[t, b.mode_{t-1}] = \frac{\exp(a0[b.mode_{t-1}] + a1[b.mode_{t-1}] \times cov.data[t])}{1 + \exp(a0[b.mode_{t-1}] + a1[b.mode_{t-1}] \times cov.data[t])} \quad (2)$$

240 *With regression coefficients  $a0$  and  $a1$  depending on the previous behavioural mode  $b.mode_{t-1}$ .*

241 *The covariate ( $cov.data$ ) is measured locally for each time step  $t$ .*

242 Considering the covariate choice, previous studies have shown that mesoscale eddies, highly  
 243 correlated to sea level anomalies data (SLA), were profitable foraging areas for southern  
 244 elephant seals [Bailleul et al., 2010, Dragon et al., 2010]. Weekly satellite maps of a third

245 degree ground resolution of sea level anomalies were obtained from the Aviso data base  
 246 (<http://www.aviso.oceanobs.com>), from which we extracted SLA values associated with each  
 247 Argos and GPS track point of the individuals.

248 Similarly, the third HMM (HMM.resBT) depended on the bottom time residuals (resBT) as a  
 249 behavioural covariate. Bottom time residuals were calculated for each dive associated to an  
 250 Argos or GPS track point. High bottom time residuals are assumed to increase the probability of  
 251 switching from extensive to intensive foraging mode [Bailleul et al., 2008]. Finally the last  
 252 HMM model, HMM.SLA.resBT, including the two previous covariates is defined to evaluate  
 253 the relative importance of diving behaviour and environmental interactions in the foraging  
 254 process (Equation 3).

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{reg}[t] = a0[b.mode_{t-1}] + a1[b.mode_{t-1}] \times SLA[t] + a2[b.mode_{t-1}] \times resBT[t] \\ \quad + a3[b.mode_{t-1}] \times SLA[t] \times resBT[t] \\ q[t, b.mode_{t-1}] = \frac{\exp(\text{reg}[t])}{1 + \exp(\text{reg}[t])} \end{array} \right. \quad (3)$$

255 *With regression coefficients  $a0$ ,  $a1$ ,  $a2$  and  $a3$  depending on the previous behavioural mode*  
 256  *$b.mode_{t-1}$ . The covariates, sea level anomalies (SLA) and bottom time residuals (resBT), are*  
 257 *respectively measured locally and calculated for each time step  $t$ .*

258 Considering the number of observations, Bayesian methods become particularly useful in  
 259 determining the best behavioural mode estimations. All models were fitted with freely available  
 260 software *winBUGS* (Bayesian Analysis Using Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. [1999]) called  
 261 from *R* [R Development Core Team, 2009] with the package *R2WinBUGS* [Sturtz et al.,  
 262 2005]. For all models, we used vague priors (Gamma and Uniform distributions, for details see  
 263 the supplementary material) as recommended to avoid the inherent bias of Bayesian methods as  
 264 much as possible [Dennis, 1996]. Three MCMC (Monte-Carlo Markov Chain techniques)  
 265 chains were run for each model, with 20000 iterations following a 5000 burn-in (thin=100).

266 Autocorrelation and convergence to stationary distributions were examined in sample paths of  
267 various parameters [Gelman and Rubin, 1992, Brooks and Gelman, 1998, Morales et al., 2004].  
268 The deviance Information Criterion (DIC, Spiegelhalter et al. [2002]) was used to select  
269 between the HMM formulations. For each individual, we used the four HMMs to analyse the  
270 Argos and GPS tracking data. The time series of intensive foraging probabilities were  
271 transformed into categorical time series: when  $p[t; 1] < 0.5$ , the seal was considered in  
272 extensive foraging mode (2) at time  $t$ .

## 273 **2.3 Similarity between drift rate index of foraging, Argos and GPS track-** 274 **based methods' outputs**

### 275 **2.3.1 Similarity of foraging identification on Argos and GPS tracks**

276 For each individual, method and data resolution, percentage of time allocated to intensive  
277 foraging, relative to the tracks' durations, was calculated from the categorical time series  
278 (intensive vs. extensive foraging) resulting from the track-based analyses. Identified intensive  
279 foraging zones on Argos tracks were compared with the one identified on respective  
280 individuals' GPS tracks. Similarity between the time series was evaluated with two indexes:  
281 Jaccard index [Jaccard, 1901] and an index derived from the Levenshtein distance (Equation 4,  
282 Levenshtein [1966], Dale [1989], Papadimitriou [2009], Farina et al. [2011]). This distance,  
283 also known as edit distance, is an easy to compute parameter for measuring the amount of  
284 differences between two categorical time series. The greater the Levenshtein distance, the more  
285 different the sequences and therefore the more different the segmentations between the two  
286 sequences. Conversely, the "LD similarity index" is high when the identifications of intensive

287 foraging zones between the two time series are similar.

$$\begin{cases} LD = \frac{100 \times \sum d + i + s}{l} \\ LD.idx = 100 - LD \end{cases} \quad (4)$$

288 *With LD the Levenshtein distance calculated from d the number of deletions, i the number of*  
289 *insertions and s the number of substitutions required to transform the first categorical time*  
290 *series, of length l, into the second.*

291 *With LD.idx the Levenshtein distance similarity index.*

292 To evaluate the influence of data sampling frequency given a same fine spatial resolution  
293 dataset, we subsampled progressively the GPS tracks. We worked from full GPS resolution (36  
294 locations per day in average, e.g. one location every 40 min) to Argos temporal sampling  
295 frequency (4 locations per day), with intermediate resolutions (18, 12, 9, 6 locations per day  
296 equally separated in time). With the Jaccard and LD similarity indexes, the similarity of  
297 allocated intensive foraging was evaluated between Argos resolution and the 6 GPS subsampled  
298 datasets.

### 299 **2.3.2 Comparison with drift rate index of foraging**

300 For each track-based method, successful foraging zones, identified from the drift rate index of  
301 foraging, were compared to the identified intensive foraging zones on respective individuals'  
302 Argos and GPS tracks. The similarity between track-based methods outputs and the categorical  
303 time series of drift rate index of foraging was calculated with the Jaccard and LD similarity  
304 indexes. However, to take into account the necessary time to digest and metabolise the ingested  
305 preys into seal fat, we introduced, in the similarity calculations, a temporal lag ranging from 0  
306 to 12 days [Thums et al., 2008]. We assumed that maximum similarity indexes indicated the  
307 time needed for lipid anabolism in post-breeding southern elephant seal females.

## 3 Results

All statistical results present mean and standard deviation ( $\pm$  sd).

### 3.1 Distribution at sea, diving and drifting behaviour

All but one individual foraged exclusively within the interfrontal zone in pelagic waters (Fig. 2). The last one went to the Antarctic plateau area. During the course of this study, animals for which tags were recovered ( $n=6$ ) had an average foraging trip duration of  $84.4 \pm 10.5$  days and covered an average distance of  $4314 \pm 979$  km. They dove on average  $58.6 \pm 6.5$  times a day and displayed  $3.1 \pm 0.8$  drift dives per day. The individual going to the Antarctic Plateau during its foraging trip performed significantly more drift dives per day than the others ( $4.5 \pm 1.03$  vs.  $2.8 \pm 0.4$ ,  $t = -3.7$ ,  $df = 105$ ,  $P = 0.0001$ ). All animals presented a positive mean increase of their drift rate ( $0.11 \pm 0.04$ ) over the whole foraging trip reflecting an increase in buoyancy along the path.

### 3.2 Convergence and DIC of Hidden Markov Models

The two first HMMs, with no covariate and with SLA covariate, reached convergence within the burn-in phase of all individuals at both data resolutions. The HMMs with *resBT* covariate and *SLA*  $\times$  *resBT* did not converge for all individuals (Tab. 1). DIC was compared for all models that converged: the simplest model (no covariate) displayed the lowest DIC values (Tab. 1). For HMM with SLA covariate, slope coefficients ( $a_1$ ) in the regression to estimate probability of being in intensive foraging at time  $t$  were marginally different between behavioural modes, at time  $t - 1$ , on Argos tracking data (slope coefficient when intensive foraging mode at time  $t - 1$ :  $1.76 \pm 0.91$  and when extensive foraging mode at time  $t - 1$ :  $0.92 \pm 0.57$ ,  $t = 1.9$ ,  $df = 8.4$ ,  $p.value = 0.09$ ) but not on GPS tracking data (intensive at  $t - 1$ :  $2.03 \pm 1.61$  and extensive at  $t - 1$ :  $1.42 \pm 1.09$ ,  $t = 0.76$ ,  $df = 8.8$ ,  $p.value = 0.46$ ). However, a positive intercept coefficient

331 (a0) was obtained for all individuals and both data resolutions when in intensive foraging mode  
332 at time  $t - 1$  (Argos:  $2.41 \pm 0.98$  ; GPS:  $2.76 \pm 0.84$ ). Therefore, the probability of staying in  
333 intensive foraging mode was increased with low sea level anomalies. On the contrary, the  
334 intercept coefficient was negative (Argos:  $-2.53 \pm 1.05$  ;  $-2.52 \pm 1.18$ ) when the animals were  
335 in extensive foraging mode at time  $t - 1$ .

### 336 **3.3 Similarity of ARS identification along GPS, subsampled GPS and fil-** 337 **tered Argos tracks for the different track-based methods**

338 For GPS data, track-based methods had similar ranges of time spent on intensive foraging  
339 ( $27.5\% \pm 13.7$ ). For Argos data, track-based methods had also similar ranges of time spent on  
340 intensive foraging ( $17.1\% \pm 15.3$ ) but it was marginally more variable for Argos data resolution  
341 than for GPS ( $F = 3.3$ , num df = 5, denom df = 13, p-value = 0.07). Globally, estimations of  
342 time spent on intensive foraging were significantly different between analyses of Argos and  
343 GPS tracks (Wilcoxon paired test:  $W = 88$ ,  $P = 0.02$ ).

344 Figure 3 illustrates the similarity between the outputs of track-based methods applied on Argos  
345 and on GPS tracking data (results are shown for the LD similarity index, Jaccard index gave  
346 similar results). The four empirical descriptors, number of dives (Nb.Dive), bottom time  
347 residuals (resBT), maximum diving depth (Max.Depth) and path length, presented the highest  
348 similarities. HMM without covariate and HMM with sea level anomalies (HMM.SLA) also  
349 presented good similarities between locations of intensive foraging along Argos and GPS  
350 tracks. Finally first-passage-time, first-bottom-time, HMM with resBT and with  $SLA \times resBT$   
351 showed the lowest similarities.

352 Regarding variations in sampling frequency, proportions of time allocated to intensive foraging  
353 remained nearly constant (see Appendix Fig. 7) and standard deviations of the average  
354 percentage of time allocated to intensive foraging were very stable ( $9.7\% \pm 6.4$ ).



### 3.4 Validity of ARS identification by the track-based methods against the drift rate index of foraging

The LD similarity index and Jaccard index (results not shown) calculated from the different methods with temporal lags from 0 to 12 days showed great variations between data resolutions. Table 2 presents time lags obtained for the various track-based methods. Argos data showed maximal similarity for an average lag of 4 days ( $4.27 \pm 0.79$ , standard deviation calculated across track-based methods) whereas similarity with GPS data was maximised for higher lags ( $6.15 \pm 1.67$ ). However, for the HMM with no covariate, the estimations of the lag with Argos and GPS tracks were very close: the temporal lag between the intensive foraging mode and the occurrence of positive change in drift rate was estimated to  $4.33 \pm 2.52$  days (standard deviation across individuals) on Argos tracks and  $4.67 \pm 5.51$  days on GPS tracks. Estimations for first-bottom-time were also similar between Argos and GPS track-analyses (Argos:  $5.00 \pm 1.05$  and GPS:  $5.42 \pm 1.74$ ). Consequently, for the rest of the study, the minimal temporal lag of fat metabolisation was considered to be 4 days for post-breeding females. Figure 4 illustrates the mean LD similarity index (and standard deviation across individuals) between each track-based method and the drift rate index categorical time series with a 4-day temporal lag. Values for methods applied on Argos data (Fig. 4a) were of the same order than for methods applied on GPS data (Fig. 4b, Argos:  $33.29 \pm 18.13$ ; GPS:  $44.04 \pm 27.51$ ,  $t = -1.03$ ,  $df = 15.5$ ,  $p.value = 0.31$ ). With Argos data, highest similarities to the drift rate index of foraging were obtained between hidden Markov models with no covariate (56.00 %) and *HMM.SLA* (61.86 %). The two other HMMs presented high variations between individuals and lower values of similarity index than FPT and FBT (50.19 % for FBT and 39.62 % for FPT). For GPS resolution, the similarity to the drift rate index of foraging was maximised with HMM and *HMM.SLA* (71.23% and 70.45%). Other track-based methods such as hidden Markov models with behavioural covariate, FPT and FBT presented also high similarities with the drift rate

380 index of foraging. Finally, the worst similarities were obtained with the methods based on  
381 empirical descriptors (Max.Depth: 15.42 % with Argos and 11.04 % with GPS tracking data).  
382 Figure 5 illustrates various track-based methods including HMM.SLA, first-bottom-time,  
383 maximum diving depth and drift rate index of foraging (given a 4-day temporal lag) on the GPS  
384 track of one individual. The illustrated example depicts the range of similarities presented in  
385 figure 4: HMM with the sea-level anomalies covariate is the most similar, first-bottom-time  
386 detects the main foraging areas and the empirical descriptors does not succeed in the detection  
387 of intensive areas compared to the ones highlighted by the drift rate foraging index.

## 4 Discussion & Perspectives

This study investigates the most common track-based methods used to identify intensive foraging along predators' tracks. Six double-tagged seals are used as the basis for comparing the methods' performance on Argos versus GPS data. The methods' outputs were then related to an independent, and assumed true, index of foraging success determined from changes in the animal's buoyancy and hence body condition. Our results showed that detection of ARS behaviour and intensive foraging effort can be equally assessed from low (Argos) and high (GPS) resolution tracking data. We also provided an estimation of the metabolisation time lag needed by the post-breeding seals to process their food and increase their body conditions. Given this temporal lag, intensive foraging effort has been directly associated to successful foraging behaviour leading to lipid anabolism and an increase in buoyancy. Finally, hidden Markov models, with or without environmental covariate, appeared as the most optimal methodology, among the tested methods, to identify locations of actual successful foraging along the predators' tracks. Direct implications of the results are in the evaluation of predators' actual foraging and feeding ranges with respect to environmental conditions and resource availability.

Regarding the similarity evaluation between track-based methods applied on Argos and GPS data resolutions, the two indexes used indicated methods based on empirical descriptors as being the most similar. Empirical descriptors track-based methods are largely dependent on timestamps, not locations, whereas first-passage/bottom-time methods are highly dependent on the spatial scale choice [Barraquand and Benhamou, 2008]. Therefore, first-passage/bottom-time methods could badly rank in this similarity evaluation because of the differences of spatial resolutions and scales between Argos and GPS track-analyses. As for as Hidden Markov models, they do not rely on spatial scale choice and, except for HMM with bottom-time residuals as covariate, display intermediate similarities between Argos and GPS

413 track-analyses. Considering the proportions of time spent in intensive foraging along the tracks,  
414 no change across sub-sampling frequency was observed (see Appendix Fig. 7). GPS tracks  
415 include low error in the observations and so do the subsampled tracks from the GPS datasets.  
416 We can expect that similar sub-samplings on Argos data, including high error observations,  
417 would lead to important changes between the proportions of intensive foraging observed along  
418 the sub-sampled tracks. However, the proportions of time spent in intensive foraging, assigned  
419 by HMM and HMM.SLA, are globally consistent between low and high resolutions tracking  
420 data. Consequently, both data resolutions can be considered adequate to identify intensive  
421 foraging effort from those process-based methods.

422 Regarding the comparison between track-based methods outputs and the drift rate index of  
423 successful foraging, the minimal metabolisation temporal lag was estimated to 4 days. This  
424 minimal lag is in the range of values mentioned for post-breeding females in the literature and  
425 seems biologically coherent for mammals [Rosen et al., 2007, Thums et al., 2008]. Although  
426 empirical descriptors presented high similarities in their outputs between Argos and GPS  
427 track-analyses, very little similarity was obtained between their outputs and the drift rate index  
428 of successful foraging. In this case, consistency between data resolution was not a good  
429 indicator of the method's validity in ARS detection. Conversely, first-passage-time and  
430 first-bottom time presented high similarities between their outputs and the drift rate index of  
431 foraging but very low consistency between Argos and GPS analyses. In a spatially and  
432 temporally heterogeneous environment, predators can forage on patches of various sizes and  
433 densities. It is therefore expected that a foraging predator displays movement patterns at  
434 multiple spatial and temporal scales [Fauchald, 1999]. Therefore, the choice of one spatial scale  
435 potentially avoids the detection of ARS displayed at multiple scales [Orians and Wittenberger,  
436 1991]. On the contrary, no obligation of a sometimes biased radius and spatial scale inputs  
437 allows process-based models to detect all intensively used areas along tracks. In the end, some  
438 hidden Markov models (HMM and HMM.SLA) also combined a good consistency between

439 Argos and GPS analyses and high similarities between their outputs and the drift rate index of  
440 foraging. They appeared to be the most optimal methods for the detection of successful  
441 foraging areas for both resolutions of tracking data. The models, with no covariate and with an  
442 environmental covariate, insured an adequate segmentation, providing vague priors and  
443 checking of the underlying ARS hypotheses (that is bimodal distribution of movement  
444 parameters). Segments homogeneity related to animal behavioural continuity is provided  
445 through the Markov process followed by the movement characteristics. In our study, given a  
446 small number of iterations and computing time, convergence for the two models was quickly  
447 reached for all individuals. DIC values were also the smallest for those 2 models compared to  
448 other HMMs, although the DIC statistics for HMM.SLA is almost double that of the simplest  
449 model. In our study, the best methodological compromise to properly detect the successful  
450 intensive foraging areas seemed to be the use of the less parametrised model: the HMM with no  
451 covariate. On the other hand, the use of an environmental covariate allowed a quantified  
452 estimation of the effect of sea level anomalies on the seals' foraging behaviour: probability of  
453 staying in intensive foraging behaviour was increased with low sea level anomalies that  
454 characterise cyclonic eddies' structures where the seals mainly forage [Bakun, 2006, Bailleul  
455 et al., 2010, Dragon et al., 2010]. Finally, HMM flexibility allows for the adaptation to  
456 biological characteristics of predator species: the model structure can be extended to 3 or more  
457 behavioural modes [Cappé et al., 2005], depending on the biology of the studied species, and  
458 relations between predator's behaviour and their direct environment can be taken into account  
459 by the addition of covariates in the model [Eckert et al., 2008].

460 In our study, we assumed that the filtered Argos and the GPS tracking data were low-error  
461 observations. Given such observations, hidden Markov models displayed a high ability to  
462 identify foraging zones. It is likely though that filtered Argos data still contain observation  
463 errors. State-space models are characterised by an observation model dealing with the noisy raw  
464 data and a process-model that can, as hidden Markov models can, draw statistical inferences

465 about foraging behaviours along the predators' tracks. Therefore, state-space modelling  
466 combines statistical robustness and predictive ability [Patterson et al., 2008]. In comparison  
467 with the other tested methods, process-based models, applied to nil-error observations or raw  
468 data, appear to be the most optimal methodology in behavioural ecology. In the present study,  
469 differences in temporal scales of the events detected represent the main limitation: important  
470 changes of the drift rate can only be detected over a few days, everything else being equal  
471 [Biuw et al., 2003]. Therefore, it is likely that drift rate data may not detect punctual successful  
472 foraging zones. However by focusing on the most detectable changes in drift rates (90%  
473 quantile), we adopted a conservative approach for the calculation of the metabolisation lag.  
474 Consequently, we assumed that the detection of drift rate changes provided valuable  
475 information on successful foraging zones at medium temporal and spatial scales. Such medium  
476 scales match better the Argos resolution than the fine GPS one, which may explain the  
477 differences observed between the two resolutions for the lag estimations. Furthermore, we  
478 focused our study on the similarity between intensive foraging effort and changing in the seals  
479 body condition. Further work could also take into account ARS that do not result in successive  
480 fat metabolisation and would therefore appear in track-based methods' outputs, but not in the  
481 drift rate successful foraging index considered here. In this case, accelerometry data would  
482 allow the quantification of foraging activity by, for instance, the study of flip strokes intensity  
483 [Wilson et al., 2007]. Finally it would also enabled the identification of seals' foraging success  
484 at finer temporal and spatial scales [Viviant et al., 2010].

## 485 **5 Conclusion**

486 In highly migratory marine species, which are impossible to directly observe across their range,  
487 existing information on the location of foraging and feeding behaviour is mainly inferred from  
488 surface movement analysis. The primary approach used to investigate movement has become

489 telemetry-based methods, and this represents a rapidly growing field of research. Specific  
490 analysis methods have been developed for this purpose taking into account spatial resolution of  
491 complex individual-based data (Jonsen et al. [2007], Bailleul et al. [2008] among others). This  
492 study showed that intensive foraging areas could be equally detected from low and high  
493 resolution tracking datasets. Hidden Markov models, a type of process-based models, were also  
494 shown as the most efficient methods to infer successful foraging behaviour from satellite  
495 tracking data of both resolutions. The favourable foraging zones identified by the models, with  
496 no covariate and with an environmental one, were located where positive changes of the seals'  
497 body conditions occurred, given a 4-day metabolisation lag.

498 Tracking foraging activity with the GPS system produces new and valuable information about  
499 the fine scale behaviour and effort of predators in time and space, with more accurate and  
500 unbiased estimates than studies based on Argos telemetry. However, in the optic of home-range  
501 studies, reserve design or large scale environmental characterisation, Argos data resolution  
502 proved to be sufficient for the identification of the main successful foraging areas. Argos data  
503 resolution could therefore be preferred by foraging ecologist for this range of questions. On the  
504 other hand, GPS resolution data, especially when combined with TDR data on diving behaviour,  
505 support more precise investigations such as studies on fine temporal and spatial changes in the  
506 movement and diving patterns of marine predators in response to local oceanographic  
507 structures. To conclude, our approach was developed on southern elephant seals data but the  
508 methods used and the results found in our study have implications for foraging detection on  
509 telemetry data of other predator species fulfilling the ARS hypothesis.

## 510 **6 Acknowledgements**

511 The authors are grateful to Brigitte Planade, Matthieu Authier, Nory El Ksabi, Quentin Delorme  
512 and the field workers of Kerguelen 59th and 60th missions for their assistance in the field. This  
513 work was carried out in the framework of IPSOS-SEAL (ANR VMC 07) program. We are  
514 indebted to IPEV (Institut Polaire Français), Total Foundation and TAAF (Terres Australes et  
515 Antarctiques Françaises) for financial support of Antarctic research program 109. We are also  
516 grateful to Pr Guihennec (MAP5, France) for her assistance in WinBUGS utilisation. Special  
517 thanks go also to Tiphaine Jeanniard du Dot and two anonymous reviewers for very useful  
518 comments on a previous version of the manuscript.



## 519 **References**

- 520 D. Austin, W.D. Bowen, J.I. McMillan, and D.J. Boness. Stomach temperature telemetry reveals  
521 temporal patterns of foraging success in a free-ranging marine mammal. *Journal of Animal*  
522 *Ecology*, 75:408–420, 2006.
- 523 F. Bailleul, J.B. Charrassin, R. Ezraty, F. Girard-Ardhuin, C.R. McMahon, I.C. Field, and  
524 C. Guinet. Southern elephant seals from kerguelen islands confronted by antarctic sea ice.  
525 changes in movements and in diving behaviour. *Deep–Sea Research, Part II*, 54:343–355,  
526 2007a.
- 527 F. Bailleul, J.B. Charrassin, P. Monestiez, F. Roquet, M. Biuw, and C. Guinet. Successful for-  
528 aging zones of southern elephant seals from kerguelen islands in relation to oceanographic  
529 conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362:2169–2181, 2007b.
- 530 F. Bailleul, D. Pinaud, M. Hindell, J.B. Charrassin, and C. Guinet. Assessment of scale–  
531 dependent foraging behaviour in southern elephant seals incorporating the vertical dimension:  
532 a development of the first passage time method. *Journal of Animal Ecology*, 77:948–957,  
533 2008.
- 534 F. Bailleul, C. Cotté, and C. Guinet. Mesoscale eddies as foraging areas of a deep-diving predator,  
535 the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series*, 408:251–264, 2010.
- 536 A. Bakun. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: Opportunity,  
537 adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*, 70(S2):105–122, 2006.
- 538 F. Barraquand and S. Benhamou. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying  
539 profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89 (12):3336–3348, 2008.
- 540 S. Benhamou. How to reliably estimate the tortuosity of an animal’s path: straightness, sinuosity,  
541 or fractal dimension ? *Journal of Theoretical Biology*, 229:209–220, 2004.

- 542 S. Benhamou. How many animals really do the lévy walk ? *Ecology*, 88(8):1962–1969, 2007.
- 543 S. Benhamou and P. Bovet. How animals use their environment: a new look at kinesis. *Animal*  
544 *Behaviour*, 38:375–383, 1989.
- 545 M. Biuw, B.J. McConnell, C.J.A. Bradshaw, H.R. Burton, and M.A. Fedak. Blubber and buoy-  
546 ancy: monitoring the body condition of free–ranging seals using simple dive characteristics.  
547 *Journal of Experimental Biology*, 206:3405–3423, 2003.
- 548 M. Biuw, L. Boehme, C. Guinet, M. Hindell, D. Costa, J.B. Charrassin, F. Roquet, F. Bailleul,  
549 M. Meredith, S. Thorpe, Y. Tremblay, B. McDonald, Y.H. Park, S.R. Rintoul, N. Bindoff,  
550 M. Goebel, D. Crocker, P. Lovell, J. Nicholson, F. Monks, and M.A. Fedak. Variations in  
551 behaviour and condition of a southern ocean top predator in relation to in situ oceanographic  
552 conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,  
553 104:13705–13710, 2007.
- 554 B.A. Block, H. Dewar, S.B. Blackwell, T. Williams, E. Prince, A.M. Boustany, C. Farwell, D.J.  
555 Fudge, and A. Seitz. Migratory movements depth preferences and thermal biology of atlantic  
556 bluefin tuna. *Science*, 293:1310–1314, 2001.
- 557 C.A. Bost, C. Cotté, F. Bailleul, Y. Cherel, J.B. Charrassin, C. Guinet, D.G. Ainley, and  
558 H. Weimerskirch. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals  
559 of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78:363–376, 2009.
- 560 I.L. Boyd and T. Arnbom. Diving behaviour in relation to water temperature in the southern  
561 elephant seal: foraging implications. *Polar Biology*, 2:259–266, 1991.
- 562 S.P. Brooks and A. Gelman. General methods for monitoring convergence of iterative simula-  
563 tions. *Journal of Computational and Graphical Statistics.*, 7:434–455, 1998.

- 564 H. K. Buechner, F.C. Craighead, J.J. Craighead, and Coté. C.E. Satellites for research on free-  
565 roaming animals. *BioScience*, 21:1201–1205, 1971.
- 566 O. Cappé, E. Moulines, and T. Ryden. *Inference in Hidden Markov Models*. New York, Springer,  
567 2005.
- 568 E.L. Charnov. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*,  
569 9:129–136, 1976.
- 570 D.E. Crocker, B.J. Le Boeuf, and D.P. Costa. Drift diving in female northern elephant seals:  
571 implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology*, 75:27–39, 1997.
- 572 M.B. Dale. Dissimilarity for partially ranked data and its application to overabundance data.  
573 *Vegetatio*, 82:1–12, 1989.
- 574 B. Dennis. Discussion: Should ecologists become bayesians? *Ecological Applications*, 6(4):  
575 1095–1103, 1996.
- 576 M. Dicke and P.A. Burrough. Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal  
577 traits. *Physiological entomology*, 13(4):393–398, 1988.
- 578 A-C. Dragon, P. Monestiez, A. Bar-Hen, and C. Guinet. Linking foraging behaviour to physical  
579 oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of kerguelen  
580 islands. *Progress in Oceanography*, 87:61–71, 2010.
- 581 S.A. Eckert, J.E. Moore, D.C. Dunn, R. Sagarminaga van Buiten, K.L. Eckert, and P.N. Halpin.  
582 Modelling loggerhead turtle movement in the mediterranean: Importance of body size and  
583 oceanography. *Ecological Applications*, 18(2):290–308, 2008.
- 584 A.M. Edwards, R.A. Phillips, N.W. Watkins, M.P. Freeman, E.J. Murphy, V. Afanasyev, S.V.  
585 Buldyrev, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo, H.E. Stanley, and G.M. Viswanathan. Revisiting lévy

586 flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. *Nature*, 449:1044–1048,  
587 2007.

588 A. Farina, E. Lattanzi, R. Malavasi, N. Pieretti, and L. Piccioli. Avian soundscapes and cognitive  
589 landscapes: theory, application and ecological perspectives. *Landscape Ecology*, 2011. doi:  
590 10.1007/s10980-011-9617-z.

591 P. Fauchald. Foraging in a hierarchical patch system. *The American Naturalist*, 153:603–613,  
592 1999.

593 P. Fauchald and T. Tveraa. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and  
594 habitat selection. *Ecology*, 84:282–288, 2003.

595 S.L. Fowler, D.P. Costa, J.P.Y. Arnould, N.J. Gales, and C.E. Kuhn. Ontogeny of diving be-  
596 haviour in the australian sea lion: trials of adolescence in a late bloomer. *Journal of Animal*  
597 *Ecology*, 75:358–367, 2006.

598 P. Gaspar, J.Y. Georges, S. Fossette, A. Lenoble, S. Ferraroli, and Y. Le Maho. Marine animal  
599 behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proceedings of the Royal*  
600 *Society B: Biological Sciences*, 273:2697–2702, 2006.

601 A. Gelman and D.B. Rubin. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Sta-*  
602 *tistical Science*, 7:457–511, 1992.

603 C. Girard, J. Sudre, S. Benhamou, D. Roos, and P. Luschi. Homing in green turtles chelonia  
604 mydas: oceanic currents act as a constraint rather than as an information source. *Marine*  
605 *Ecology Progress Series*, 322:281–289, 2006.

606 P. Jaccard. étude comparative de la distribution florale dans une portion des alpes et du jura.  
607 *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 37:547–579, 1901.

- 608 I.D. Jonsen, R.A. Myers, and M.C. James. Identifying leatherback turtle foraging behaviour from  
609 satellite telemetry using a switching state–space model. *Marine Ecology Progress Series*, 337:  
610 255–264, 2007.
- 611 P. Kareiva and G. Odell. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use  
612 area–restricted search. *The American Naturalist*, 130:233–270, 1987.
- 613 B.J. Le Boeuf. Variation in diving pattern of northern elephant seals with age, mass, sex, and  
614 reproductive condition. *In: Le Boeuf, B.J. & Laws, R.M. (Eds.), Elephant Seals: Population*  
615 *Ecology, Behaviour, and Physiology. University of California Press, Berkeley*, pages 237–252,  
616 1994.
- 617 Vladimir I Levenshtein. Binary codes capable of correcting deletions, insertions, and reversals.  
618 *Soviet Physics Doklady*, 10(8):707–710, 1966.
- 619 B.J. McConnell, C. Chambers, and M.A. Fedak. Foraging ecology of southern elephant seals  
620 in relation to the bathymetry and productivity of the southern ocean. *Antarctic Science*, 4:  
621 393–398, 1992.
- 622 C.R. McMahon, H.R. Burton, S. McLean, D.J. Slip, and M.N. Bester. Field immobilisation of  
623 southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *The Veterinary Record*,  
624 146:251–254, 2000.
- 625 P.J.O. Miller, M.P. Johnson, and P.L. Tyack. Sperm whale behaviour indicates the use of echolo-  
626 cation click buzzes 'creaks' in prey capture. *Proceedings of the Royal Society of London B*,  
627 271:2239–2247, 2004.
- 628 J.M. Morales, D.T. Haydon, J. Frair, K.E. Holsinger, and J.M. Fryxell. Extracting more out  
629 of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85:  
630 2436–2445, 2004.

- 631 G.H. Orians and J.F. Wittenberger. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American*  
632 *Naturalist*, 137:829–849, 1991.
- 633 A. Orsi, T. Whitworth III, and J.W. Nowlin. On the meridional extent and fronts of the antarctic  
634 circumpolar current. *Deep–Sea Research, Part I*, 42(5):641–673, 1995.
- 635 F. Papadimitriou. Modelling spatial landscape complexity using the levenshtein algorithm. *Eco-*  
636 *logical Informatics*, 4:48–55, 2009.
- 637 G. Parker and R. Stuart. Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assess-  
638 ment strategies and optimal emigration thresholds. *The American Naturalist*, 110(976):1055,  
639 1976.
- 640 T. A. Patterson, L. Thomas, C. Wilcox, O. Ovaskainen, and J. Matthiopoulos. State–space  
641 models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:87–94, 2008.
- 642 D.A.S. Rosen, A.J. Winship, and L.A. Hoopes. Thermal and digestive constraints to foraging  
643 behaviour in marine mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362:  
644 2151–2168, 2007.
- 645 R. S. Schick, S.R. Loarie, F. Colchero, B.D. Best, A. Boustany, D.A. Conde, P.N. Halpin, L.N.  
646 Joppa, C.M. McClellan, and J.S. Clark. Understanding movement data and movement pro-  
647 cesses: current and emerging directions. *Ecology Letters*, 11:1338–1350, 2008.
- 648 F. Schmitt and L. Seuront. Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A*, 301:  
649 375–396, 2001.
- 650 D.J. Spiegelhalter, A. Thomas, and N.G. Best. *WinBUGS Version 1.2 User Manual*. Cambridge:  
651 MRC Biostatistics Unit, 1999.
- 652 D.J. Spiegelhalter, N.G. Best, B.P. Carlin, and A. Van der Linde. Bayesian measures of model

653 complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Statistical Methodology)*,  
654 64 (4):583–616, 2002.

655 P.T. Stevick, B.J. McConnell, and P.S. Hammond. Patterns of movement. *In Marine Mammal*  
656 *Biology: an Evolutionary approach*. A.R. Hoelzel (ed.), Blackwell Science, pages 185–216,  
657 2002.

658 S. Sturtz, U. Ligges, and A. Gelman. R2winbugs: a package for running *WinBUGS* from *R*.  
659 *Journal of Statistical Software*, 12(3):1–16, 2005.

660 R Development Core Team. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foun-  
661 dation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2009. URL <http://www.R-project.org>.  
662 ISBN3–900051–07–0.

663 M. Thums, C. J. Bradshaw, and M. A. Hindell. Tracking changes in relative body composition  
664 of southern elephant seals using swim speed data. *Marine Ecology Progress Series*, 370:  
665 249–261, 2008.

666 Y. Tremblay, A. J. Roberts, and D. P. Costa. Fractal landscape method: an alternative approach  
667 to measuring area-restricted searching behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 210:935–  
668 945, 2007.

669 P. Turchin. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial dis-  
670 tribution of foragers. *Ecology*, 72:1253–1266, 1991.

671 P. Turchin. Fractal analysis of animal movements: a critique. *Ecology*, 77(7):2086–2090, 1996.

672 G.M. Viswanathan, V. Afanasyev, S.V. Buldyrev, E.J. Murphy, P.A. Prince, and H.E. Stanley.  
673 Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature*, 381:413–415, 1996.

674 M. Viviant, A.W. Trites, D.A.S. Rosen, P. Monestiez, and C. Guinet. Prey capture attempts can

675 be detected in steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*,  
676 33:713–719, 2010.

677 P.M. Webb, D.E. Crocker, S.B. Blackwell, D.P. Costa, and B.J. Le Boeuf. Effects of buoyancy  
678 on the diving behavior of northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology*, 201:  
679 2349–2358, 1998.

680 G.C. White and R.A. Garrott. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, 1990.

681 R.P. Wilson, N. Liebsch, I.M. Davies, F. Quintana, W. Weimerskirch, S. Storch, K. Lucke,  
682 U. Siebert, S. Zankl, G. Muller, I. Zimmer, A. Scolaro, C. Campagna, J. Plotz, H. Borne-  
683 mann, J. Teilmann, and C.R. McMahon. All at sea with animal tracks; methodological and  
684 analytical solutions for the resolution of movement. *Deep–Sea Research, Part. II*, 54:193–210,  
685 2007.



## 7 Tables

Table 1: DIC for all models that could reach convergence within a 5000 burn-in (nc indicates models that did not converge)

Ind	Argos				GPS			
	–	SLA	ResBT	SLA*ResBT	–	SLA	ResBT	SLA*ResBT
08-86372	8892	14163	14192	14204	42585	85367	nc	90165
09-78524	3466	5984	5982	5985	43140	84944	114193	114815
09-78525	1904	3304	nc	3296	42813	84513	nc	nc
09-86372	2367	3979	nc	nc	54918	112422	156512	156967
09-86373	3008	5140	nc	nc	43498	86158	116561	117111
09-86374	3042	5268	nc	3296	41735	83370	111759	111810

Table 2: Metabolisation temporal lags estimated for all track-based methods on Argos and GPS resolution datasets. Standard deviations across individuals are indicated for each method type. Standard deviations across methods are given for the total means.

Methods	Argos	GPS
Number Dives per km	$3.33 \pm 1.15$	$5.00 \pm 4.36$
Bottom Time Residuals	$3.67 \pm 3.79$	$3.00 \pm 3.46$
Path Length	$3.33 \pm 4.04$	$6.33 \pm 1.15$
Maximum Diving Depth	$5.33 \pm 3.51$	$6.67 \pm 1.53$
First-Passage-Time	$4.07 \pm 0.43$	$9.57 \pm 0.97$
First-Bottom-Time	$5.00 \pm 1.05$	$5.42 \pm 1.74$
<i>Mean</i>	$3.95 \pm 0.65$	$5.99 \pm 2.17$
Hidden Markov Model	$4.33 \pm 2.52$	$4.67 \pm 5.51$
Hidden Markov Model (environmental covariate)	$4.33 \pm 4.04$	$6.67 \pm 3.79$
Hidden Markov Model (behavioural covariate)	$6.00 \pm 7.07$	$7.00 \pm 5.29$
Hidden Markov Model (env*behav covariate)	$4.33 \pm 4.93$	$6.33 \pm 4.62$
<i>Mean</i>	$4.74 \pm 0.83$	$6.37 \pm 0.63$
<b>Total Mean</b>	$4.27 \pm 0.79$	$6.15 \pm 1.67$

## 8 Figure Captions

**Figure 1:** Drift-dive detection process: time series of smoothed vertical speed (m/s) and depth (m) are illustrated respectively in (a) and (b). The example illustrates the detection of a set of negative drift dives, with passive swimming sections in blue and surface phases in green. (c) Example of a negative drift dive (in a yellow frame in b). The surface time is in green and the bottom phase includes a long negative drift phase (blue with a vertical speed between -0.6 and 0 m/s). Finally the seal swims back to the surface. A linear regression (dashed grey line) is calculated during the drift phase. The slope coefficient of the regression corresponds to the drift rate associated to each drift phase.

**Figure 2:** (a) Filtered Argos satellite tracking of 6 Southern Elephant Seal females breeding on îles Kerguelen. (b) GPS satellite tracking of the same 6 Southern Elephant Seal females. Two different strategies are presented: females mainly forage in the Interfrontal Zone (latitudes between  $35^{\circ}$  and  $60^{\circ}$ ) but one individual forage in the Antarctic zone (track in yellow). The track of the female equipped in October 2008 is also depicted (in red), all other individuals of this study were equipped in October 2009. Grey shading indicates depths less than 1,000 meters. Îles Kerguelen and the Antarctic coastline's contour are also depicted in white over the plateaux. Dotted lines symbolized fronts [Orsi et al., 1995], within the Southern Ocean: Southern SubTropical Front (SSTF), Sub-Antarctic Front (SAF), Polar Front (PF) and Southern Antarctic Circum-Polar Front (SACCF). In this study, we refer to the interfrontal zone as the area between the STF and the PF.

**Figure 3:** Percentage of similarity, given by the LD similarity index (1-Levenshtein distance), between segmentations applied on Argos and GPS tracks. Empirical descriptors presented the highest similarities (over 50 %) and two Hidden Markov models presented similarities close to

712 40%.

713

714 **Figure 4:** Mean LD similarity index (1-Levenshtein distance) calculated for all individuals (in  
715 %) between the drift rate foraging index categorical time series and the track-based methods on  
716 Argos tracks (a) and GPS ones (b). A temporal lag of 4 days was included between the outputs  
717 of track-based methods and changes in drift rate foraging index. Sizes of the arrows are propor-  
718 tional to the standard deviations.

719

720 **Figure 5:** Examples of track-based methods: hidden Markov model with environmental co-  
721 variate (HMM.SLA), first-bottom-time (FBT), maximal diving depth (Max.Depth) and the drift  
722 rate foraging index. A temporal lag of 4 days was included between the outputs of track-based  
723 methods and changes in drift rate foraging index. Extensive foraging areas, in thin black line, cor-  
724 respond to straight fast swimming areas whereas intensive foraging areas, in black dots, present  
725 Area-Restricted Search characteristics (high sinuosity and slow displacement speed). Areas with  
726 a bathymetry above 1000m deep, such as the Kerguelen plateau, are shaded in light grey while  
727 the isobaths 3000m and 5000m are represented by light grey lines. Kerguelen island shape is  
728 depicted in white.

729

730

731 **9** Figures

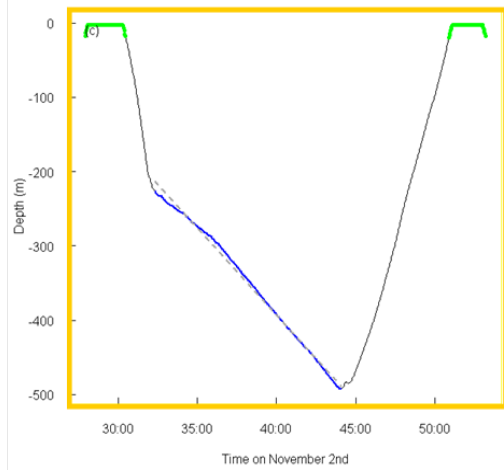
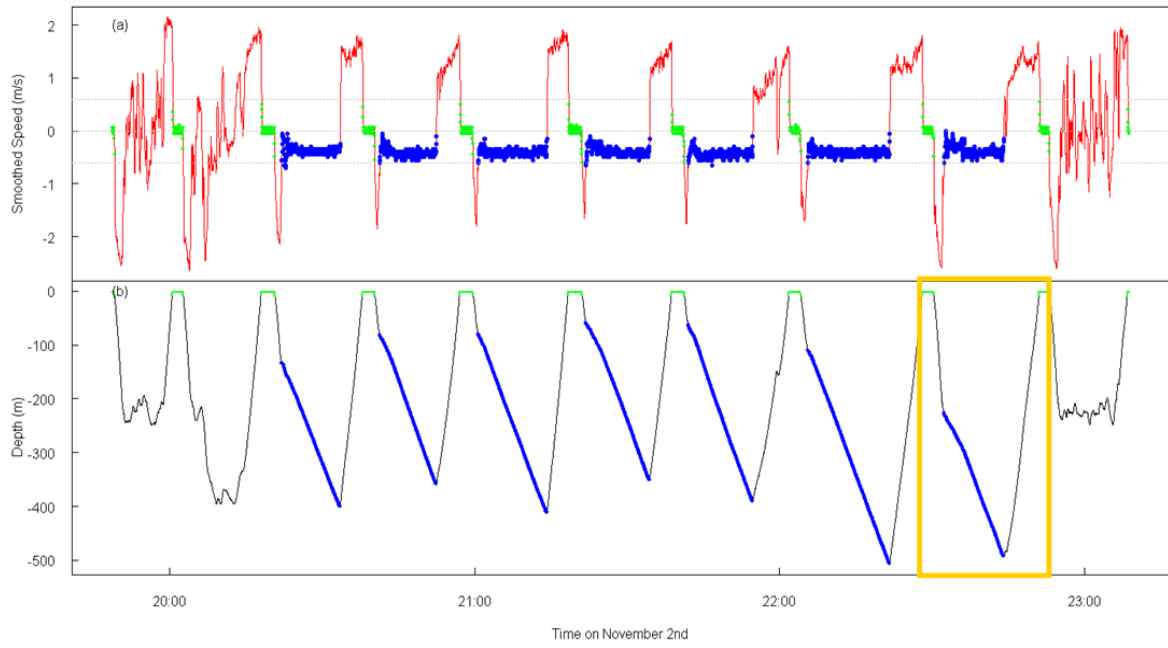


Figure 1:

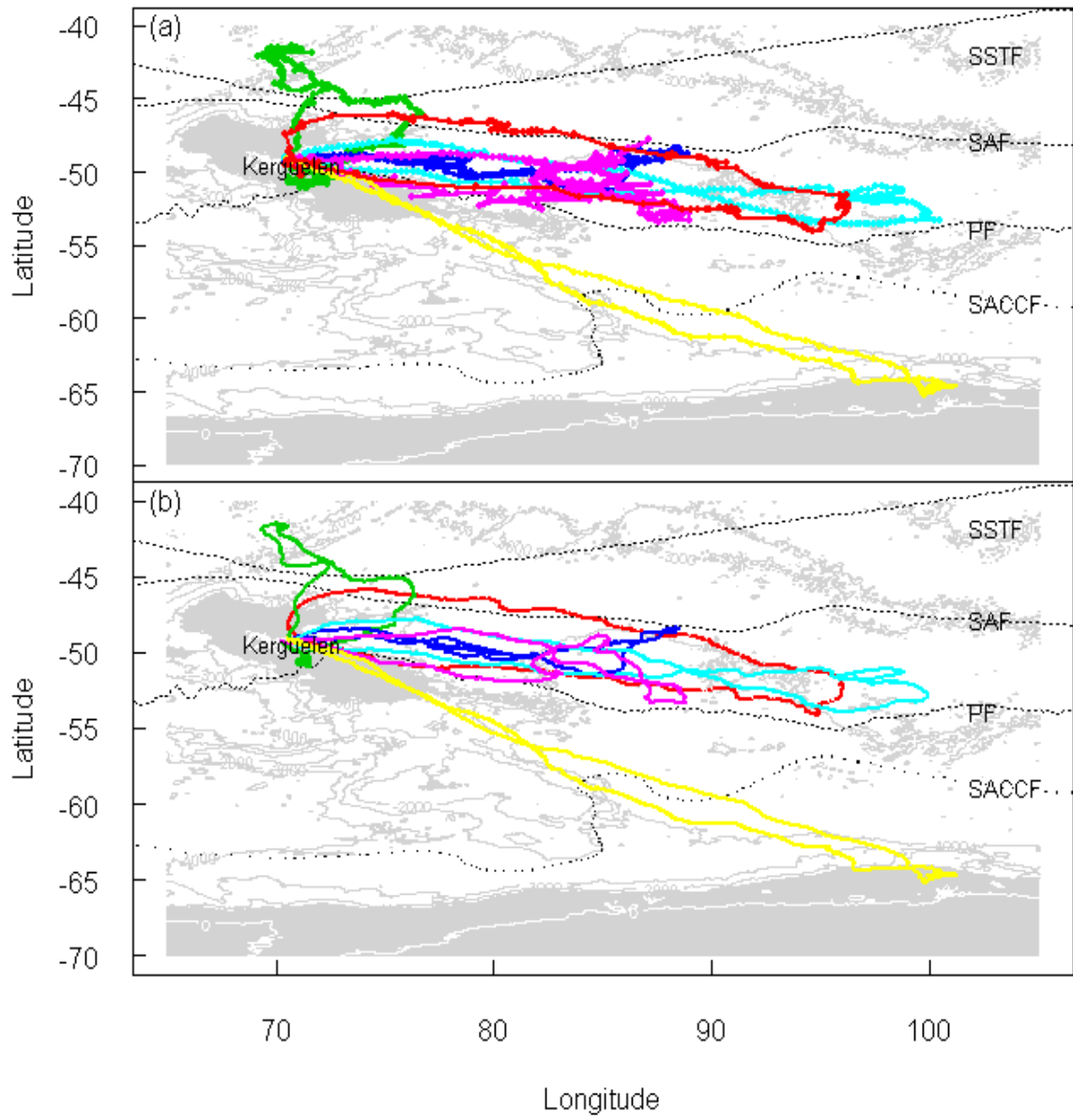


Figure 2:

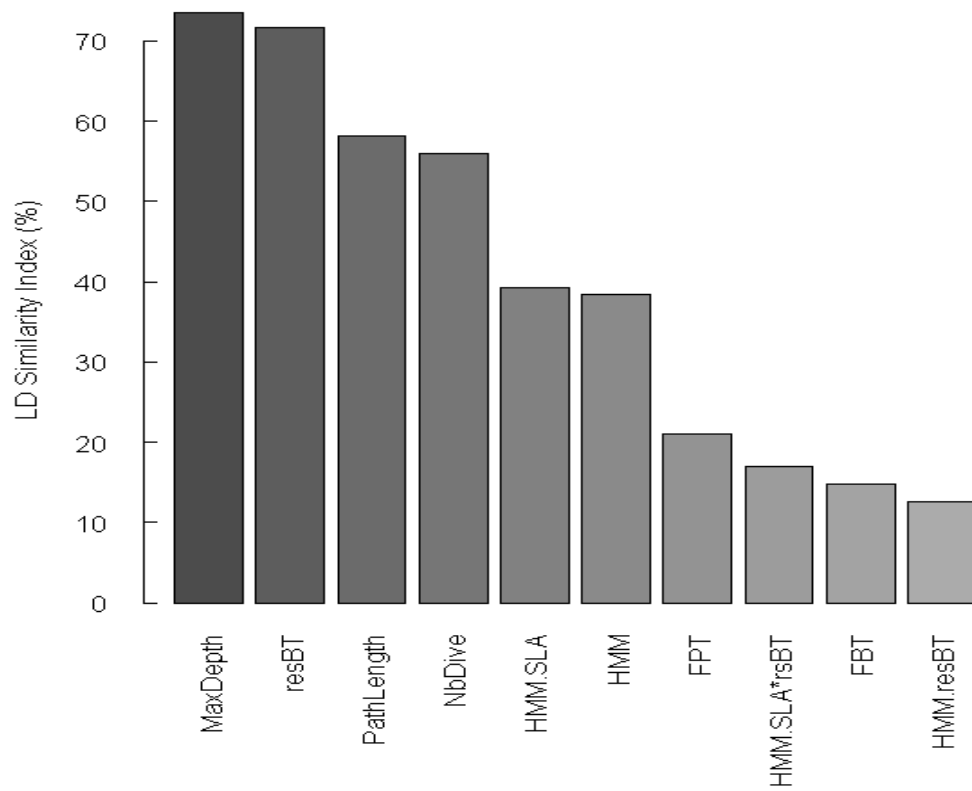


Figure 3:

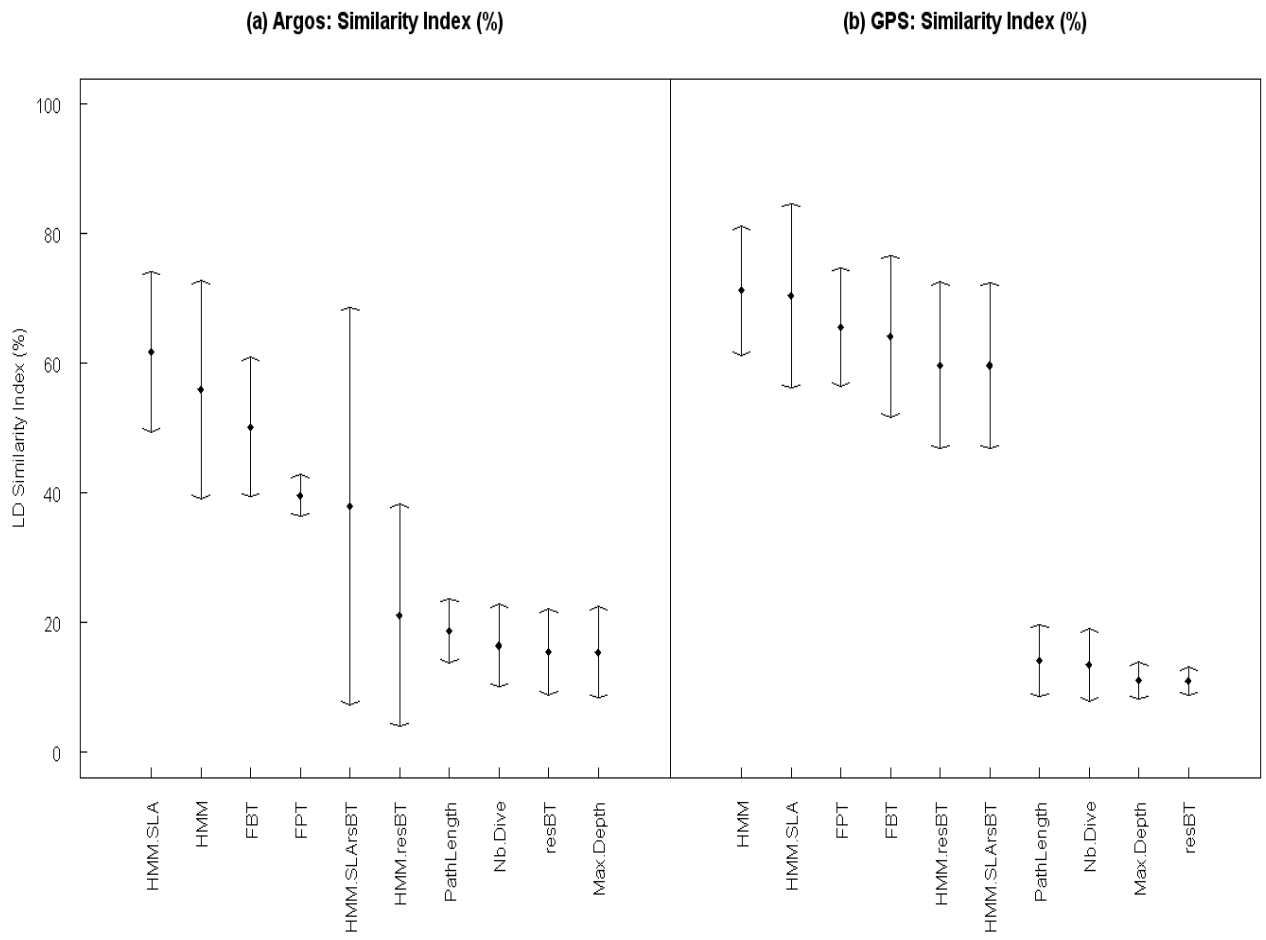


Figure 4:



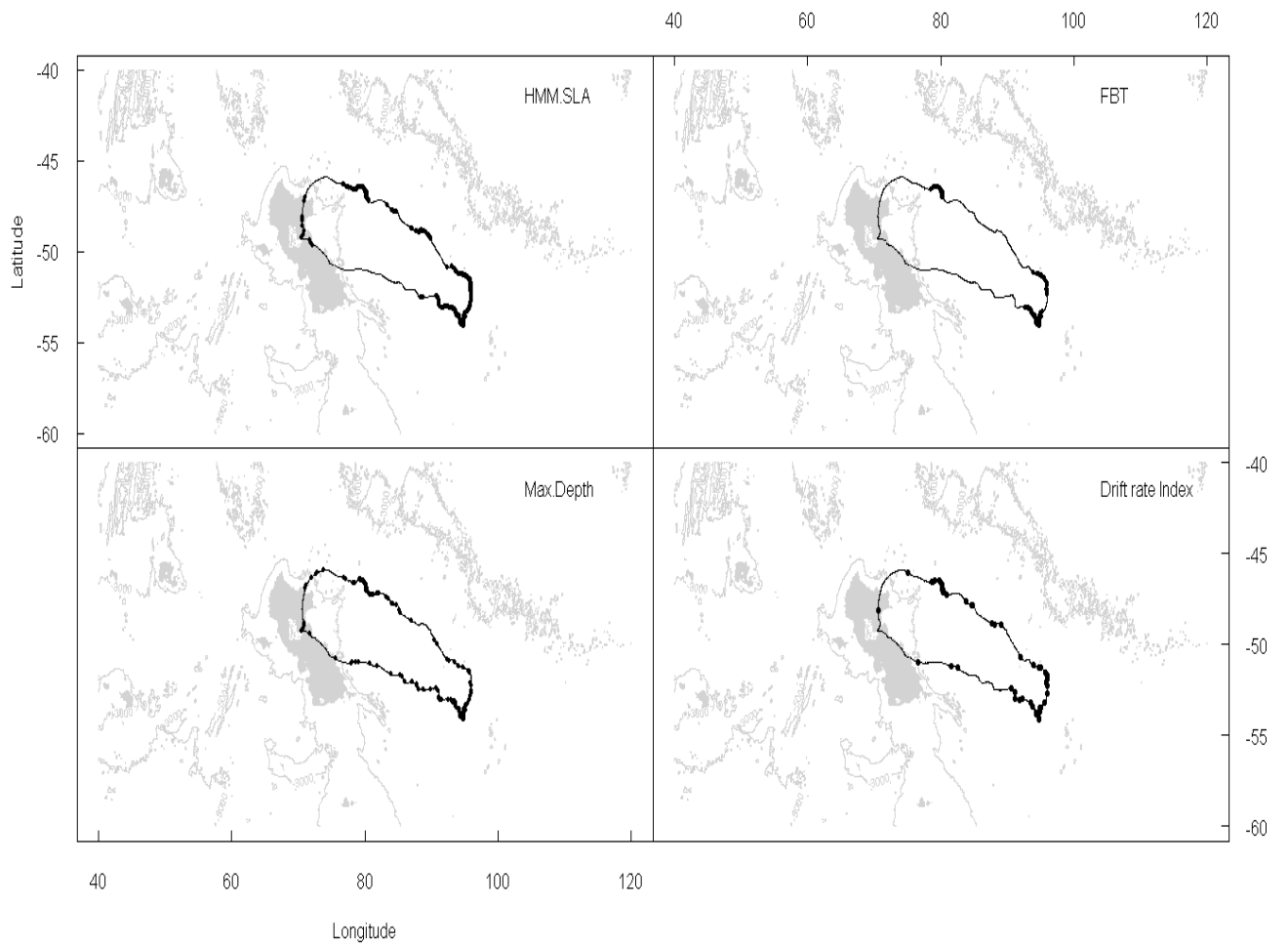


Figure 5:

## 10 Appendix

Table 3: Characteristics of Argos data. Locations B and Z were not considered in this study. Location quality A and ranging from 0 to 3 were considered (location error  $< 1500m$ )

Ind	Nb locations per day	Hour between 2 locations	Km between 2 locations
08-86372	$9.29 \pm 5.57$	$2.64 \pm 3.95$	$7.74 \pm 13.68$
09-78524	$6.38 \pm 3.37$	$4.17 \pm 10.22$	$8.15 \pm 11.77$
09-78525	$4.45 \pm 3.50$	$5.89 \pm 10.19$	$14.49 \pm 23.11$
09-86372	$6.11 \pm 3.67$	$4.07 \pm 5.92$	$12.93 \pm 21.48$
09-86373	$8.26 \pm 3.66$	$2.95 \pm 3.89$	$9.44 \pm 16.20$
09-86374	$5.95 \pm 3.43$	$4.08 \pm 5.42$	$13.49 \pm 20.36$
<i>Mean</i>	$6.74 \pm 1.74$	$3.97 \pm 1.15$	$11.04 \pm 2.94$

Table 4: Characteristics of GPS data.

Ind	Nb locations per day	Hour between 2 locations	Km between 2 locations
08-86372	$34.31 \pm 8.90$	$0.71 \pm 1.50$	$1.59 \pm 2.01$
09-78524	$38.16 \pm 8.30$	$0.60 \pm 0.44$	$2.43 \pm 3.17$
09-78525	$39.74 \pm 12.21$	$0.60 \pm 1.03$	$1.94 \pm 2.52$
09-86372	$44.29 \pm 11.03$	$0.52 \pm 0.32$	$1.69 \pm 2.26$
09-86373	$38.90 \pm 10.32$	$0.58 \pm 0.41$	$2.37 \pm 3.13$
09-86374	$34.12 \pm 9.68$	$0.70 \pm 1.23$	$3.04 \pm 3.69$
<i>Mean</i>	$38.25 \pm 3.79$	$0.62 \pm 0.07$	$2.18 \pm 0.54$

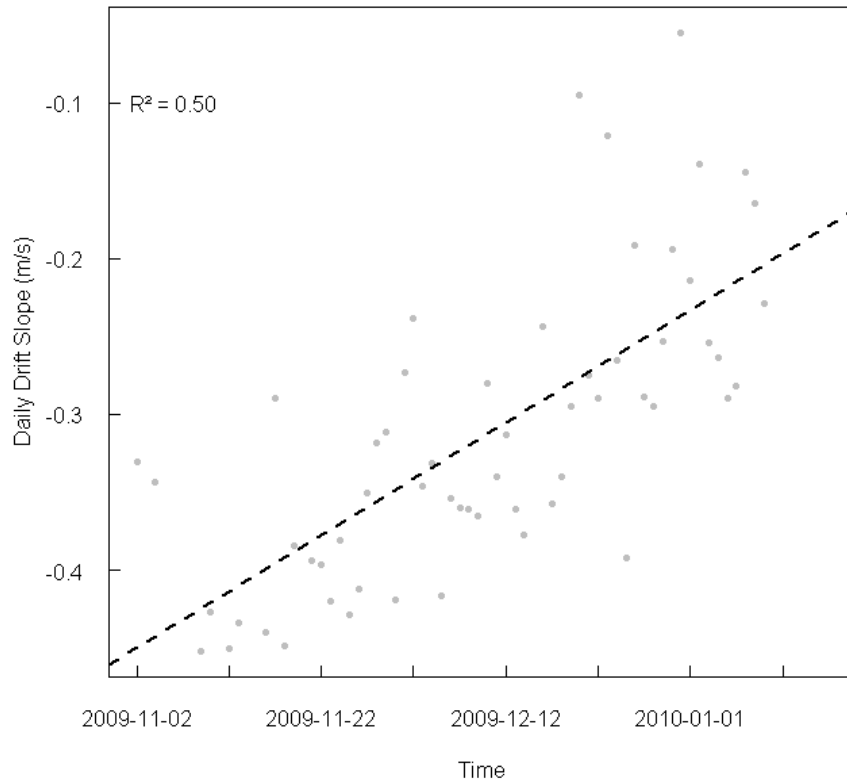


Figure 6: Daily drift slope along a seal track: the linear regression shows the global fattening-up trend over the journey at sea. The animal becomes more and more buoyant over time and the slopes of its drift phases get higher.

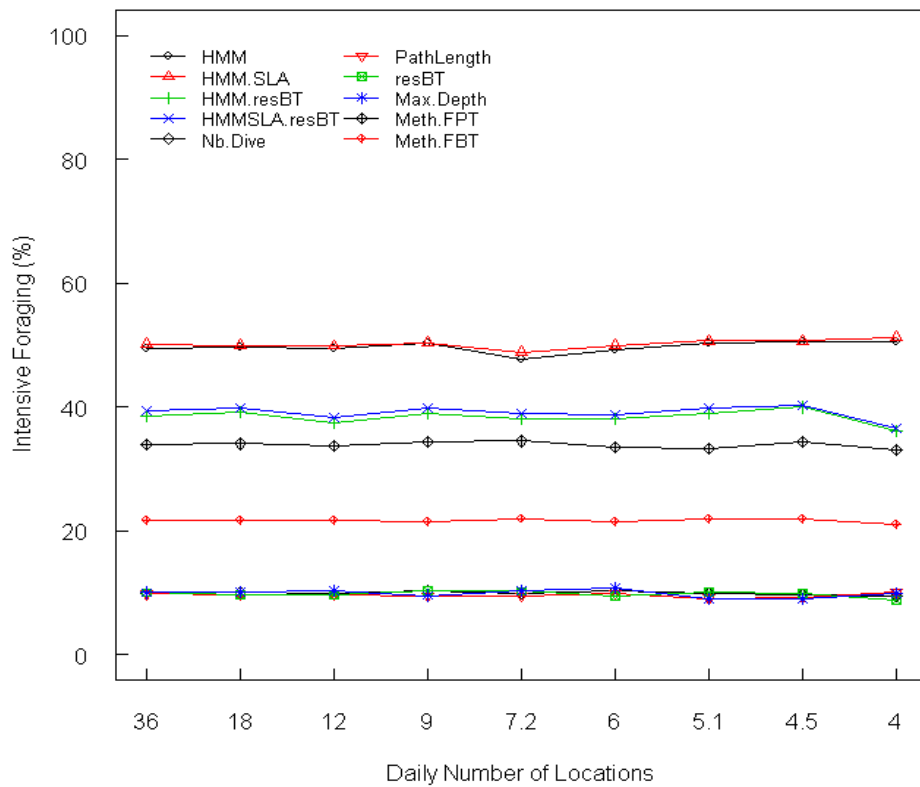


Figure 7: Percentage, average on all individuals, of intensive foraging along the seals' tracks calculated for the various methods and from increasing subsampled GPS datasets. Dataset frequency subsampling ranges from none (full GPS temporal resolution) to Argos-type (4 locations per day).

## 15 Supplementary Material

16 DRIFT DIVES DETECTION AND ASSESSMENT OF THE SEALS' BODY  
17 CONDITIONS

18 *R* code to detect drift dives from TDR data of Southern Elephant seals

19

20 `setwd("")`

21 `library(caTools)`

22

23 `TDRdata <- read.table(file="TDRdata.txt",sep="\t",header=T,`

24 `colClasses=c("POSIXct","numeric"))`

25 `# TDRdata.txt contains 2 columns:`

26 `# "Date.Time" (POSIXct format) and "Depth" (in meters)`

27

28 `n <- nrow(TDRdata)`

29

30 `# calculation of the vertical speed`

31 `numerator <- diff(TDRdata$Depth)`

32 `denominator <- diff(as.numeric(TDRdata$Date.Time))`

33 `Vertical.Speed <- c(0, -numerator / denominator)`

34

35 `# smoothing of the vertical speed over a 10 seconds window`

36 `# (data temporal resolution = 2 seconds)`

37 `TDRdata$Smooth.Vert.Speed <- runmean(Vertical.Speed,5)`

38

39 `# creation of the drift vectors:`

```

40 # one for the negative drift phases and the other for the positive ones
41     TDRdata$drift.N <- TDRdata$drift.P <- logical(n)
42
43 # parameters of drift detection (to be adjusted according to the data resolution)
44
45 # "alpha" corresponds to the drift detection threshold (in m/s):
46 # under this vertical speed, the animal is thought to swim passively
47     alpha <- 0.6
48
49 # "beta" is the minimal duration for a passive phase to be considered as a drift phase:
50 # an animal is drifting only if its passive swimming lasted more than beta minutes
51     beta <- 90 # 3min = 180 sec = 90 data points
52
53 # "gamma" corresponds to the maximal duration tolerated outside the threshold:
54 # if the animal swims over the threshold during more than gamma seconds,
55 # the drift phase is considered to be over
56     gamma <- 4 # 4 data points = 8 seconds
57
58 # "delta" is the homogeneity parameter:
59 # the animal is considered drifting when the vertical speed variance
60 # over the passive phase is inferior to delta
61     delta <- 0.05
62
63 # Detection of the Negative Drift Phases
64     Neg <- vector("numeric",length=n)
65     sel <- which((TDRdata$Smooth.Vert.Speed < 0) & (TDRdata$Smooth.Vert.Speed > -alpha))

```

```

66     Neg[sel] <- TRUE
67     diff.N <- c(0,diff(Neg))
68     # location of the beginning of the negative passive phases:
69     start.N <- which(diff.N > 0)
70     if(start.N[length(start.N)]==n){
71     start.N <- start.N[-length(start.N)] }
72     # location of the end of the negative passive phases:
73     end.N <- which(diff.N < 0)
74
75     # passive phases separated by less than gamma seconds are pooled together:
76     dum <- start.N[2:length(start.N)] - end.N[1:(length(start.N)-1)]
77     sel.short.seq <- which(dum < (gamma + 1))
78     start.N <- start.N[-(sel.short.seq+1)]
79     end.N <- end.N[-sel.short.seq]
80
81     # passive phases lasting less than beta minutes are discarded
82     start.drift.N <- start.N[which((end.N - start.N) > beta)]
83     end.drift.N <- end.N[which((end.N - start.N) > beta)]
84
85     for (j in 1:length(start.drift.N)){
86         TDRdata$drift.N[start.drift.N[j]:end.drift.N[j]] <- TRUE }
87
88 # Detection of the Positive Drift Phases
89     Pos <- vector("numeric",length=n)
90     sel <- which((TDRdata$Smooth.Vert.Speed > 0) & (TDRdata$Smooth.Vert.Speed < alpha))
91     Pos[sel] <- TRUE

```

```

92   diff.P <- c(0,diff(Pos))
93   # location of the beginning of the positive passive phases:
94   start.P <- which(diff.P > 0)
95   if(start.P[length(start.P)] == n){ start.P <- start.P[-length(start.P)] }
96   # location of the end of the positive passive phases:
97   end.P <- which(diff.P < 0)
98
99   # passive phases separated by less than gamma seconds are pooled together:
100  dum <- start.P[2:length(start.P)] - end.P[1:(length(start.P)-1)]
101  sel.short.seq <- which(dum < (gamma + 1))
102  start.P <- start.P[-(sel.short.seq+1)]
103  end.P <- end.P[-sel.short.seq]
104
105  # passive phases lasting less than beta minutes are discarded
106  start.drift.P <- start.P[which((end.P - start.P) > beta)]
107  end.drift.P <- end.P[which((end.P - start.P) > beta)]
108
109  for (j in 1:length(start.drift.P)){
110    TDRdata$drift.P[start.drift.P[j]:end.drift.P[j]] <- TRUE }
111
112

```

## 113 HIDDEN MARKOV MODELS

### 114 *Double switch with no covariate*

115 *WinBUGS* code to fit a "double switch" Hidden Markov Model with no  
116 covariate (*lines in italics are the ones changed in the models with covariates*)



```

117
118 double.switch.model <- function(){
119
120 # priors of the transition probabilities from one behavioural mode to the other:
121 # behavioural mode 1: slow and tortuous displacement ( = intensive foraging)
122 # behavioural mode 2: high displacement speed and linear way of moving
123 ( = migration towards the next food patch and/or extensive foraging)
124  $q[1] \sim \text{dunif}(0,1)$ 
125  $q[2] \sim \text{dunif}(0,1)$ 
126
127 # priors for the shape parameter of Weibull distribution (for the PathLength data)
128 nu.Path[2] ~ dgamma(0.01, 0.01)
129 nu.Path[1] ~ dgamma(0.01, 0.01)
130
131 # priors for the scale parameter of Weibull distribution
132 lambda.Path[1] ~ dgamma(0.01, 0.01)
133 lambda.Path[2] ~ dgamma(0.01, 0.01)
134
135 # priors for the mean turning angles
136 nu.Ang[1] ~ dunif(-3.14159265359, 3.14159265359)
137 nu.Ang[2] ~ dunif(-3.14159265359, 3.14159265359)
138
139 # priors for the mean cosinus of the circular distribution
140 lambda.Ang[2] ~ dunif(-1,1)
141 lambda.Ang[1] ~ dunif(lambda.Ang[2],1) # so that lambda.Ang[1] > lambda.Ang[2]
142
143 # initialisation t=1

```

```

143     for (t in 1:1) {
144
145 # probability of being in mode 1 or 2 at time t = 1
146     dummy ~ dunif(0,1)
147     p[1,1] <- dummy
148     p[1,2] <- 1 - p[1,1]
149
150 # b.mode is the hidden behavioural variable
151     b.mode[1] ~ dcat(p[1,])
152
153 # estimation of the animal pathlength at time t with a Weibull distribution
154     a[t] <- nu.Path[b.mode[t]]
155     b[t] <- lambda.Path[b.mode[t]]
156     pathlength[t] ~ dweib(b[t], a[t])
157
158 # estimation of the animal turning angle, theta[t], at time t
159 # with a Wrapped Cauchy distribution
160     ones[t] <- 1
161     ones[t] ~ dbern(wc[t])
162     rho[t] <- lambda.t[b.mode[t]]
163     mu.Ang[t] <- nu.Ang[b.mode[t]]
164     term1 <- 1 / (2*3.14159265359)
165     term2 <- (1-rho[t]*rho[t]) / (1+rho[t]*rho[t]-2*rho[t]*cos(theta[t]-mu.Ang[t]))
166     wc[t] <- term1 * term2 /300
167
168 }

```

```

169
170 # N iterations: loop over the duration of the animal track
171   for (t in 2:N) {
172
173     a[t] <- nu.Path[b.mode[t]]
174     b[t] <- lambda.Path[b.mode[t]]
175     pathlength[t] ~ dweib(b[t], a[t])
176     ones[t] <- 1
177     ones[t] ~ dbern(wc[t])
178     term1 <- 1 / (2*3.14159265359)
179     term2 <- (1-rho[t]*rho[t]) / (1+rho[t]*rho[t]-2*rho[t]*cos(theta[t]-mu.Ang[t]))
180     wc[t] <- term1 * term2 /300
181     rho[t] <- lambda.Ang[b.mode[t]]
182     mu.Ang[t] <- nu.Ang[b.mode[t]]
183
184     # estimation of the behavioural mode at time t:
185     b.mode[t] ~ dcat(p[t,])
186      $p[t,1] = q[b.mode[t-1]]$ 
187     p[t,2] <- 1 - p[t,1]
188
189   }
190 }
191

```

192 *Double switch with one covariate*

193 *WinBUGS* code to fit a "double switch" Hidden Markov Model with a  
194 logit link and Sea Level Anomalies (or Bottom Time Residuals) as a covariate

195 same model as the one described in the previous subsection, but the influence of the  
196 covariate for each time step (`cov.data[t]`) is added through a logit link:

197 # priors for the covariate

198 `a0[1] ~ dnorm(0,0.001)`

199 `a0[2] ~ dnorm(0,0.001)`

200 `a1[1] ~ dnorm(0,0.001)`

201 `a1[2] ~ dnorm(0,0.001)`

202

203 `logit(q[t,1]) <- a0[1] + a1[1] * cov.data[t]`

204 `logit(q[t,2]) <- a0[2] + a1[2] * cov.data[t]`

205 `p[t,1] <- q[t,b.mode[t-1]]`

206 `p[t,2] <- 1 - p[t,1]`

207

208 *Double switch with environmental and behavioural covariates*

209 *WinBUGS* code to fit a "double switch" Hidden Markov Model with a  
210 logit link and Sea Level Anomalies and Bottom-Time Residuals as covariates

211 same model as the one described in the previous subsection, but a multiple regression  
212 with the 2 covariates (`sla[t]`, sea level anomalies, and `resBT[t]`, bottom time residuals)  
213 is included in the logit link:

214 # priors for the covariate

215 `a0[1] ~ dnorm(0,0.001)`

```

216     a0[2] ~ dnorm(0,0.001)
217     a1[1] ~ dnorm(0,0.001)
218     a1[2] ~ dnorm(0,0.001)
219     a2[1] ~ dnorm(0,0.001)
220     a2[2] ~ dnorm(0,0.001)
221     a3[1] ~ dnorm(0,0.001)
222     a3[2] ~ dnorm(0,0.001)
223
224     logit(q[t,1]) <- a0[1] + a1[1] * sla[t] +
225         a2[1] * resBT[t] + a3[1]*resBT[t]*sla[t]
226
227     logit(q[t,2]) <- a0[2] + a1[2] * sla[t] +
228         a2[2] * resBT[t] + a3[2]*resBT[t]*sla[t]
229
230     p[t,1] <- q[t,b.mode[t-1]]
231     p[t,2] <- 1 - p[t,1]
232

```

- ANNEXE **D** -

---

---

**HORIZONTAL AREA-RESTRICTED-SEARCH AND VERTICAL  
DIVING MOVEMENTS TO PREDICT FORAGING SUCCESS IN A  
MARINE TOP-PREDATOR**

---

**Anne-Cécile Dragon, Avner Bar-Hen, Pascal Monestiez, Christophe  
Guinet**  
*Marine Ecology Progress Series, under review*

# Horizontal Area-Restricted-Search and Vertical Diving Movements to Predict Foraging Success in a Marine Top-Predator

Anne-Cécile Dragon<sup>1,2,4</sup>, Avner Bar-Hen<sup>2</sup>, Pascal Monestiez<sup>3</sup>, and Christophe  
Guinet<sup>1</sup>

<sup>1</sup>CEBC-CNRS, France

<sup>2</sup>MAP5-CNRS, France

<sup>3</sup>BioSP-INRA, France

<sup>4</sup>acdragon@cebc.cnrs.fr

May 18, 2011

## Abstract

With technical advances in wildlife telemetry, studies of predators' responses to prey distribution constraints have been revolutionised for cryptic animals. Considering marine predators, fine scale tagging devices were developed lately to record numerous quality diving data. In this study, we investigated, at fine temporal and spatial scales, changes in the horizontal movements and diving patterns of a marine top-predator, the southern elephant seal. Satellite tracking data collected on nine seals were processed with switching state-space models. Seals' body condition, as a proxy for foraging success, was estimated from Time Depth Recorder (TDR) data. We identified (1) statistically distinct behavioural modes along the tracking data

20 and (2) dive classes from the TDR diving data. Proportions of dive classes were compared  
21 between the zones identified by state-space modelling as intensive or extensive foraging. Mass  
22 gain over the animals' journey at sea was also linked with the proportions of favourable foraging  
23 zones and dive classes. Active dives, associated with vertical foraging and chasing, were more  
24 numerous when the seals were in intensive foraging mode. Improved body condition and mass  
25 gain of seals were also associated with the occurrence of intensive foraging at the surface and,  
26 within the vertical dimension, with sets of highly active dives. In conclusion, proportions of  
27 dive classes displayed by the seals proved to vary accordingly to their horizontal behaviour. The  
28 results allow us to conclude that intensive foraging detected from surface tracking data is a good  
29 predictor of the diving activity and foraging success occurring in the vertical dimension.

30 **Keywords:** area-restricted search, dive classification, drift dive, fine scale behaviour, movement  
31 analysis



# 1 Introduction

Understanding the responses of top-predators to spatial and temporal variability of their prey distribution is fundamental for determining how animals may respond to global changes in their environment. The Southern Ocean (SO) is one of the most productive oceans [Smetacek and Nicol, 2005] and evidence has been given that this circumpolar ocean has warmed more rapidly than the global ocean average [Gille, 2002]. It has also been suggested that winds over the SO have strongly increased over the past few decades [Meredith and Hogg, 2006] causing increased eddy activity and number. This could have significant impacts on primary productivity [Le Quéré et al., 2007] and hence prey opportunities for top-predators. Nonetheless, direct observations of how marine predators interact with their environment and their prey are very scarce. Because of the SO remoteness, it is particularly challenging to obtain information on diet and the distribution of prey for long-ranging migrating species. Appropriate feeding indices are often difficult to obtain, and most studies instead use proxies such as changes in movement patterns and time spent within restricted areas [Weimerskirch et al., 2007, Aarts et al., 2008]. Therefore, recent developments in animal-mounted loggers [Weimerskirch and Jouventin, 1990, Weimerskirch et al., 2002] and indirect diet analyses [Kelly, 2000] have significantly increased the amount of knowledge on cryptic marine predators' ecology. Especially, the recordings of predators' movements, diving behaviour and *in situ* oceanographic parameters have indirectly contributed in a better understanding of prey distribution otherwise difficult to observe.

By correlating movement patterns to environmental conditions, characteristics of profitable patches used by a predator can be revealed [Turchin, 1991]. In various predator species, resource acquisition has been linked to a type of free-ranging behaviour called the area-restricted search (ARS) [Kareiva and Odell, 1987]. In a prey-aggregated environment, such as in the open ocean, an animal having already captured a first prey intensifies its foraging in the

57 patch [Charnov, 1976, Parker and Stuart, 1976]. Therefore, an ARS is bounded by a decrease in  
58 swimming speed and an increase in the track sinuosity in zones with high trophic value [Bovet  
59 and Benhamou, 1988]. Between two patches, the animal, on the contrary, swims more linearly  
60 and at a faster pace. While foraging, predators often display movement patterns at multiple  
61 spatial and temporal scales that are assumed to match the spatial structure of their environment  
62 [Fauchald, 1999]. But to understand the effects of environmental variability on foraging success  
63 and, ultimately fitness increase, requires not only at-sea movement analyses, but also some  
64 method of identifying where and when animals actually improve their body condition.

65

66 Considering diving predators, body condition has been proved to directly depend on the  
67 animals' buoyancy [Webb et al., 1998]. Therefore, a predator species that performs dives during  
68 which the animals drift passively in the water column can be considered as an ideal study model  
69 to inform on *in situ* buoyancy [Biuw et al., 2003]. Travelling thousands of kilometres per year in  
70 the circumpolar waters of the SO [McConnell et al., 1992], southern elephant seals, *Mirounga*  
71 *leonina*, are elusive marine predators. They can spend as much as 85% of their lifetime at sea  
72 [McIntyre et al., 2010]. They continuously dive during their extended stay at sea and display  
73 behaviours qualified of "drift dives" along their track. They regularly perform those dives  
74 during which they stop swimming and drift passively in the water column [Biuw et al., 2003].  
75 Vertical movements during these dives were shown to be related to the seal's body condition  
76 [Webb et al., 1998]: fat and positively buoyant seals will follow an upward drift. Inversely, lean  
77 seals with negatively buoyant body condition will sink during a drift dive. An increase in the  
78 drift rate over time is therefore an index of a successful foraging activity [Biuw et al., 2007,  
79 Bailleul et al., 2007b]. Southern elephant seals represent therefore a unique opportunity for  
80 studying, *in situ*, links between the foraging behaviour and the individual's body condition.

81

82 Horizontal foraging behaviour, from segmentation analyses on low-resolution surface tracking

83 data, has been studied in detail [Bailleul et al., 2008]. But southern elephant seals spend no more  
84 than a few minutes (2 to 4 min) at the surface between each dive [Hindell et al., 1991] and feed  
85 on deep-ranging prey [Cherel et al., 2008]. In addition, studies till now could only integrate the  
86 diving behaviour by using indices estimated from low-resolution dive profiles (four depth-time  
87 points per dive, Biuw et al. [2003], Bailleul et al. [2007a]). Recent studies have focused on the  
88 fine scale vertical behaviour which is more likely to respond directly to prey presence and  
89 absence [Thums et al., 2011]. However, fine scale foraging behaviour occurring within dives  
90 and fine scale horizontal behaviour detected from the surface remain poorly known which  
91 affects our understanding of the seals' responses to the variability of their prey distribution. In  
92 the Southern Ocean, mesoscale features, such as fronts and eddies, have been shown to have a  
93 significant impact in structuring and enhancing primary productivity [Bakun, 2006]. They are  
94 likely to influence the spatial structure of prey fields and play a key role in the creation of  
95 preferred foraging regions for oceanic top-predators [Bost et al., 2009]. The interfrontal zone,  
96 between the Polar Front (PF) and the Subtropical Front (STF), is especially dynamic with  
97 locally, rich in prey, productive eddies. Since over two thirds of the southern elephant seal  
98 females forage in this area, the interfrontal zone is likely to be a key habitat [Bailleul et al.,  
99 2010a] where those top-predators interact with a spatially and temporally heterogeneous  
100 environment. In this study, we used high resolution data to investigate the fine temporal and  
101 spatial changes in the horizontal movements and diving patterns of female elephant seals in the  
102 interfrontal zone. We then evaluated the consistency of the intensive foraging areas identified  
103 from horizontal tracking data with the areas with high proportions of foraging dives. Finally,  
104 using drift rate as a physiological proxy of foraging success, it was possible to monitor the gain  
105 or loss in the seals' body conditions and to relate it with the observed diving behaviour.

## 2 Material & Methods

### 2.1 Logger Deployment

In October 2009, 9 post-breeding southern elephant seal females, all about the same mass ( $296 \pm 26$  kg) and length ( $236 \pm 14$  cm), were captured on the Kerguelen Island ( $49^{\circ}20'S$ ,  $70^{\circ}20'E$ ). They were anaesthetised using a 1:1 combination of Tiletamine and Zolazepam (Zoletil 100) which was injected intravenously [McMahon et al., 2000]. Data loggers were glued on the head of the seals, using quick-setting epoxy (Araldite AW 2101), after cleaning the hair with acetone. Loggers fitted on female seals were either satellite-GPS with archival data loggers ( $n = 4$ , MK10 Fast-Loc, Wildlife Computers, Washington, USA) or Fluorometry - Conductivity - Temperature - Depth Satellite - Relayed Data Loggers ( $n = 5$ , termed Fluo-CTD-SRDLs, designed and manufactured by the Sea Mammal Research Unit, University of St Andrews, Scotland) combined to MK9, Time-Depth Recorder (TDR), loggers (Wildlife Computers, Washington, USA). MK10 transmitted GPS location data and the TDR included in the device collected and archived pressure and temperature levels every two seconds. The time elapsed between two GPS locations was set to be a minimum of 20 minutes. Fluo-CTD-SRDLs devices collected and transmitted the Argos locations of the seals. The MK9 associated with each Fluo-CTD-SRDL were set to sample and archive pressure and temperature levels every two seconds. When Argos located after hauling out, returning females were recaptured, weighed and loggers were retrieved.

### 2.2 Tracking Data and identification of horizontal ARS behaviour

In previous studies, state-space models proved to be efficient and robust for detecting areas of intensive foraging at both low (Argos) and high (GPS) data resolution [Dragon et al., unpublished data]. Therefore, the GPS and Argos seal tracking data were both processed with state-space models [Jonsen et al., 2003]. Argos locations were first estimated using the

130 observation model of a switching-state-space model in order to take into account measurement  
 131 errors [Jonsen et al., 2003]. Following preliminary studies based on the movement parameters  
 132 distributions (not displayed here), we used two behavioural modes for the models. Within the  
 133 same bayesian framework, the state-space models also estimated the probability of being in a  
 134 particular behavioural mode (intensive foraging, that is when ARS behaviour is displayed, vs.  
 135 extensive foraging) along the animals' paths (for details see Jonsen et al. [2007], Block et al.  
 136 [2011]). GPS tracks were segmented the same way: the switching state-space models discerned  
 137 two movement-behaviour latent modes within the location data. All models were fitted with  
 138 freely available software *WinBUGS* (Bayesian Analysis Using Gibbs Sampler, Spiegelhalter  
 139 et al. [1999]) called from *R* [R Development Core Team, 2009] with the package *R2WinBUGS*  
 140 [Sturtz et al., 2005]. As recommended by Dennis [1996], we used vague priors (Gamma and  
 141 Uniform distributions). Two MCMC (Monte-Carlo Markov Chain techniques) chains were run  
 142 for each model, with 50000 iterations following a 25000 burn-in (thin=2).  
 143 Finally, female southern elephant seals from Kerguelen population have been shown to forage  
 144 mostly in the interfrontal zone [Bailleul et al., 2010b, Dragon et al., 2010]. Therefore, for the  
 145 rest of the study, we focused on the pelagic part of the tracks after having applied a bathymetric  
 146 mask (1000 m depth) to exclude all locations on the Kerguelen and Crozet plateaux.

### 147 **2.3 Diving Behaviour and dive classification**

148 The diving behavioural parameters derived from MK9 and MK10 TDR data included:  
 149 maximum depth, descent and ascent speeds, bottom-time duration and bottom-time residuals  
 150 (residuals of multiple regression of  $bottomtime \sim maximumdivedepth + diveduration$  Bailleul  
 151 et al. [2008]; calculated for each dive within a path) and finally vertical sinuosity in the bottom  
 152 (Equation 1, derived from Weimerskirch et al. [2007]).

$$BottomSinuosity = \frac{BottomDistance_{observed}}{BottomDistance_{euclidean}} \quad (1)$$

153 where  $BottomDistance_{observed}$  is the total distance swum in the bottom of the dive,  
154 and  $BottomDistance_{euclidean}$  is the sum of the Euclidean distances from the depth at the  
155 beginning of the bottom to the maximum depth and from the maximum depth and the depth at  
156 the end of the bottom.

157 Vertical sinuosity takes a value of 1.0 when the animals swims in a straight path at the bottom of  
158 its dive. Any deviation from a straight path increases the ratio [Davis et al., 2001]. The  
159 horizontal distance travelled during each dive was also estimated from linearly interpolated GPS  
160 tracking data. Drift dives were detected as dives within which periods of time of more than 3  
161 minutes were characterised by a nearly constant vertical speed and a low variance (for details  
162 see Dragon et al. [unpublished data]). Preliminary studies on the distributions of the  
163 behavioural variables and literature review [Hindell et al., 1991, Schreer et al., 2001, Hassrick  
164 et al., 2007] determined four dive types displayed by the seals in pelagic waters. A k-mean  
165 classification was then applied on the normalised PCA scores from the behavioural variables of  
166 all individuals in the pelagic part of their tracks [Forgy, 1965]. Transition matrix including the  
167 probabilities of dive class changing were then estimated. The daily proportions of each dive  
168 classes for each individual were also calculated. Linear mixed models, with random effect on  
169 the individuals, were used to evaluate the daily proportions of dive class in intensive foraging  
170 vs. extensive foraging areas detected from the tracking data (in R, nlme library from Pinheiro  
171 and Bates [2000]). Models' assumptions were verified and no autocorrelation nor heterogeneity  
172 of variance of within-group residuals was noticed [Pinheiro and Bates, 2000].

## 173 **2.4 Detection of successful foraging areas with drift rate increases and** 174 **mass gain models**

175 Drift rate was determined for each drift dive as the slope coefficient of a linear regression  
176 between depths and time [Biuw et al., 2003, Bailleul et al., 2007a]. Positive variations of drift

177 rate are supposed to indicate an improvement of the seal's body condition and buoyancy  
178 [Crocker et al., 1997, Biuw et al., 2003]. We used increases in drift rate as a physiological index  
179 of successful foraging activity along the seals' tracks. Gain in mass (kg) for all individuals, over  
180 their journey at sea, was related to various variables. The overall drift rate increase was  
181 calculated as the difference between the mean drift rate over the last 10% of the track, hereafter  
182 referred as the final drift rate, and the one over the first 10% of the track. Final drift rate before  
183 the animal's hauling out and percentage of time spent in intensive foraging were also  
184 considered. Finally, we also calculated the proportions of dive classes realised while the animal  
185 was displaying intensive, vs. extensive, foraging behavioural mode. In the end, a model  
186 selection process based on AIC (Akaike Information Criterion, Akaike [1973]) was used to find  
187 the best linear model estimating the mass gain from the variables listed above [Venables and  
188 Ripley, 2002].

## 189 **3 Results**

190 All statistical results present mean and standard deviation ( $\pm$  sd).

### 191 **3.1 Statistics of the horizontal tracking data**

192 Argos tags emitted in average  $6.86 \pm 4.31$  locations per day when GPS tags emitted in average  
193  $38.28 \pm 10.57$  daily locations. The 9 animals equipped for this study spent an average of 2.6  
194 months at sea ( $79 \pm 6$  days) with 2.2 months in the pelagic area ( $69 \pm 9$  days). They covered an  
195 average of  $4399 \pm 622$  km, including  $3822 \pm 763$  km in pelagic waters (Figure 1). All but one  
196 individual foraged exclusively within the interfrontal zone east of Kerguelen Island. The last  
197 one went to the western interfrontal zone, near Crozet plateau. Individual seals dived on average  
198 64 times per day which is consistent with the literature [Boyd and Arnbohm, 1991]. This  
199 provided, per seal, about  $5059 \pm 700$  dives while at sea, of which  $4529 \pm 909$  were in pelagic  
200 waters. From the state-space model analysis, seals displayed two statistically distinct  
201 behavioural movement modes: intensive, which corresponds to the ARS behaviour, and  
202 extensive foraging. ARS behaviour was displayed on average during 33 % of their time at sea  
203 ( $33 \pm 12\%$ ;  $28 \pm 8$  days) including in pelagic waters ( $23 \pm 9$  days).

### 204 **3.2 Characterisation and localisation of the dive classes**

205 Following preliminary and previous studies [Hindell et al., 1991, Schreer et al., 2001, Hassrick  
206 et al., 2007], we chose four classes for the k-mean analysis. For all individuals, those four dive  
207 classes were detected and defined as: drift, exploratory, shallow-active and deep-active dives.  
208 The biological meanings of the dive classes will be discussed in detail in the first part of the  
209 discussion. Figure 2 and Table 6 illustrate the characteristics of the four dive classes. Although  
210 their relative proportions varied, all dive classes were observed by day and night time (Figure  
211 2b). Drift dives were the less sinuous in the bottom (Figure 2d), presented the longest bottom



212 time durations (Figure 2a,c) and low horizontal distances (Figure 2f). While “drift-diving”, the  
213 animals displayed low descent (Figure 2e) and ascent speeds (Figure 2d) and performed this  
214 class of dive in relatively shallow waters (Figure 2c). On the contrary, deep active and shallow  
215 active dive classes exhibited high sinuosity ratio during their bottom phases (Figure 2d). The  
216 deep active dive class was the most sinuous of all dive classes. Both shallow and deep active  
217 classes also exhibited high descent and ascent speeds (Figure 2d,e). Deep active dive presented  
218 also the lowest horizontal distance travelled between two dives of this class (Figure 2f). Finally  
219 deep active dive class was also characterised by negative bottom-time residuals that is bottom  
220 times lower than expected. Considering the exploratory dive class, they were characterised by  
221 important horizontal distance (Figure 2f), medium vertical sinuosity at the bottom of the dives  
222 (Figure 2d) and low descent speed (Figure 2e). Figure 3a presents the typical profiles of the four  
223 dive classes.

224 Table 6 presents the proportion of dive classes along the pelagic part of the individual tracks.  
225 The more intense is the dive class activity, the more numerous the dives of this class: deep  
226 active dives represent the majority of the dives along the animal path (46.1 % in average).  
227 Shallow active and exploratory dives are the second and third classes with respectively 31.3%  
228 and 14.9% of the dives. Finally, drift dives are sparsely displayed (7.7%). The combination of  
229 deep and shallow active classes (from now on referred as active dives) represents over three  
230 quarters of the whole set of dives (77.4 %). All dive classes occurred all along the tracks (Figure  
231 3b). On the other hand, probabilities of dive class changing from dive at time  $t$  to dive at time  
232  $(t+1)$  revealed a high temporal persistence, i.e. temporal auto-correlation, in the animals  
233 behaviour and a hierarchy in the dive classes activity (Table 6). An animal displaying a shallow  
234 active dive is more likely to continue displaying this class of dive or to change most likely for a  
235 deep active dive or an exploratory dive.

### 236 **3.3 Combining horizontal foraging behaviour identified from tracking data** 237 **to fine scale vertical behaviour**

238 Linear mixed models on the daily proportions of the four dive classes between the 2 behavioural  
239 movement modes (intensive, ARS, and extensive foraging) showed that: daily proportions of  
240 shallow active dives were negatively depending on the daily horizontal distance travelled  
241 ( $intercept = 42.11 \pm 5.42$ ,  $p.value = 0$  ; and  $slope(Hor.Distance) = -0.26 \pm 0.03$ ,  $p.value = 0$ ) and  
242 positively on the intensive foraging mode at the surface ( $slope(ARS) = 5.32 \pm 2.35$ ,  $p.value =$   
243  $0.02$ ). Daily proportion of drift dives were positively depending on the proportions of shallow  
244 dives ( $intercept = 5.91 \pm 1.28$ ,  $p.value = 0$  ; and  $slope(Shallow.Active) = 0.03 \pm 0.01$ ,  $p.value$   
245  $= 0.03$ ) and on the intensive foraging mode at the surface ( $slope(ARS) = 1.37 \pm 0.73$ ,  $p.value =$   
246  $0.05$ ). Figure 4(a, b) confirm the variations of proportions of the four dive classes between the 2  
247 behavioural movement modes detected on the tracking data: extensive (a) and intensive (b)  
248 foraging. The proportion of exploratory dives almost doubles in extensive foraging areas  
249 compared to intensive ones. Meanwhile, drift dives number is divided by a factor 2 in extensive  
250 foraging areas. The proportion of deep active dives remains identical while the proportion of  
251 shallow active dives increases with the intensification of the foraging behaviour. Therefore, the  
252 proportion of active dives, combination of deep and shallow active dives, is more important in  
253 intensive foraging areas than in extensive ones.

### 254 **3.4 Mass Gain explained by the increase in drift rate and active dives**

Mass gain ranged from -60 to 120 kg (Figure 5) and was positively related to four variables.  
The overall change in drift rate along the track, referred as the gain in drift rate  
( $\rho = 0.83$ ,  $p.value = 0.006$ , Figure 5a) and the final drift rate ( $\rho = 0.78$ ,  $p.value = 0.013$ ,  
Figure 5a) were positively related to the mass gain. The proportion of time spent in intensive  
foraging ( $\rho = 0.67$ ,  $p.value = 0.049$ , Figure 5b) and the proportion of active dives realised

while the animal was in intensive foraging ( $\rho = 0.80, p.value = 0.009$ , Figure 5b) were also positively related to the mass gain. The drift rate gain was the variable best correlated with mass gain. The model selection, based on AIC, that applied on the multiple regressions (table 6) highlighted the most parsimonious model: Mass Gain  $\sim$  Drift Rate Gain ( $AIC = 63.99$  and  $R^2 = 0.685$ ). It is to be noted that the second most parsimonious is: Mass Gain  $\sim$  Drift Rate Gain + Proportion Active Dives in ARS ( $AIC = 64.67$  and  $R^2 = 0.728$ ).

$$MassGain = a * DriftRateGain + b \quad (2)$$

255 with  $a = 708.26 \pm 181.54$  and  $b = -110.75 \pm 42.82$ .

## 256 **4 Discussion & Perspectives**

257 In this study, we showed that intensive foraging detected from surface tracking data is a good  
258 predictor of the diving activity and foraging success occurring in the vertical dimension.  
259 Previous studies have shown that southern elephant seals display several dive types in the  
260 pelagic parts of their tracks [Hindell et al., 1991, Schreer et al., 2001, Thums et al., 2008]. But  
261 very few studies linked the fine scale diving patterns with the horizontal movements detected  
262 from high resolution tracking data. Our results suggest that proportions of active dives are more  
263 important while seals are displaying area-restricted search behaviour than when they are  
264 extensively foraging. Our study also highlights that the mass gain over the animals' journey at  
265 sea is positively correlated to the gain in drift rate and to the proportions of active dives and  
266 ARS displayed at the surface.

## 4.1 Characterisation and ecological role of dive classes

In the pelagic waters of the interfrontal zone, all individuals displayed four distinct dive classes among which the drift dives were, for all individuals but one (09-78524, Table 6), the least abundant class. As first mentioned by Hindell et al. [1991], drift dives occurred in bouts generally in the early hours of the morning and are thought to be resting and/or food processing dives. For some individuals, we also noticed a high occurrence of drift dives after long sets of deep active dives (results not shown). Thums et al. [2008] observed a tendency of positively buoyant seals to display upwards drift phases in their foraging dives leading to their misclassification as drift dives. Because our study was based on post-breeding foraging trips that are much shorter than post-moulting ones, none but one seal reached positive buoyancy and therefore, we did not observe misclassification of the dives.

High sinuosity, corresponding to an intense wiggles display in the bottom phase, combined with a maximisation of the time spent at the bottom of the dive (i.e. high descent and ascent speeds) can be associated with intensively active foraging [Fedak et al., 2001]. Both deep and shallow active dives are very abundant, occur in bouts or series and generally have a uniform depth within a bout. Finally, deep active dives were characterised by negative bottom-time residuals that is short duration relative to reached maximum depth which highlights the very high energetic demand of this dive class. Shallow active dives presented slightly positive bottom-time residuals that is a longer time than expected at the bottom phase which was presented in previous studies as a proxy for intensive foraging [Bailleul et al., 2007b]. Considering the time spent at the bottom, female elephant seals seem to display a trade-off between foraging intensity and depths at which foraging occurs. Since bottom-time residuals are calculated with a linear multiple regression [Bailleul et al., 2007b, 2008], it seems plausible that at large depths, where the deep active dives occur, the relation between dive duration and maximum depth changes. The inflexion of this relation would therefore lead to the sign inversion observed in bottom-time

292 residuals between the deep and shallow active dives. Both active dive classes are therefore  
293 suggested to represent intensive foraging activity as square dives were described in previous  
294 studies on various diving predators [LeBoeuf et al., 1988, Hindell et al., 1991, Schreer and  
295 Testa, 1996, Fedak et al., 2001, Schreer et al., 2001, Hassrick et al., 2007]. Overall, the vertical  
296 sinuosity at the bottom was as important a predictor of the dive class as speed and depth were in  
297 other studies on southern elephant seals [Hindell et al., 1991, Thums et al., 2008].

298 Finally, exploratory dives exhibited important horizontal distances and high bottom time  
299 residuals. These dives are thought to be travelling dives because the seals spent a large amount  
300 of time in the bottom of their dive, without displaying much wiggle activity (low sinuosity in  
301 the bottom), within aerobic dive limit (positive bottom time residuals, Davis et al. [2001]) and  
302 potentially travelling in a horizontal direction. All these characteristics also describe the  
303 V-shape dives detected in previous studies [Schreer et al., 2001].

304 Although southern elephant seal females are mainly in pelagic waters [Dragon et al., 2010,  
305 Bailleul et al., 2010b], it has been shown that they can dive and forage over continental shelves  
306 [Hindell et al., 1991]. In this case, they can interact with different oceanographic conditions and  
307 display other foraging behaviour resulting in additional dive classes. As a result, our data  
308 correspond to a subset of the dive classes spectrum displayed by foraging seals. All our  
309 individuals being females, further work on males' fine scale diving behaviour would be needed.

## 310 **4.2 Association of horizontal foraging patterns with vertical behaviour and** 311 **overall successful foraging**

312 Our results indicate that southern elephant seals display surface ARS over 30% of their time  
313 spent at sea and mainly within pelagic waters. From previous tracking studies, southern  
314 elephant seals are known to be predators that prospect continually within and between prey  
315 patches [Bailleul et al., 2008]. This may be especially true for gravid phocid females that

316 exhibit a capital-breeding strategy in accumulating energy stores prior to long hauling-out for  
317 parturition or moult [Berta et al., 2006]. Between those two long fasting periods, gravid  
318 southern elephant seal females, on their 3-month post-breeding journey, potentially optimise  
319 their foraging to recover from and prepare the next energetically demanding period of  
320 hauling-out. All seals in this study showed an important proportion of active dives that occur all  
321 along the pelagic parts of the tracks by day and night time. This confirms that seals are foraging  
322 and probably feeding all along their tracks and that the typical intensification of their search in a  
323 zone may therefore correspond to the encounter with high quality prey patches. Seals were also  
324 found to modify their proportions of dive classes according to the movement behavioural mode:  
325 while intensively foraging, the active dive classes were more represented, e.g. the dives the  
326 most energetically demanding (high vertical sinuosity, high ascent speed . . .). The adjustment  
327 between intensive and extensive foraging behaviour was not observed on the proportion of deep  
328 active dives but on the shallow active ones. From a physiological point of view, numerous deep  
329 dives that require intense foraging activity could be too demanding in terms of recovery time  
330 [Costa et al., 2004] as suggested by the fact that sets of deep active dives are followed, for some  
331 individuals, by sets of drift dives. Therefore the proportion of deep active dives in intensive and  
332 extensive foraging areas (circa 45%) could be an average threshold of southern elephant seals'  
333 ability to dive deeply and actively without energetic pay-off [Davis et al., 2001, Costa et al.,  
334 2004].

335 On the other hand, the increase of shallow active dives in areas of intensive foraging could  
336 highlight the increased accessibility of prey in the water column. In the Southern Ocean, frontal  
337 zones are major components in terms of biological production and are frequently populated  
338 with intense mesoscale eddies. Vertical movement of water masses associated with eddies can  
339 induce isopycnal shoaling that is likely to influence prey behaviour, driving upward migrations  
340 to remain at preferred densities and temperatures [Wiebe, 1982]. Cold water and high biomass  
341 in the surface layers may cause a decrease of luminosity contributing to the presence of cryptic

342 myctophids species, principal prey for southern elephant seal females [Ducatez et al., 2008,  
343 Chérel et al., 2008], at shallower depths [Flierl and McGillicuddy, 2002]. Upward cold water  
344 masses, generally from cyclonic eddies' cores and anticyclonic eddies' edges [Bakun, 2006],  
345 have appeared to be preferential foraging structures of marine predators [Bost et al., 2009,  
346 Bailleul et al., 2010b, Dragon et al., 2010]. Female southern elephant seals were shown to  
347 clearly intensify their diving effort and decrease their diving depth in rich up-welling areas  
348 [Dragon et al., 2010]. In such areas, we can therefore expect the seals to display higher  
349 proportions of shallow active dives. Finally, proportions of drift dives also varied accordingly:  
350 while intensively foraging, the seals displayed more drift dives. This could highlight their need,  
351 after displaying numerous active dives, either for resting or for food processing [Biuw et al.,  
352 2003]. On the contrary, when the seals are extensively foraging and abundantly displaying  
353 exploratory dives, the diminution of drift dive proportions suggests either a low energy  
354 consumption prospective mode adopted during the exploratory dives or, simply, less need for  
355 food processing. Either way, the ultimate proxy of the seals overall successful foraging, the  
356 mass gain, was significantly correlated with the percentage of ARS displayed and of active  
357 dives in ARS: the more numerous the active dives in ARS, the more successful the foraging  
358 seals. It should finally be noted that these significant correlations highlight the proxies'  
359 pertinence to predict, at the track scale, the foraging success of seals. Our sample of  
360 post-breeding females was selected to be homogeneous in mass and length so that the females  
361 could be supposed to have similar age and amount of experience. All went to forage in the  
362 interfrontal zone but displayed, in the end, a variety of mass gain, ranging from a loss of 60 kg  
363 to the gain of more than 100 kg in only 3 months. This high inter-individual variability in mass  
364 gain probably drives a fitness variability related to inter-individual variations in foraging  
365 behaviour and/or differences in prey selection [Field et al., 2004, 2007]. This confirms the  
366 importance of the individual foraging efficiency, and past experiences, in this dynamic and  
367 unpredictable oceanographic environment [Hindell et al., 1999, Bradshaw et al., 2004].

### 368 **4.3 Methodological perspectives**

369 Direct information on prey distribution remains very scarce in the Southern Ocean. Therefore,  
370 identifying moments of intensive foraging appears to be the most efficient way to investigate  
371 top-predators' prey distribution. Animal behaviour, in the horizontal or the vertical dimension,  
372 can be modeled as a dynamic variable changing in relation to the animal's internal state and/or  
373 its environment [Morales et al., 2004, Jonsen et al., 2007]. Segmentation of the fine scale  
374 vertical behaviour could be an interesting next step to investigate relationships between seals  
375 behaviour and their environment. This could be used to systematically detect behavioural  
376 transitions along the dive profiles, associate them with the animal's direct surroundings and  
377 infer information on prey distribution.

378 On the other hand, there are difficulties of interpretation of 2-dimensional data (time and depth)  
379 into a behaviour occurring in 4-dimensions (time-longitude-latitude-depth, Thums et al.  
380 [2008]). Brillinger and Stewart [1997] have shown that a time-depth curve can actually  
381 correspond to different possible 4D paths. We can therefore expect the same differences  
382 between the observed horizontal trajectory (longitude-latitude) and the actual path of a diving  
383 animal. Other studies have also questioned the validity of behavioural interpretations based on  
384 dataset with reduced dimensions [Harcourt et al., 2000, Davis et al., 2003]. Finally, new  
385 technological devices, such as 3D-accelerometers and video cameras, are very promising to  
386 solve those issues. In Weddell seals for instance, studies using video recordings have proved the  
387 encounter of prey within the foraging dives [Davis et al., 2003]. In captive Steller sea lions,  
388 accelerometers were able to precisely detect the mouth opening events linked with prey capture  
389 attempts [Viviant et al., 2010]. Such *in situ* recording devices will indicate the real behavioural  
390 activity and also help in identifying accurate 2-dimensional proxies of the foraging effort. Uses  
391 of such new devices could therefore validate our findings on active dives being the most  
392 successful foraging dives. It is our intention to examine this in future work.



## 5 Conclusion

Previous studies have shown that southern elephant seals display various behavioural modes at the surface [Bailleul et al., 2008] and various dive classes during their journey at sea [Hindell et al., 1991, Thums et al., 2008]. Here we have shown that proportions of dive classes displayed by southern elephant seal females varied accordingly to their horizontal behaviour. It is probable that by going to the polar frontal zone where resources are both spatially and temporally highly variable, elephant seals can concentrate their foraging searching activity in the most productive parts of the zone to maximise feeding success. They repeatedly adapt their diving behaviour to prey accessibility in the water column and seem to display a trade-off between diving depth and recovery time. Mass gain over the animals' journey at sea was also highly correlated to the proportions of ARS displayed at the surface. Improved body condition of seals was finally associated with the occurrence, within the vertical dimension, of sets of highly active dives. The classification of diving behaviour is not an end in itself, but rather a tool that allowed us to conclude that intensive foraging detected from surface tracking data is a good predictor of the diving activity and foraging success occurring in the vertical dimension. However, in changing environments, the addition of fine monitoring *in situ* oceanographic conditions to high resolution behavioural datasets is an interesting further step in research on foraging behaviour in relation to prey distribution.

## 411 **6 Acknowledgements**

412 The authors wish to thank all fieldworkers of the 60<sup>ième</sup> Mission for field work that helped to  
413 collect data. This study is part of a national research program (no. 109, H. Weimerskirch and  
414 the observatory *Mammifères Explorateurs du Milieu Océanique*, MEMO SOERE CTD 02)  
415 supported by the French Polar Institute (*Institut Paul Emile Victor*, IPEV). This work was  
416 carried out in the framework of IPSOS-SEAL (ANR VMC 07) program and CNES-TOSCA  
417 program (“Éléphants de mer océanographes”). The authors wish also to thank the Total  
418 Foundation for financial support. All animals in this study were cared for in accordance with its  
419 guidelines. Special thanks go also to Matthieu Authier and Frédéric Bailleul for very useful  
420 comments and discussions. Finally, the authors wish to thank Ian Jonsen that provided the  
421 state-space model scripts and a kind assistance for analysis of the tracking data (R and  
422 WinBUGS scripts are available on demand to Ian Jonsen).

## References

- 423
- 424 G. Aarts, M. MacKenzie, B. McConnell, M. Fedak, and J. Matthiopoulos. Estimating space-use  
425 and habitat preference from wildlife. *Ecography*, 31:140–160, 2008.
- 426 H. Akaike. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *In:*  
427 *Petrov, B.N. and Czaki, P. (Ed.), Budapest: Akademiai Kiado, 2nd International Symposium*  
428 *on Information Theory:267–281, 1973.*
- 429 F. Bailleul, J.B. Charrassin, R. Ezraty, F. Girard-Ardhuin, C.R. McMahon, I.C. Field, and  
430 C. Guinet. Southern elephant seals from kerguelen islands confronted by antarctic sea ice.  
431 changes in movements and in diving behaviour. *Deep–Sea Research, Part II*, 54:343–355,  
432 2007a.
- 433 F. Bailleul, J.B. Charrassin, P. Monestiez, F. Roquet, M. Biuw, and C. Guinet. Successful for-  
434 aging zones of southern elephant seals from kerguelen islands in relation to oceanographic  
435 conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362:2169–2181, 2007b.
- 436 F. Bailleul, D. Pinaud, M. Hindell, J.B. Charrassin, and C. Guinet. Assessment of scale–  
437 dependent foraging behaviour in southern elephant seals incorporating the vertical dimension:  
438 a development of the first passage time method. *Journal of Animal Ecology*, 77:948–957,  
439 2008.
- 440 F. Bailleul, M. Authier, S. Ducatez, F. Roquet, J-B. Charrassin, Y. Cherel, and C. Guinet. Looking  
441 at the unseen: combining bio–logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological  
442 niche of a deep–diving predator. *Ecography*, 33(4):709–719, 2010a.
- 443 F. Bailleul, C. Cotté, and C. Guinet. Mesoscale eddies as foraging areas of a deep-diving predator,  
444 the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series*, 408:251–264, 2010b.

- 445 A. Bakun. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: Opportu-  
446 nity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*, 70(S2):105–122, 2006.
- 447 A. Berta, J. Sumich, and K. Kovacs. *Marine Mammals Evolutionary Biology (2nd ed.)*. Academic  
448 Press, Elsevier, 2006.
- 449 M. Biuw, B.J. McConnell, C.J.A. Bradshaw, H.R. Burton, and M.A. Fedak. Blubber and buoy-  
450 ancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics.  
451 *Journal of Experimental Biology*, 206:3405–3423, 2003.
- 452 M. Biuw, L. Boehme, C. Guinet, M. Hindell, D. Costa, J.B. Charrassin, F. Roquet, F. Bailleul,  
453 M. Meredith, S. Thorpe, Y. Tremblay, B. McDonald, Y.H. Park, S.R. Rintoul, N. Bindoff,  
454 M. Goebel, D. Crocker, P. Lovell, J. Nicholson, F. Monks, and M.A. Fedak. Variations in  
455 behaviour and condition of a southern ocean top predator in relation to in situ oceanographic  
456 conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,  
457 104:13705–13710, 2007.
- 458 B.A. Block, I.D. Jonsen, S.J. Jorgensen, A.J. Winship, S.A. Shaffer, and S.J. Bograd.  
459 Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, in press:  
460 doi:10.1038/nature10082, 2011.
- 461 C.A. Bost, C. Cotté, F. Bailleul, Y. Cherel, J.B. Charrassin, C. Guinet, D.G. Ainley, and  
462 H. Weimerskirch. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals  
463 of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78:363–376, 2009.
- 464 P. Bovet and S. Benhamou. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random  
465 walk model. *Journal of Theoretical Biology*, 131:419–433, 1988.
- 466 I.L. Boyd and T. Arnbom. Diving behaviour in relation to water temperature in the southern  
467 elephant seal: foraging implications. *Polar Biology*, 2:259–266, 1991.

- 468 C. Bradshaw, M. Hindell, M. Sumner, and K. Michael. Loyalty pays: potential life history conse-  
469 quences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour*,  
470 68:1349–1360, 2004.
- 471 D.R. Brillinger and B.S. Stewart. Elephant seal movements: dive types and their sequences.  
472 *Modelling Longitudinal and Spatially Correlated Data. in Lecture Notes in Statistics, New-*  
473 *York, Springer, 122:275–288, 1997.*
- 474 E.L. Charnov. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*,  
475 9:129–136, 1976.
- 476 Y. Cherel, S. Ducatez, P. Fontaine, P. Richard, and C. Guinet. Stable isotopes reveals the trophic  
477 position and mesopelagic diet of female southern elephant seals breeding on the kerguelen  
478 islands. *Marine Ecology Progress Series*, 370:239–247, 2008.
- 479 D.P. Costa, C.E. Kuhn, M.J. Weise, S.A. Shaffer, and J.P.Y. Arnould. When does physiology  
480 limit the foraging behaviour of freely diving mammals ? *International Congress Series*, 1275:  
481 359–366, 2004.
- 482 D.E. Crocker, B.J. Le Boeuf, and D.P. Costa. Drift diving in female northern elephant seals:  
483 implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology*, 75:27–39, 1997.
- 484 R.W. Davis, L.A. Fuiman, T.M. Williams, and B.J. Le Boeuf. Three–dimensional movements  
485 and swimming activity of a northern elephant seal. *Comparative Biochemistry and Physiology*  
486 *Part A*, 129:759–770, 2001.
- 487 R.W. Davis, L.A. Fuiman, T.M. Williams, M. Horning, and W. Hagey. Classification of wed-  
488 dell seal dives based on 3–dimensional movements and video–recorded observations. *Marine*  
489 *Ecology Progress Series*, 264:109–122, 2003.

- 490 B. Dennis. Discussion: Should ecologists become bayesians? *Ecological Applications*, 6(4):  
491 1095–1103, 1996.
- 492 A-C. Dragon, P. Monestiez, A. Bar-Hen, and C. Guinet. Linking foraging behaviour to physical  
493 oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of kerguelen  
494 islands. *Progress in Oceanography*, 87:61–71, 2010.
- 495 A-C. Dragon, A. Bar-Hen, P. Monestiez, and C. Guinet. Hidden markov models: most efficient  
496 method to reliably infer intensive foraging areas from satellite tracking data. unpublished data.
- 497 S. Ducatez, S. Dalloyau, P. Richard, C. Guinet, and Y. Cherel. Stable isotopes document win-  
498 ter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (textit-  
499 *Mirounga leonina*) breeding at kerguelen islands. *Marine Biology*, 155:413–420, 2008.
- 500 P. Fauchald. Foraging in a hierarchical patch system. *The American Naturalist*, 153:603–613,  
501 1999.
- 502 M. Fedak, P. Lovell, and S. Grant. Two approaches to compressing and interpreting time-depth  
503 information and satellite-linked data recorders as collected by tdr. *Marine Mammal Science*,  
504 17(1):94–110, 2001.
- 505 I. Field, C. Bradshaw, J. van den Hoff, H. Burton, and M. Hindell. Age–related shifts in the diet  
506 composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. *Marine Biology*, 150:  
507 1441–1452, 2007.
- 508 I.C. Field, C.J.A. Bradshaw, H. Burton, and M. Hindell. Seasonal use of oceanographic and  
509 fisheries management zones by juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from  
510 macquarie island. *Polar Biology*, 27:432–440, 2004.
- 511 G. Flierl and D. McGillicuddy. Mesoscale andsubmesoscale physical–biological interactions.  
512 *In: Robinson, A., McCarthy, J., Rothschild, B. (Eds.), The Sea*, 12:113–185, 2002.

- 513 E. W. Forgy. Cluster analysis of multivariate data: efficiency vs interpretability of classifications.  
514 *Biometrics*, 21:768–769, 1965.
- 515 S.T. Gille. Warming of the southern ocean since the 1950s. *Science*, 295:1275–1277, 2002.
- 516 R.G. Harcourt, M.A. Hindell, D.G. Bell, and J.R. Waas. Three-dimensional dive profiles of  
517 free-ranging weddell seals. *Polar Biology*, 23:479–487, 2000.
- 518 J.L. Hassrick, D.E. Crocker, R.L. Zeno, S.B. Blackwell, D.P. Costa, and B.J. LeBoeuf. Swim-  
519 ming speed and foraging strategies of northern elephant seals. *Deep-Sea Research, Part II*,  
520 54:369–383, 2007.
- 521 M. Hindell, D. Slip, and H. Burton. The diving behaviour of adult male and female southern  
522 elephant seals, *Mirounga leonina* (pinnipedia: Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, 39:  
523 595–619, 1991.
- 524 M. Hindell, B. McConnell, M. Fedak, D. Slip, H. Burton, P. Reijnders, and C. McMahon. En-  
525 vironmental and physiological determinant of successful foraging by naive southern elephant  
526 seal pups during their first trip to sea. *Canadian Journal of Zoology*, 77:1807–1821, 1999.
- 527 I.D. Jonsen, R.A. Myers, and J. Mills Flemming. Meta-analysis of animal movement using  
528 state-space models. *Ecology*, 84:3055–3063, 2003.
- 529 I.D. Jonsen, R.A. Myers, and M.C. James. Identifying leatherback turtle foraging behaviour from  
530 satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series*, 337:  
531 255–264, 2007.
- 532 P. Kareiva and G. Odell. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use  
533 area-restricted search. *The American Naturalist*, 130:233–270, 1987.
- 534 J. Kelly. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic  
535 ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78:1–27, 2000.

- 536 C. Le Quéré, C. Rodenbeck, E. Buitenhuis, T. Conway, R. Langenfelds, A. Gomez,  
537 C. Labuschagne, M. Ramonet, T. Nakazawa, N. Metzl, N. Gillett, and M. Heimann. Satu-  
538 ration of the southern ocean co2 sink due to recent climate change. *Science*, 316:1735–1737,  
539 2007.
- 540 B.J. LeBoeuf, D. Costa, A.C. Huntley, and S.D. Feldcamp. Continuous, deep diving in female  
541 northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, 66:446–458,  
542 1988.
- 543 B.J. McConnell, C. Chambers, and M.A. Fedak. Foraging ecology of southern elephant seals  
544 in relation to the bathymetry and productivity of the southern ocean. *Antarctic Science*, 4:  
545 393–398, 1992.
- 546 T. McIntyre, P. de Bruyn, I. Ansorge, M. Bester, H. Bornemann, J. Ploetz, and C. Tosh. A lifetime  
547 at depth: vertical distribution of southern elephant seals in the water column. *Polar Biology*,  
548 33(8):1037–1048, 2010.
- 549 C.R. McMahon, H.R. Burton, S. McLean, D.J. Slip, and M.N. Bester. Field immobilisation of  
550 southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *The Veterinary Record*,  
551 146:251–254, 2000.
- 552 M. Meredith and A. Hogg. Circumpolar response of southern ocean eddy activity to changes in  
553 the southern annular mode. *Geophysical Research Letters*, 33:16–20, 2006.
- 554 J.M. Morales, D.T. Haydon, J. Frair, K.E. Holsinger, and J.M. Fryxell. Extracting more out  
555 of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85:  
556 2436–2445, 2004.
- 557 A. Orsi, T. Whitworth III, and J.W. Nowlin. On the meridional extent and fronts of the antarctic  
558 circumpolar current. *Deep-Sea Research, Part I*, 42(5):641–673, 1995.



- 559 G. Parker and R. Stuart. Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assess-  
560 ment strategies and optimal emigration thresholds. *The American Naturalist*, 110(976):1055,  
561 1976.
- 562 J.C. Pinheiro and D.M. Bates. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. New-York, Springer,  
563 2000.
- 564 J.F. Schreer and J.W. Testa. Classification of weddell seal diving behavior. *Marine Mammal*  
565 *Science*, 12:227–250, 1996.
- 566 J.F. Schreer, K.M. Kovacs, and R.J. O’Hara Hines. Comparative diving patterns of pinnipeds and  
567 seabirds. *Ecological Monographs*, 71(1):137–162, 2001.
- 568 V. Smetacek and S. Nicol. Polar ocean ecosystem in a changing world. *Nature*, 437:362–368,  
569 2005.
- 570 D.J. Spiegelhalter, A. Thomas, and N.G. Best. *WinBUGS Version 1.2 User Manual*. Cambridge:  
571 MRC Biostatistics Unit, 1999.
- 572 S. Sturtz, U. Ligges, and A. Gelman. R2winbugs: a package for running *WinBUGS* from *R*.  
573 *Journal of Statistical Software*, 12(3):1–16, 2005.
- 574 R Development Core Team. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foun-  
575 dation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2009. URL <http://www.R-project.org>.  
576 ISBN3–900051–07–0.
- 577 M. Thums, C. J. Bradshaw, and M. A. Hindell. Tracking changes in relative body composition  
578 of southern elephant seals using swim speed data. *Marine Ecology - Progress Series*, 370:  
579 249–261, 2008.
- 580 M. Thums, C. J. Bradshaw, and Hindell. M. A. In-situ measures of foraging success and prey  
581 encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology*, in press, 2011.

- 582 P. Turchin. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial dis-  
583 tribution of foragers. *Ecology*, 72:1253–1266, 1991.
- 584 W.N. Venables and B.D. Ripley. *Modern Applied Statistics with S. Fourth edition*. New–York,  
585 Springer, 2002.
- 586 M. Viviant, A.W. Trites, D.A.S. Rosen, P. Monestiez, and C. Guinet. Prey capture attempts can  
587 be detected in steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*,  
588 33:713–719, 2010.
- 589 P.M. Webb, D.E. Crocker, S.B. Blackwell, D.P. Costa, and B.J. Le Boeuf. Effects of buoyancy  
590 on the diving behavior of northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology*, 201:  
591 2349–2358, 1998.
- 592 H. Weimerskirch and P. Jouventin. Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature*, 343:  
593 746–748, 1990.
- 594 H. Weimerskirch, F. Bonadonna, F. Bailleul, G. Mabile, G. Dell’Omo, and H. P. Lipp. Gps  
595 tracking of foraging albatrosses. *Science*, 295:1259, 2002.
- 596 H. Weimerskirch, D. Pinaud, F. Pawlowski, and C-A. Bost. Does prey capture induce area-  
597 restricted search? a fine-scale study using gps in a marine predator, the wandering albatross.  
598 *the American Naturalist*, 170:734–743, 2007.
- 599 P.H. Wiebe. Rings of the gulf stream. *Scientific American*, 246:50–60, 1982.

	Drift	Exploratory	Shallow Active	Deep Active
N =	2846	6221	12482	17656
Bott.Time (s)	951 ± 362	678 ± 287	790 ± 199	606 ± 217
Res.Bott.Time (s)	158 ± 355	-37 ± 283	43 ± 171	-70 ± 194
Max.Depth (m)	424 ± 118	348 ± 156	324 ± 127	698 ± 131
Sinuosity	0.29 ± 0.05	0.35 ± 0.08	0.41 ± 0.06	0.52 ± 0.04
Asc.Speed (m/s)	1.21 ± 0.22	1.31 ± 0.24	1.77 ± 0.19	1.56 ± 0.15
Des.Speed (m/s)	1.18 ± 0.37	1.22 ± 0.27	1.74 ± 0.26	1.76 ± 0.25
Horiz.Dist (km)	0.98 ± 0.74	1.57 ± 0.67	1.20 ± 0.32	0.97 ± 0.54

Table 1: Characteristics of dive classes for all individuals. All differences, between the dive classes, are statistically significant ( $p < 0.001$ ). Bott.Time stands for bottom time and Res.Bott.Time for bottom time residuals. Max.Depth corresponds to the maximal depth of the dive. Asc.Speed and Des.Speed stand respectively for ascent and descent speeds. Finally Horiz.Dist corresponds to the horizontal distance travelled by the animal during its dive estimated from the tracking data at the surface.

ind	N	%Drift	%Exploratory	%Shallow Active	%Deep Active	% Active
09-78524	2605	14.8	9.6	2.5	73.1	75.6
09-78525	4169	9.4	12.2	28.8	49.6	78.4
09-86372	5778	5.3	15.5	41.4	37.8	79.2
09-86373	4325	9.2	12.2	47.3	31.3	78.6
ft03-Cy1-09	4219	4.6	24.6	34.2	36.6	70.8
ft03-Cy2-09	4843	5.9	6.7	41.5	45.9	87.4
ft03-Cy4-09	4889	5.9	12.5	42.9	38.7	81.6
ft03-Cy5-09	5450	5.6	31.3	32.9	30.2	63.1
ft03-Cy11038-09	4485	8.1	9.8	10.2	71.9	82.1
all ind	40763	7.7 ± 3.2	14.9 ± 7.9	31.3 ± 15.4	46.1 ± 16.1	77.4 ± 7.0

Table 2: Proportions of dive classes for all individuals (%) equipped in October 2009. Only dives located in the pelagic part of the tracks were classified. Overall, inter-individual variability can be noticed. But deep active dives tend to always be the most important dive class and active dives, combined deep and shallow classes, represent for each individual over two thirds of the whole dives. Drift dive class rarely reach 10% of the whole dives.

Dive Class (t)	Drift (t+1)	Exploratory (t+1)	Shallow Active (t+1)	Deep Active (t+1)
Drift	0.70	0.12	0.05	0.13
Exploratory	0.06	0.60	0.19	0.15
Shallow Active	0.01	0.09	0.76	0.14
Deep Active	0.02	0.05	0.11	0.82

Table 3: Observed probabilities of dive class changing from dive at time  $t$  to dive at time  $(t+1)$ . High temporal persistence in the dive classes can be noticed and the second highest probabilities of dive class changing always correspond to the nearest dive class in terms of activity. Probabilities of changing reveal thus the hierarchy in the dive classes activity: an animal displaying a deep active dive is more likely to continue displaying this class of dive or to change for a shallow active dive and vice versa.

Model Formula	AIC
$MassGain \sim MassStart + DriftRateGain + FinalDriftRate + PropARS + PropActiveARS$	69.25
$MassGain \sim MassStart + DriftRateGain + PropARS + PropActiveARS$	67.27
$MassGain \sim MassStart + DriftRateGain + PropActiveARS$	65.61
$MassGain \sim DriftRateGain + PropActiveARS$	64.67
$MassGain \sim DriftRateGain$	63.99

Table 4: Model selection based on AIC. The model with the smallest AIC is considered the best. The variable to explain is the gain in mass over the animal’s journey and the tested variables are: the animal mass when equipped before the post-breeding journey at sea (*MassStart*), the gain in drift rate over this journey (*DriftRateGain*), the final drift rate (*FinalDriftRate*), the percentage of ARS in pelagic waters (*PropARS*) and the percentage of active dives displayed while the animal was in ARS (*PropActiveARS*).

600 **Figure 1:** Physical oceanography in the Southern Indian Ocean and post-breeding foraging trips  
601 of 9 female southern elephant seals equipped in October 2009 (solid black lines). Light grey  
602 shading indicates depths less than 1,000 meters and depicts Kerguelen and Crozet plateaux. Îles  
603 Kerguelen and îles Crozet coastline's contour are also indicated in white over the plateaux.  
604 Dotted lines symbolized fronts [Orsi et al., 1995], within the Southern Ocean: Southern  
605 SubTropical Front (SSTF), Sub-Antarctic Front (SAF), Polar Front (PF) and Southern Antarctic  
606 Circum-Polar Front (SACCF). In this study, we refer to the interfrontal zone as the area between  
607 the STF and the PF. Locations of intensive foraging behaviour (ARS) displayed by the seals are  
608 indicated in dark grey dots over the tracks.

609  
610 **Figure 2:** Characteristics of dive classes for all individuals: drift dives (dark green), exploratory  
611 dives (light green), shallow active dives (yellow) and deep active dives (orange). (a) Variations  
612 of bottom time residuals: drift dives are the longest dives while deep active present negative  
613 bottom time residuals. (b) Occurrences of dive classes: all dive classes happen almost equally  
614 by day or night times. (c) Variations of maximum diving depth in function of bottom time:  
615 depending on maximum depth distribution, time spent at the bottom of the dives varies from  
616 one dive class to another. (d) Variations of sinuosity at the bottom of the dive in function of the  
617 ascending speed: the higher the sinuosity, the more important the ascending speed.(e)  
618 Distribution of the descending speeds : distribution similarity of descending speed for the two  
619 active dive classes can be noticed meanwhile exploratory and drift dives present low descending  
620 speeds. Finally, (f) distributions of the horizontal distance travelled during the dives: in  
621 exploratory dives, seals tend to swim more rapidly in the horizontal dimension than for the other  
622 dive classes.

623  
624 **Figure 3:**

625 (a) Typical Depth-Time profiles of the four dive classes. (b) Locations of the dives along the

626 seals' tracks. Orange dots correspond to deep active dives, yellow to shallow active, light green  
627 to exploratory dives and finally dark green to drift dives. All dive classes occurred all along the  
628 tracks, by day as well as by night.

629

630 **Figure 4:** (a) and (b) Proportions of dive classes in extensive parts (N = 15,081 dives) vs.  
631 intensive foraging (ARS) parts of the tracks (N = 11,463 dives). Combination of deep and  
632 shallow active (hereafter referred as active classes) is more important in intensive foraging areas  
633 than in extensive ones.

634

635 **Figure 5:** For all individuals, mass gain presented with (a): overall drift rate, final drift rate and  
636 (b): percentage of time spent in intensive foraging and proportion of active dives realised in  
637 intensive foraging. Lines correspond to the significant linear regressions between variables.



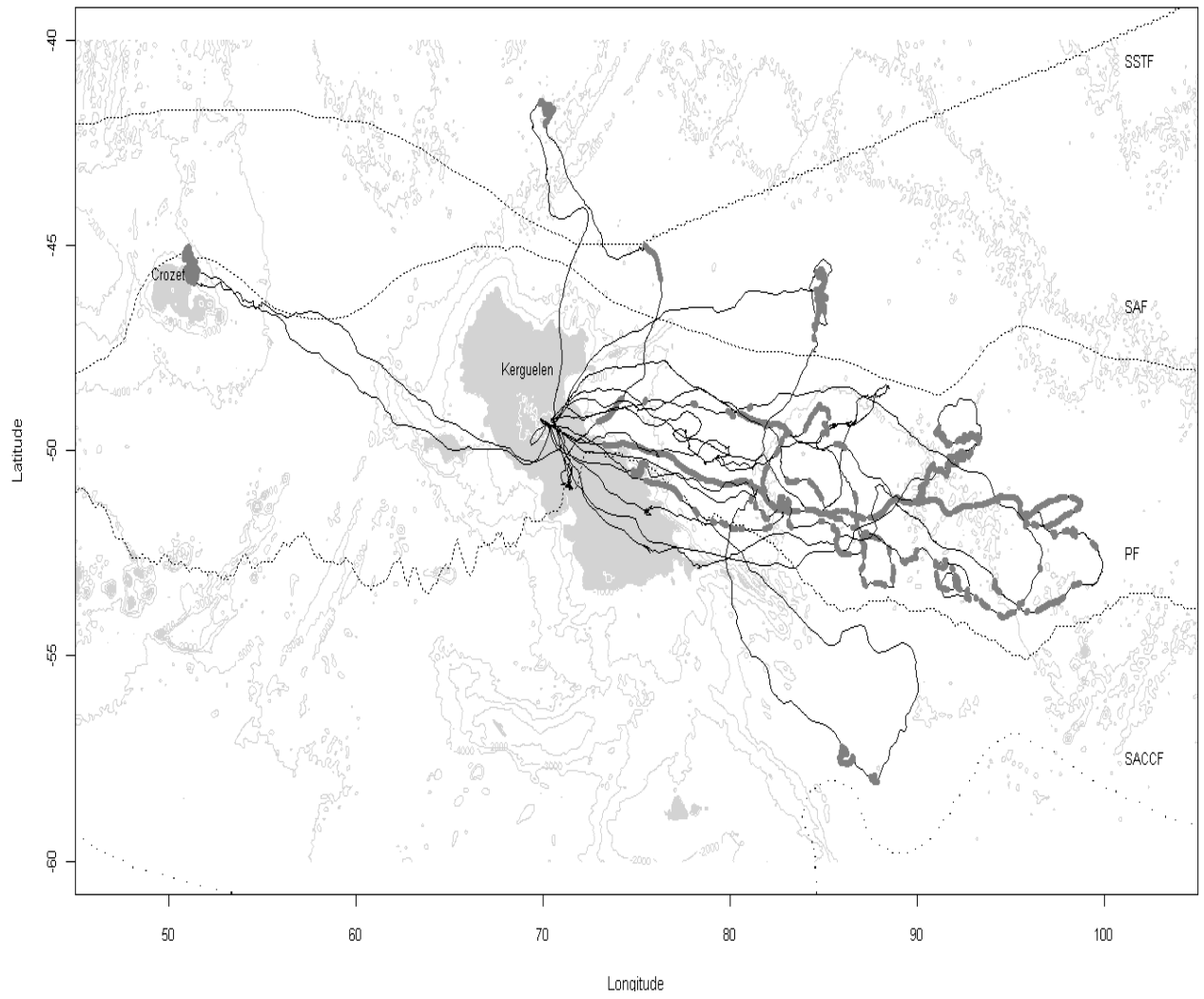


Figure 1:

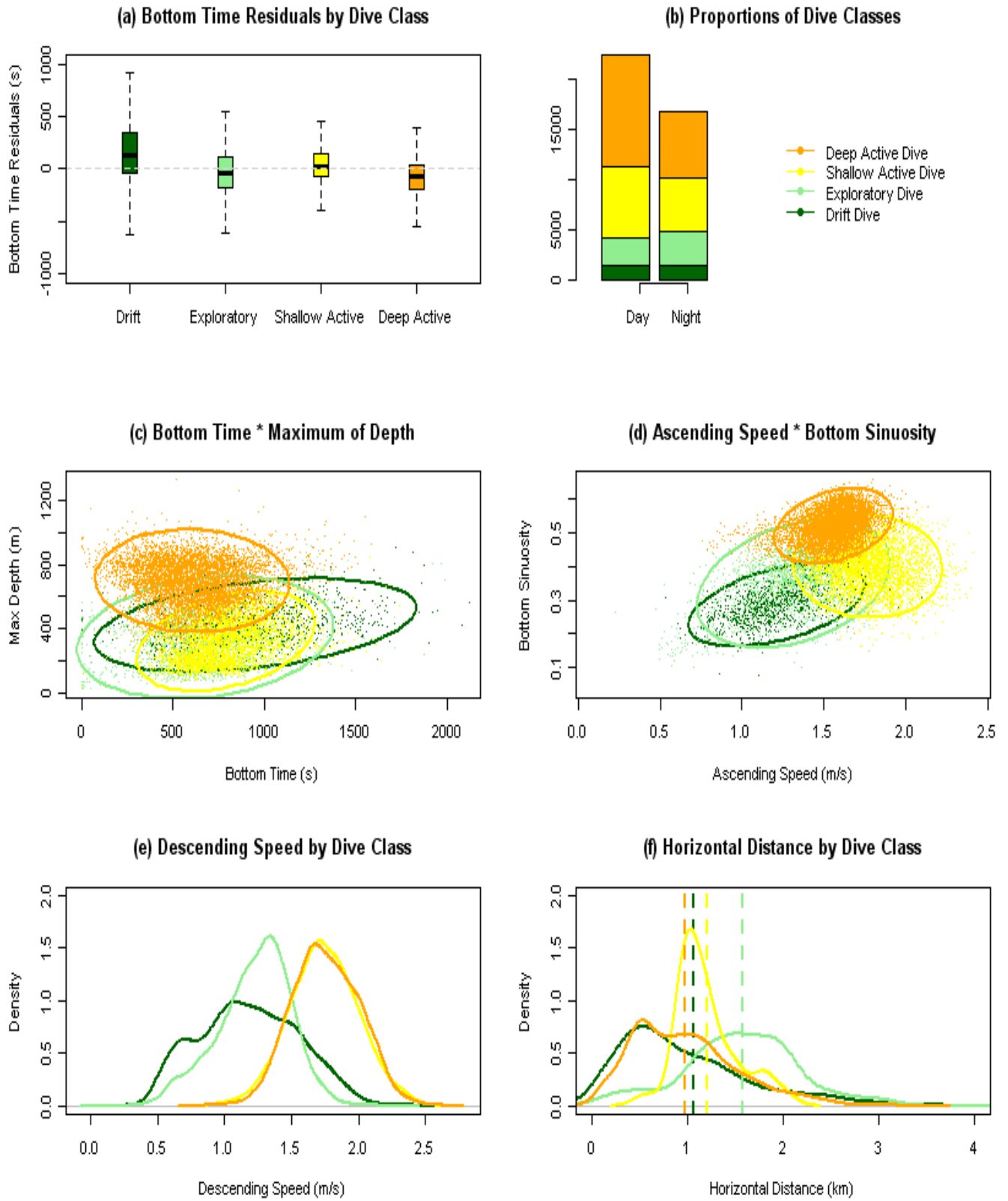


Figure 2:

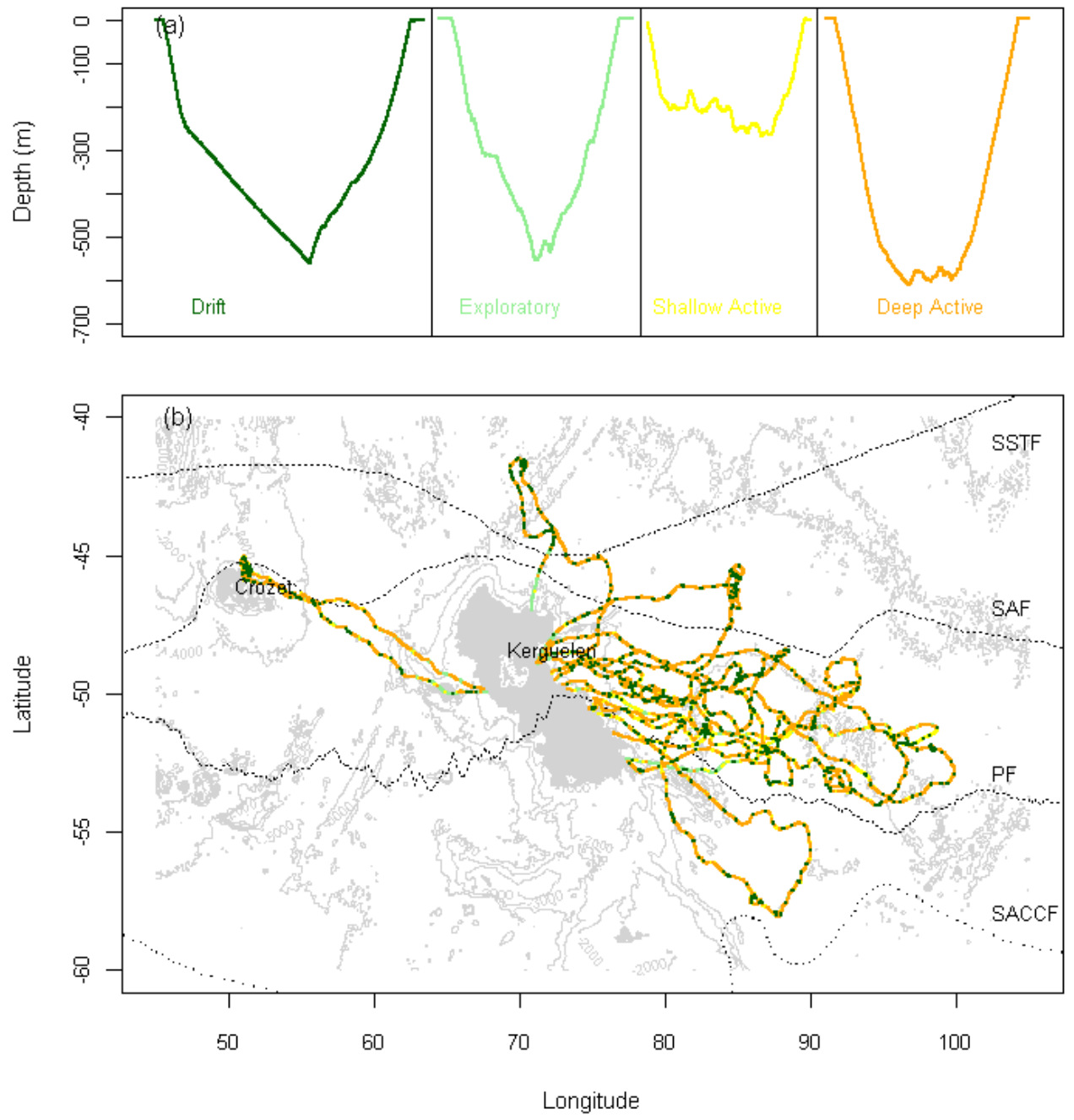


Figure 3:

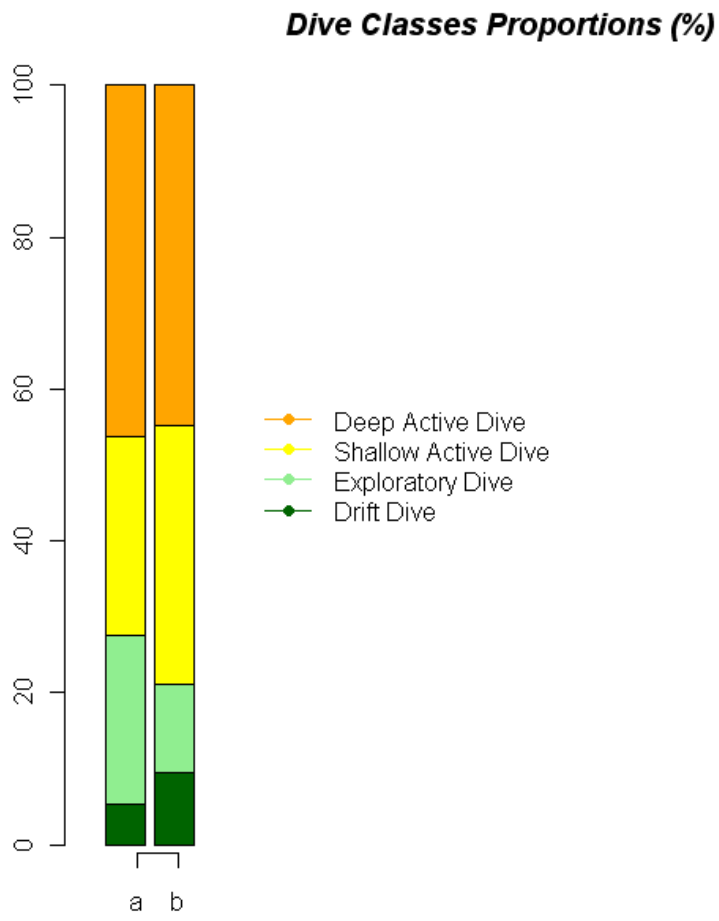


Figure 4:

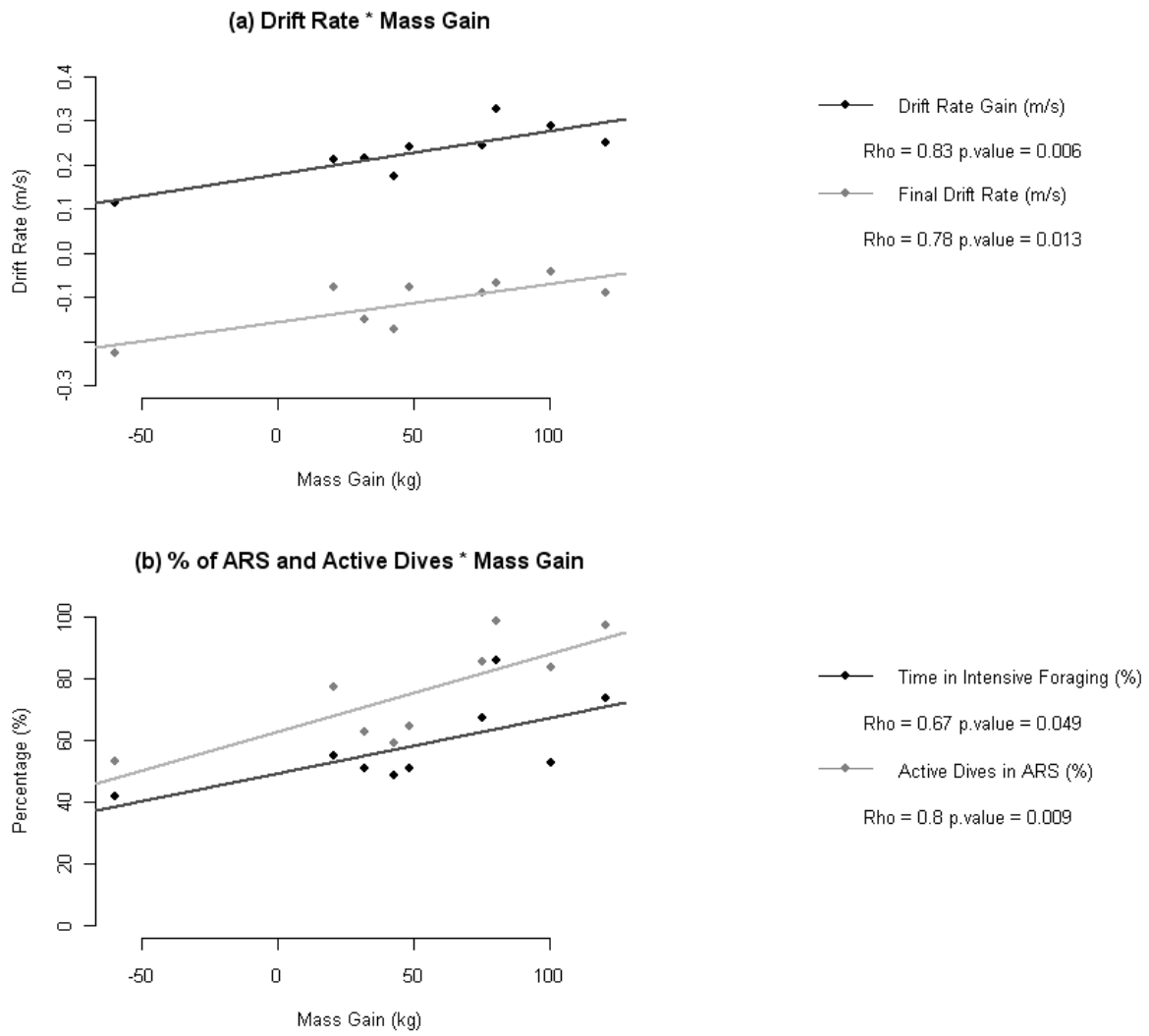


Figure 5:

## - ANNEXE E -

---

### LISTE DES PUBLICATIONS EN PRÉPARATION

---

- **Dragon, A-C.**, Bar-Hen, A., Monestiez, P. and C. Guinet. Temperature and Temperature Gradient as Predictors of Top-Predators' Fine Foraging Decisions : Southern Elephant Seals Adapting their Diving Behaviour in the Polar Frontal Zone off Kerguelen Islands. soumission en Octobre 2011 dans *Deep-Sea Research Part II*
- **Dragon, A-C.**, Viviant, M., Bar-Hen, A., Monestiez, P. and C. Guinet. Adapting state-space models to predator's biology : the detection of area-restricted search on antarctic fur seals' tracks. soumission en Décembre 2011 dans *Marine Ecology Progress Series*
- **Dragon, A-C.**, Cotté, C., Walker, E., Phillips, H., Bar-Hen, A., Monestiez, P. and C. Guinet. Horizontal and vertical characterisation of a polar mesoscale structure : from ecological and oceanographical points of view. soumission en Décembre 2011 dans *Proceedings of the Royal Society of London, B*
- Cotté, C., d'Ovidio, F., **Dragon, A-C.**, Lévy, M. and C. Guinet. Biophysical identification of eddies of ecological interest from a marine predator outlook. soumission en Août 2011 dans *Royal Society Interface*
- Vacquie-Garcia, J., Bailleul, F., **Dragon, A-C.**, Viviant, M., Royer, F. and C. Guinet. Foraging in the darkness of the Southern Ocean : influence of bioluminescence on a deep diving predator. soumission en Août 2011 dans *PloS One*



## - ANNEXE F -

---

### LISTE DES PUBLICATIONS HORS PROBLÉMATIQUE

---

#### § F.1 SOUMIS À DES REVUES AVEC COMITÉ DE LECTURE

- Patterson, T., Bravington, M., Biuw, M., Hindell, M., Foster, S., Fedak, M., **Dragon, A-C.**, Guinet, C. and D. Costa. Ocean-scale analysis, population-level comparisons and spatial-prediction of foraging marine top-predators : a global comparison of foraging strategies in four sub-populations of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Ecological Monographs*. 2011. **Under revision**.
- Authier, M., **Dragon, A-C.**, Richard, P., Cherel, Y. and C. Guinet. O' mother where wert thou ? Maternal strategies in the southern elephant seal : a stable isotope investigation. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 2011. **Submitted**.

#### § F.2 EN PRÉPARATION

- Authier, M., **Dragon, A-C.**, Cherel, Y. and C. Guinet. Changing your Habits : where's the gain ? Females sticking to their foraging strategy have larger mass gain in Southern Elephant Seals. *Ecology, short note*. soumission en Septembre 2011.
- Martin, A., Thiebot, J-B., **Dragon, A-C.**, Cherel, Y. and C-A. Bost. Sexual differences in foraging strategies of macaroni penguins in relation to austral oceanographic structures and diet. *Polar Biology*. soumission en Octobre 2011.





## - ANNEXE G -

---

### PARTICIPATIONS À DES CONFÉRENCES SCIENTIFIQUES

---

*les conférences et workshops où j'ai donné une **présentation orale** sont en gras*

- *IV<sup>ème</sup> **Conférence du Biologging**,  
session sur l'Océan Austral, Hobart, Australie, Mars 2011*
- *8<sup>th</sup> **rencontre des Jeunes Biométriciens**,  
Paris, France, Novembre 2010*
- *Workshop sur les **State-Space Models**,  
Chizé, France, Octobre 2010*
- *Conférence **Écologie 2010**,  
Montpellier, France, Septembre 2010*
- ***Workshop du Groupe d'Écologie Spatiale**,  
Rochebrune, France, Mars 2010*
- ***GLOBEC International**, symposium on Biologging, Top-Predators and Climate Change,  
Victoria, Canada, July 2009*
- ***Réunion du Groupe d'Écologie Spatiale : les modèles de trajectoires**,  
Paris, France, Mars 2009*
- ***GLOBEC France**,  
Paris, France, January 2009*
- *Réunion du Groupe d'Écologie Spatiale : les modèles hierarchiques,  
Paris, France, Novembre 2008*
- *2<sup>ème</sup> **workshop TWISTED**,  
Paris, France, Septembre 2008*
- *XX<sup>ème</sup> **Congrès International de Zoologie**,  
symposium sur les approches interdisciplinaires en écologie : des individus aux popula-  
tions et communautés, Paris, France, Août 2008*



## - ANNEXE H -

---

### LISTE DES ENSEIGNEMENTS (MONITORAT) ET SUPERVISIONS D'ÉTUDIANTS

---

Au cours de cette thèse, j'ai eu l'opportunité de réaliser un service de monitorat au sein de l'université Paris-Diderot. En plus de ces enseignements, j'ai eu l'occasion d'encadrer des étudiants en stage, pendant des travaux pratiques ou encore à l'occasion de projets personnels.

#### § H.1 EXPÉRIENCES D'ENSEIGNEMENT

**Septembre 2008 à Août 2011**

**UFR de Sciences du Vivant, Université Paris-Diderot**, France

- Travaux dirigés et pratiques pour des étudiants en licence de Biologie (L2 et L3) en **Bio-statistiques**
- Travaux pratiques pour des étudiants en licence de Biologie (1ère année à l'ENS Ulm, niveau Bac+3) en **Programmation avec le logiciel R**
- Travaux dirigés et pratiques pour des étudiants en licence de Biologie (L2) en **Biologie et Génétique Évolutive**
- Travaux dirigés et pratiques pour des étudiants en master Biogéosciences (M1) en **Biostatistiques & Programmation avec le logiciel R**

#### § H.2 ENCADREMENTS D'ÉTUDIANTS

- *Co-supervision du stage de fin d'études M2 en Écologie Marine et Océanographie, Thomas Jaud, Janvier à Juillet 2011*  
"Relation entre Chlorophylle a, absorption de la lumière, et profondeur de plongée de l'éléphant de mer austral", Université de Brest, France.

- *Co-supervision du stage de césure (entre 2ème et 3ème années d'école d'ingénieur) en Écologie Marine et Biostatistiques,*  
**Guillaume Bessigneul, Août 2010 à Juillet 2011**  
“Détection du comportement d’approvisionnement chez l’éléphant de mer austral : Accélérométrie et Océanographie”, AgroCampusOuest, Rennes, France.
  
- *Co-supervision du stage de fin d'études M2 en Écologie Comportementale et Biostatistiques,*  
**Jade Vacquie-Garcia, Janvier à Juillet 2010**  
“Elephant seals scale-dependent foraging behaviour at great depths : the bioluminescence influence”, Université de Toulouse, France.

## - ANNEXE I -

---

### FORMATIONS COMPLÉMENTAIRES

---

Au cours de cette thèse, j'ai eu l'opportunité de réaliser en parallèle du service de monitorat un certain nombre de formations pédagogiques.

- Formation aux premiers secours civiques, 2 & 3 décembre 2008
- Situation d'enseignements et face à face avec les étudiants, 15 & 16 décembre 2008
- Gestion des conflits : 14 & 15 janvier 2009
- UE de Statistiques Spatiales (7 \* 3h) organisée par Liliane Bel dans le cadre du M2 Mathématiques et Informatiques de Paris 11 ayant eu lieu à Orsay du 21 janvier au 11 mars 2009 .
- Panorama des logiciels et services en ligne gratuits utiles en thèse, 15 février 2010
- Enseigner la biologie : des clés pour évoluer, 4 & 11 mars 2010
- Créer ses premiers posters, 5 mars 2010
- Préparation de l'audition en vue des concours de recrutement ATER/MCF, 19 mars 2010
- Brevets et propriété industrielle, 23 novembre 2010
- Vulgariser sa thèse, 1 décembre 2010
- Communication orale : s'exprimer devant un groupe, 11 & 12 avril 2011
- Créer son entreprise, 16 mai 2011

- **Résumé**

Dans la zone interfrontale de l'Océan Austral, de grandes structures agencent la distribution spatio-temporelle des blooms phytoplanctoniques. Ces structures, à grande (fronts) et moyenne (tourbillons) échelles, amènent à une agrégation des ressources des échelons trophiques supérieurs dans les zones favorables. L'approvisionnement des prédateurs parmi ces champs repose sur une maximisation du gain énergétique net. Ainsi la concentration de la recherche d'un prédateur dans une zone donnée est un comportement adaptatif souvent observé s'expliquant par la fréquente agrégation locale des ressources. À partir de données télémétriques d'éléphants de mer, un prédateur supérieur de l'Océan Austral, les objectifs de cette thèse étaient ainsi de : (1) déterminer la meilleure méthodologie pour estimer l'effort et le succès de recherche alimentaire le long des trajets et des plongées de ces prédateurs et (2) mettre en relation le comportement de recherche alimentaire des éléphants de mer avec les conditions océanographiques qu'ils rencontrent le long de leurs trajets et de leurs plongées. Les études réalisées ont abouti à un faisceau de conclusions qui convergent pour indiquer que les éléphants de mer austraux sont des prédateurs marins utilisant la recherche en zone restreinte pour exploiter au mieux leur environnement. La périphérie des tourbillons anticyclonique et le coeur des tourbillons cycloniques sont apparus comme des zones préférentielles pour l'approvisionnement des femelles éléphant de mer. L'étude du comportement d'alimentation au sein des plongées a ensuite permis de mettre en évidence les caractéristiques thermiques de certaines masses d'eau exploitées par les éléphants de mer. Ces interactions, à moyenne et fine échelles, constituent des indications sur les caractéristiques de la distribution des champs de proies dont dépendent ces prédateurs. La répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche des éléphants de mer a ainsi permis une meilleure compréhension de la dynamique de ces prédateurs soumis aux fortes contraintes de leur environnement. Cette étude a également démontré l'importance de la prise en compte des échelles spatiales et temporelles via des lags temporels ou un choix de résolution de données adapté aux questions biologiques.

- **Abstract**

In the polar frontal zone of the Southern Ocean, fronts and mesoscale eddies were shown to have a significant impact in structuring and enhancing the primary productivity. They are therefore likely to influence the spatio-temporal structure of prey fields and play a key role on the creation of preferred foraging regions for oceanic top-predators. The optimal foraging theory predicts that predators should adjust their movements' behaviour in relation to prey density. While crossing areas with sufficient prey density, it is thought that those predators would change their behaviour by decreasing their displacement speed and increasing their turning frequency. With southern elephant seals telemetric data, our aims were to (1) determine the best methodology to estimate foraging effort and success along tracks and dives of the seals and (2) investigate the changes in fine scale foraging movement and diving behaviour of southern elephant seals in relation with local oceanographic conditions. Southern elephant seals were shown to display area-restricted search to optimally exploit their environment. The most favourable foraging zones were related to the presence of both cyclonic and anti-cyclonic eddies. Elephant seals used the centre and edges of cyclonic eddies but only the edges of the anti-cyclonic ones and adjusted their diving behaviour accordingly. Within dives, thermal characteristics of the water column explained the seals foraging behaviour. These fine and medium scales interactions characterise the prey fields distributions from which elephant seals depend on. Finally, the spatio-temporal repartition of favourable foraging zones was thus obtained which will help us to understand the foraging strategies that have been optimised along time by this population of top-predators in this complex and dynamic environment.