



HAL
open science

Succès de la reproduction de prédateurs en contexte de changements climatiques et de la dynamique océanique – Application aux “ central place foragers ” des zones australes, approche par la modélisation individu centrée

Lauriane Massardier-Galatà

► **To cite this version:**

Lauriane Massardier-Galatà. Succès de la reproduction de prédateurs en contexte de changements climatiques et de la dynamique océanique – Application aux “ central place foragers ” des zones australes, approche par la modélisation individu centrée. Sciences agricoles. COMUE Université Côte d’Azur (2015 - 2019), 2017. Français. NNT : 2017AZUR4050 . tel-01614308

HAL Id: tel-01614308

<https://theses.hal.science/tel-01614308>

Submitted on 10 Oct 2017

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.

Thèse de Doctorat

Présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences de l'Université Cote d'Azur

Mention : Biologie des interactions et Ecologie

Préparée aux Université Cote d'Azur, Institut Sophia Agrobiotech & Centre d'Etude Biologique de Chizé

Présentée et soutenue par **LAURIANE MASSARDIER-GALATÀ**



SUCÈS DE LA REPRODUCTION DE PRÉDATEURS EN CONTEXTE DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET DE LA DYNAMIQUE OCÉANIQUE
APPLICATION AUX « CENTRAL PLACE FORAGERS » DES ZONES AUSTRALES, APPROCHE PAR LA MODÉLISATION INDIVIDU-CENTRÉE.

Thèse dirigée par Patrick Coquillard et
Co-encadrée par Christophe Guinet

Soutenue le 10 juillet 2017, à l'Université Cote d'Azur
Devant le jury composé de :

Jean Benoit Charrassin
Yves Cherel
Frédéric Jean
Virginie Raybaud
Gilles Bernot
Patrick Coquillard
Christophe Guinet

Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
Directeur de Recherche, CNRS
Professeur à l'Université de Brest Occidentale
Maitre de conférences Université Côte d'Azur
Professeur à l'Université Côte d'Azur
Maitre de Conférences Université Côte d'Azur
Directeur de Recherche, CNRS

Président du jury
et Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur de Thèse
Co-Directeur de Thèse

Résumé

Le réchauffement climatique induit des changements dans les paramètres physico-chimiques de la planète (température, quantité de CO₂, modification du pH des océans...). Ces changements ont un impact certain sur les écosystèmes. Les variations climatiques prévues devraient impacter fortement la dynamique de la ressource et sa distribution spatiale via des modifications de la dynamique océanique. Un déplacement vers le sud des principaux systèmes de front servant de sites de nourrissage pour de nombreuses espèces de prédateurs supérieurs est susceptible de se produire dans les zones subantarctiques. Les « central place foragers », tels que les oiseaux de mer et les pinnipèdes, sont donc susceptibles de faire face à une augmentation de la distance entre leurs lieux d'alimentation et leurs colonies d'élevage. Le succès d'élevage devrait donc être potentiellement impacté et les populations pourraient, dans un cas extrême, être amenées à disparaître.

Au cours de ma thèse, j'ai étudié l'impact des changements climatiques sur le succès d'élevage et la dynamique de population des otaries à fourrure (*Arctocephalus gazella*, Peters 1875) des Îles Kerguelen par le biais de la modélisation individu centrée. J'ai développé le modèle individu centré MarCPFS (Marine Central Place Foragers Simulator) appliqué aux otaries à fourrure avec lequel j'ai pu ainsi montrer que la survie du couple femelle-jeune est particulièrement sensible à la répartition des proies (abondance et structure), à la capacité de mémorisation des meilleurs sites de nourrissages trouvés par la femelle pendant la période d'élevage, à la taille des femelles et à la distance qu'il faut parcourir pour trouver la ressource. Les résultats démontrent qu'un processus de sélection des individus de plus grande taille devrait être à l'œuvre en cas d'éloignement des ressources. J'ai mis par ailleurs en évidence l'existence d'optimums de tailles des femelles en fonction des distances à parcourir pour s'alimenter (Massardier-Galatà *et al.*, 2017).

Pour explorer plus en profondeur les résultats du modèle, j'ai développé un modèle de la dynamique des populations. Les résultats montrent que plus la distance à la ressource augmente plus les femelles doivent augmenter la charge de nourriture à acquérir. Cependant, le gain de poids du jeune diminue régulièrement avec la distance. La dynamique de population est donc fortement affectée par l'éloignement des ressources. Les résultats suggèrent qu'au cours des trois prochaines décennies un déplacement vers le sud supérieur à 2km an⁻¹ pourrait compromettre la survie et la durabilité des populations (Massardier-Galatà *et al.*, Soumis).

Les résultats évoqués ci-dessus ont été obtenus à partir de simulations basées sur des cartes statiques de la répartition de la ressource. Afin de prédire l'évolution probable des populations de prédateurs en diverses conditions environnementales et d'évaluer sur le long terme comment les changements dans l'abondance et l'accessibilité des proies consommées par ces prédateurs, pourraient modifier leur succès de reproduction, le CLS (Collecte Localisation Satellite) de Toulouse a développé un modèle de simulation de la dynamique océanique et de la ressource (SEAPODYM). C'est un modèle qui couple un modèle d'interaction physico-biologique à l'échelle du bassin océanique avec un modèle de production des proies comprenant un modèle de dynamique de population structurée en âge sur une espèce ciblée. Le modèle contient des composantes environnementales et spatiales. Toutes les dynamiques spatiales sont décrites avec une équation d'advection-diffusion. Les ensembles de données d'entrée pour le modèle sont la température de la surface de la mer, les courants océaniques et la production primaire, qui peuvent être des données prédites des modèles physico biogéochimiques couplés, ainsi que des distributions de données dérivées par satellite.

Le couplage que j'ai réalisé pendant la thèse, entre MarCPFS et SEAPODYM permet de faire évoluer les prédateurs dans un environnement dynamique 3D plus réaliste incluant la prise en compte des courants dans l'effort de nage des femelles, le déplacement journalier de la ressource et l'ajout d'une contrainte de pêche liée à la température de surface de l'eau. Le CLS a produit un scénario d'évolution du climat en accord avec les prédictions du scénario RCP8.5 du GIEC de 1998 à 2100. Les résultats montrent qu'il existe une forte variabilité interannuelle concernant les résultats de survie et qu'à partir de l'année 2060 environ, les femelles seront contraintes de parcourir des distances plus importantes pour trouver la nourriture et donc de passer plus de temps en mer ayant pour conséquence une chute du succès d'élevage qui devient quasiment nul et suggèrent que la population devrait s'éteindre. On observe cependant, que la chute du taux de survie est moins brutale chez les femelles de plus grande taille suggérant qu'une évolution vers des individus de plus grandes tailles pourraient contrebalancer l'éloignement des ressources.

En conclusion, ces travaux ont permis de montrer l'impact des changements climatiques sur les prédateurs supérieurs en zone australe. En particulier, l'impact négatif d'éventuels changements dans la distribution et la répartition de la ressource. Ils apportent de nouvelles données concernant la pérennité des populations et indiquent que malheureusement les perspectives de survie sont assez pessimistes y compris en envisageant une adaptation de la taille des individus.

Table des matières

Résumé	3
Table des matières	4
Remerciements	9
Préambule	11
Cadre de la recherche	11
Les objectifs de la thèse	11
1. Etudier le succès de reproduction chez les central place foragers.....	11
2. Les central place foragers sont-ils en danger face aux changements climatiques ?	12
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION	13
1.1. Le contexte du réchauffement climatique	14
1.1.1. Les changements climatiques : Généralités.....	14
1.1.2. Les changements climatiques : Les observations physico-chimiques	15
1.1.3. Les changements climatiques : Impacts sur les écosystèmes.....	18
1.1.4. Les changements climatiques : Les prédictions et leurs effets.....	20
1.1.4.1. Changements climatiques prévus au cours du 21 ^{ème} siècle	20
1.1.4.2. Prédiction des changements climatiques sur les populations	23
1.2. La dynamique océanique	24
1.2.1. La dynamique océanique à l'échelle mondiale.....	24
1.2.2. L'Océan Austral.....	26
1.2.2.1. L'hydrographie de l'Océan Austral	26
1.2.2.2. Le réseau trophique de l'Océan Austral	27
1.2.3. Les changements climatiques de l'Océan Austral	29
1.2.3.1. Les changements climatiques : Les observations.....	29
1.2.3.2. ENSO ou El Nino Southern Oscillation	29
1.2.3.3. SAM ou Southern Annular Mode	30
1.2.3.4. Impacts d'ENSO et de SAM sur l'Océan Austral	31
1.2.3.5. Prédiction climatiques et impacts potentiels sur l'Océan Austral	31
1.3. Succès de reproduction des central place foragers	33
1.3.1. Succès de reproduction indicateur d'adaptation.	33
1.3.2. Stratégies de recherche alimentaire.....	34
1.3.2.1. Théorie de l'approvisionnement optimale (Optimal foraging theory).....	34
1.3.2.2. Concept de l'approvisionnement optimal chez les central place foragers	35
1.4. Modélisation	36
1.4.1. Qu'est-ce qu'un modèle	36
1.4.2. Choix méthodologiques	37

Table des matières

1.4.2.1. Choix de la méthode de modélisation.....	37
1.4.2.2. Pas de temps, échelle spatiale et niveaux de détails	39
1.4.3. Modèle individu-centré (IBM) et agent-centré (ABM)	39
1.4.4. Modéliser les dynamiques de population	40
CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE	42
2.1. Présentation du système de référence : L’otarie à fourrure-----	43
2.1.1. Taxonomie générale : les Pinnipèdes	43
2.1.2. Distribution	46
2.1.3. Cycle de reproduction.....	47
2.1.4. Régime alimentaire et succès de reproduction	47
2.2. Choix de modélisation -----	49
2.3. Structure du simulateur MarCPFS-----	49
2.4. Résumé des premiers résultats -----	52
2.5. Article 1 - Breeding success of a marine central place forager in the context of climate change : A modeling approach-----	56
Résumé	56
2.5.1. Introduction.....	57
2.5.2. Materials et Methodes	58
2.5.2.1. Study model	58
2.5.2.2. Creation of environmental maps (Annexe I)	59
2.5.2.3. Simulation model	61
2.5.3. Results.....	78
2.5.3.1. Abundance and aggregation of prey	78
2.5.3.2. Distance to the ressource.....	80
2.5.3.3. Memorization	81
2.5.3.4. Female body length.....	83
2.5.3.5. Identifying optimal body length	84
2.5.4. Discussion.	85
2.5.4.1. Model validation	85
2.5.4.2. Environmental parameters.....	86
2.5.4.3. At sea : the foraging behavior	86
2.5.4.4. Optimal phenotype	87
2.5.5. Conclusion	89
2.6. Article 2 - Are polar central place foragers threatened by climate warming? Massardier-Galatà L, Wajnberg E, Guinet C, Coquillard P (En révision dans JAE)-----	91
2.6.1. Introduction.....	91
2.6.2. Materials and Methods	93
2.6.2.1 Energetic aspects.....	94
2.6.2.2. Pup-mother survival	94
2.6.2.3 Population dynamics	94
2.6.3. Results.....	100
2.6.3.1. Increasing distance to fishing areas	100
2.6.3.2 Population dynamics	102

Table des matières

2.6.4. Discussion	104
2.6.4.1. Foraging strategy	104
2.6.4.2. Population dynamics	105
CHAPITRE 3 : PREDICTIONS DU SUCCES DE REPRODUCTION SUIVANT LE SCENARIO RCP8.5 DU GIEC	107
3.1. Introduction.....	108
3.2. Méthodes.....	110
3.2.1 Les fichiers de sorties SEAPODYM	110
3.2.2. Echelles et Géométrie sphérique.....	112
3.2.3. Contournement de l'île.....	114
3.2.4. Composante courant	117
3.2.5. Contrainte liée à la SST	119
3.2.6. Ajustement de la quantité de ressource acquise en mer	119
3.2.7. Expérience de simulations et données de sorties	119
3.3. Résultats de simulations	120
3.3.1. Résultats de simulation sur la période 2010-2014 (1/12° ; 1 jour).....	120
3.3.1.1. Effet de la saison d'élevage	120
3.3.1.2. Effet de la longueur de la femelle	121
3.3.1.3. Effet de la composante courant	122
3.3.2. Résultats de simulation sur la période 1998-2015 (1/4° ; 7 jours)	123
3.3.2.1. Effet de la saison	123
3.3.2.2. Effet de la longueur de la femelle	124
3.3.3. Le problème des échelles	125
3.4. Prédications de l'effet des changements climatique sur le succès de reproduction	126
3.4.1. Downscaling.....	128
3.4.2. Résultats de simulation que la période 1998-2100 (1/12° ; 1 mois)	130
3.4.2.1. Effet de la saison	130
3.4.2.3. Analyse des zones de pêches	133
3.5. Discussion	135
3.6. Perspectives de développement au problème du manchot royal	136
3.6.1. Présentation du système biologique : Le manchot royal	136
3.6.1. Taxonomie générale : l'ordre des Sphenisciformes.....	136
3.6.2. Distribution.....	137
3.6.3. Cycle de reproduction	138
3.6.4. Régime alimentaire et succès de reproduction.....	139
3.6.2. Un nouveau modèle individu centré	140
CHAPITRE 4 : CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	141
4.1. Conséquences des changements climatiques sur les central place foragers	142
4.2. MarCPFS donne-t-il satisfaction ?	142
4.2.1. Les limites du modèle	142

Table des matières

4.2.2. Améliorations possibles et perspectives	143
4.3. Les apports à la connaissance -----	144
Bibliographie	145
Annexes.....	164
Annexe I. Création des cartes environnementales – Script R -----	165
Annexe II. Code MarCPFS -----	168
Annexe III. Agrégation et Abondance -----	215
Annexe IV. Longueur, Circonférence et calcul de la force de trainée -----	216
Annexe V. Recréer des fichiers NetCDF-----	218
Annexe VI : Lire et enregistrer des fichiers netCDF-----	220
Annexe VII : Contourner l’île-----	223
Annexe VIII : La composante courant -----	225
Annexe IX : Downscaling-----	227

« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. »

Charles Darwin (1809-1882)

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont rendu ce travail possible, qui ont soutenu ce projet et qui m'ont soutenue. Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Tous d'abord je tiens à dire un très grand merci à mon directeur de thèse Patrick Coquillard, pour m'avoir tant appris, m'avoir fait confiance, aidée, guidée, écoutée, soutenue et supportée pendant toutes ces années, depuis le premier cours en projet pluridisciplinaire dans la filière BIM en première année de licence. Tu m'as ensuite fait une première fois confiance en licence pour ce petit stage de 2 mois sur un animal lointain que je ne connaissais pas, l'otarie à fourrure. Ce stage m'a tout d'abord donné envie de continuer mes études en master et il a été le point de départ de cette belle aventure. J'espère avoir été à la hauteur de ce que tu attendais. J'aurais tellement à dire sur tout ce que tu m'as apporté. Je te remercie pour ton intégrité, ta patience, ton ouverture d'esprit et ta grande culture, tu m'as permis de m'épanouir et de grandir.

Merci à Christophe Guinet, mon co-directeur de thèse sans qui rien n'aurait été possible. Merci à toi d'être venu chercher des niçois pour cette collaboration. Même à distance, tu as toujours été là pour m'aider, m'épauler, me rassurer et m'encourager. Merci pour tes conseils, tes connaissances, ton expérience qui m'ont beaucoup aidée.

Merci à Eric Wajnberg, d'avoir été présent pendant ces quatre années de thèse. Merci pour ta rigueur et ton exigence qui ont permis d'améliorer mon travail (je n'oublierai jamais de mettre les SD dans une figure !). Merci pour toutes les relectures et toutes les discussions qui m'ont aidée à avancer dans ce projet.

Merci à Roger Boll, d'avoir co-créer avec moi et Patrick, puis implémenté une merveilleuse base de données qui permet aujourd'hui « au monde entier » de pouvoir prendre connaissance des résultats de ma thèse ! Merci pour ta bonne humeur et tes encouragements qui m'ont toujours remonté le moral.

Merci à Hassan Nasser, sans qui le passage à un environnement dynamique n'aurait peut-être pas été possible. Je te remercie pour m'avoir aidée à me « dépatouiller » avec les librairies netCDF et la géométrie sphérique !

Merci à Vincent Chavanis, le génie de l'informatique pour m'avoir secourue dans les problèmes informatiques.

Je remercie également la région Provence Alpes Côte d'Azur pour avoir financée cette thèse ainsi que l'Ecole Doctorale Science de la Vie et de la Santé de l'Université Côte d'Azur pour l'avoir permise. Je remercie Pierre Abad de m'avoir permis de réaliser cette thèse à l'Institut Sophia Agrobiotech. Je remercie les membres de l'équipe anciennement TEAPEA puis CEA de m'avoir accueillie dans l'équipe. Je remercie l'Université Cote d'Azur de m'avoir permis de faire mes premiers pas dans l'enseignement supérieur.

Je remercie le laboratoire Centre d'Etude Biologique de Chize pour m'avoir plusieurs fois si bien accueillie et hébergée. Je remercie Jennifer Morinay qui a initié ce travail et pour sa collaboration dans la rédaction, sa gentillesse et sa disponibilité. Je remercie Charles-André Bost avec qui j'ai beaucoup appris sur le manchot royal bien que ce simulateur soit, au moment où je rédige ces lignes, inachevé. J'espère pouvoir le finaliser bientôt. Merci à Yves Cherel qui a permis à ce travail d'être réalisé dans le cadre de son projet MYCTO-3D-MAP subventionné par l'Agence Nationale de la Recherche.

Je remercie le CLS de Toulouse de m'avoir accueillie et en particulier Patrick Lehodey, Beatrice Calmettes, Anna Conchon et Maxime Lahire.

Je tiens également à remercier Céline Feillet, pour les relectures et les corrections de l'anglais sur mes deux articles. Merci pour les bons moments passés ensemble en Td de statistiques à tenter de convaincre des biologistes de l'intérêt des mathématiques et des statistiques.

Merci à toutes les personnes qui dans un couloir, autour d'un simple café m'ont toujours écouté et encouragé à l'Inra ou la fac. C'est grâce à vous que la joie, la bonne humeur et la motivation reviennent : Marie, Alex, Gaëlle, Fred, Etienne, George, Alain, Martine, Corinne, Laetitia, Olivier, Eric, Maelle, Roger, Francine, Emilien, Nicolas, Anne-Violette, Franck.

Un mot particulier à Marie, qu'est-ce que je serais devenue sans toi. Merci d'avoir été là en toute circonstance pour me conseiller, m'encourager, me faire répéter, rigoler et juste pour être une amie formidable.

Je remercie ma famille et particulièrement mes parents. Je vous dois beaucoup, vous êtes toujours présents pour moi en toute circonstance, merci d'avoir cru en moi, même quand je n'y croyais pas. Tout cela est grâce à vous, merci pour m'avoir poussée dans mes études et avoir cru en mes capacités. Merci papa de m'avoir transmis ta passion des maths et de l'informatique et merci maman de m'avoir toujours intéressée à la biologie.

Enfin merci à Vincent, celui qui pendant cette thèse est devenu mon mari. Merci de m'avoir soutenue, d'avoir toujours été là pour moi, de m'avoir fait répéter, d'avoir vérifié avec moi les longues listes de bibliographies. Tu as toujours cru en moi et tu m'as souvent aidé à m'accrocher, à croire en moi malgré les épreuves que j'ai dû affronter pendant cette thèse.

Merci.

Préambule

Cadre de la recherche

Ce projet de thèse s'est inscrit dans le programme de recherche interdisciplinaire ANR MYCTO-3D-MAP rassemblant écologistes, océanographes et modélisateurs. Il a réuni le Centre d'étude biologique de Chizé (CEBC), le laboratoire d'Océanographie et du Climat (LOCEAN), l'INRA PACA, l'institut Paul Emile Victor (IPEV) et l'entreprise Collecte Localisation Satellite (CLS). Il a été mis en place pour étudier la répartition et la dynamique en 3D de la biomasse de la ressource consommée par bon nombre de prédateurs, les poissons lanternes de la famille des myctophidés, une ressource encore peu connue qui pourtant joue un rôle essentiel dans le réseau trophique. Ces poissons ont une répartition mondiale de l'Arctique à l'Antarctique et se trouvent dans les eaux de surface jusqu'à 2000 m de profondeur. Ils sont capables d'effectuer une migration verticale dans la colonne d'eau la nuit afin de se rapprocher des eaux de surface pour se nourrir. Ainsi, l'importante biomasse des myctophidés (600 million de tonnes soit plus de 6 fois le total annuel de la pêche mondiale) et leur haute qualité nutritionnelle en font un sujet de choix parmi les quelques rares nouvelles ressources disponibles de poissons. Cependant leur distribution, leur habitat et leur biologie sont peu connus.

Le projet prévoyait des campagnes océanographiques visant à évaluer la présence/absence des myctophidés et surtout tenter d'estimer leur biomasse et leur répartition en utilisant des techniques de relevés acoustiques. En complément, des études océanographiques visent à comprendre les phénomènes océanographiques structurants l'habitat et le comportement des myctophidés. Enfin, l'utilisation du "bio-logging", une approche novatrice qui permet d'utiliser les prédateurs des myctophidés comme bio-échantillonneurs et profileurs océaniques par mesures des ingestions de proies et du succès de leur recherche de nourriture. Ce projet permet une première détermination détaillée de la distribution et l'habitat des proies des grands prédateurs. La dernière technique en particulier permet également de renseigner l'équipe de recherche sur le comportement des prédateurs comme le comportement de chasse, les attitudes de capture des proies.

Les objectifs de la thèse

1. Etudier le succès de reproduction chez les central place foragers.

D'importants efforts sont dirigés vers la modélisation des processus d'océanographie physique afin de prévoir la réponse des océans aux changements climatiques globaux mais peu au comportement et aspects énergétiques des grands prédateurs dans ces milieux. Se nourrissant principalement de myctophidés, les mammifères et oiseaux marins se révèlent particulièrement pertinents dans l'étude des effets des changements climatiques sur les écosystèmes marins. Le premier objectif de ma thèse était d'évaluer les changements potentiels dans le succès de reproduction de certains prédateurs marins confrontés à diverses conditions environnementales. Cette partie de du travail consiste à étudier le comportement des prédateurs contraints par une place centrale évoluant dans des conditions environnementales particulières, en utilisant des modèles bio-

énergétiques individu-centrés. A partir de toutes les données recueillies par le projet, la littérature et les données préalablement disponibles sur les prédateurs une ébauche de modèle a été développée par Jennifer Morinay au CEBC et à l'ISA (2010-2011). Au cours de ma thèse ce modèle a été profondément modifié, corrigé, optimisé et nommé MarCPFS (Marine Central Place foragers Simulator). Les systèmes de référence choisis ont été l'otarie à fourrure *Arctocephalus Gazella* et le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*. Cette partie de la thèse a ainsi inclus l'analyse et l'exploration des résultats de simulations comprenant un large éventail de scénarios environnementaux. Mon travail s'est prolongé par l'étude de la dynamique des populations au moyen d'un modèle matriciel dynamique paramétré au moyen des résultats obtenus par simulation. L'objectif de ce travail a été de tenter de prédire l'impact des divers scénarios environnementaux sur les populations.

2. Les central place foragers sont-ils en danger face aux changements climatiques ?

Le projet de recherche Mycto-3D-Map prévoyait également la création d'un modèle géostatistique construit à partir de toutes les données des expérimentations recueillies pour reconstruire de la distribution en 3D du micronecton (espèces animales pouvant se mesurer en cm : myctophidès, gélatineux, crustacés, calmars...). Le CLS (Collecte Localisation Satellite) de Toulouse a développé un modèle de simulation de la dynamique océanique et de la ressource (SEAPODYM : Spatial Ecosystem and Populations Dynamics Model (Lehodey *et al.*, 2008)). C'est un modèle qui couple un modèle d'interaction physico-biologique à l'échelle du bassin océanique avec un modèle de production des proies comprenant un modèle de dynamique de population structurée en âge sur une espèce ciblée. Le modèle contient des composantes environnementales et spatiales. Toutes les dynamiques spatiales sont décrites avec des équations d'advection-diffusion. Les ensembles de données d'entrée pour le modèle sont la température de la surface de la mer, les courants océaniques et la production primaire, qui peuvent être des données prédites des modèles physico biogéochimiques couplés, ainsi que des distributions de données dérivées par satellite. Le second objectif de ma thèse a donc été de coupler MarCPFS avec SEAPODYM. Ce couplage permet de faire évoluer les prédateurs dans un environnement dynamique 3D plus réaliste incluant la prise en compte des courants dans l'effort de nage des femelles, le déplacement journalier de la ressource et l'ajout d'une contrainte de pêche liée à la température de surface de l'eau pour tenter de prédire l'évolution probable des populations de prédateurs en diverses conditions environnementales et d'évaluer sur le long terme comment les changements dans l'abondance et l'accessibilité des proies consommées, pourraient modifier le succès de reproduction. Pour ce faire, le CLS a produit un scénario d'évolution du climat en accord avec les prédictions du scénario RCP8.5 du GIEC de 1998 à 2100. Ce travail permet d'entrevoir les effets des changements climatiques d'ici à 2100 et d'obtenir des tendances sur l'effet du succès de reproduction des prédateurs.

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

1.1. Le contexte du réchauffement climatique

1.1.1. Les changements climatiques : Généralités

Le terme de « changements climatiques » concerne tout changement du climat dans une échelle de temps. Les changements climatiques se présentent depuis plusieurs millions d'années comme une succession de cycles glaciaires-interglaciaires (Bard, 2013; Vimeux *et al.*, 1999) tout au long du Cénozoïque et plus récemment au quaternaire. Les cycles de glaciations impliquent la croissance et le recul des couches de glaces continentales. Des reconstructions historiques de la variation des températures montrent des fluctuations de la température de l'atmosphère et des océans à travers différentes échelles de temps (Figure 1.1). Les transitions entre les périodes glaciaires et interglaciaires sont induites entre autres par des variations d'ordre astronomiques, mais aussi géologiques (volcanisme). Cependant, au cours des derniers milliers d'années, on peut observer une augmentation des fréquences des périodes glaciaires (Figure 1.1). A l'heure actuelle, la Terre est dans une période interglaciaire débutée il y a environ 20 000 ans.

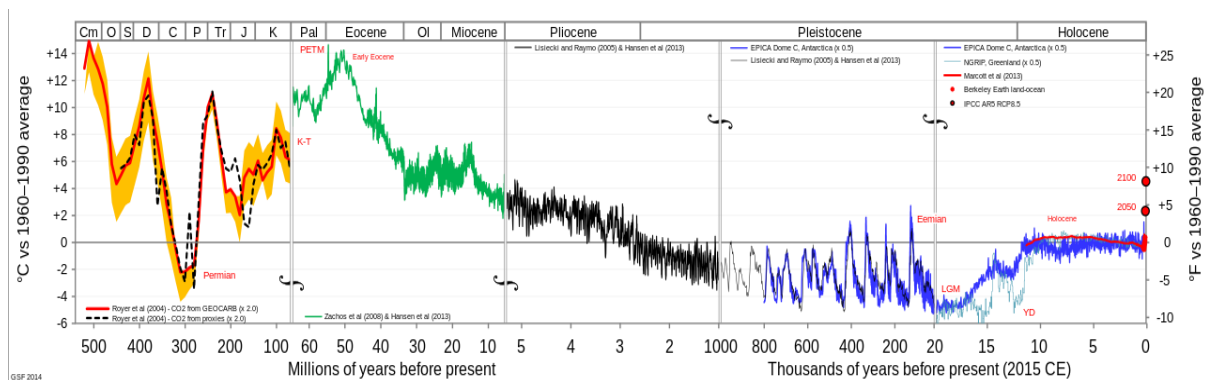


Figure 1.1 : Reconstruction de la variation des températures à la surface de la Terre au cours du temps calculée à partir de l'écart à la moyenne des températures de 1960 à 1990. Image créée par Glen Fergus à partir de Andersen *et al.*, 2004; Hansen *et al.*, 2013; Johnsen *et al.*, 1989; Lisiecki and Raymo, 2005; Marcott *et al.*, 2013; Royer *et al.*, 2004; Zachos *et al.*, 2008.

Au cours du dernier millénaire, la planète a subi une augmentation des températures du X^{ème} au XII^{ème} siècle appelée optimum climatique médiéval. Cette période a été suivie d'une diminution des températures durant le Petit Âge glaciaire du début du XIV^{ème} à la fin du XIX^{ème} siècle (Figure 1.2a). Depuis le milieu du XIX^{ème} siècle, une augmentation significative des températures est observée (Figure 1.2b), principalement due aux activités humaines.

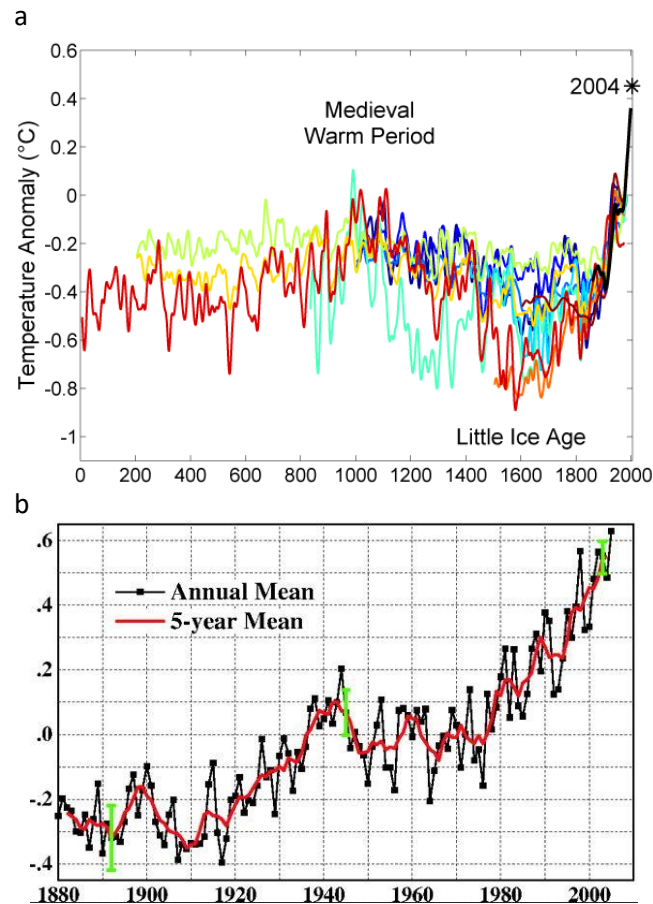


Figure 1.2. (a) Reconstruction des anomalies des températures à partir de Briffa et al., 2001; Esper et al., 2002; Huang, 2004; Jones and Mann, 2004; Jones et al., 1998; Mann and Jones, 2003; Mann et al., 1999; Moberg et al., 2005; Oerlemans, 2005. (b) Anomalies des températures globales de surface de 1880 à 2009 calculées par rapport à l'écart de température moyenne entre 1951 et 1980 d'après Hansen et al., 2010.

1.1.2. Les changements climatiques : Les observations physico-chimiques

Beaucoup d'observations et de résultats de modèles de simulation ont apporté des preuves solides sur le réchauffement climatique. Depuis une vingtaine d'année, le problème du réchauffement climatique et de ses impacts sont omniprésents dans notre vie quotidienne, dans les médias et également dans les programmes électoraux de nos politiciens. Cette nouveauté met en lumière l'importance du problème et la prise de conscience internationale qu'il en résulte.

Le réchauffement climatique entraîne une augmentation progressive de la température à la surface du globe. Les rayons du soleil doivent normalement être reflétés par la couverture nuageuse et l'albedo des surfaces océaniques et terrestres, puis renvoyés au-delà de l'atmosphère, dans l'espace. Certains gaz comme le dioxyde de carbone (CO₂), le méthane, le protoxyde d'azote ... peuvent lorsqu'ils sont présents en trop grande quantité retenir la réfraction normale des rayons solaires. C'est l'accumulation d'énergie solaire dans l'atmosphère qui est l'origine de l'augmentation de la température de surface. Un réchauffement global peut avoir plusieurs origines : géologique (activité volcanique), astronomique (inclinaison terrestre) ou anthropique (activité humaine industrielle). Cependant, il est maintenant évident que la cause majeure des récents changements survenus au

cours des dernières décennies est la quantité croissante de gaz à effet de serre émise dans l'atmosphère issue du développement des activités industrielles depuis 1850. Les émissions de gaz à effet de serre liées à l'activité humaine ont augmenté de 70% entre 1970 et 2004 (GIEC, 2007).

A l'échelle mondiale le réchauffement climatique se traduit par la hausse des températures moyennes de l'atmosphère et de l'océan, l'élévation du niveau moyen de la mer et la fonte des glaciers et de la banquise. Les conclusions du Groupe d'experts Intergouvernementaux sur l'Evolution du Climat (GIEC) sont sans appel : la température atmosphérique moyenne à la surface de la Terre a augmenté de 0.85 (0.65 à 1.06) °C depuis les premiers relevés météorologiques en 1880 jusqu'en 2012 (Hartmann *et al.*, 2013, Figure 1.2b et 1.3a). La quantité de CO₂ a augmenté de 1.7 ppm par an (± 0.5) de 1980 à 2011 (Hartmann *et al.*, 2013). Depuis 2001, la quantité de CO₂ augmente de 2.0 ppm par an (± 0.3). De plus, d'après le rapport du GIEC publié en 2014, le niveau moyen de la mer a augmenté de 19 cm entre 1901 et 2010 (Rhein *et al.*, 2013, Figure 1.3b), les océans se réchauffent et la couverture neigeuse et glaciaire diminue (Figure 1.3c). On peut également observer que la fréquence des phénomènes climatiques extrêmes tels que les ouragans et les tempêtes augmente (Pachauri *et al.*, 2008 ; Stocker *et al.*, 2013). On peut enfin noter que le bilan s'accélère, chacune des trois dernières décennies ayant été successivement plus chaudes que toutes les décennies depuis 1850. Cependant, le réchauffement ne s'effectue pas de la même façon et à la même vitesse partout sur la planète.

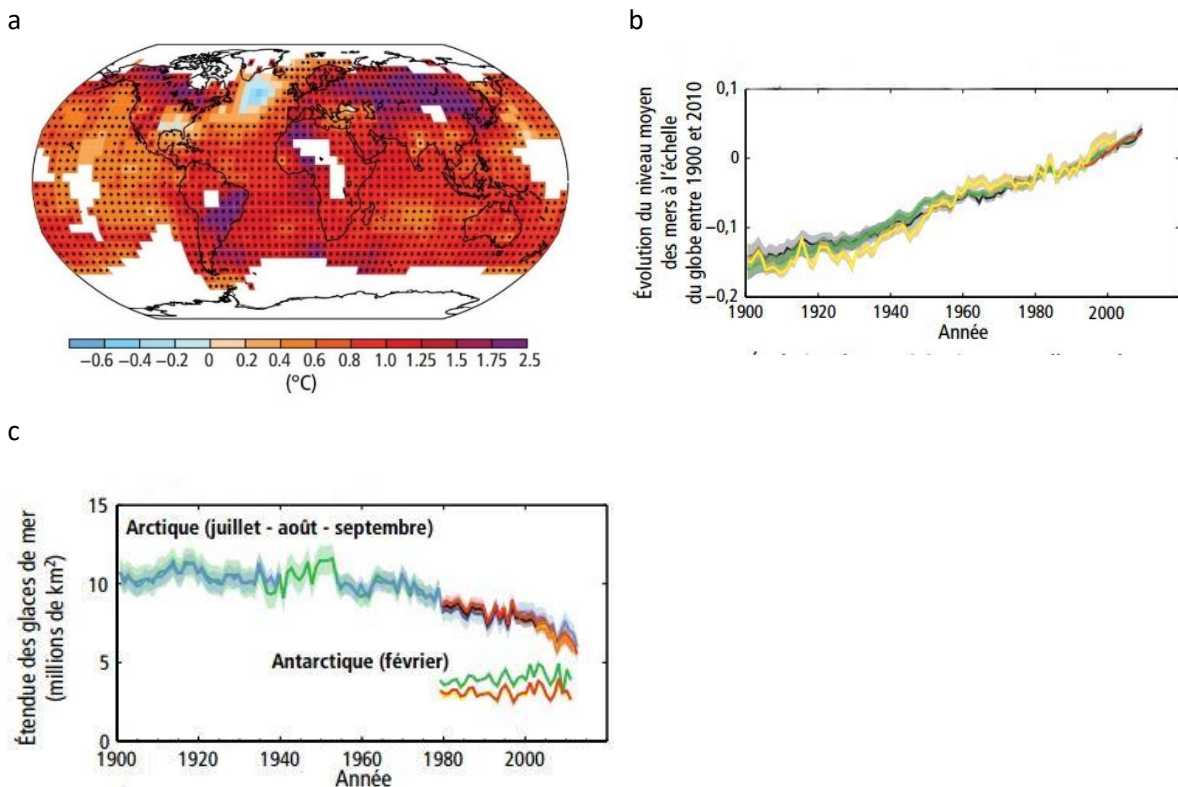


Figure 1.3 : (a) Anomalies des températures en surface observée entre 1901 et 2012 relative aux températures moyennes entre 1961 et 1990. (b) Evolution du niveau moyen des mers (m) à l'échelle mondiale entre 1900 et 2010 par rapport à la moyenne établie pour la période 1986-2005. (c) Etendues des glaces de mer entre 1900 et 2015 dans l'Arctique (moyenne de juillet à septembre) et dans l'Antarctique (moyenne de février). D'après Hartmann *et al* 2013 et GIEC, 2014.

Le réchauffement climatique est spatialement hétérogène. Si la température moyenne a augmenté d'environ 1°C en France, elle a augmenté de 2 à 4°C dans les régions polaires. Au début du 20^{ème} siècle, le réchauffement climatique observé concernait surtout l'hémisphère nord, notamment les zones continentales (Figure 1.4a). Elle est désormais plus globale y compris au niveau de l'hémisphère sud et en particulier au niveau de l'Océan Pacifique (Figure 1.4b).

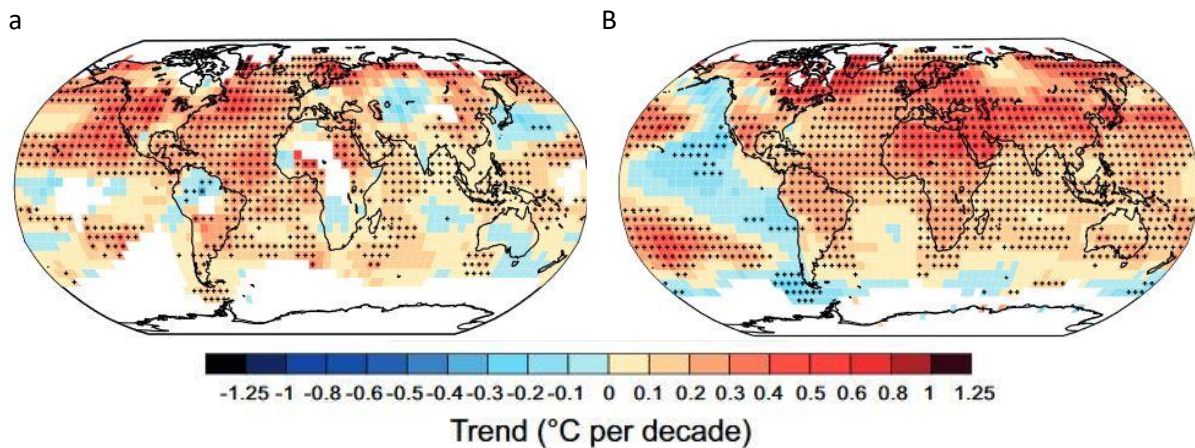


Figure 1.4. : Tendance des anomalies de températures (°C) entre (a) 1911 et 1940 et entre (b) 1981 et 2012. Les zones blanches indiquent des données manquantes. D'après GIEC 2014.

En milieu marin, les changements climatiques sont principalement quantifiés par l'analyse des modifications de la température de surface de l'eau (SST pour « Sea Surface Temperature ») qui a augmenté depuis le début du 20^{ème} siècle. La lumière, la température, la disponibilité des nutriments et la stabilité de la densité contrôlent le processus de photosynthèse qui touche toutes les couches pélagiques de l'océan (Sverdrup, 1953; Taboada and Anadón, 2012). L'augmentation de température des océans induit des changements dans la salinité de l'eau, les courants marins, une diminution de la surface de la banquise, une réduction de l'oxygénation des milieux marins ainsi qu'une acidification des océans. Les changements de température de surface induisent également un déplacement des isothermes (Figure 1.5). Dans la période de 1971 à 2010, le réchauffement a été plus important dans l'hémisphère nord, en particulier dans l'Atlantique Nord (Figure 1.6a ; Levitus *et al.*, 2009 ; Rhein *et al.*, 2013). D'après le rapport du GIEC, le réchauffement le plus intense est observé proche de la surface ; la température de surface a augmenté de 0.11 (0.09 – 0.13) °C par décennie entre 1971 et 2010 dans les 75 premiers mètres de profondeur, soit une augmentation moyenne de 0.44°C. Plus globalement, la température entre la surface et 200 m de profondeur a augmenté de 0.25°C entre 1971 et 2010 (Levitus *et al.*, 2009). Dans les zones d'eaux profondes (supérieure à 4000 m de profondeur), les anomalies de températures ont été les plus importantes dans l'hémisphère sud (Rhein *et al.*, 2013, Figure 1.6b). La majeure partie de la colonne d'eau au sud du front subantarctique s'est réchauffée d'environ 0.03°C par décennie.

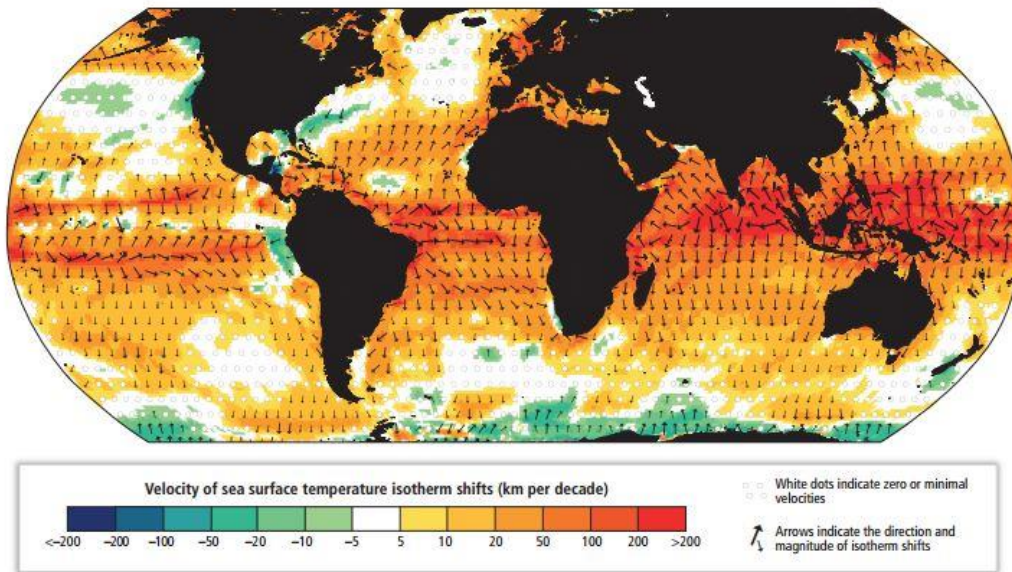


Figure 1.5 : Vitesse à laquelle les isothermes de la température de surface de la mer se sont décalées sur la période 1960-2009 en km par décennie. D'après Hoegh-Guldberg et al. 2014 et adaptée d'après Burrows et al., 2011.

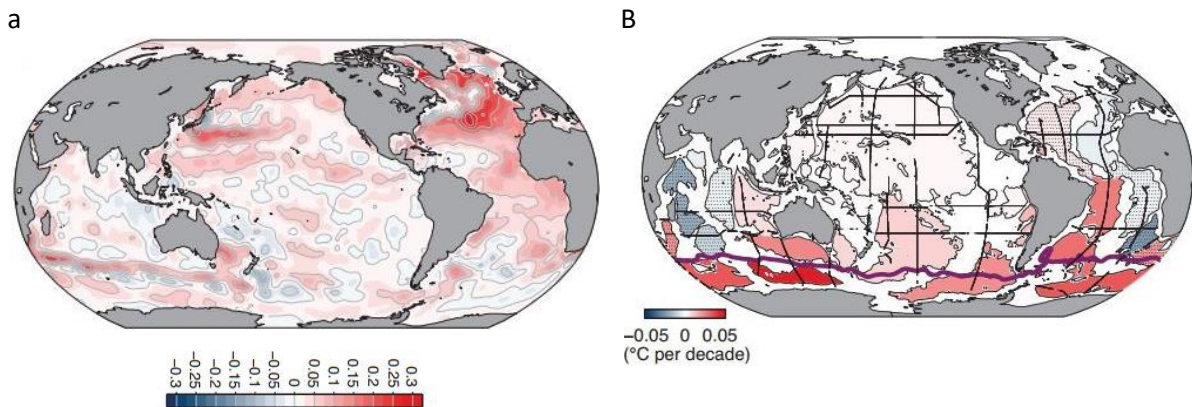


Figure 1.6 (a) Tendence des anomalies de températures entre 0 et 700 m de profondeur entre 1971 et 2010 (°C par décennie). (b) Taux de réchauffement moyen (°C par décennie) en dessous de 4000 m de profondeur entre 1992 et 2005. La ligne violette représente la position du front subantarctique. D'après Rhein et al., 2013.

1.1.3. Les changements climatiques : Impacts sur les écosystèmes

L'augmentation des températures, l'augmentation du niveau des mers, la diminution de l'étendue des glaces de mer et de la couverture neigeuse ont un impact sur les écosystèmes et les espèces qui les composent. Etant donné que les espèces interagissent au sein d'un même écosystème, les changements climatiques vont entraîner une modification globale de la structure et du fonctionnement des écosystèmes (Hughes, 2000; Walther *et al.*, 2002). La dynamique d'une population et les traits phénotypes seront sensibles aux changements climatiques. Une population donnée peut éventuellement évoluer afin de s'adapter au nouvel environnement grâce à la plasticité

phénotypique ou à la microévolution. Le phénomène de microévolution permet de modifier la composition génétique d'une population en diminuant la fréquence des génotypes qui ont la plus faible fitness. La plasticité phénotypique favorise un seul génotype qui exprime plusieurs phénotypes en réponse à la variabilité environnementale. Dans des cas plus extrêmes, la population peut être contrainte de se déplacer vers une région plus favorable par migration (Davis *et al.*, 2005; Gienapp *et al.*, 2008; Møller and Merilä, 2004). Enfin, sans aucune adaptation ou migration, la population s'éteindra (Gienapp *et al.*, 2008). Certaines réponses aux changements climatiques ont déjà pu être observées (Drinkwater *et al.*, 2010; Hughes, 2000; Parmesan, 2006) :

- Réponse physiologique et phénologique : La photosynthèse, donc la croissance et la productivité des plantes sont directement affectées par la température et la concentration atmosphérique de CO₂. Les données satellitaires montrent une augmentation de la croissance des plantes et un allongement de la saison de croissance active (1981-1991) dans l'hémisphère nord (Hughes, 2000). En Finlande, une étude a montré que l'ouverture des bourgeons foliaires de feuilles et la floraison de six espèces d'arbres à feuilles caduques se sont avancés de 3.3 à 11 jours par siècle (Linkosalo *et al.*, 2009). En Méditerranée, une étude réalisée sur une trentaine d'espèces de plantes de 1943 à 2003 a montré que les événements phénologiques clés tels que la production des feuilles, la floraison et la production de fruit se sont avancés de 4.8, 5.9 et 3.2 jours par décennie respectivement (Gordo and Sanz, 2009). Les dates de migration des oiseaux et donc la date de ponte ont également subi des changements. Koike *et al.*, (2006) montrent que la date de ponte de l'oiseau asiatique *Agropsar philippensis* (Forster, 1781) se situait plutôt en fin mai en 1978 et en début mai en 2002, soit un avancement de 0.57 jours par an. Dans l'hémisphère Sud, dans l'ensemble, les oiseaux arrivent à leurs colonies avec en moyenne 9,1 jours de retard, et pondent des œufs en moyenne 2,1 jours plus tard qu'au début des années 1950 (Barbraud and Weimerskirch, 2006).
- Réponse sur la distribution et l'abondance : Les changements climatiques ont un impact sur les distributions et / ou les abondances de la plupart des espèces souvent associées à la perte de leur habitat ou à l'altération de leur habitat. Les espèces qui sont contraintes par une gamme de température sont sensibles aux changements climatiques et devraient se déplacer de plus en plus en direction des pôles. Prenons comme exemple, la distribution des deux seules plantes vasculaires indigènes en Antarctique, *Colobanthus quitensis* et *Deschampsia antarctica*. Ces plantes semblent être limitées par des températures supérieures à 0 °C. Dans de nombreux endroits de l'Antarctique maritime, les deux espèces ont affiché des augmentations spectaculaires depuis les dernières décennies en raison d'une plus grande germination due à l'augmentation des températures (Fowbert and Smith, 1994). Un autre exemple concernant les papillons européens non migrants a révélé que sur 35 espèces, 22 d'entre elles (63%) se sont déplacées vers le nord de 35 à 240 km ce siècle, et 2 espèces (3%) seulement ont migré vers le sud (Hughes, 2000; Parmesan, 2006). On peut également citer l'augmentation des maladies transmises par les moustiques qui ont été signalées dans le sud de l'Europe, dans les hauts plateaux d'Asie, d'Afrique centrale et d'Amérique latine.

Il semble probable qu'au moins certaines espèces disparaîtront, soit comme conséquence directe du stress physiologique, soit par des interactions avec d'autres espèces. La question importante n'est pas si de tels changements se produiront, mais à quelle date.

1.1.4. Les changements climatiques : Les prédictions et leurs effets

1.1.4.1. Changements climatiques prévus au cours du 21^{ème} siècle

Prédire ou tout du moins tenter de prédire le climat dans les prochaines décennies est devenu un objectif crucial pour les scientifiques. D'après les conclusions du GIEC, la plupart des modèles climatiques prévoient une augmentation des températures moyennes de 1 à 4°C d'ici à 2100 (GIEC, 2014) accompagnée par une accentuation de la disparité régionale, une augmentation de la fréquence des événements extrêmes et une acidification croissante des océans (Meehl *et al.* 2007). Pour tenter de quantifier ces prévisions, le GIEC a prévu plusieurs scénarios d'évolution du climat possibles qui traduisent de l'évolution de la concentration de CO₂. Quatre scénarios de forçage d'augmentation de l'émission de gaz à effet de serre ont été envisagés jusqu'en 2300 (RCP Representative Concentration Pathway) : RCP2.6, RCP4.5, RCP6 et RCP8.5, exprimés en W/m² (puissance par unité de surface) qui indique la valeur de forçage considérée. Le profil RCP2.6 est un scénario d'atténuation qui d'après le GIEC vise un réchauffement global des températures qui devrait être inférieur ou égal à 2°C (Collins *et al.*, 2013, Figure 1.7). Les scénarios RCP4.5 et RCP6 sont deux scénarios intermédiaires et enfin le RCP8.5 est un scénario d'émissions très élevées de gaz à effet de serre. Si aucun effort de réduction de l'émission de gaz à effet de serre n'est prévu dans les années à venir notamment par les industries, les taux d'émission de gaz à effet de serre conduisent aux conclusions prévues par les scénarios RCP6 et RCP8.5. Peu importe le scénario envisagé, la température de surface de la planète va augmenter (Collins *et al.*, 2013, Figure 1.7 et 1.8). On peut cependant noter que le RCP2.6 prévoit une stabilisation des températures après 2050. Globalement par rapport à la période 1986-2005, les modèles prédisent une augmentation de la température moyenne de surface pour 2081-2100 entre 0.3 et 1.7 °C selon le scénario RCP2.6, entre 1.1 et 2.6°C selon le RCP4.5, entre 1.4 et 3.1°C selon le RCP6 et enfin entre 2.6 et 4.8°C selon le scénario RCP8.5. A l'échelle mondiale, les océans vont continuer à se réchauffer au cours du XXI^e siècle. Comme le montre la figure 1.8 et le tableau 1.1 les changements de températures ne seront pas homogènes. Les modèles prédisent que le réchauffement des températures de surface de l'eau sera la plus marquée en région tropicale et subtropicale de l'hémisphère nord. En revanche, les changements de température des eaux en profondeur seront les plus importants dans l'océan Austral. En effet, d'après l'ensemble des modèles, l'Arctique se réchauffera plus intensément que le reste de la planète, avec un minimum supérieur à 2°C pour le scénario RCP2.6 le plus optimiste (Collins *et al.*, 2013, tableau 1.1).

Tableau 1.1. : Prédiction de la différence de température en 2081-2100 à partir de la période de référence 1986-2005 en fonction des scénarios du GIEC et des régions du globe (Collins *et al.*, 2013).

<i>ΔT (°C) pour 2081-2100</i>	RCP2.6	RCP4.5	RCP6	RCP8.5
<i>Global</i>	1.0 ± 0.4 (0.3,1.7)	1.8 ± 0.5 (1.1, 2.6)	2.2 ± 0.5(1.4,3.1)	3.7 ± 0.7 (2.6,4.8)
<i>Océan</i>	0.8 ± 0.4 (0.2, 1.4)	1.5 ± 0.4 (0.9,2.2)	1.9 ± 0.4 (1.1,2.6)	3.1 ± 0.6 (2.1,4.0)
<i>Terre</i>	1.2 ± 0.6 (0.3,2.2)	2.4 ± 0.6 (1.3, 3.4)	3.0 ± 0.7 (1.8, 4.1)	4.8 ± 0.9 (3.4,6.2)
<i>Tropique</i>	0.9 ± 0.3 (0.3,1.4)	1.6 ± 0.4 (0.9,2.3)	2.0 ± 0.4 (1.3,2.7)	3.3 ± 0.6 (2.2,4.4)
<i>Arctique</i>	2.2 ± 1.7 (-0.5,5.0)	4.2 ± 1.6 (1.6, 6.9)	5.2 ± 1.9 (2.1, 8.3)	8.3 ± 1.9 (5.2, 11.4)
<i>Antarctique</i>	0.8 ± 0.6 (-0.2,1.8)	1.5 ± 0.7 (0.3,2.7)	1.7 ± 0.9 (0.2,3.2)	3.1 ± 1.2 (1.1, 5.1)

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

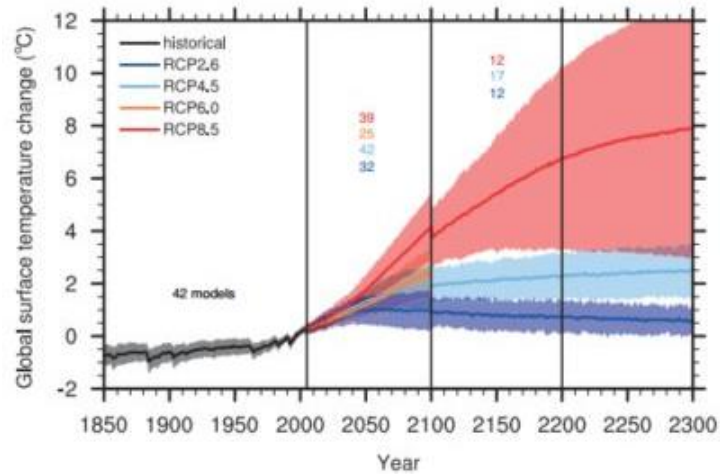


Figure 1.7: Evolution des températures globales de la planète (°C) en fonction des scénarios prévues par le GIEC à partir de résultats de plusieurs modèles de prédictions climatiques d'après Collins et al., 2013.

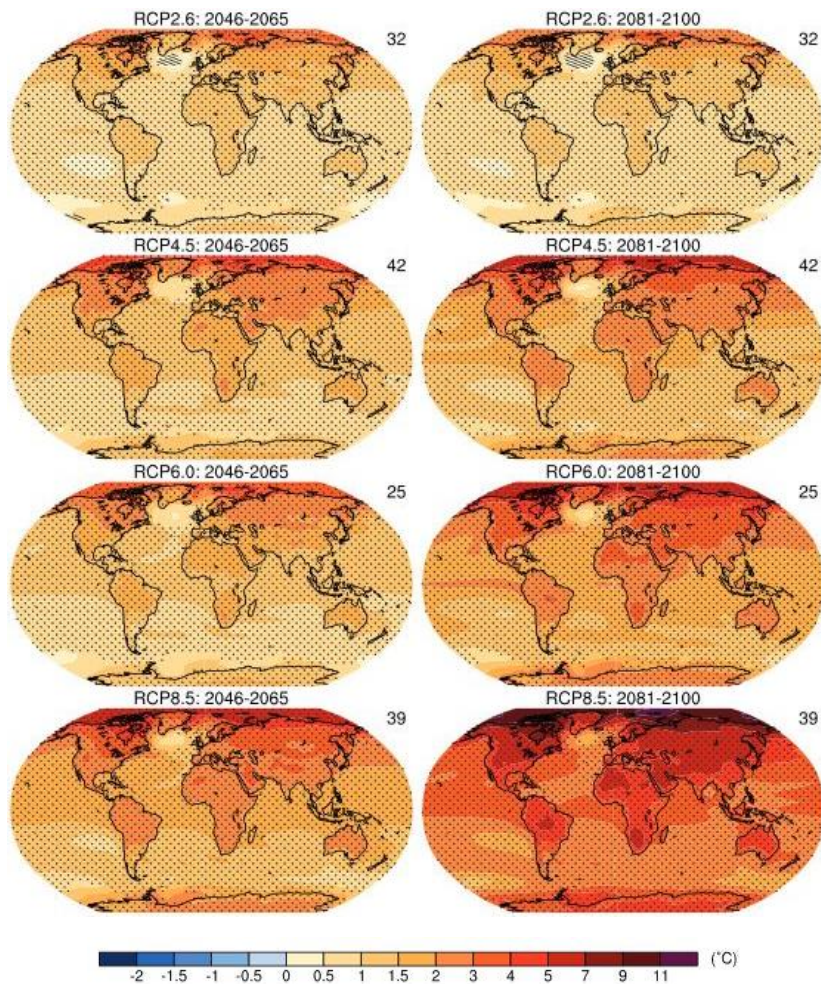


Figure 1.8 : Moyenne des changements de température de surface obtenu avec plusieurs modèles de prédiction (basée sur la période 1986-2005) pour 2046-2065 et 2081-2100 en fonction des quatre scénarios de prédictions prévu par le GIEC. Les nombres indiqués en haut à droite de chaque carte représentent le nombre de modèles combinés utilisés pour obtenir les valeurs d'après Collins et al., 2013.

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

Les modèles climatiques prédisent également des changements dans les précipitations. Globalement les précipitations devraient augmenter (Collins *et al.*, 2013, Figure 1.9a). A l'instar de l'augmentation des températures de surface, l'évolution des précipitations sera hétérogène. Les précipitations vont surtout augmenter dans les hautes latitudes de l'Hémisphère Nord, au niveau de l'équateur dans l'Océan Pacifique et en Antarctique. En revanche, les modèles prévoient une diminution des précipitations dans les régions tropicales aux latitudes moyennes. Une élévation du niveau de la mer et (Collins *et al.*, 2013, Figure 1.9b), une augmentation de l'acidification des océans sont également prédites par les résultats de simulations de multi-modèles. L'étendue de la banquise devrait également diminuée (Collins *et al.*, 2013 ; Figure 1.10).

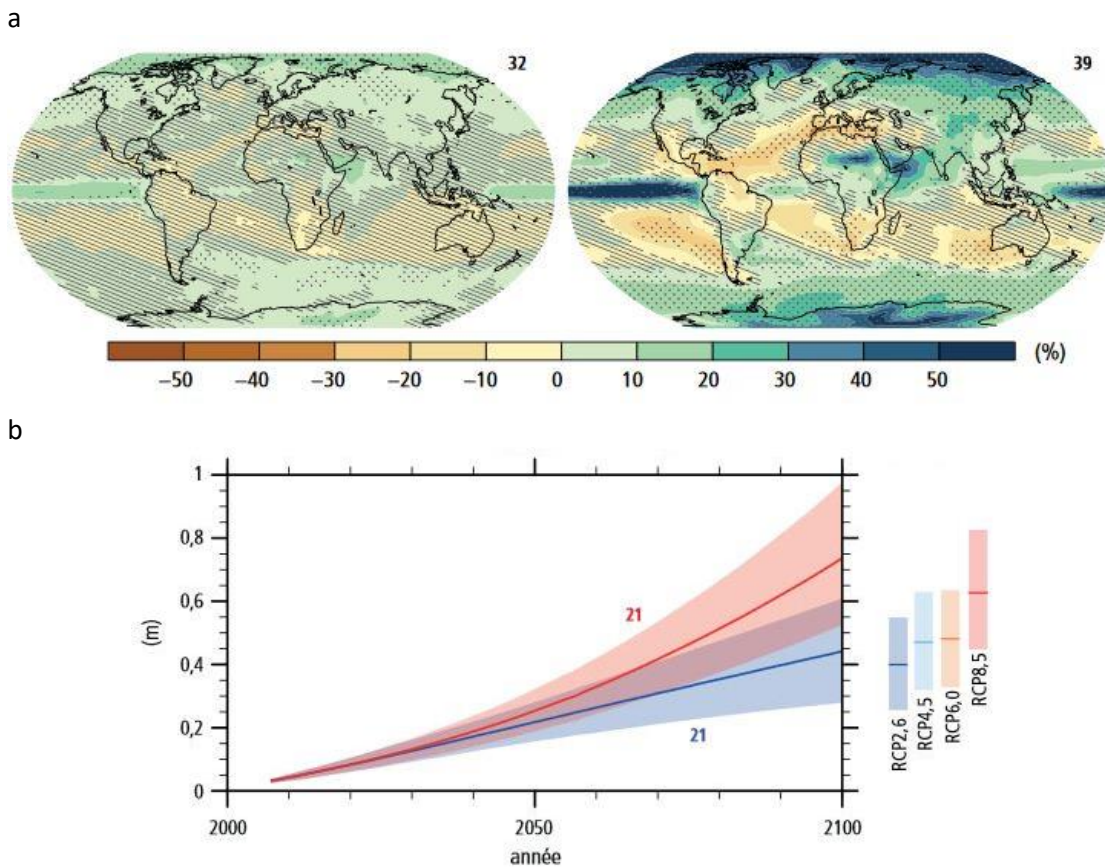


Figure 1.9. : (a) Evolution des précipitations moyennes déterminée par des résultats de simulations de multi-modèles pour la période 2081-2100 par rapport à la période de référence 1986-2005 en fonction du RCP2.6 à gauche et du RCP8.5 à droite. Les nombres indiqués en haut à droite de chaque carte représentent le nombre de modèles combinés utilisés pour obtenir les valeurs. D'après Collins *et al.*, 2013. (b) Elévation du niveau moyen des mers (m) entre 2006 et 2100 déterminé par des résultats de simulations de plusieurs modèles par rapport à la période de référence de 1986 à 2005 (GIEC 2014).

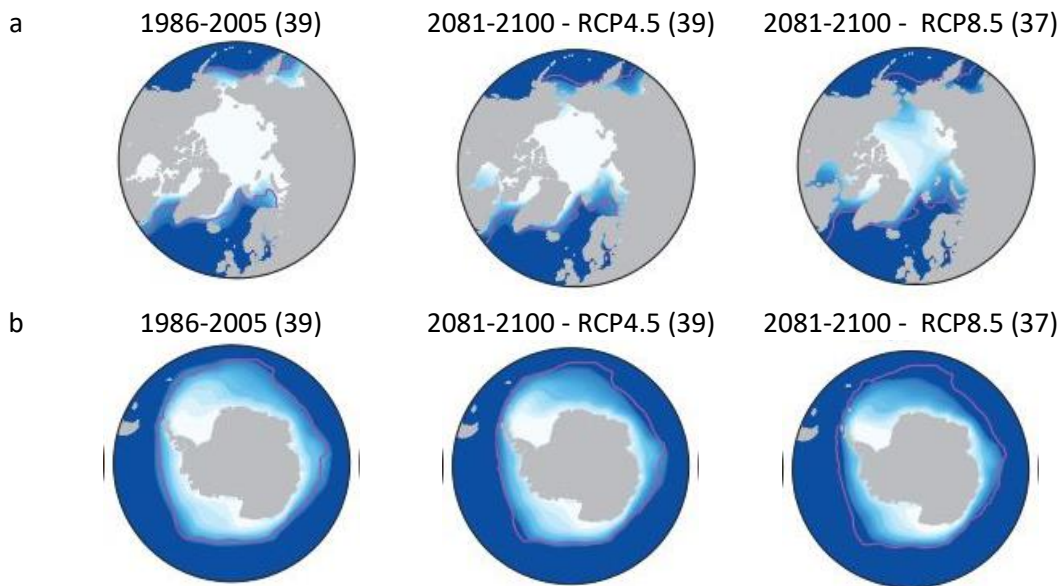


Figure 1.10. : Evolutions de l'étendue de la glace de mer en hiver en Arctique (a) et en Antarctique (b) par rapport à la période de référence de 1986-2005. Les nombres entre parenthèse représentent le nombre de modèles qui ont permis de reconstruire cette prédiction. D'après Collins et al. 2013 et Comiso and Nishio, 2008.

1.1.4.2. Prédiction des changements climatiques sur les populations

Thomas *et al.*, (2004) ont prédit que les changements climatiques prévus causeraient l'extinction de 15 à 37% des espèces d'ici à 2050. Depuis quelques années, l'un des défis majeurs de la recherche en écologie est donc de prédire l'impact des changements climatiques futurs sur les populations. L'une des premières études scientifiques qui a relié l'évolution de la dynamique d'une population avec les projections climatiques du GIEC est publiée par Jenouvrier *et al.*, 2008. Cette étude montre l'effet de la fluctuation de la glace de mer sur le taux de croissance des populations de manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*) vivant en Terre Adélie. L'étude montre que suivant les scénarios de prédictions du GIEC, le nombre de couples reproducteurs de manchots empereurs, au nombre d'environ 6000 en 1960, diminuera de moitié avant 2020 et sera inférieur à 1000 à partir de 2040. D'ici à 2100, le modèle montre une quasi extinction des populations de manchots empereurs. En Arctique, Hunter *et al.*, (2010) montrent, grâce au développement d'un modèle de dynamique de population en classe d'âge, que les populations d'ours polaire (*Ursus maritimus*) fortement dépendantes de l'étendue des glaces de mers, vont drastiquement diminuer au d'ici à 2100.

On s'attend à ce que les facteurs océanographiques chimiques affectent la répartition et l'abondance des poissons et invertébrés marins, telles qu'élaborées par les modèles de distribution d'espèces. Des modèles de dynamique de population spatialisés ont été développés afin de prédire l'impact des changements climatiques sur la distribution/répartition et l'abondance des effectifs de pêches de certaines espèces qui présentent notamment un intérêt commercial (Cheung *et al.*, 2010; Hare *et al.*, 2010; Lehodey, 2001; Lehodey *et al.*, 2008, 2010). L'étude de Cheung *et al.* (2009) prévoit que les espèces devraient subir des déplacements d'environ 50 km par décennies à des latitudes plus élevées d'ici à 2050 si on se base sur le scénario RCP6. Les modèles prévoient une redistribution hétérogène des espèces ce qui va modifier les taux de capture. Cheung *et al.* (2011) prévoient une diminution de 0 à 75,8% de la capture potentielle de gros poissons dans le Pacifique Nord central et des augmentations allant jusqu'à 43% dans la région de la Californie au cours du XXIe siècle. À l'échelle

mondiale, les changements climatiques devraient causer une grande redistribution du potentiel global de capture, avec une augmentation moyenne de 30 à 70% du rendement aux hautes latitudes et jusqu'à 89% dans certaines régions, suivant le RCP6.0 (Cheung *et al.*, 2010). Les pêches ciblant des espèces spécifiques peuvent présenter des réponses plus complexes au changement climatique. Par exemple, en raison des changements de température et de la production primaire, sous le scénario RCP6 à 8.5 en 2100, la capture du thon dans le Pacifique Ouest devrait diminuer de plus 20% (Lehodey *et al.*, 2011). Bailleul *et al.*, 2013 montrent par la modélisation que des changements dans la structure de la ressource, notamment en termes d'agrégation spatiale, consommée par les bélugas (*Delphinapterus leucas*) pourraient modifier la phénologie de migration de ces mammifères.

La nécessité de prédire l'effet des changements climatiques futurs concerne également la dispersion de virus ou de certaines maladies. Des études récentes ont montré que le moustique asiatique (*Aedes albopictus*), capable de transmettre des maladies infectieuses comme la dengue ou la fièvre du chikungunya, sera capable de coloniser le nord de l'Europe entre 2030 et 2050 (Caminade *et al.*, 2012; Medlock and Vaux, 2013).

1.2. La dynamique océanique

1.2.1. La dynamique océanique à l'échelle mondiale

L'ensemble des Océans couvre plus de 70% de la surface de la planète. Trois paramètres essentiels permettent de caractériser l'océan : la température, la salinité et la pression. L'océan se réchauffe par l'action des rayonnements solaires sur la surface de l'eau. La portée limitée des rayons du soleil induit une stratification thermique. La température décroît avec la profondeur et varie assez peu dans les couches profondes. Les courants redistribuent mondialement l'énergie accumulée dans les zones océaniques tropicales vers les hautes latitudes. La salinité varie peu par comparaison avec les variations de températures que l'on peut observer. La salinité de l'eau dépend de l'évaporation de l'eau en surface, et de l'apport en eau douce (soit via la pluie et la neige, soit via les rivières et les fleuves, soit via la fonte de la glace de mer). Les zones les plus salées seront celles où l'évaporation de l'eau est élevée, tandis que la salinité est plus faible dans les zones plus fraîches avec moins d'évaporation et la fonte de la glace de mer. La pression augmente fortement avec la profondeur.

La masse volumique de l'eau ou densité dépend de la température, de la salinité et de la pression. Il en résulte que la densité augmente avec la profondeur. Lorsque la température diminue, la densité augmente et lorsque la salinité diminue, la densité diminue. Les mouvements verticaux des masses d'eau sont générés par les variations de densité suivant deux mécanismes. Lorsque la densité d'une masse d'eau augmente, cette masse d'eau qui est devenue plus lourde, va « plonger » en profondeur.

Les mouvements horizontaux des masses d'eau de surface dépendent de la force de frottement générée par les vents responsable des vagues et de la houle. Cette force de frottement combinée à la force de Coriolis due à la rotation de la Terre, forme un courant de surface. La force de Coriolis crée une déviation des mouvements d'eau de surface par rapport à ceux qu'ils devraient normalement avoir avec la force des vents. Le transport dévie de 45° vers la droite dans l'hémisphère nord et vers la gauche dans l'hémisphère sud. Cette déviation forme la spirale de Coriolis qui représente pour chaque nouvelle couche déviée, un nouvel angle de 45° formé par rapport à la couche

précédente. Le transport d'Ekman est limité en une couche plus ou moins épaisse en fonction de paramètre lié à la profondeur. Avec la profondeur, les forces de frottements se dissipent, d'où la diminution de la spirale. Selon la trajectoire des vents, on pourra voir apparaître des phénomènes de divergences et de convergences. Sous l'effet de vents anticycloniques, la masse d'eau va s'accumuler au centre et le niveau de l'eau monte. Pour contrebalancer ce phénomène, les eaux de surface vont alors se déplacer en profondeur. A l'inverse, sous l'effet de vents cycloniques, la masse d'eau va s'écarter du centre et former un creux à la surface, les eaux profondes vont alors remonter pour compenser ce phénomène. Une remontée de la masse d'eau peut également être due au phénomène d'upwelling. C'est un mécanisme qui entraîne par l'action de vent violent, les eaux de surface au large et fait remonter les masses d'eau profonde, soit de l'eau froide et riche en nutriment. Ce phénomène se produit près des continents principalement. Ces différents phénomènes forment la topographie dynamique des océans. Les mouvements horizontaux et verticaux des masses d'eau permettent de définir la circulation globale. On nomme circulation thermohaline, la dynamique océanique mondiale constituée de l'ensemble des grands courants de surface et des courants profonds (Figure 1.11). Les eaux de l'Atlantique Nord se refroidissent et la salinité de l'eau de cette zone augmente du fait de l'évaporation et de la formation de la glace de mer. Les masses d'eau se densifient donc et s'enfoncent en profondeur. Les courants profonds entraînent ces masses d'eau froides vers le sud puis vers l'est en direction de l'Océan Indien en longeant l'Antarctique. Une partie de cette masse d'eau se dirige dans l'Océan Indien et commence à remonter et se réchauffer à partir de Madagascar. Une autre partie de la masse d'eau arrive dans l'Océan Pacifique et remonte et se réchauffe dans l'Hémisphère Nord. Les masses d'eau sont maintenant chaudes et les grands courants sont maintenant proches de la surface. Ces masses d'eau chaudes vont se diriger vers l'ouest vers l'Atlantique nord.

Dans cette thèse, les espèces étudiées vivent sur l'Archipel des Kerguelen dans l'Océan Austral, au sud de l'Océan Indien. La section qui suit décrit plus en détails la dynamique de l'Océan Austral.

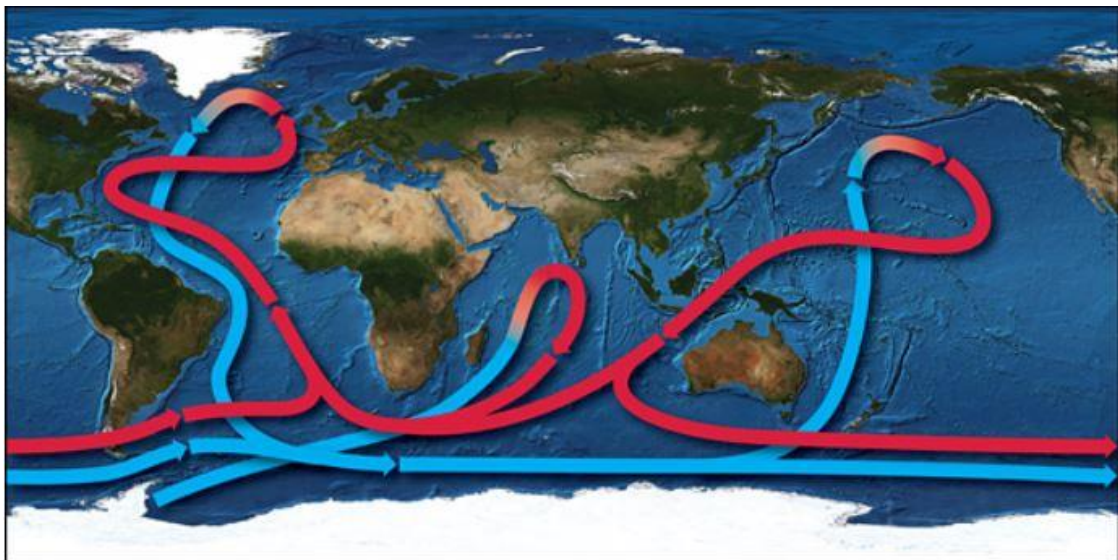


Figure 1.11. Circulation thermohaline simplifiée mondiale. Source : Wikispaces.com/Earth+Science+Images

1.2.2. L'Océan Austral

L'océan Austral représente 20% de l'océan mondial (Deacon, 1937). L'Antarctique est le quatrième plus grand continent de la planète d'une superficie d'environ 14 millions de kilomètres carrés. Il est recouvert à 98% de glace et est entouré de glace de mer dont l'étendue présente une forte variabilité saisonnière. La banquise se forme durant l'hiver austral lorsque la température de l'eau de mer descend en dessous de -1.8°C . L'étendue maximale de la banquise est atteinte en septembre et va progressivement fondre pendant l'été austral. Le continent Antarctique est entouré par l'océan Austral. L'Océan Austral joue un rôle important dans les processus climatiques mondiaux et le maintien de leur équilibre. Cet océan contribue à une part importante de la production primaire de l'océan mondiale, et cela plus du fait de son étendue que de sa productivité.

1.2.2.1. L'hydrographie de l'Océan Austral

L'océan Austral se distingue par une température restant toujours faible ce qui implique que les mouvements des masses d'eau sont principalement contrôlés par la salinité. L'Océan Austral se caractérise également par des vents d'ouest violents qui forment le courant circumpolaire antarctique (ACC), le courant le plus puissant du globe, qui circule sans obstacle d'Ouest en Est.

L'Océan Austral se décompose en différentes masses d'eaux séparées latitudinalement en plusieurs frontières hydrologiques : 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 sont définis par des isothermes de température de surface mais la définition des fronts peut varier en fonction des saisons (Belkin and Gordon, 1996; Orsi *et al.*, 1995) ; Figure 1.12.). Le front subtropical (STF) sépare les eaux tropicales des eaux subtropicales et représente la limite nord du courant circumpolaire antarctique et de l'Océan Austral. En hiver l'isotherme se situe entre 11.5 et 15.5°C et en été il se situe entre 14.5 et 18.5°C (Belkin and Gordon, 1996). Il y a de forts courants entre le front subtropical et le front subantarctique ce qui induit la formation de structures mésoéchelle telles que les tourbillons qui sont des zones de fortes productions biologiques (Cotté *et al.*, 2007; Strass *et al.*, 2002). Le front subAntarctique (SAF) sépare les eaux subtropicales des eaux froides de la zone frontale polaire. L'isotherme le définissant est fixé à 8°C en surface (Belkin and Gordon, 1996; Orsi *et al.*, 1995; Park *et al.*, 1993). Le front polaire (FP) se définit par une limite isotherme à 2°C à 200 m de profondeur correspondante à une limite thermique de surface d'environ 5°C (Park *et al.*, 1993). La divergence antarctique positionne la zone où les eaux très froides, salées et donc denses, plongent en profondeur, faisant remonter en surface à des masses d'eau issues des moyennes latitudes. Le front sud du courant circumpolaire Antarctique (SACCF) marque la limite sud du courant circumpolaire. Il est souvent associée à la limite nord de la glace de mer en été, où se situe une forte productivité primaire et secondaire et concentre une grande diversité de prédateurs marins supérieurs (Tynan, 1998).

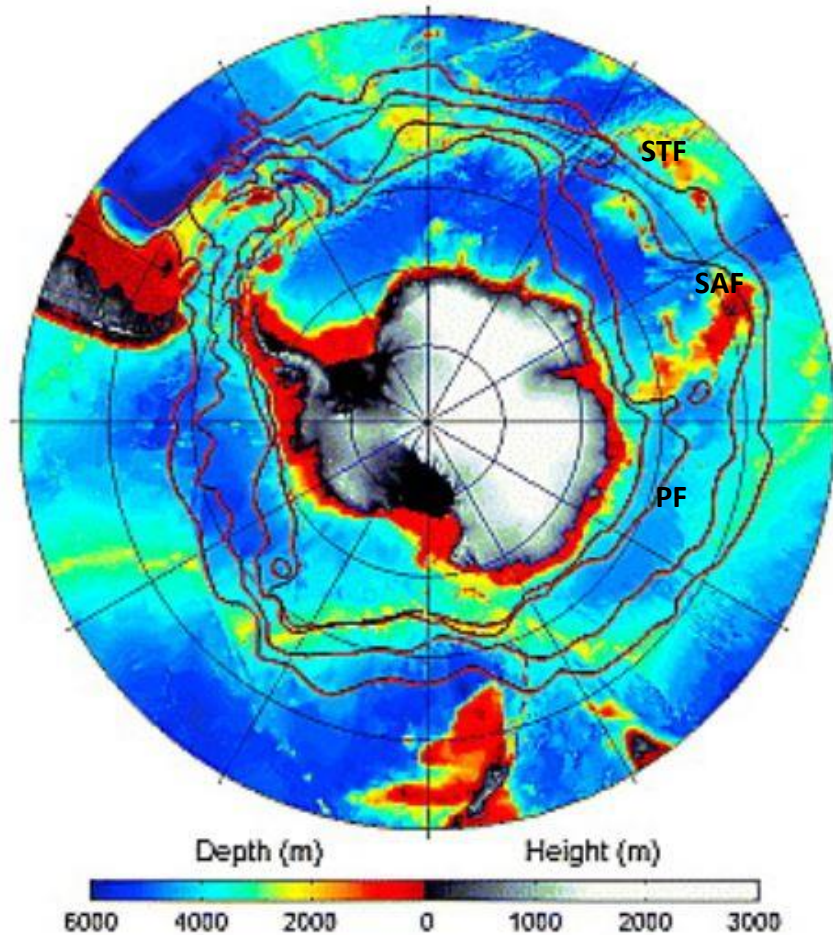


Figure 1.12.: Positions moyennes des fronts du courant circumpolaire Antarctique. Du nord vers le sud on trouve le front subtropical (STF), le front subantarctique (SAF), le front polaire (PF) modifiée à partir de Mayewski et al., (2009).

1.2.2.2. Le réseau trophique de l'Océan Austral

L'Océan Austral est un environnement marin complexe de par sa structure océanique, sa bathymétrie et sa situation biologique. Il présente une forte hétérogénéité dans la production primaire due à une forte hétérogénéité dans la répartition en chlorophylle qui est globalement faible mais hétérogène (Figure 1.13a, Smetacek and Nicol, 2005). Les zones côtières de l'Antarctique ainsi que les îles faisant partie de l'Océan Austral (Kerguelen par exemple) présentent de plus fortes concentrations en chlorophylle (Figure 1.13a). L'Océan Austral est une zone riche en nutriments tels que le nitrate, le phosphate mais globalement déficiente en fer. On parle de zone HNLC « high nutrient and low chlorophyll paradox » (Minas and Minas, 1992).

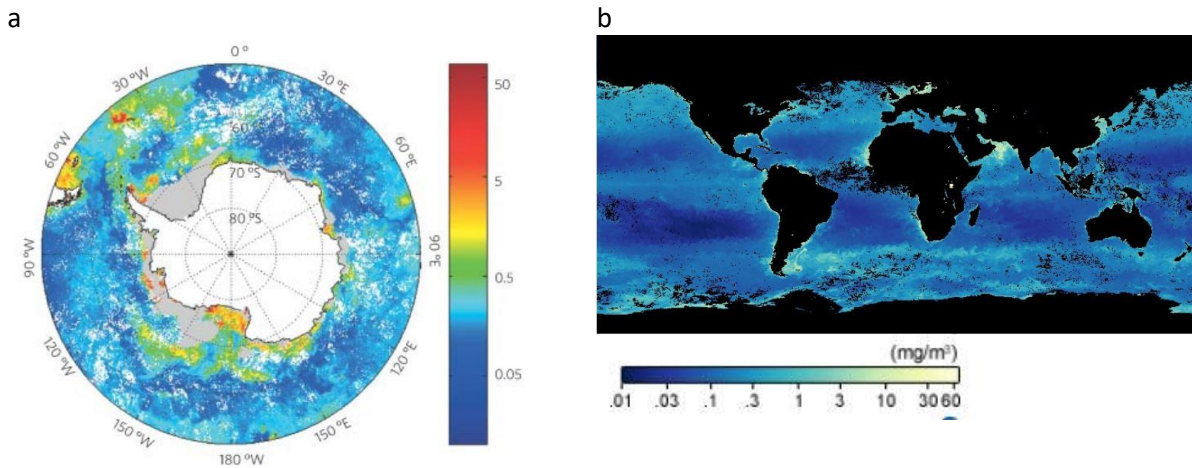


Figure 1.13. (a) Concentration de chlorophylle a (mg m^{-3}) en Antarctique durant l'été 2002 à partir de la composition de plusieurs images SeaWiFS. Les zones blanches représentent les terres ou les données manquantes. Les zones grises représentent les glaces de mer (Smetacek and Nicol, 2005). (b) Concentration en chlorophylle a mondiale en Février 2017 (mg m^{-3})

Source : https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=MY1DMM_CHLORA&year=2017.

Les zones de front sont des régions fortement impactées par les structures mésoéchelles (Figure 1.13b). La chaîne alimentaire en résultant peut se décomposer en plusieurs groupes : le niveau primaire constitué par le phytoplancton, le niveau secondaire est constitué du zooplancton et du necton, et le niveau tertiaire représente les prédateurs supérieurs. Le phytoplancton concerne tous les organismes végétaux qui vivent en suspension dans l'eau. Le phytoplancton regroupe beaucoup d'espèces différentes notamment des organismes unicellulaires. L'une des espèces les plus représentées est *Phaeocystis antarctica*. Le phytoplancton a besoin de lumière pour accomplir la photosynthèse et est donc limité par la profondeur de la zone euphotique. La production du phytoplancton est dépendante des saisons. En effet, au printemps il y a plus de lumière et donc le phytoplancton se développe en masse appelé bloom phytoplanctonique. Ces blooms phytoplanctoniques sont observés dans les zones riches en nutriments, donc principalement à proximité des côtes. En particulier, aux abords du continent Antarctique, au printemps austral, lorsque la fonte de la glace de mer va relâcher une grande quantité de nutriments (Baar *et al.*, 1995). Le phytoplancton joue un rôle essentiel dans le réseau trophique car il constitue la base du régime alimentaire de toutes les espèces marines de cette zone. Le zooplancton et le necton regroupent de nombreuses espèces herbivores se nourrissant de phytoplancton ou de carnivores. Généralement les mouvements du zooplancton et du necton suivent un rythme nyctéméral dépendant de la lumière. Les proies du zooplancton et du necton se situent proche de la surface. Ils remontent donc la nuit vers la surface et redescendent en journée vers des eaux plus profondes pour échapper aux prédateurs et réduire les coûts énergétiques dans des gammes de température plus faible. Ce second niveau de la chaîne alimentaire comprend une forte biomasse de copépodes, d'euphausiacés (notamment le krill antarctique, *Euphausia superba*), de salpes et de céphalopodes. Le necton concerne les espèces se mesurant en cm comme les poissons mésopélagiques de la famille des myctophidés qui sont très représentés dans l'Océan Austral. Les distributions d'espèces dans ces familles montrent un degré

élevé de corrélation avec la profondeur et beaucoup sont étroitement associées aux caractéristiques océanographiques, en particulier aux zones frontales. *Krefftichthys anderssoni* et *Gymnoscopelus braueri* sont les espèces les plus abondantes dans la zone frontale polaire, tandis que *Electrona antarctica*, *G. Braueri* et *Bathylagus spp.* dominent le sud de cette zone jusqu'au plateau continental (Collins *et al.*, 2012). On note également la présence de poissons benthiques. Le zooplancton et le necton jouent un rôle très important dans le réseau trophique, constituant la ressource nutritionnelle des prédateurs supérieurs tels que les oiseaux de mer, les pinnipèdes et les cétacés.

1.2.3. Les changements climatiques de l'Océan Austral

1.2.3.1. Les changements climatiques : Les observations

Les écosystèmes marins polaires sont particulièrement sensibles aux changements climatiques puisqu'une faible différence de température peut avoir des effets importants sur la dynamique de la glace de mer et ainsi déstabiliser tout l'écosystème (Smetacek and Nicol, 2005). Les observations montrent que la majeure partie de la colonne d'eau au sud du front subantarctique s'est réchauffée à un rythme entre 0.03°C et 0.05°C par décennie suivant la profondeur de la masse d'eau (Rhein *et al.* 2013 ; Figure 1.5). Un déplacement vers le sud du courant circumpolaire antarctique a été observé sur la période 1992-2009 (Meijers *et al.*, 2011). Des études ont montré une augmentation de l'abondance des salpes, des éponges benthiques et de leurs prédateurs. Roemmich and McGowan (1995) montrent qu'entre 1951 et 1993, la température de surface de l'océan pacifique a augmenté de 1.2 à 1.6 °C, accompagné d'une baisse de 70% de l'abondance du zooplancton. Parallèlement, la communauté d'oiseaux marins s'est modifiée; en une décennie, l'abondance des espèces ayant une préférence pour les eaux chaudes a augmenté tandis que les espèces ayant une affinité pour les eaux plus froides ont largement décliné (Ainley *et al.*, 2005; Hyrenbach and Veit, 2003; McGowan *et al.*, 2003). Les résultats montrent que les changements observés reflètent la combinaison entre les variations interannuelles de la SST, l'étendue de glace de mer et les phénomènes ENSO (El Nino Southern Oscillation) et SAM (Southern Annular Mode).

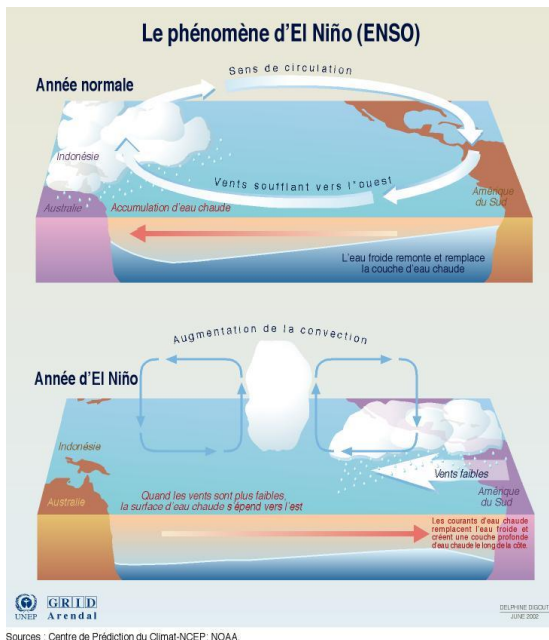
1.2.3.2. ENSO ou El Nino Southern Oscillation

ENSO est un phénomène climatique et océanographique qui repose sur le modèle de la circulation appelée cellules de Walker c'est-à-dire le refroidissement des masses d'eau au niveau des côtes de l'Amérique du Sud responsable des différences de pression atmosphérique entre l'Est et l'Ouest de l'Océan Pacifique. Ce phénomène contribue à des changements significatifs du climat à l'échelle globale.

Normalement, les vents soufflent vers l'Ouest et l'air qui est chaud et sec se charge en d'humidité. Cet air est transporté au-dessus de l'océan, le long de l'équateur, et donne un climat chaud avec des précipitations abondantes sur les côtes pacifiques. Les alizés poussent également les eaux de surface vers l'Ouest et créent des courants marins. Les eaux s'accumulent donc ce qui induit un niveau d'eau plus élevé sur les côtes australiennes et indonésiennes par rapport au niveau des masses d'eau sur les côtes du Pérou (anticyclone). Il y a un courant descendant qui se forme et entraîne les eaux chaudes vers les profondeurs et fait remonter les eaux froides par upwelling au niveau des côtes du

Pérou. Le phénomène El Niño se traduit par une baisse d'intensité des alizés affaiblissant l'anticyclone, le processus d'upwelling n'a pas lieu et cela entraîne un réchauffement des températures de surface des eaux, le long de l'équateur dans l'Océan Pacifique (Figure 1.14a). Les hautes pressions tropicales diminuent et les alizés faiblissent encore plus. L'air humide se réchauffe et les pluies se décalent vers l'Est. Les alizés peuvent même s'inverser et souffler alors vers l'Est. Le phénomène El Niño dure environ 18 mois jusqu'à ce que les eaux froides reviennent vers l'ouest et que la situation redevienne normale. Le phénomène La Nina correspond à la situation inverse c'est-à-dire une intensification des upwellings due à un renforcement des alizés dans l'ouest de l'Océan Pacifique. Le plus souvent un phénomène La Nina suit un épisode El Niño. Le SOI Southern Oscillation Index, Figure 1.14b) est un indice qui permet de suivre les événements El Niño et La Nina. Dans l'océan pacifique, les événements El Niño ont été plus fréquents, plus longs et plus intenses depuis les années 1980 (Kaplan *et al.*, 1998; Timmermann *et al.*, 1999).

a



b

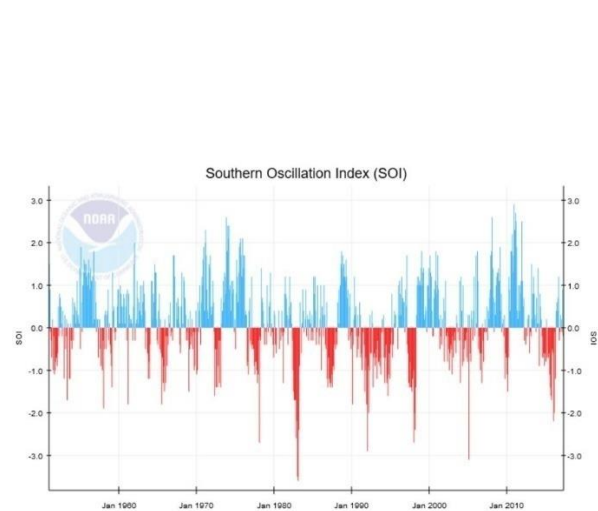


Figure 1.14 : (a) Schéma représentatif du phénomène El Niño. (b) Evolution du Southern Oscillation Index au cours du temps. En bleu, les événements La Nina et en rouge les événements El Niño. Source : Centre de prédiction du climat NCP ; NOAA.

1.2.3.3. SAM ou Southern Annular Mode

Le SAM est un indice de la variabilité climatique qui décrit la variabilité des anomalies du flux atmosphérique indépendamment des anomalies liées aux saisons. Il se définit par la différence de pressions entre 65°S et 40°S et se caractérise par des décalages vers le sud de la masse atmosphérique entre la région antarctique polaire et les latitudes moyennes (Thompson and Wallace, 2000). SAM est lié à des variations de températures au niveau de l'Antarctique, aux températures de la surface de la mer dans l'océan Austral et à la répartition de la glace de mer autour du périmètre de l'Antarctique.

1.2.3.4. Impacts d'ENSO et de SAM sur l'Océan Austral

Depuis les dernières décennies, les études ont montré que le SAM a tendance à augmenter et que les anomalies positives sont de plus en plus fréquentes (Thompson and Solomon, 2002). Ces observations ont également mis en évidence une intensification des vents en direction du sud dans l'Océan Austral. Cette augmentation des vents induit une augmentation de l'activité tourbillonnaire et une intensification des upwellings au niveau des hautes latitudes (Fyfe and Saenko, 2006; Meredith and Hogg, 2006). Ces observations montrent un déplacement vers le sud du courant circumpolaire Antarctique (Fyfe and Saenko, 2006; Meredith and Hogg, 2006).

Des études ont montré que le phénomène ENSO se propage jusqu'à l'Antarctique (White and Peterson, 1996). Les manchots royaux des Îles Crozet (*Aptenodytes patagonicus*) se dirigent essentiellement vers le front polaire qui concentre une forte biomasse de leur proies (Bost *et al.*, 1997). La position du front polaire est définie par l'isotherme de surface de 5°C et est dépendant des conditions de température (Belkin and Gordon, 1996; Moore *et al.*, 1999). Lors de l'évènement ENSO de 1997, le plus fort jamais enregistré, Bost *et al.* (2015) ont montré que la position du front polaire est passée de 270 km de distance par rapport aux Îles Crozet à 590 km. Cette même année, les manchots royaux ont vu leur voyage alimentaire considérablement augmenter et le nombre de couple reproducteur a diminué de 35% en un an (Bost *et al.*, 2015). À l'inverse une étude sur les éléphants (*Mirounga leonina*) de mer a montré que lors d'évènement ENSO, la survie pendant la première année de vie, et la capacité des femelles à acquérir et à stocker des ressources alimentaires étaient plus importantes (McMahon and Burton, 2005).

1.2.3.5. Prédiction climatiques et impacts potentiels sur l'Océan Austral

Tous les modèles de prédictions climatiques forcés par les scénarios d'émission de gaz à effet de serre prédisent une augmentation des températures entre 0.8 et 3.1°C d'ici à 2081-2100 en Antarctique, suivant les scénarios envisagés (Collins *et al.* 2013; tableau 1.1). D'autres changements sont prévus. Une augmentation des précipitations (Collins *et al.* 2013; Figure 1.9a) et une augmentation de 25 à 50% des précipitations neigeuses dans plusieurs régions de l'Antarctique (Mayewski *et al.*, 2009). Une élévation globale du niveau de la mer de 1 m d'ici 2100 en réponse à la dilatation thermique des océans, à la fonte des glaciers aux moyennes latitudes et dans les régions polaires (Collins *et al.* 2013; Figure 1.9b) et une diminution de l'étendue des glaces de mer (Collins *et al.* 2013; Maksym *et al.* 2012; Figure 1.3c et 1.10b). L'étendue de la glace de mer devrait diminuer entre 16% suivant le scénario RCP2.5 et 67% suivant le scénario RCP8.5 en février pendant l'été austral et de 8% à 30% en septembre pendant l'hiver austral. 75% des modèles utilisant le scénario de forçage RCP8.5 prédisent que l'été austral sera globalement une période sans glace avant la fin de ce siècle. Cependant l'évolution de la glace de mer est hétérogène, même sous le scénario RCP8.5, de la glace de mer est toujours présente dans les mers de Weddell et de Ross. Le courant circumpolaire antarctique (ACC) devrait se décaler vers le sud en réponse aux déplacements et au renforcement des vents d'ouest (Collins *et al.*, 2013; Meehl *et al.*, 2007). Le déplacement et l'intensification des vents d'ouest devrait contribuer à un fort réchauffement des températures des masses d'eau de surface jusqu'en profondeur entre 40°S et 60°S (Collins *et al.*, 2013; Fyfe *et al.*, 2007; Sen Gupta *et al.*, 2009).

Une acidification des océans est attendue. Concernant les phénomènes de variabilité ENSO et SAM, les modèles prédisent une augmentation de la fréquence des phénomènes El Niño (Timmermann *et al.*, 1999) et une augmentation des index du SAM, en particulier en été et en automne (Thompson and Solomon, 2002) qui induira une augmentation des vents d'ouest au-dessus de l'océan Austral.

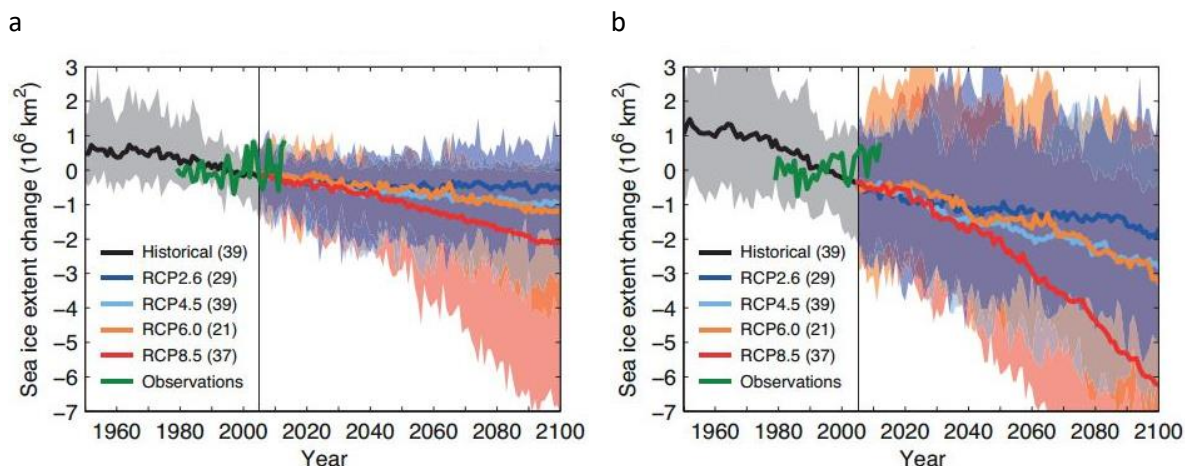


Figure 1.15 : Evolution de l'étendue de la glace de mer (km^2) en Antarctique en février (a) et en septembre (b) d'après Collins *et al* 2013.

Toutes les modifications physico-chimiques évoquées ci-dessus auront un impact sur les écosystèmes et les dynamiques de population de la production primaire aux prédateurs supérieurs (cf. section 1.1.5.2 et 1.2.3.4).

La production primaire dépend de la température, des conditions de lumière et de la quantité de nutriments présents. Les modifications de températures, d'étendue des glaces de mers qui libèrent les nutriments pendant la fonte au printemps austral, les modifications dans les vents, les courants... vont probablement réduire la production primaire déjà observée depuis les dernières décennies (Behrenfeld *et al.*, 2006). On peut cependant noter que les températures atmosphériques accrues sont attendues non seulement pour augmenter l'apport de chaleur aux eaux de surface, mais aussi pour augmenter l'eau de fonte provenant de sources côtières, ce qui pourrait améliorer la production primaire et augmenter les blooms phytoplanctoniques (Boyd and Ellwood, 2010; Constable *et al.*, 2014). L'augmentation des températures des océans a également un effet sur le pH (Constable *et al.*, 2014). Une augmentation de la concentration en CO_2 marin déplace les équilibres acido-basiques océaniques qui vont directement affecter le phytoplancton en affectant l'épaisseur de la coque de certaines espèces de phytoplancton tels que les foraminifères et les coccolithophores (par exemple *Emiliania huxleyi*) qui ne pourront plus proliférer et perturberont le réseau trophique.

Concernant le second niveau du réseau trophique, les différentes espèces de zooplanctons sont directement liées aux différentes zones de front. Les changements de positions des fronts devraient entraîner des changements dans les distributions de zooplancton (Constable *et al.*, 2014). Certaines espèces calcifiées de zooplancton, comme les ptéropodes pélagiques, sont vulnérables à l'acidification des océans qui devrait augmenter. La distribution du krill dans l'Océan Austral dépend de l'étendue de la glace de mer. La densité du krill Antarctique a diminué de 30% depuis les années 1980 en mer de Scotia (Constable *et al.*, 2014). L'acidification des océans n'a pas seulement un impact sur la calcification des organismes mais également sur les crustacés comme le krill antarctique. En

effet, les embryons de krill peuvent être affectés négativement par l'augmentation de l'acidité des océans. Un mouvement vers le sud des systèmes frontaux de l'océan Austral devrait entraîner des changements dans le sud des distributions d'espèces de myctophidés, compte tenu de leur forte association avec les fronts (Collins *et al.*, 2012).

Les effets des changements climatiques sur les prédateurs supérieurs de l'Océan Austral sont très diversifiés. Les populations de pingouins d'Adélie (*Pygoscelis adeliae*) ont diminué, suite à la diminution de l'étendue de la glace de mer (Lynch *et al.*, 2012 ; Trivelpiece *et al.*, 2011). De plus une augmentation des précipitations des neiges qui s'accumule sur les colonies de reproduction pourrait diminuer la survie des poussins (Constable *et al.*, 2014). Il en est de même pour la population de manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*) qui a chuté de 50% entre les années 1952 et 2000 (Barbraud and Weimerskirch, 2001). Dans la région de la Géorgie du Sud dans le secteur de l'Atlantique, les populations d'otaries à fourrure de l'Antarctique (*Arctocephalus gazella*) montrent une forte réaction négative à un environnement de plus en plus chaud (Forcada *et al.*, 2005, 2008). Les populations d'éléphants de mer (*Mirounga Leonina*) ont diminué de plus de 30% entre les années 1950 et 1980 (Weimerskirch *et al.*, 2003). Le nombre de femelles adultes éléphants de mer a diminué d'un maximum d'environ 40000 en 1950 à un minimum de 18300 en 2000 à Macquarie (Hoff *et al.*, 2007). Jenouvrier *et al.*, (2008) ont construit un modèle de dynamique de population des manchots empereurs sur la base des scénarios du GIEC et prédisent que la population risque de s'éteindre d'ici à 2100.

Les changements climatiques déjà observés ont un impact certain sur les prédateurs supérieurs. Pour tenter une quantification de ces effets, examinons les conditions du succès de reproduction ainsi que quelques traits comportementaux de ces animaux.

1.3. Succès de reproduction des central place foragers

1.3.1. Succès de reproduction indicateur d'adaptation.

Les traits phénotypiques sont influencés par un nombre important de pressions sélectives induisant une grande variété de phénotypes au sein d'une même espèce. Par conséquent, les individus d'une même espèce sont souvent inégaux dans la compétition pour les ressources ou le succès de reproduction par exemple et ainsi leur capacité à produire des descendants n'est pas égale.

Les populations sont dépendantes de facteurs abiotiques tels que le climat, la température, la composition chimique de l'eau, de l'atmosphère, etc. Lorsqu'un ou plusieurs caractères permettent à un individu d'avoir davantage de descendants que d'autres dans un environnement particulier, la valeur sélective ou « fitness » est élevée dans cet environnement (Combes, 2006; Stearns, 1992). Certains phénotypes offrent un avantage pour la population, par exemple le comportement de recherche alimentaire. Ces phénotypes accroissent la fitness et la population évolue en sélectionnant les individus exprimant ces phénotypes et qui sont en définitive les plus adaptés à leur environnement. Les individus d'une population devraient donc « chercher » à optimiser leur fitness (Stearns, 1992). L'adaptation à un environnement particulier peut concerner des changements de traits morphologiques, physiologiques ou encore comportementaux. Comme le séquençage de tous les

individus d'une espèce n'est pas possible, l'adaptation par sélection de phénotypes particuliers est mesurée en étudiant le taux de survie, le succès de reproduction, le sex-ratio, le taux de croissance, la masse, la condition physique, la taille ... (Stearns, 1992). Dans ce contexte, l'étude de la fitness des individus dans diverses conditions environnementales (Clutton-Brock, 1988; Newton, 1989) nous donne un aperçu de l'évolution phénotypique plausible en cas de changements environnementaux drastiques.

1.3.2. Stratégies de recherche alimentaire

Dans la nature, les proies d'un organisme ne sont pas distribuées de façon homogène, les organismes sont contraints de rechercher ces ressources alimentaires, « foraging » en anglais, et sont limités par la quantité de cette ressource. L'acquisition de ressources fait appel à des stratégies de recherches alimentaires qui peuvent jouer sur la survie, le succès de reproduction et les taux de croissance. L'optimisation de ces stratégies de recherche alimentaire augmente la fitness et amène certains individus qui en sont dotés à être favorisés par sélection (Stearns, 1992).

1.3.2.1. Théorie de l'approvisionnement optimale (Optimal foraging theory)

La théorie de l'approvisionnement optimal est un concept idéal pour comprendre comment un animal optimise l'acquisition de ses ressources dans un environnement donné (Charnov, 1976; MacArthur and Pianka, 1966). Ainsi celle-ci postule que les stratégies de recherche alimentaire permettant d'optimiser l'acquisition de ressources sont sélectionnées au cours de l'évolution. Les stratégies d'acquisition de la ressource sont sélectionnées sur la base qu'un prédateur ne doit pas investir plus d'énergie et de temps dans la recherche de nourriture, la capture et la consommation des proies, qu'il n'en bénéficie.

Cette théorie prévoit que la ressource soit répartie en « patches » ou parcelles séparées par des zones où la ressource est nulle. Les patches peuvent être de taille et de densité variables ce qui induit la notion de patch de bonne ou de mauvaise qualité. Le prédateur doit par conséquent se déplacer et voyager entre les patches ce qui est coûteux du point de vue du bilan énergétique (Figure 1.16a). Le prédateur doit prendre la décision de rester ou non sur le patch qu'il en train d'explorer. La théorie de l'approvisionnement optimal prévoit que lorsque le prédateur se trouve sur un patch, la ressource qu'il exploite diminue avec le temps passé sur ce patch (phénomène de déplétion). Le prédateur doit donc prendre (en théorie) les décisions visant à maximiser le taux net d'acquisition de ressource lors d'une phase d'alimentation en prenant en compte le temps consacré à se nourrir et le temps des déplacements entre les patches (Charnov, 1976). Concernant le temps alloué à la recherche, celui-ci sera d'autant plus grand que les patches seront dispersés dans l'environnement (Figure 1.16b). La maximisation de l'énergie acquise correspond à l'annulation de la dérivée de la fonction du taux de gain énergétique par unité de temps : $\frac{dEn}{dt} = 0$ (1). Si $f(t) = \frac{E}{T_t + T_f}$ (2) est la quantité d'énergie cumulée acquise au cours du temps avec E l'énergie gagnée ou load size, T_t est le temps de voyage inter-patch et T_f est le temps d'exploitation du patch, le temps optimal (interpatch travel time + temps passé sur le patch) indiqué par l'équation (1) reporté dans l'équation (2) indique l'énergie acquise au cours de l'exploitation optimale du patch.

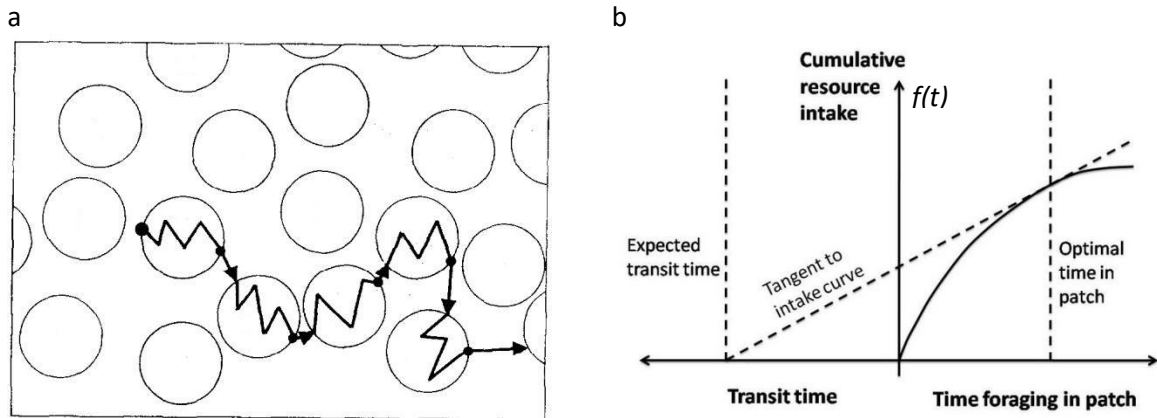


Figure 1.16 : (a) Représentation d'un environnement hypothétique en patches de ressource (rond) dans lequel un prédateur se déplace (ligne noire), modifié à partir de Charnov, 1976. (b) Représentation du temps optimal à passer dans un patch dépendant du temps de déplacements entre deux patches (Transit Time), du temps passé dans le patch (Time foraging in patch) et de la quantité de ressource acquise dans ce patch autrement dit de l'énergie rapportée.

Les prédictions de cette théorie ont été vérifiées chez certains oiseaux comme le mésange *Parus major* (Cowie, 1977), l'étourneau *Strurnus vulgaris* (Cuthill *et al.*, 1994) et chez les insectes comme le bourbon *Bombus appositus* (Best and Bierzychudek, 1982). Cette approche a montré que les animaux ne choisissent pas nécessairement leur nourriture en fonction de son abondance dans l'environnement, mais plutôt en fonction d'un optimum énergétique de temps consacré à l'exploitation de cette nourriture. Dans de nombreuses études on peut constater que le temps de résidence dans un patch est supérieur aux prédictions prévues par le modèle de Charnov (Nonacs, 2001). Nonacs (2001) montre que le temps passé sur un patch ne doit pas être que du temps passé à se nourrir mais que pour certaines espèces il s'agit aussi de temps nécessaire à trouver un partenaire pour l'accouplement par exemple. Certaines études apportent des améliorations au modèle en incluant de nouvelles règles comme les capacités d'apprentissage du prédateur pendant la recherche alimentaire et l'ajout de la stochasticité dans la l'environnement (Dauphin *et al.*, 2009; McNamara, 1982; McNamara and Houston, 1985; Oaten, 1977). Ils permettent de mieux comprendre et appréhender l'effet des changements dans la distribution, l'abondance des proies sur les espèces. En outre bon nombre d'exemples étudiés concernent des prédateurs qui sont dépendants d'une place centrale (nid, colonie), « central place forager » en anglais.

1.3.2.2. Concept de l'approvisionnement optimal chez les central place foragers

La théorie de l'approvisionnement à partir d'une place centrale est un cas particulier mais largement représenté dans le règne animal de la théorie de l'approvisionnement générale (Orians and Pearson, 1979). Elle s'intéresse en effet à des animaux qui doivent régulièrement retourner à une place centrale entre différentes périodes d'alimentation comme par exemple, les oiseaux qui retournent au

nid. Il faut donc intégrer dans les déplacements et les coûts énergétiques, le temps de retour à la place centrale ainsi que le temps de retourner au niveau des zones alimentaires. Pour maintenir un comportement de recherche alimentaire optimal garantissant des apports énergétiques maximums et des dépenses énergétiques minimales il est nécessaire d'ajuster le modèle de théorie d'approvisionnement optimal (Bryant and Turner, 1982; Giraldeau and Kramer, 1982; Kramer and Nowell, 1980; Orians and Pearson, 1979). A mesure que la distance augmente entre la place centrale et la parcelle de proies, le rendement énergétique se réduit en conséquence du temps passé à atteindre les zones d'alimentation. Pour conserver un rendement équivalent, le prédateur doit augmenter le temps passé dans une zone de ressource à mesure que la distance à la ressource augmente pour augmenter l'énergie acquise. Autrement dit, la durée des voyages augmentant, la charge nette gagnée (« load size » en anglais) lors de la capture des proies doit augmenter.

La théorie de l'approvisionnement optimal utilise donc le taux d'énergie acquise comme référence et suppose que la maximisation de ce taux équivaut à la maximisation de la fitness. Bien que ces modèles puissent prédire des comportements à court terme, ils ont des limites telles que ne pas pouvoir comparer les risques de prédation et de famine, ne pas tenir compte des séquences d'actions, ignorer l'état de l'animal et les informations qu'il a sur l'environnement (Houston *et al.*, 1988). Pour inclure ces aspects, une approche par la modélisation est nécessaire pour l'analyse des décisions comportementales.

1.4. Modélisation

1.4.1. Qu'est-ce qu'un modèle

Un système de nature écologique se caractérise par un grand nombre d'entités en interaction entre elles et avec un environnement potentiellement variable au cours du temps. Les systèmes écologiques appartiennent à la classe des systèmes dits complexes c'est-à-dire présentant des propriétés d'émergence. On identifie des systèmes complexes à toutes les échelles dans le vivant du réseau de gènes à l'écosystème. Dans un système complexe, nombre de connaissances sont manquantes. Pourtant, l'un des grands défis d'aujourd'hui est d'arriver à gérer l'immensité des données expérimentales et de comprendre le fonctionnement des systèmes complexes. Le rôle de la modélisation sera de simplifier la description des processus, de quantifier et comprendre le rôle de chacun, de tester des hypothèses, pouvoir les généraliser, d'étudier les interactions entre les processus et éventuellement de prédire.

Un modèle peut se définir comme une représentation simplifiée et idéalisée de la réalité, construite sur la base d'un ensemble ordonné d'hypothèses relatives à un phénomène observable et mesurable, et ayant pour but de reproduire au mieux le comportement du système réel étudié, en fonction de la problématique posée et des objectifs du modélisateur (définition adaptée de Coquillard and Hill, 1997). Les écologistes ont longtemps été confrontés au défi de façonner la complexité inhérente à de nombreux systèmes écologiques. Le développement rapide des outils informatiques a abouti à un gain de puissance d'analyse. C'est pourquoi, les modèles de simulation numériques

permettent à la fois d'analyser les conséquences des théories connues, et de découvrir des effets émergents. L'une des raisons les plus importantes pour construire un modèle est qu'il permet de faire des prédictions (Thornley, 2001).

D'après Coquillard and Hill (1997), le processus de modélisation consiste en un ensemble d'opérations (événements) effectuées en séquences (Figure 1.17). L'élaboration d'un modèle débute par la formulation d'une problématique dont la résolution par la modélisation présente un réel intérêt. Le choix de la méthode de modélisation est dicté par les objectifs du modélisateur, ses connaissances du système comprenant les données expérimentales et les contraintes du système. Une fois le modèle conçu, il est nécessaire d'effectuer des vérifications et d'évaluer de la robustesse du modèle. L'évaluation de la robustesse permet de vérifier que même en conditions extrêmes aucun comportement aberrant du modèle n'apparaît. Enfin, il convient de confronter les résultats du modèle aux données expérimentales afin de valider au moins en partie le modèle. La validation d'un modèle vise à quantifier les situations où les résultats de ce modèle sont « valides », c'est-à-dire proches des observations mesurées en conditions réelles, cela permet de définir le domaine de validité du modèle. Une fois le modèle évalué voire validé, les valeurs simulées peuvent servir à répondre à la problématique posée mais également à réaliser des prédictions dans des gammes de valeurs où il n'y a pas de données expérimentales (Figure 1.17 ; Coquillard and Hill, 1997; Thornley, 2001).

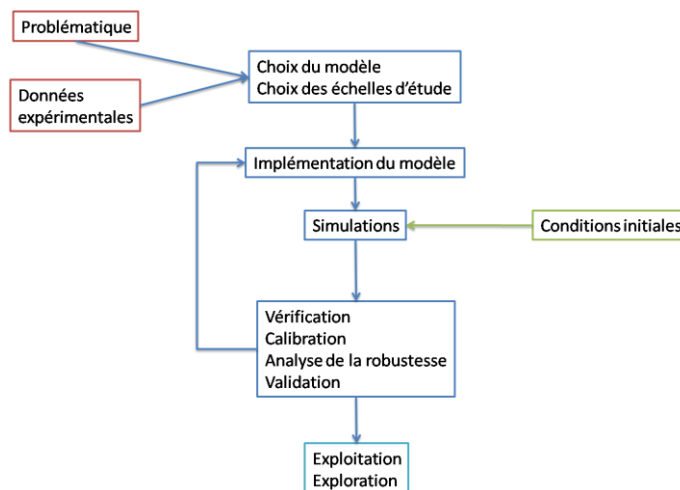


Figure 1.17 : Schéma simplifié des étapes de conception d'un modèle, d'après Coquillard and Hill, 1997. Les encadrés rouges représentent les connaissances acquises sur le système comprenant la problématique qui justifie l'utilisation de la modélisation. Les encadrés bleus représentent la conception du modèle ainsi que son évaluation. L'encadré vert indique les conditions d'initialisation de chaque simulation. Enfin l'encadré bleu turquoise représente l'exploitation et l'exploration des résultats du modèle qui vont permettre de répondre à la problématique posée initialement.

1.4.2. Choix méthodologiques

1.4.2.1. Choix de la méthode de modélisation

il y a trois grands groupes de méthodes de modélisation : les méthodes analytiques, les méthodes stochastiques et les méthodes de simulations (Coquillard and Hill, 1997). Un modèle peut être de plusieurs types différents, déterministe ou stochastique, dynamique ou statique, ou empirique ou mixte (Thornley, 2001) :

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

- Les modèles déterministes sont établis par des équations mathématiques non probabilistes continues dans le temps. Les modèles déterministes sont pilotés par des entrées qui peuvent recevoir des valeurs réelles (Coquillard and Hill, 1997; Thornley, 2001).
- Les modèles stochastiques comportent une part d'aléatoire de sorte que les prédictions ont une distribution. Il est généralement conseillé de commencer par établir un modèle déterministe (Coquillard and Hill, 1997; Thornley, 2001).
- Les modèles dits mixtes sont à la fois déterministes et stochastiques
- Les modèles dynamiques sont des modèles continus basés généralement sur des équations différentielles dans lesquelles le comportement est une fonction du temps. A l'inverse un modèle statique est un modèle indépendant du temps et ne peut faire de prédictions temporelles (Thornley, 2001).
- Un modèle empirique vise à décrire les réponses d'un système sur la base d'équations statistiques ou mathématiques (basées sur des régressions) qui ont pour but d'être prédictives (Thornley, 2001).

Par exemple, pour étudier les interactions entre les éléments du système, les modèles de simulation systémiques sont dynamiques et le plus souvent déterministes. Ils sont organisés sur la base de sous-modèles et consistent en un ensemble de variables d'état, d'équations différentielles et de paramètres. Ces modèles sont à même de considérer beaucoup de facteurs en lien avec le système étudié et permettent de dégager le comportement d'ensemble du système en réponse à ces facteurs.

Les modèles de simulation permettent d'étudier le comportement des systèmes complexes (Forrester, 1971). Ils permettent d'intégrer plus aisément la dimension spatiale fine. Les modèles de simulation discrète peuvent être déterministes ou stochastiques. L'avantage principal des modèles de simulation est de palier aux équations différentielles ou bien lorsqu'on ne peut pas établir d'équation de régressions décrivant le système ou que le système d'équations reste insuffisant notamment lorsque le fait spatial est déterminant et discontinu. On optera alors pour une description algorithmique du fonctionnement du système, capable de reproduire sa dynamique avec le degré de détail et de précision nécessaire qui conviennent à la résolution du problème posé. On utilise généralement ce type de modèle pour évaluer et comparer divers scénarios. Les capacités d'imitation et de prédiction de ce type de modèle permettent d'obtenir des renseignements sur les conséquences de changements et/ou de perturbations dans le système.

Ce type de simulation s'attache à reproduire les événements et les changements d'états du système à chaque instant. Le noyau de synchronisation regroupe l'ensemble des méthodes qui permettent de gérer les événements au cours du temps. Lors d'une simulation, un événement à un moment précis du temps va entraîner l'exécution d'une activité implémentée dans un algorithme. Plusieurs approches sont possibles quant à la stratégie d'implémentation de l'algorithme (Cernault, 1988; Coquillard and Hill, 1997) :

- L'approche par événement consiste à scruter tous les événements qui peuvent se produire à chaque instant, le temps étant soit géré par une horloge (clock-guided kernel) soit se déroulant selon un échéancier.
- L'approche par processus se caractérise par la mise en action parallèle de phénomènes affectant les individus à chaque instant (processus de pêche, allaitement, prise de décisions).
- L'approche activité s'appuie sur un raisonnement naturel : un procédé est décrit comme l'enchaînement d'activités et d'attentes qui s'adapte bien aux systèmes basés sur des règles

développées en intelligence artificielle. Pour chaque activité il faut que les conditions nécessaires au déclenchement d'une activité soient réunies.

1.4.2.2. Pas de temps, échelle spatiale et niveaux de détails

Le choix des échelles est directement lié à la problématique posée, aux données et aux connaissances disponibles. Les contraintes liées au système vont permettre de définir le niveau de détails et l'échelle spatio-temporelle (Coquillard and Hill, 1997). Plus généralement, la démarche de modélisation nécessite dans tous les cas un effort de formalisation des éléments nécessaires à la compréhension des dynamiques étudiées.

La phase de modélisation se déroule généralement en plusieurs étapes. On commence par construire un modèle global du système, puis on l'affine progressivement. Le problème qui se pose lors de la modélisation est de savoir jusqu'à quel niveau de détail il faut aller pour que le modèle soit représentatif de la réalité. Le problème est de savoir si le modèle est trop simplifié. Ce problème pourra être identifié pendant la confrontation des données expérimentales réelles avec les données simulées. Au contraire l'inclusion de variables ou composants superflus dans le système amènerait des biais, des erreurs, et amplifierait le temps de calcul.

En plus du problème du niveau de détail du modèle se pose les problèmes de sur- et sous-détermination des modèles. La surdétermination correspond à l'intrusion consciente ou non délibérée de composants culturels (conception du monde, aprioris, expérience) dans la conceptualisation des modèles (Coquillard, 2016; Gould, 2004). La sous-détermination est la capacité pour plusieurs modèles de reproduire et expliquer les mêmes données expérimentales (Atlan, 2011; Coquillard, 2016).

Dans les modèles de simulation, la gestion du temps est essentielle. Il y a deux types de mécanismes de gestion du temps : la simulation dirigée par une horloge et la simulation dirigée par les événements (Coquillard and Hill, 1997). Les simulations dirigées par une horloge sont réalisées sur une durée de temps définie et discrétisée en intervalles de tailles identiques, nommés pas de temps. A chaque pas de temps, un ou plusieurs événements se réalisent. Le choix du pas de temps est capital pour les modèles de simulation, il suppose une connaissance suffisante du système et dépend étroitement du niveau de détail. Les événements peuvent être réalisés les uns après les autres ou survenir simultanément et cela supposant alors de gérer des événements en parallèle.

1.4.3. Modèle individu-centré (IBM) et agent-centré (ABM)

Dans la modélisation individu-centrée, un système est modélisé comme une collection d'entités autonomes, les "individus". Un modèle individu-centré (appelé Individual-Based-Models, IBM en anglais) se caractérise par des individus qui sont modélisés explicitement en tant qu'entités uniques et discrètes, évoluant au moyen de règles définies par le modélisateur dans un environnement explicite défini (Grimm, 1999; Hogeweg and Hesper, 1990; Shin and Cury, 2001). Ces règles sont issues des observations et des expérimentations effectuées sur le système réel et permettent aux individus de produire une action. La répétition des simulations est utilisée pour explorer les dynamiques entre les individus et l'environnement. L'agrégation de tous les individus d'une espèce produit la dynamique de population de cette espèce.

Les modèles centrés sur les individus intéressent particulièrement les écologistes (Coquillard and Hill, 1997; Deussen *et al.*, 1998; Grimm, 1999; Hogeweg and Hesper, 1990; Houston *et al.*, 1988; Kreft *et al.*, 2001; Le Fur and Simon, 2009). Les biologistes, connaissent souvent avec beaucoup de détails les organismes, les populations, les environnements, les interactions, etc. Dans le cadre de la modélisation analytique, les biologistes sont en effet contraints d'agréger les connaissances. Avec les IBM, cela est moins nécessaire. Les réponses de l'individu à leur environnement local reposent sur des réactions physiologiques et comportementales.

Le concept de départ de l'intelligence artificielle est de résoudre une question posée en adoptant le comportement et le savoir-faire d'un ou de plusieurs experts. Les modèles agent-centrés sont des modèles définissant des sous-programmes constitués d'entités artificielles qui communiquent et interagissent dans un environnement. Les modèles multi-agents intègrent donc des éléments d'intelligence artificielle dans les entités appelées alors « agents » (Bonnefroy *et al.*, 2001; Briot and Demazeau, 2001; Ferber, 1995; Gilbert, 2008). Ces éléments d'intelligence artificielle permettent aux agents d'analyser l'état de leur environnement et de prendre des décisions en conséquence. Ils peuvent dans certain cas très sophistiqués apprendre de leur expérience et même établir de nouvelles règles de comportement. Il convient de noter que le plus souvent le modèle est composé d'une multitude d'agents qui interagissent avec l'environnement (modèles multi-agents).

Ces deux approches rendent plus aisées la prise en compte de la spatialisation que la démarche purement analytique. Un espace hétérogène peut être modélisé soit sous la forme d'une grille discrétisée régulière, ou sous la forme d'un espace continu, où sont réparties des ressources que chaque individu ou agent pourra explorer.

1.4.4. Modéliser les dynamiques de population

Il existe plusieurs modèles analytiques connus de dynamique de population (modèle de Malthus (1798), modèle logistique de Verhulst (1836), modèle proie-prédateur de Lotka (1925) et Volterra). Ces modèles analytiques supposent que le taux de reproduction est identique pour tous les individus et que tous les individus se reproduisent. L'âge et la fertilité des prédateurs étudiés dans le cadre de cette thèse, sont à prendre en compte dans la dynamique de population. De nombreux travaux ont montré que la taille mais aussi les performances démographiques des individus varient au cours de leur vie. Il est donc nécessaire de considérer l'âge dans la dynamique de population. Leslie (1945) est le premier qui propose un modèle de dynamique de population structurée en âge en modèle matriciel appelé modèle de Leslie. Le modèle permet de prendre en compte la fertilité f et la probabilité de survie s . Chaque colonne de la matrice représente une classe d'âge. La première ligne de la matrice représente la fertilité de chaque classe d'âge. A partir d'une population de départ détaillée en classes d'âges (n) on reconstitue la population au temps suivant.

$$\begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \vdots \\ n_{i-1} \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & \dots & f_{i-2} & f_{i-1} \\ s_0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{i-2} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \vdots \\ n_{i-1} \end{bmatrix}_t$$

Ce modèle suppose cependant que la ressource est illimitée, qu'il n'y pas de migrations, que la population est divisée en classes d'âges correspondant à des intervalles de temps de même durée (par exemple, l'année), que les fécondités nettes et les probabilités de survie de chaque classe sont supposées, pour cette modélisation, être les mêmes pour toutes les femelles (en moyenne) et indépendantes du temps.

L'analyse et le calcul matriciel donneront l'évolution de la population en fonction de l'âge. Le calcul des valeurs et vecteurs propres permet d'informer la modélisation sur certaines propriétés de la matrice.

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

2.1. Présentation du système de référence : L'otarie à fourrure

2.1.1. Taxonomie générale : les Pinnipèdes

Le Pinnipèdes (sous-ordre des Carnivores) est un taxon monophylétique qui compte actuellement 33 espèces réparties en trois familles : Otariidés, Phocidés et Odobenidés (Table 2.1. ; Berta and Churchill, 2012; Rice, 1998). Sur la base d'une évaluation des critères morphologiques et génétiques, des études ont montrés que cet ordre aurait évolué à partir d'un ancêtre commun (Arnason and Widegren, 1986; Berta and Churchill, 2012; King, 1964; Lento *et al.*, 1995; Rice, 1998; Wyss, 1987), il y a environ 22 million d'années. Cet ancêtre (Enaliactid) aurait divergé il y a environ 12 millions d'années vers les premières formes d'Otariidés (Mitchell and Tedford, 1973). Tous les Pinnipèdes possèdent quelques caractères morphologiques communs (Jefferson *et al.* 1993): toutes les espèces ont une fourrure, 2 paires de membres transformés en nageoires, de longues vibrisses, ainsi que des pavillons auriculaires réduits ou absents. Cependant, chaque famille possède quelques caractères morphologiques permettant de les différencier (Jefferson *et al.* 1993):

- Les Otariidés (ou otaries) se scindent en deux sous-familles : les Otariinés ou lion de mer, et les Arctocéphalinés ou otarie à fourrure. Les Otariidés se possèdent des nageoires antérieures natatoires très développées et des hanches fonctionnelles permettant des déplacements terrestres. Cette famille se caractérise par la présence de petites oreilles externes, un long museau, une fourrure composée de deux couches de poils constituant une couverture thermique étanche, des nageoires partiellement recouvertes de fourrure, quatre mamelles rétractables chez la femelle, et des testicules en situation scrotale chez le mâle.
- Les Phocidés (ou phoques) se caractérisent principalement par des nageoires antérieures peu développées impliquant un type de déplacement différent dans l'eau et sur terre. Il y a plusieurs différences notables avec les Otariidés telles que l'absence d'oreilles externes, un museau court, une fourrure composée d'une seule couche, des nageoires entièrement recouvertes de fourrure, deux mamelles en général chez la femelle, et des testicules internes chez le mâle.
- Les Odobénéidés (ou morse) se distinguent principalement par la présence de canines transformées en défense. Cette famille se compose d'une espèce unique. Les Odobénéidés présente des caractères morphologiques communs aux deux autres familles de Pinnipèdes. Les morses possèdent des nageoires antérieures de longueur intermédiaire, impliquant une locomotion terrestre apparentée à celle des Otariidés et une locomotion aquatique similaire à celle des Phocidés. On note l'absence d'oreilles externes, ainsi que l'existence d'une fourrure courte monocouche, quatre mamelles chez la femelle, et des testicules internes chez le mâle.

Les Pinnipèdes sont des espèces carnivores aquatiques. Ils passent la majorité de leur vie en mer en exploitant des habitats marins très divers, et sont dépendant d'une colonie à terre pour la reproduction (Oftedal, Boness, and Tedman 1987; Jefferson *et al.* 1993). Toutes les espèces appartenant à cet ordre sont polygynes et sexuellement dimorphiques, avec des mâles en moyenne 1.2 à 8 fois plus lourds que les femelles (Alexander *et al.*, 1979) et qui doivent supporter une forte compétition interindividuelle pour défendre des territoires afin de se reproduire. Chaque femelle met au monde un petit unique qu'elle devra ensuite élever seule, au moyen d'une production de lait

énergétiquement très riche (Bonner 1984 ; Oftedal, Boness, and Tedman 1987). Il existe des différences notables en termes de stratégies maternelles entre les trois familles de l'ordre des Pinnipèdes (Trillmich, 1996):

- Chez les phoques, les femelles viennent donner naissance à leur petit sur la colonie puis les allaitent de manière continue de 4 jours à 7 semaines suivant l'espèce (Stearns, 1992). Chez la majorité des espèces de phoques, la femelle cesse de s'alimenter pendant toute la période d'allaitement jusqu'au sevrage. Il est donc important pour la survie du jeune et des mères d'emmagasiner des réserves énergétiques importantes pour subvenir à leur propre maintenance ainsi qu'à la lactation de leur petit par l'intermédiaire d'un lait très riche énergétiquement (Oftedal *et al.*, 1987). Stearns (1992) qualifie les phoques comme utilisant une stratégie de reproduction sur capital (ou sur réserve).
- Chez les otaries, les femelles gestantes viennent mettre bas au sein de la colonie puis elles allaitent leur petit de manière discontinue sur une période de 4 mois à 3 ans suivant l'espèce (Stearns, 1992). Après avoir mis bas, les femelles allaitent leur petit pendant une courte période de quelques jours durant laquelle elles ne vont pas s'alimenter (appelée période périnatale). Puis elles vont effectuer des voyages en mer afin de reconstituer leurs réserves énergétiques pour subvenir à leur propre besoin incluant les déplacements en mer, la recherche de nourriture, le voyage d'aller et de retour à la colonie et enfin la lactation du petit. Elles rentreront donc à la colonie pour une courte durée pour allaiter leur petit par l'intermédiaire d'un lait riche (cependant moins riche que celui produit par les femelles chez les Phocidés Oftedal, Boness, and Tedman 1987). Stearns (1992) qualifie les otaries comme utilisant une stratégie de reproduction reposant sur un approvisionnement continu en ressource alimentaire pendant la lactation (i.e. sur revenu) à partir d'une place centrale.
- Chez les morses, les femelles gestantes mettent bas à la colonie et vont allaiter leur petit pendant une longue période de 2 à 3 ans. Leur petit peut cependant s'alimenter seul à partir de 6 mois. Les femelles vont rester avec leur petit pendant une courte période périnatale sans s'alimenter, puis elles vont partir en mer avec leur petit qu'elles pourront allaiter en mer. Stearns (1992) qualifie les morses comme utilisant une stratégie aquatique.

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

Tableau 2.1. : Espèces composantes l'ordre des Pinnipèdes (Berta and Churchill, 2012; King, 1964).

<u>Nom Latin</u>	<u>Nom français</u>
Famille des Otariidés	
<i>Arctocephalus australis</i>	Otarie à fourrure d'Amérique du Sud
<i>Arctocephalus forsteri</i>	Otarie à fourrure de Nouvelle Zélande
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	Otarie à fourrure des Galápagos
<i>Arctocephalus gazella</i>	Otarie à fourrure antarctique (ou de Kerguelen)
<i>Arctocephalus philippi</i>	Otarie à fourrure de Juan Fernandez
<i>Arctocephalus pusillus doriferus</i>	Otarie à fourrure d'Australie
<i>Arctocephalus pusillus pusillus</i>	Otarie à fourrure d'Afrique du Sud (ou du Cap)
<i>Arctocephalus townsendi</i>	Otarie à fourrure de Guadeloupe
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	Otarie à fourrure subantarctique (ou d'Amsterdam)
<i>Callorhinus ursinus</i>	Otarie à fourrure d'Alaska (ou des Pribilofs)
<i>Eumetopias jubatus</i>	Lion de mer de Steller
<i>Neophoca cinerea</i>	Lion de mer d'Australie
<i>Otaria flavescens</i>	Lion de mer d'Amérique du Sud
<i>Phocarctos hookeri</i>	Lion de mer de Nouvelle Zélande
<i>Zalophus californianus</i>	Lion de mer de Californie
Famille des Phocidés	
<i>Cystophora cristata</i>	Phoque à crête
<i>Erignathus barbatus</i>	Phoque barbu
<i>Halichoerus grypus</i>	Phoque gris
<i>Hydrurga leptonyx</i>	Léopard de mer
<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phoque crabier
<i>Leptonychotes weddellii</i>	Phoque de Weddell
<i>Mirounga angustirostris</i>	Eléphant de mer boréal
<i>Mirounga leonina</i>	Eléphant de mer austral
<i>Monachus monachus</i>	Phoque moine de Méditerranée
<i>Monachus schauinslandi</i>	Phoque moine de Hawaï
<i>Monachus tropicalis</i>	Phoque moine des Caraïbes
<i>Ommatophoca rossii</i>	Phoque de Ross
<i>Phoca caspica</i>	Phoque de la mer Caspienne
<i>Phoca fasciata</i> ou <i>Histiophoca fasciata</i>	Phoque à rubans (ou rubané ou annelé)
<i>Phoca groenlandica</i> ou <i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phoque du Groenland
<i>Phoca hispida</i>	Phoque annelé (ou marbré)
<i>Phoca largha</i>	Veau marin du Pacifique
<i>Phoca sibirica</i>	Phoque du lac Baïkal
<i>Phoca vitulina</i>	Phoque veau marin
Famille des Obobénidés	
<i>Odobenus rosmarus</i>	Morse

2.1.2. Distribution

La population globale des otaries à fourrure Antarctique (*Arctocephalus gazella*) est estimée à plus de 2 millions individus (Figure 2.1). La majorité des individus vivent en dans les îles de la Géorgie du Sud. Les autres sont réparties dans l'hémisphère sud entre les îles Kerguelen, l'archipel de Crozet, l'île Macquarie, les îles du Prince-Edouard, l'île Heard, l'île Bouvet, les îles Sandwich du Sud, les îles Orcades du Sud. Les otaries à fourrure ont été énormément chassées pour leur fourrure et ont failli disparaître au XIX^{ème} siècle. Elles ont été considérées comme quasiment éteintes au début du XX^{ème} siècle. Quelques populations ont subsisté en Géorgie du Sud. L'espèce a été ensuite protégée (IUCN Red List and the Convention on International Trade of Endangered Species) et les populations se sont reconstituées et ont recolonisé de nombreuses îles. Huit autres espèces d'otaries à fourrure sont répertoriées et leur distribution est indiquée dans la figure (2.1.)

Dans ce travail, on ne s'intéresse qu'aux otaries à fourrure, *Arctocephalus gazella* se reproduisant aux îles Kerguelen. Les Îles Kerguelen font partie des Terre australes et antarctiques françaises (TAAF), situées au sud de l'Océan Indien. L'archipel se compose de plus de 300 îles et presque d'une superficie totale de plus de 7000 km² (Figure 2.2).

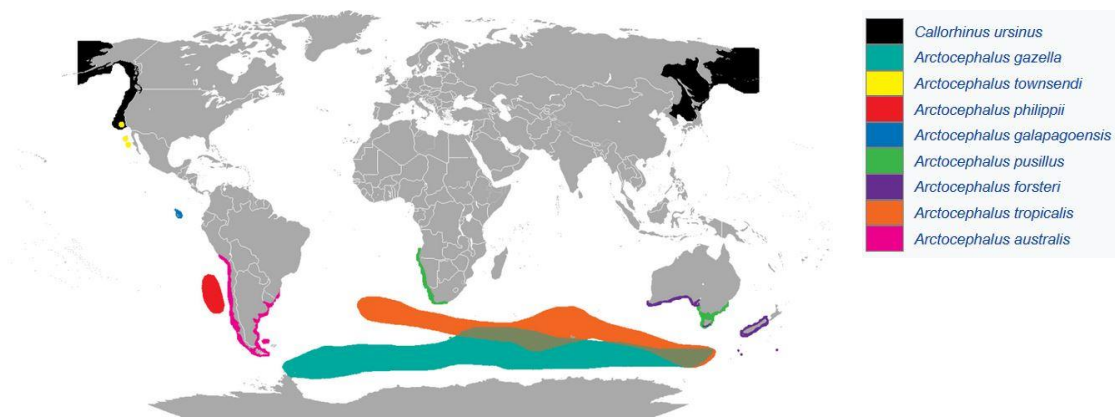


Figure 2.1. : Schéma de répartition des Otariidés. Source : <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Arctocephalinae.png>

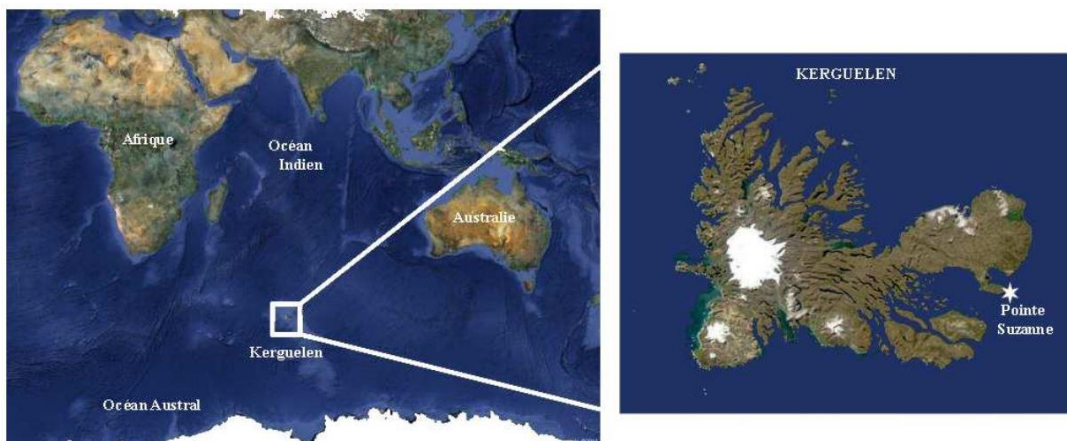


Figure 2.2 : Localisation et carte de l'Archipel des Kerguelen (49°S 69°E)

2.1.3. Cycle de reproduction

La saison de reproduction a lieu durant l'été austral de décembre à avril. Les mâles arrivent sur l'île fin novembre début décembre pour défendre un territoire et se constituer un harem de 4 à 5 femelles en moyenne. Les femelles arrivent un peu plus tard, et donnent alors naissance à un unique petit. Les femelles restent continuellement auprès de leur petit pendant la première semaine (i.e. période périnatale) suivant la mise bas avant de retourner en mer s'alimenter. Quelques jours seulement après la mise-bas les accouplements ont lieu. L'élevage du jeune s'effectue exclusivement par la femelle et la période de lactation dure 4 mois (Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Gentry and Kooyman, 1986). Pendant cette période, les femelles alternent périodes en mer (environ 7 jours) et périodes d'allaitement du jeune à terre (environ 2 jours) (Bonadonna *et al.*, 2000; Boyd, 1996, 1999; Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 2000; Lea and Dubroca, 2003; Lea *et al.*, 2002a, 2002b; Luque *et al.*, 2007a; McCafferty *et al.*, 1998). Le sevrage du jeune a lieu en avril puis les individus repartent en mer jusqu'à la prochaine saison de reproduction.

Il existe un dimorphisme sexuel très prononcé chez cette espèce. Les mâles mesurent environ 2 m avec un poids de 60 à 120 kg et les femelles mesurent environ 1.15 m avec un poids entre 30 et 50 kg (Arnould *et al.*, 1996a; Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Lea *et al.*, 2002b). A la naissance les petits pèsent environ 5kg (Boyd and McCann, 1989).

2.1.4. Régime alimentaire et succès de reproduction

Les otaries à fourrure consomment une gamme de proies très étendue (Cherel *et al.*, 1997; Daneri and Coria, 1993; Daneri *et al.*, 2005; Jeanniard-du-Dot *et al.*, 2017; Klages and Bester, 1998) qui varie fortement en fonction de leur localité de reproduction. Le régime des otaries à fourrure est principalement composé de krill pour les colonies établies en Géorgie du Sud (North, 1996) et à Shetland du Sud (Osman *et al.*, 2004). Sur les colonies présentes sur l'Archipel de Crozet, l'île Laurie, l'île Marion, l'île Heard et l'île Macquarie le régime alimentaire des otaries à fourrure est principalement composé de poisson mésopélagique dominés par la présence des Myctophidés (Cherel *et al.*, 1997; Daneri and Coria, 1993; Klages and Bester, 1998). Les populations des îles Orcades du Sud consomment à la fois du krill et des myctophidés (Daneri *et al.*, 2005). Des céphalopodes (petits calmars), des crustacés font également parti du régime alimentaire des otaries à fourrure en quantité faible (Cherel *et al.*, 1997; Jeanniard-du-Dot *et al.*, 2017). Sur l'Archipel des Kerguelen, le régime alimentaire des colonies établies se compose à 75.5% de myctophidés (Jeanniard-du-Dot *et al.*, 2017). Les espèces de myctophidés les plus chassées sont *Gymnoscopelus nicholsi* (52%), et *G. piabilis* (12%). *Champocephalus gunnari*, poisson antarctique de la famille des Channichthyidae correspond à 23% des proies consommées par les otaries de Kerguelen. D'autres espèces de la famille des Myctophidés représentent entre 1 et 10% des espèces chassées par les otaries à fourrure. Il s'agit de *Electrona subasperba*, *G. fraseri*, *Protomyctophum choriodon* et *Melectrona ventralis* (Cherel *et al.*, 1997).

Les Myctophidés sont des poissons mésopélagiques mesurant en moyenne moins de 15 cm pour un poids inférieur à 30 g (Figure 2.3 ; Cherel *et al.*, 1997; Lea *et al.*, 2002c). Ils sont surnommés « poissons-lanternes » parce qu'ils sont munis de photophores leur permettant d'avoir des capacités de bioluminescences. Ils suivent un rythme nyctéméral en effectuant des migrations verticales la nuit

vers les eaux de surface pour se nourrir de zooplancton. La journée ils se situent en zones de grandes profondeurs dans la couche bathypélagique jusqu'à 1500 m de profondeur. Ces proies ne sont donc généralement accessibles que de nuit aux otaries car vivant à trop grandes profondeurs le jour. Par ailleurs la distribution verticale de ces proies est aussi fortement influencée par la température des masses d'eau : leur profondeur augmentant avec la température.

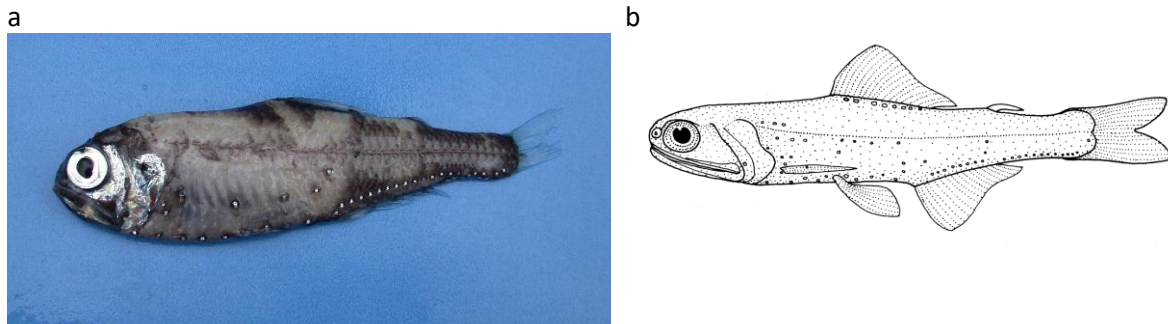


Figure 2.3. : (a) Photographie de *Electrona antarctica* (taille moyenne 56.1 ± 2.7 cm, masse moyenne 49.6 g (Cherel et al., 1997) Auteur : Valerie Loeb. (b) Schéma de *Gymnoscopelus piabilis* d'après Ayling and Cox, 1982 (taille moyenne 103 ± 3.4 cm, masse moyenne 753.7g).

L'otarie à fourrure Antarctique n'est actuellement plus une espèce menacée. Cependant de nombreuses études ont montré que *A. gazella* est une espèce sensible aux fluctuations environnementales (Boyd, 1999; Boyd et al., 1994, 1997; Costa et al., 1989; Forcada and Hoffman, 2014; Forcada et al., 2005; Lea et al., 2006; McCafferty et al., 1998; Reid and Forcada, 2005; Staniland et al., 2007). Le succès de reproduction est lié aux capacités des femelles à acquérir de la ressource et principalement les myctophidès pour les colonies des Îles Kerguelen. Les résultats montrent que cette espèce est affectée par les changements dans la distribution et l'abondance des ressources et donc sera probablement affectée par les changements climatiques. De plus, c'est l'une des espèces de prédateurs marins les plus étudiées dans l'Océan austral avec les éléphants de mer et les manchots (Arnould et al., 1996a; Bonadonna et al., 2000, 2001, Boyd, 1993, 1999; Boyd and McCann, 1989; Casaux et al., 2003; Cherel et al., 1997; Daneri and Coria, 1993; Daneri et al., 2005; Guinet et al., 1994, 2000, 2001; Jeanniard-du-Dot et al., 2017; Kerley, 1985; Lea and Dubroca, 2003; Lea et al., 2002b; Luque et al., 2007b, 2007a; McCafferty et al., 1998; North, 1996; Osman et al., 2004; Reid and Forcada, 2005; Schwarz et al., 2013; Staniland et al., 2004, 2007). En particulier de 1998 à 2000, une série d'études sur l'écologie de l'otarie à fourrure *A. gazella* a été menée sur l'île de Kerguelen pour mesurer les paramètres démographiques de la colonie de Cap Noir et des suivis satellitaires des individus ont été effectués (Guinet et al., 2001).

2.2. Choix de modélisation

Le simulateur MarCPFS (Marine Central Place Foragers Simulator) a été construit à partir de données expérimentales, des données issues de la littérature et du discours des experts. Il est implémenté en langage C. MarCPFS est un modèle individu-centré mixte (déterministe-stochastique) à évènement discret. En réalité c'est un modèle d'agents à un seul agent où chaque otarie est capable d'interagir avec son environnement et d'en mémoriser les meilleures zones de ressources visitées.

Les données disponibles sur l'otarie à fourrure nous laissent le choix quant à l'échelle de temps : échelle de la saison de reproduction (mois), échelle du voyage en mer (jours), échelle du comportement en mer (heure et/ou minute). En raison de la prise en compte des contraintes énergétiques sur la totalité de la période de reproduction, il était plus raisonnable de considérer comme pas de temps l'heure pendant laquelle la femelle peut changer d'activité.

Le simulateur est également dirigé par un échancier constitué de 3 périodes : la période de prospection de la femelle, la naissance du jeune et la période d'élevage. Dans chacune de ces périodes sont appelés des processus qui traduisent les décisions que la femelle doit prendre à chaque pas de temps.

2.3. Structure du simulateur MarCPFS

MarCPFS a été développé en C ANSI (ISO 1999) grâce à l'EDI open source Code::Blocks et compilé avec le compilateur GNU GCC, en environnement Linux (distribution Ubuntu), sur stations de travail équipées de processeur Intel I7.

Le corps du simulateur fait aussi appel à des fichiers du logiciel libre R (The R Project for Statistical Computing) pour la création des cartes virtuelles de répartition de la ressource. Les analyses des résultats (graphiques et calculs statistiques) ont aussi largement fait appel à ce logiciel (voir les articles 1 et 2, section 2.5.3 et 2.6.3). L'ensemble du code effectuant les simulations (y compris les routines de création de l'environnement) représente 4056 lignes de code. Le code fait l'objet d'une documentation via l'outil de documentation Doxygen. Le code source est accessible sur simple requête auprès des auteurs ainsi qu'il est indiqué en fin de l'article 1 paru dans la revue PlosOne.

Le simulateur est structuré en 11 fichiers (voir annexes I et II) :

- simul.h comprend la déclaration des variables globales et fonctions de chaque fichier source .c
- statistical_functions.c composé de 4 fonctions renvoyant des valeurs de distribution statistiques
- map.c composé de 8 fonctions d'initialisation, affichage, et calculs sur la matrice d'environnement
- moving_pattern.c comprenant 7 fonctions calculant distances, caps de navigation, ...
- parameters.c composé de 5 fonctions d'initialisations, de localisation de la mère, des différentes prises de décisions....
- memory.c composé de 3 fonctions gérant la mémoire de la mère (île, lieu de pêche, caps en période de prospection)

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

- energy_calculation.c comprenant de 7 fonctions calculant les paramètres énergétiques des femelles et des jeunes
- File_reading_writing.c composé de 7 fonctions de lecture et écritures de fichiers
- creation_trajets_mem.c comprend 2 fonctions de gestion des trajets heure par heure avec effet de mémoire
- creation_trajet.c comprend 2 fonctions de gestion des trajets heure par heure sans effet de mémoire
- trajet_all_time.c ne contient qu'une seule fonction : void entire_simulation(char *argv[], FurS *) constituant le noyau de synchronisation du simulateur

La principale structure de données est celle de l'otarie (FurS) qui elle-même inclut 4 autres structures (FS_cap, FS_energy, FS_trip, FS_distance) qui sont donc la propriété de la structure FurS. Cette encapsulation permet ainsi la protection des données et facilite à mise à jour du code interne aux structures. FurS contient aussi 22 attributs de l'animal (coordonnées en latitude et longitude, cellule de la grille, décisions, localisation des points mémorisés, poids, longueur, etc.). Les attributs et données encapsulées dans les structures sont manipulés au moyen de pointeurs déclarés ainsi :

```
FurS * pp ;
```

Et accédées par exemple ainsi : pp->fcap.cap

Le noyau de synchronisation (fichier : trajet_all_time.c) est appelé depuis le fichier main.c. La figure 2.4 résume la liste des interactions et appels entre les fichiers pour réaliser une simulation.

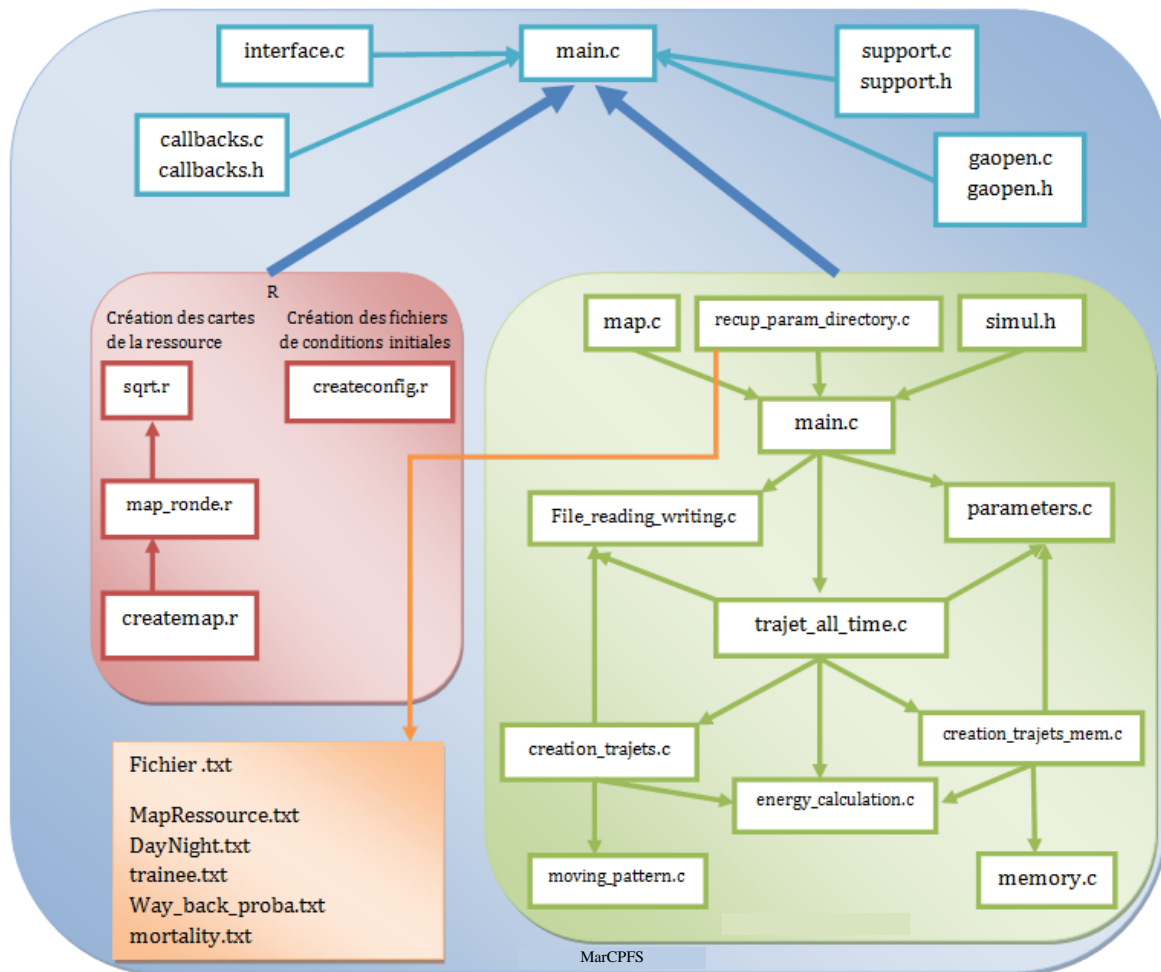


Figure 2.4 : Représentation schématique de la structure de MarCPFS. En vert, le simulateur. En rouge les scripts en langage R de création des cartes et des conditions initiales. En orange les fichiers texte d'initialisation (ressources, paramètres de la force de trainée, probabilités de la prise de décision de retour à l'île, probabilités de mortalités en fonction du poids des animaux, heures de jour et de nuit (16/8)). En bleu, une interface utilisateur (GTK) facilitant la mise en œuvre, lançant les simulations et réalisant certains affichages (abandonnée depuis 2015).

En raison du caractère mixte (déterministe-stochastique) du simulateur, il est nécessaire de procéder à des répliques. Ainsi pour chaque combinaison de paramètres environnementaux, il est procédé à la création de 10 cartes ayant les mêmes propriétés mais pas les mêmes répartitions des ressources. De plus, il est procédé à la simulation de 50 otaries élevant leur jeune sur chacune des 10 cartes d'environnement. Au total c'est donc 10 x 50 otaries qui sont simulées successivement pour chaque combinaison environnementale (Agrégation de la ressource, Abondance moyenne de la ressource et Distance colonie-ressource) sur une période de 2880 pas de temps (4 mois d'élevage) auquel il s'ajoute 17 jours de prospection prénatale (408 pas de temps). La durée de simulation est évidemment dépendante des performances des animaux (ceux qui meurent raccourcissent le temps d'exécution !). Quoi qu'il en soit on peut estimer la durée minimale d'exécution à 40 s (Intel I7, 3.5 GHz).

De plus amples détails sur les choix algorithmiques et les sous-modèles (prises de décision et comportements, calculs énergétiques, sont détaillés dans l'article 1 (section 2.5).

2.4. Résumé des premiers résultats

Les premiers résultats (détails du modèle et valeurs des paramètres dans l'article paru dans PloSOne, page 56 et suivantes) ont révélé que le simulateur est sensible aux paramètres environnementaux (agrégation, abondance et distance à la ressource) mais également à la longueur de la femelle. On a constaté que dans les conditions correspondant à la situation actuelle, le succès d'élevage diminue avec la distance à la ressource (Figure 2.4.1a). Les résultats ont mis en évidence que le temps passé en mer augmente avec la distance, le nombre de voyage diminue (détails 2.4.3) ; ce sont des tendances qui ont été observé dans la nature (Boyd, 1999; Boyd *et al.*, 1995 ; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 1994; Lea *et al.*, 2006; McCafferty *et al.*, 1998). On peut donc supposer que les couts énergétiques augmentent.

Il est difficile de mesurer dans le détail des voyages en mer les changements énergétiques qui induisent ce type de résultats. Le simulateur enregistre l'énergie de la femelle et du jeune à chaque pas de temps. Nous nous sommes donc intéressés à l'évolution de l'énergie de la femelle afin de comprendre en détails les fluctuations énergétiques qui pourraient expliquer les résultats principaux (Figure 2.4.1b). Chez la femelle, on peut nettement voir les phases de pertes énergétiques (déplacement en mer, prospection, allaitement) et les phases de gains énergétiques (pêche). Dans cette simulation, considérant la totalité de la période d'élevage, la somme de l'énergie dépensée est de 2130 MJ et la somme de l'énergie acquise est de 2110 MJ.

Plus la distance augmente plus la femelle doit aller loin pour trouver des zones d'alimentation. Moins l'agrégation des proies est élevée, moins la femelle a besoin d'aller loin même si les zones de meilleur intérêt se trouve loin. En effet, dans les taux d'agrégation faible, la ressource est presque répartie uniformément sur la carte (Figure 2.4.2). Pour une distance donnée le cout énergétique augmente fortement avec la taille des femelles (Figure 2.4.3a). Le succès d'élevage augmente brutalement jusqu'à une certaine taille puis se stabilise (Figure 2.4.3b). Autrement dit à partir d'une certaine taille spécifique à chaque distance, le succès d'élevage est le même mais les couts énergétiques augmentent. Nous en sommes donc arrivés à poser l'hypothèse qu'il existe probablement une taille optimale des femelles corrélée à la distance colonie-ressource. L'étude détaillée des couts énergétiques, des succès reproducteurs et des stratégies d'acquisition de la ressource a fait l'objet de deux articles que nous présentons ci-après.

L'intégralité des résultats sont disponibles et téléchargeables dans la base de données accessible à l'adresse suivante : http://www2.sophia.inra.fr/MarCPFS_Database/index.php

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

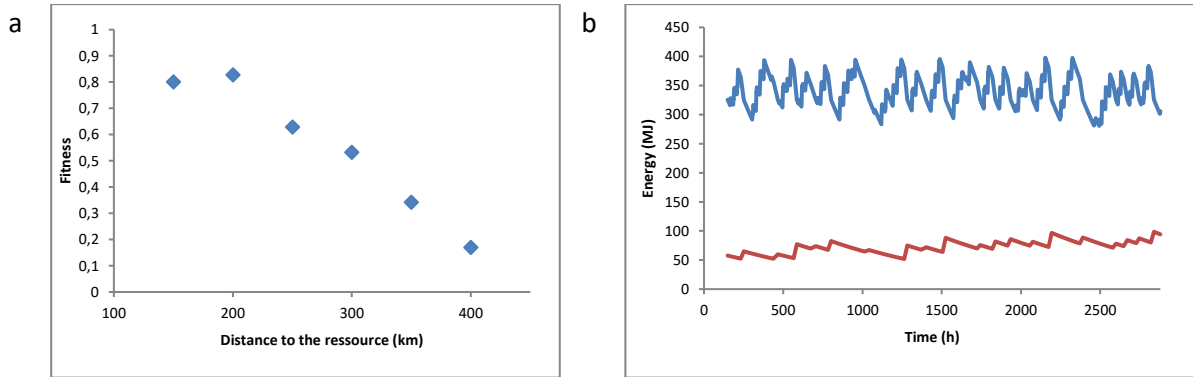


Figure 2.4.1: (a) Le succès de reproduction en fonction de la distance à parcourir. (b) Evolution de l'énergie (MJ) de la femelle (bleu) et du jeune (rouge) au cours du temps pour une simulation. Paramètres choisis : $Aggreg = 3$, $Abund = intermediate$, $Dist = 150$ km , $Length = 115$ cm et $Mem1$.

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

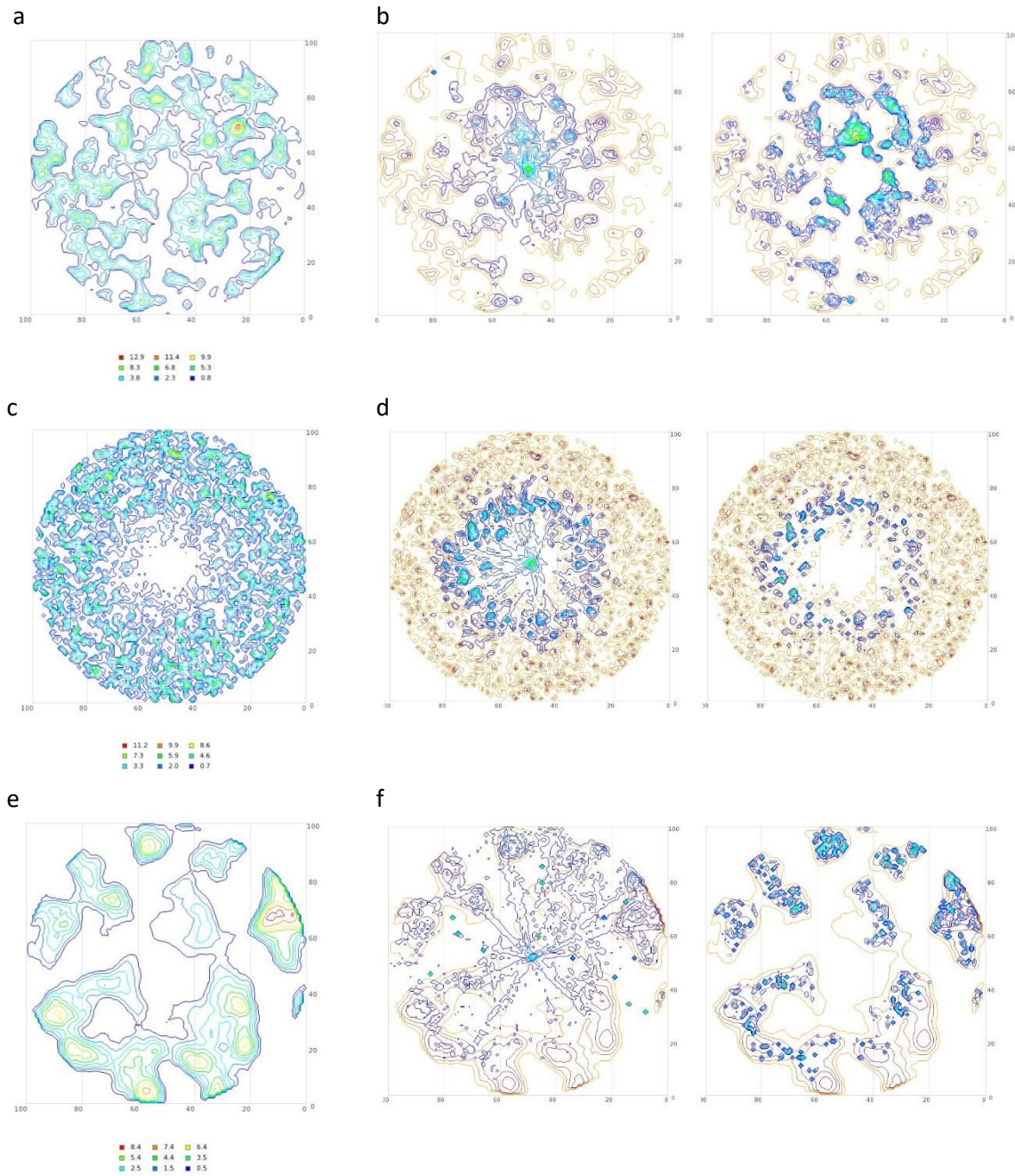


Figure 2.4.2: (a) Carte d'environnement en conditions environnementales favorables Aggreg=3, Abund=intermédiaire, Dist=150 km. (b) Superposition des cartes d'environnement avec les zones visitées par 50 otaries (à gauche) et avec les zones pêchées de 50 otaries (à droite). (c) Carte d'environnement en condition défavorable Aggreg=1, Abund=intermédiaire, Dist=400 km. (d) Superposition des cartes d'environnement avec les zones visitées par 50 otaries (à gauche) et avec les zones pêchées de 50 otaries (à droite). (e) Carte d'environnement en condition défavorable Aggreg=8, Abund=intermédiaire, Dist=400 km. (f) Superposition des cartes d'environnement avec les zones visitées par 50 otaries (à gauche) et avec les zones pêchées de 50 otaries (à droite).

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

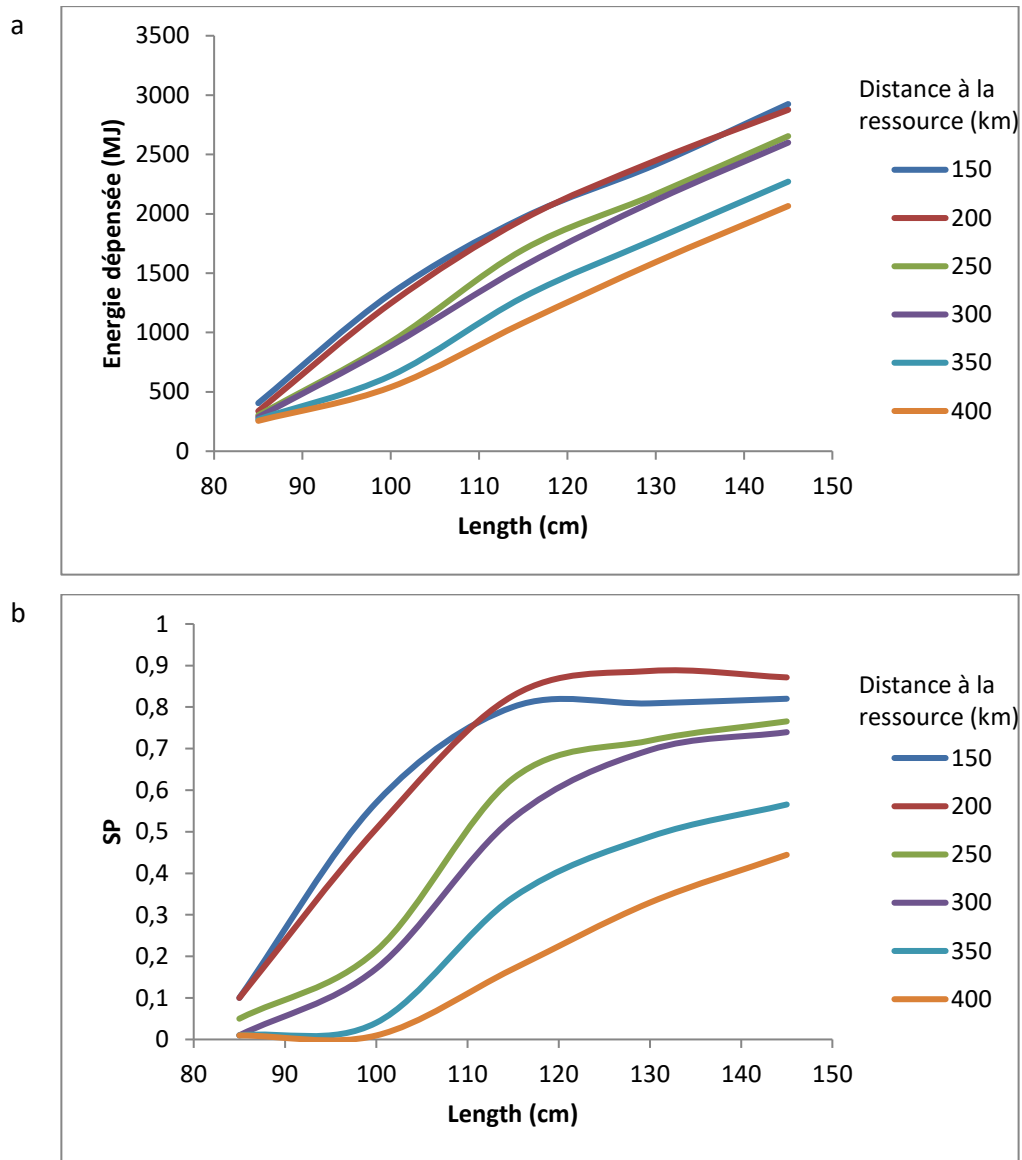


Figure 2.4.3 : (a) L'énergie dépensée par la mère en fonction de sa taille. (b) Le succès du couple femelle-petit en fonction de la longueur de la femelle. Chaque couleur représente une distance à la ressource.

2.5. Article 1 - Breeding success of a marine central place forager in the context of climate change : A modeling approach



RESEARCH ARTICLE

Breeding success of a marine central place forager in the context of climate change: A modeling approach

Lauriane Massardier-Galatà^{1,2*}, Jennifer Morinay³, Frédéric Bailleul³, Eric Wajnberg², Christophe Guinet³, Patrick Coquillard^{1,2}

¹ Université Côte d'Azur, Nice, France, ² Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, ISA, Valbonne-Sophia Antipolis, France, ³ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, Villiers en Bois, France

Résumé

En conséquence du réchauffement climatique, un déplacement vers le sud des principaux systèmes fontaux thermiques servant de sites de recherche de nourriture pour de nombreuses espèces de prédateurs supérieurs, est susceptible de se produire dans les zones subantarctiques. Les « central place foragers », tels que les oiseaux de mer et les pinnipèdes, sont donc susceptibles de faire face à une augmentation de la distance entre les lieux d'alimentation et leurs colonies d'élevage. La compréhension de la façon dont les « central place foragers » doivent modifier leur comportement de recherche alimentaire en réponse aux changements dans l'accessibilité des proies semble cruciale. Un modèle de simulation individu-centré spatialement explicite (« Marine Central Place Forger Simulator ») (MarCPFS), incluant des composantes bioénergétiques, a été élaboré pour évaluer les effets des changements possibles dans l'accessibilité des ressources de proies sur les performances individuelles et la réussite de l'élevage. L'étude a été calibrée sur un exemple particulier : l'otarie à fourrure Antarctique (*Arctocephalus gazella*), qui alterne entre les zones océaniques dans lesquelles les femelles se nourrissent et la colonie terrestre dans laquelle elles allaitent leurs jeunes pendant une période d'élevage de 120 jours. Notre modèle montre l'importance de la distance parcourue pour trouver les proies et l'agrégation de celles-ci qui semblent être des facteurs clés auxquels les animaux sont très sensibles. Les capacités de mémorisation et d'apprentissage semblent également être des traits de réussite essentiels. Les femelles ont présenté le plus de réussite dans les niveaux intermédiaires d'agrégation des proies et à courte distance, présentant en outre des tailles optimales. L'augmentation de la distance des ressources due au réchauffement climatique devrait entraver la croissance et la survie des petits, tandis que la longueur du corps de la femelle devrait augmenter.

2.5.1. Introduction

Climate change scenarios supported by direct *in situ* observations have predicted an average sea surface temperature (SST) rise of 1–6°C by 2100 (Boyd and Doney 2002; Drinkwater *et al.* 2010), which could modify the distribution and habitat of many marine species (Boyd and Doney 2002; Drinkwater *et al.* 2010; Hoegh-Guldberg and Bruno 2010; Bopp *et al.* 2013). Change in ocean heat content, mixed-layer depth, stratification and acidification have been noticed with direct consequences on ocean productivity (Sverdrup, 1953; Taboada and Anadón, 2012). Polar oceans in both hemispheres are warming at a faster rate than elsewhere on earth (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010) with direct effect on ocean circulation and location of frontal systems (Bost *et al.*, 2015; Margalef, 1977; Trujillo and Thurman, 2008).

Large efforts are dedicated to quantify physical oceanographic changes. However, it is critical to assess the consequences of such changes on marine ecosystems and populations dynamic. In that context, it is crucial to understand and predict how changes in prey distribution and abundance, in response to environmental changes could impact the energy balance of marine top predators. To better understand population changes, it is of utmost importance to explore both the primary causes and underlying behavioral mechanisms impacting on individual fitness. Not to say how fitness is highly dependent on the ability of animals to feed in their environment.

A key issue is whether and how quickly predators can compensate for effects of environmental changes through short-term acclimatization or long-term evolutionary adaptation across generations and how phenotypic traits should vary to maximize individual fitness. Phenotypic traits are usually selected under the pressure of multiple environmental constraints (Ciannelli *et al.*, 2015). This multiplicity can make it difficult to predict evolutionary trajectories under different prey distribution/abundance scenarios.

Such understanding might be critical to identify species at risk and for ecosystem managements. Pinnipeds and seabirds, which are central place foragers (*i.e.*, they commute between their breeding (central) colony on land and foraging at sea), are constrained by particular distribution ranges of prey. Therefore, during breeding when they are restricted to a central place foraging strategy, pinnipeds such as otariids and non-flying seabirds should be more impacted by changes in prey distribution (Bost *et al.*, 2015; Cairns *et al.*, 2008; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 1994, 2001; Lea *et al.*, 2006; McCafferty *et al.*, 1998). Consequently, it is necessary to consider possible alterations in the structure of the prey fields in these environments. For instance, within the Southern Oceans, climatic scenarios predict a southward shift of the highly productive Polar Front (Turner *et al.*, 2014), which separates Subantarctic waters from cold waters of Antarctica, with direct consequences on the foraging and breeding performances of king penguins *Aptenodytes patagonicus* (Bost *et al.*, 2015) and other marine top predators (Biuw *et al.*, 2007; Bost *et al.*, 2009). How central place foragers should modify their provisioning/foraging behavior to accommodate changes in prey accessibility in relation to their colony? According to the optimal foraging theory (OFT), foraging strategies are selected on the basis of maximization of the net energy intake rate (Krebs *et al.*, 1977) with an increase in load size with foraging trip duration for central place foragers (Orians and Pearson, 1979).

Using computer simulations, we attempted to evaluate the potential changes in the breeding success of a central place forager in relation to foraging conditions that could be affected by climate changes (possible change in abundance or/and aggregation or/and accessibility of prey) and the

intrinsic features of the parent (body length, foraging strategies and memorization abilities). To investigate separate and combined influence of these factors on breeding success, this study was calibrated on a particular central place forager model: the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella* Peters, 1875) from the Kerguelen Islands which might be particularly vulnerable to a shift in the spatial distribution of their foraging ground (Bost *et al.*, 2009; Costa *et al.*, 1989; McCafferty *et al.*, 1998). Indeed, this species alternates, over its whole lactation period, between oceanic areas in which individuals feed for up to ten days, and short stays (one to three days) at the land-based colony to suckle their young (Arnould *et al.*, 1996b; Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 2000; Lea and Dubroca, 2003; Lea *et al.*, 2002a, 2002b; McCafferty *et al.*, 1998). Antarctic fur seals forage mainly on small mesopelagic fishes and can forage all around their central breeding place (Boyd and McCann 1989; Arnould, Boyd, and Speakman 1996; Cherel, Guinet, and Tremblay 1997; Guinet, Lea, and Goldsworthy 2000; Lea, Hindell, *et al.* 2002; Lea, Cherel, *et al.* 2002; Lea and Dubroca 2003). A large body of data is available for both females and pups. Females are solely responsible for rearing their pup (one per year) (Boyd and McCann, 1989). Depending on the environmental conditions, female body length may affect pup's growth, pup mass gain and survival rate (Bonadonna *et al.*, 2001; Guinet *et al.*, 1994; Lea and Dubroca, 2003; Lea *et al.*, 2002b).

We thus developed a spatially explicit bio-energetic simulator, using the individual-based modeling (IBM) technique (Coquillard and Hill 1997; Grünbaum 1998; Grimm 1999), nommée MarCPFS pour « Marine Central Place Forager Simulator ». named MarCPFS for Marine Central Place Forager Simulator. This work mainly aimed at (i) verifying that outcomes were in accordance, at least qualitatively, with the optimal foraging theory predictions, (ii) understanding why and to what extent the possible environmental variations due to climate change could affect central place foragers' survival and breeding success, (iii) testing the existence of optimal values for female body length related to the environmental parameters of our simulations (especially the distance to the resource).

2.5.2. Materials et Methodes

2.5.2.1. Study model

Female Antarctic fur seals forage in a complex marine environment, around the Kerguelen Islands (49°00'S, 70°00'E) (Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 2000; Lea and Dubroca, 2003; Lea *et al.*, 2002a, 2002b, 2006; McCafferty *et al.*, 1998), in the vicinity of highly productive frontal systems: the Antarctic Polar Frontal Zone, which is delimited southward by the Polar Front and northward by the Subtropical Front (Abbott *et al.*, 2000; Belkin and Gordon, 1996; Lea and Dubroca, 2003). Female fur seals feed almost exclusively at night at depth ranging from 20 to 60 m (Lea and Dubroca, 2003), when their prey resource (lantern fishes, *Myctophidae*) migrates towards the surface (Cherel *et al.*, 1997; Lea *et al.*, 2002a).

Antarctic fur seals have one pup per year, which they rear from early December to late March (Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Gentry and Kooyman, 1986). This period, referred to as the "rearing period". We can roughly distinguish several phases: (i) the prospective prenatal period (15 days), during which females move around the island, explore the environment and memorize the richest resources locations, (ii) the perinatal period (5 to 7 days): after giving birth, females remain ashore to feed their pup (Arnould *et al.*, 1996a; Costa *et al.*, 1989; Gentry and Kooyman, 1986; Guinet *et al.*, 2000) and (iii) the pup-rearing period (lactation period) covering the rest of the simulation (120 days) during which females alternate periods of two to nine days (about 5 days on average) at sea to

fish and one to three days ashore to suckle the pup (Arnould *et al.*, 1996b; Bonadonna *et al.*, 2000, 2001; Boyd, 1999; Boyd and McCann, 1989; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 2000; Lea and Dubroca, 2003; Lea *et al.*, 2002a, 2002b; Luque *et al.*, 2007a; McCafferty *et al.*, 1998).

2.5.2.2. Creation of environmental maps (Annexe I)

The first step consisted in creating artificial maps of resources in which females will move. The map, static over time, representing the environment is a 100×100 matrix. Each cell corresponds to a 10×10 km area and the island is set at the center of the map. According to Guinet *et al.* (2001), females were found to forage up to 547 km away from the island, with a mean distance of 160 km. We therefore distributed the food resources around the islands within a 500 km radius circle. Female fur seals start foraging extensively beyond the Kerguelen plateau edge (Cherel, Guinet, and Tremblay 1997; Guinet *et al.* 2001; Lea and Dubroca 2003). Moreover, recent works have showed that there are few fishing attempts over the Kerguelen plateau compared to the pelagic zone, suggesting that the plateau is an unsuitable foraging area ((Bonadonna *et al.*, 2000); données personnelles de M. Viviant). The first step of the map creation involved computing the Euclidean distance of each cell to the island. Then, all cells more than 500 km away or within the 50 km wide Kerguelen plateau were set to zero abundance. The distance to resources (Dist) represents the inner limit of the highest possible abundance so that there is a gradient of probability (from 0.0 to 1.0) from the edge of the plateau to this limit (S1 Fig).

We defined nine possible distances to resources (every 50 km between 100 and 500 km). Maps of prey were randomly drawn using the Gaussian field method (GaussRF function of the R software (R DevelopmentCore Team 2008), RandomField package (Schlatter *et al.*, 2016)). To this end, for each map the parameter "scale" of GaussRF defined an aggregation level. We defined eight arbitrary levels of prey aggregation (Aggreg) from dispersed to highly aggregated (*i.e.* 0, 1, 2, 3, 4, 6, 8 and 10, Fig S1C, Annexe III).

For a defined quantity of resource, the lowest level of aggregation (level 0) represents more than 500 patches of about 1.5 cells. The highest level of aggregation (level 10) corresponds to an average of 10 patches of about 67.4 cells. Then, after normalization, a multiplicative coefficient was assigned to each map corresponding to its total abundance level. We defined four levels of abundance (Abund): low, intermediate, high and very high which correspond to average fishing success of approximately 90, 180, 270 and 360 g per hour, respectively.

S1 Figure : Details about creation of the environmental maps

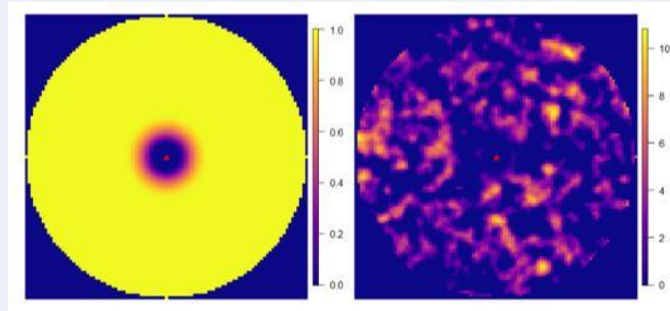


Figure A: Map creation steps. The central red dot represents the island. (a) Example of gradient matrix with $Dist = 150$ km. Cells further than 500 km away from the map center, and those within the 50 km wide island plateau, are set to zero. (b) Final map: the warmer the color, the higher the abundance.

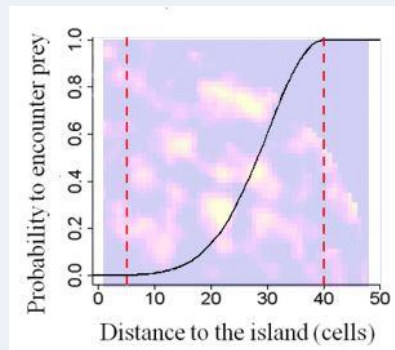


Figure B: Representation of a resource gradient around the central island. The first vertical red line represents the edge of the island plateau ($Dist = 50$ km) and the second one represents the distance ($Dist = 400$ km) at which the probability of finding an optimal abundance is equal to 1.0. From 0 to 50 km the abundance is set to 0.0. The black curve depicts the abundance gradient from 0.0 to 1.0.

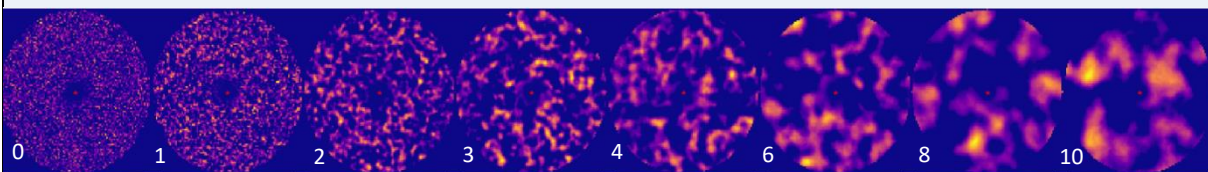


Figure C: Examples of maps with various aggregation levels. The number represents the aggregation levels from 0 to 10. The central red dot represents the island.

2.5.2.3. Simulation model

2.5.2.3.1. Entities, state variables and scales

The time step for the simulations was fixed to one hour and day/night alternation (16/8 hours) was taken into account. For each female, four main attributes were embedded in the data structure and were updated every hour: (1) location of the female (X_{seal} , Y_{seal}), (2) her energy (MJ), (3) her decision whether or not to fish and (4) her decision to return to the island or to continue foraging. The pup energy was updated similarly. Females and pups parameters are characterized by several state variables listed in Table 2.5.1.

2.5.2.3.2. Process overview and scheduling

Several processes can be involved every hour, depending on the period and females' location. MarCPFS processes are shown in the flow chart diagram (Fig 2.5.1 , Annexe II).

Table 2.5.1: Definition of model parameters

Symbols	Units	Meaning
Maps parameters		
<i>Aggreg</i>		Aggregation level
<i>Abund</i>	g h ⁻¹	Abundance of prey level
<i>AvgEnv</i>		Mean abundance in the non-zero environment
<i>th_t</i>		Threshold in prey abundance for which the probability of fishing is 0.5
<i>Dist</i>	km	Distance to the resource
<i>Disland</i>	km	Distance separating the female from the island
<i>d_{max}</i>	km	Maximal distance travelled
<i>Rep_{map}</i>		Number of the current map replication
Females parameters		
<i>Length</i>	cm	Female body length
<i>X_{seal}</i>		x coordinate of the female
<i>Y_{seal}</i>		y coordinate of the female
<i>E_{seal}</i>	MJ	Energy of the female
<i>E_{init}</i>	MJ	Initial energy of the female
<i>E_{max}</i>	MJ	Maximal energy of the female
<i>E_{wb}</i>	MJ	Energy needed to return to the colony
<i>E_{mh}</i>	MJ	Energy expenditure per hour
<i>E_{fish}</i>	MJ	Energy gained by the female during fishing
<i>Fmr_{sea}</i>	W kg ⁻¹	Metabolic rate at sea
<i>Econtent_{seal}</i>	MJ kg ⁻¹	Energy content for a female
<i>E_{won}</i>	MJ	Energy gained by the female during a trip
<i>W_{init}</i>	kg	Initial mass of the female
<i>W_{seal}</i>	kg	Mass of the female
<i>SwimD</i>	degrees	Swimming direction taken by the female
<i>Mem</i>		Type of memorization
<i>T_s</i>	h	Time already spent at sea for this trip
<i>t_{suckling}</i>	h	Time the female has spent to suckle the pup
<i>Mta</i>	days	Mean time ashore
<i>T_{max}</i>	h	Maximum time allocable to a trip
<i>T</i>	h	Time step
<i>Rep</i>		Number of the current seal replication
Pup parameters		
<i>E_{pup}</i>	MJ	Energy of the pup
<i>Econtent_{pup}</i>	MJ	Energy content for a pup
<i>W_{pup}</i>	kg	Mass of the pup
<i>W_{initpup}</i>	kg	Initial mass of the pup
<i>W_{max}</i>	kg	Maximal mass of the pup

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

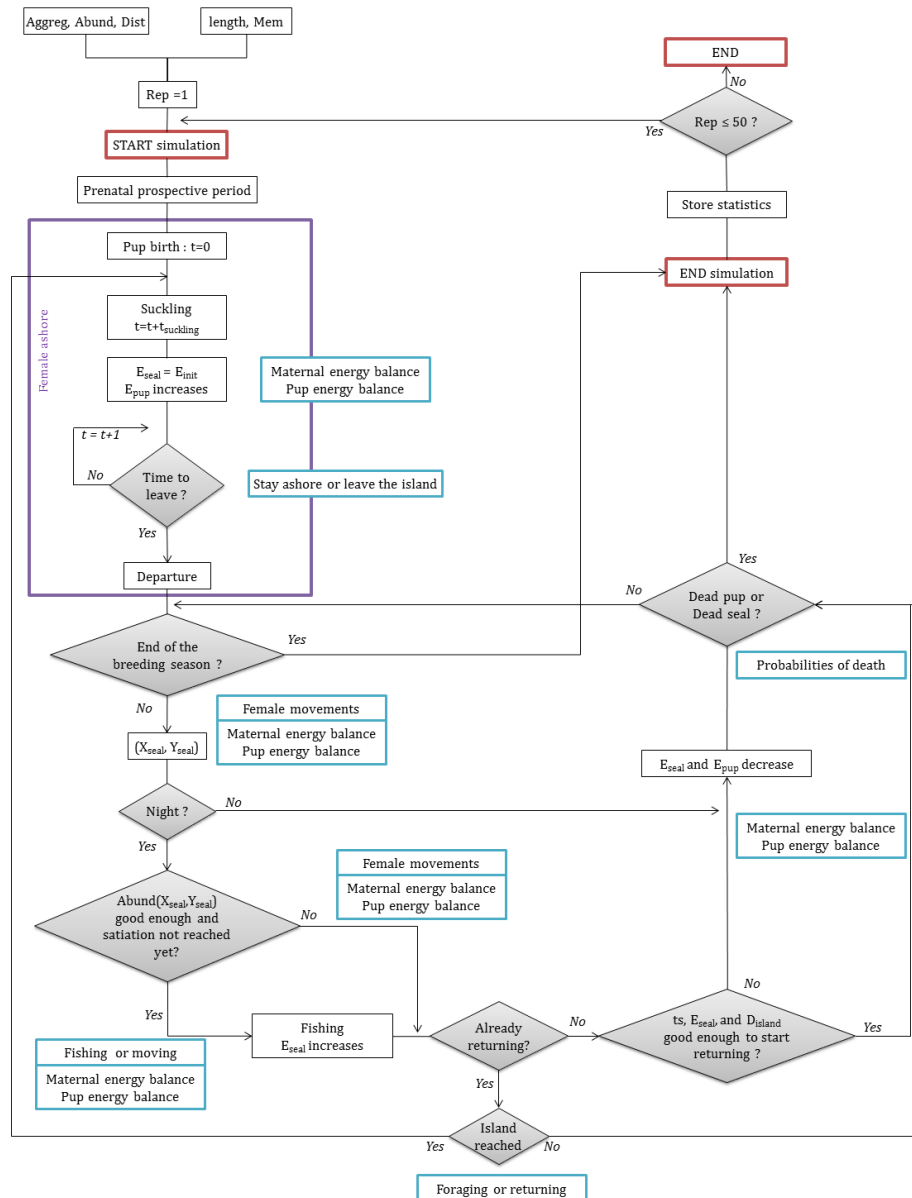


Fig 2.5.1. Model flow chart of the rearing period. *Aggreg* = aggregation level; *Abund* = prey abundance level; *Dist* = Distance to the resource; *Length* = female body length; *Mem* = type of memory. (X_{seal}, Y_{seal}) = location of the female in the current time. $Abund(X_{seal}, Y_{seal})$ = prey abundance at (X_{seal}, Y_{seal}) coordinate. *Rep* = number of the current seal replication. *t* = time step; $t_{suckling}$ = time the female has spent to suckle the pup; t_s = time the female has already spent at sea during the current trip ; E_{seal} = current energy of the female seal; E_{init} = current initial energy of the female seal; E_{pup} = current energy of the pup; D_{island} = distance separating the female from the island (indirectly the time needed to go back to the island). The purple box corresponds to the periods the female is ashore. The blue boxes correspond to the submodels.

During the prospective prenatal period (15 days), the female explores the environment map and memorizes the richest resources locations. At the end of this period the pup is born and the time is set to zero. The simulation starts with both the female and its pup on the island. Every hour, both female's and pup's energetic status were updated (see Maternal energy balance and Pup energy balance sections below). Once at sea, the female travels directly to reach a memorized favorable feeding area or uses a correlated random walk (CRW) to forage within food-enriched zones or even a simple random walk when searching for new feeding areas (see Female movements section below). Every hour of the simulated period, the female has to make decisions. At night, the female is able to estimate the abundance of the map cell she is visiting and thus to decide either (1) to continue foraging or to return to the island (see Foraging or returning section below) or (2) to fish or to move (see Fishing or moving section below). When at colony, the female has to decide to stay ashore or to return at sea.

2.5.2.3.3. Submodels

Maternal energy balance—The energetic calculation depends on whether the female is at sea or ashore suckling the pup. When fishing, the energy gained by the female is proportional to the local abundance of prey. Fish intake is controlled by satiation, *i.e.* it cannot exceed 7% of the female's energy (Winship *et al.*, 2006) at the end of the former night and cannot exceed its absolute maximal energy E_{max} (Table 2.3). Further details concerning energetic aspects and calculations are provided in S1A Text.

While at sea, the female loses energy corresponding to her mass-based metabolic rate at sea ($6.09 \text{ W kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$; (Arnould *et al.*, 1996a)). To this value we added the fluid drag force generated by the displacement:

$$DragForce = \frac{1}{2} d \times S \times C \times v^2$$

Where d is the water density ($1,034.7 \text{ g l}^{-1}$), S the cross-sectional area (m^2), C the drag coefficient and v the female speed (2.11 m s^{-1}). The drag force was calculated for females ranging from 85 to 145 cm using a streamlined body shape (S1A Text). We therefore took into account the drag force generated by females when they move, using values ranging from 0.041 MJ m^{-1} (85 cm-long females) to 0.12 MJ m^{-1} (145 cm-long females) (Annexe IV).

CHAPITRE 2 : LE SUCCES REPRODUCTEUR DES OTARIES A FOURRURE

Table 2.3: Initial values of state variables

Noms	Valeur	Unités	Source
Map parameters			
Aggregation level	Aggreg	0, 1, 2, 3, 4, 6, 8 et 10	
Abundance of prey level	Abund	90, 180, 270 et 360	g h ⁻¹
Minimal value of abundance cell necessary to decide to fish		1.5 (≈ 55 g h ⁻¹)	
Distance to the resource	Dist	100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 450 et 500	km
Map replication	Rep _{map}	10	
Female parameters			
Female body length	Length	85, 100, 115, 130 et 145	cm
Type of memorization	Mem	0 et 1	
Breeding period duration		4	mois (Boyd and McCann, 1989)
Perinatal duration		5-7	jours (Arnould, Boyd, and Speakman 1996)
Energy content for female	Econtent _{seal}	10.59	MJ kg ⁻¹ (Arnould, Boyd, and Speakman 1996)
Metabolic rate of the female at sea	FMR _{sea}	6.09	W kg ⁻¹ (Arnould, Boyd, and Speakman 1996)
Satiation rate of the female per feeding		7% de son énergie	MJ (Winship <i>et al.</i> , 2006)
Seal replication	Rep	50	
Foraging trip			
Maximal distance travelled	d _{max}	500	km (Guinet <i>et al.</i> , 2001; Lea and Dubroca, 2003)
Swimming speed	v	2.11	m s ⁻¹ (Arnould, Boyd, and Speakman 1996; (Bonadonna <i>et al.</i> , 2001)
Mean time ashore	Mta	2	jours (Boyd, 1999)
Mean departure time		17	h (Guinet <i>et al.</i> , 2000)
Pup			
Initial mass of the pup	W _{initpup}	5.5	kg (Boyd and McCann, 1989)
Perinatal mass increase		1.5	kg (Georges and Guinet, 2000)
Energy content for the pup	Econtent _{pup}	8.24	MJ kg ⁻¹ (Boyd and McCann, 1989)
Maximal mass	W _{max}	18	kg
Mass lost per day		2.8 % de son énergie	MJ (Guinet <i>et al.</i> , 2000)

S1 A Text Maternal energy balance

- The initial energy (E_{init}) of the female was calculated as:

$$E_{init} = W_{init} \times E_{content_{seal}}$$

where W_{init} is the initial mass of the female and $E_{content_{seal}} = 10.59 \text{ MJ kg}^{-1}$ is the energy content for a female (Arnould *et al.*, 1996a).

- The calculation of the body-mass during simulation was made using the same equation. The maximal energy of the female (E_{max}) is a theoretical upper limit of the energy gain for a female and was calculated as:

$$E_{max} = 1.20 \times W_{init} \times E_{content_{seal}}$$

where W_{init} is the initial mass of the female and E_{max} was estimated from Arnould & Boyd (1996a).

- The energy gain by fishing (E_{fish}) was:

$$E_{fish} = 4 \times Abund(X_{seal}, Y_{seal}) \times \frac{E_{mh}}{1.5}$$

where 1.5 represents a minimal abundance of prey to ensure the energetic stasis of the animal, $Abund(X_{seal}, Y_{seal})$ is the abundance value of the cell visited by the female at (X_{seal}, Y_{seal}) coordinates. The constant 4 is the conversion unit of fish mass (g) into kcal.

- The minimum energy needed to go back to the island (E_{wb}) and to take the decision as:

$$E_{wb} = (time_{to_island} \times E_{mh}) + (2 \times 1.002 \times E_{content_{seal}}) + E_{init}$$

where $time_{to_island}$ is the time required to return on the island and 1.002 is a constant estimated for female mass loss during an attendance bout (Goldsworthy *et al.*, 2004).

- The energy gained by the female during a trip (E_{won}) was defined as:

$$E_{won} = E_{seal} - E_{init}$$

- We defined the mass loss by the female ashore in two days as:

$$MJ_lost_island_2days = 0.03 \times W_{seal} \times E_{content_{seal}} \times 2$$

The female fur seal loses 3% of her mass ashore in two days (Guinet *et al.*, 2000).

- The female fur seal energy after suckling is:

$$E_{seal}(after\ suckling) = E_{seal} - E_{won} = E_{init}$$

- The energy expenditure of the female per hour (E_{mh}) was defined by:

$$E_{mh} = W_{seal} \times \frac{FMR_{sea}}{278}$$

where W_{seal} is the mass of the female, $FMR_{sea} = 6.09 \text{ W kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Arnould *et al.*, 1996a) the female metabolic rate at sea and 278 is the conversion factor from Watts to MJ h^{-1} .

- The hourly variation in energy of the female fur seal when at sea ($E_{seal}(t)$) was calculated as:

$$E_{seal}(t) = E_{seal}(t-1) \times \left[1 - \frac{FMR_{sea}}{278} \times \frac{1}{E_{content_{seal}}} \right] + fishing \times E_{fish} - DragForce$$

If the female decides to fish, $fishing = 1$ and if not fishing $= 0$ and $DragForce$ is the fluid drag force generated by displacement.

- Thermoregulatory process could have been included in our model, depending on the volume/surface area of the simulated animals and of sea temperature at various depths. Indeed, the surface area increasing proportionally less rapidly with respect to the length, a thermoregulation process would add a disadvantage to small females. However, it would have been really difficult to take into account all the energetic parameters in their finest details and would have made sense in the context of a detailed simulation of the process of diving with a small time step (< 1 hour). In addition, considering the entire breeding season (4 months) would have strongly increased the complexity of the model and the computing time. Finally, we considered that adding a thermoregulatory term would actually lead to qualitatively identical results with no significant modifications in results analysis and conclusion. While at sea, the female loses energy corresponding to her mass-based metabolic rate at sea ($6.09 \text{ W kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$; (Arnould *et al.*, 1996a)). To this value we added the fluid drag force generated by displacement:

$$\text{DragForce} = \frac{1}{2} d \times S \times C \times v^2$$

where d is the water density ($1,034.7 \text{ g l}^{-1}$), S the cross-sectional area (m^2), C the drag coefficient and v the female speed (2.11 m s^{-1}). The cross-section was calculated for females ranging from 85 to 145 cm using the following linear equation obtained by regression on collected data (C. Guinet, unpublished data):

$$c = 0.637 \text{length} - 0.025$$

where c is the maximum circumference and length is the female body length. The drag coefficient C was calculated using the ratio

$$\lambda = \frac{\text{length}}{\text{diameter}}$$

of the animal and considering that the females have a streamlined body shape. We did not introduce a dynamical variation of the drag force for two reasons. First, positive and negative variations of weight (opposite values of going and returning phases of the trips) should counter-balance each other and result in an average value. Second, females make short trips only (5 days on average) and simulations revealed a weight variation during a trip of about 12% which induces a variation in diameter of 2 cm and thus a $3.4 \cdot 10^{-4} \text{ MJ h}^{-1}$ (*i.e.* 4.6 ‰) variation of the drag force. In such conditions we considered the impact on the cross section of the animal as negligible in terms of drag force.

Pup energy balance—The mass calculation of the pup depends on whether the female seal is at sea or ashore (S1B Text). The starving pup loses about 0.12% of his energy per hour (Guinet *et al.*, 2000). After suckling, the energy of the pup increases, as described by Goldsworthy *et al.* (2004).

S1B Text Pup energy balance

- The mass calculation of the pup (W_{pup}) was defined by:

$$W_{pup} = \frac{E_{pup}}{Econtent_{pup}}$$

Where E_{pup} is the energy of the pup and $Econtent_{pup} = 8.24 \text{ MJ kg}^{-1}$ is the energy content for a pup (Boyd and McCann, 1989).

- When the female is at sea, the pup loses 2.8% of its mass per day [1, 3] and the hourly energy expenditure of the pup (E_{pup}) is (Arnould *et al.*, 1996a; Guinet *et al.*, 2000) :

$$E_{pup}(t) = E_{pup}(t-1) \times (1 - 0.028 / 24)$$

- When the female is ashore, we considered two cases: if the female does not have enough energy to feed the pup, it loses 2.8% of its mass per day and if the female has enough energy to feed the pup, the variation of its mass is (Goldsworthy *et al.*, 2004) :

$$W_{pup}(t) = W_{pup}(t-1) + \left(0.9 \times \frac{E_{won}}{Econtent_{seal}} - (1.002d \times 0.9) \right)$$

- Guinet, Lea, and Goldsworthy (2000) showed that “the maternal allocation does not differ according to the sex of the pup”. According to Goldsworthy, Lea, and Guinet (2004), we found no significant difference between females and mâle pups (Wilcoxon rank test P-value = 0.28; mean of pup mass-gain (PMG) for females 2.13 kg, n=4 and for males 2.57 kg, n=9). Hence, we considered in the model that there should not be distinction.

Stay ashore or leave the island—Upon taking the decision to leave the land for a new trip, the female has to consider both the time required to reach the best patch she memorized during the previous trip and the current time. The female leaves her pup at a consistent time, taking into account the constraint of travelling to reach this location at night. Alternatively, females can stay one more night ashore and continue to suckle their pups.

Female movements—Previous theoretical and empirical studies demonstrated that foragers of a wide spectrum of species usually display movement patterns in accordance with a correlated random walk (CRW) (Goldsworthy *et al.*, 2004; Nabe-Nielsen *et al.*, 2013) and showed that grey seals movements were consistent with the correlated random walk for 48% of the seals tracked by satellite (Austin *et al.*, 2004). We compared autocorrelations between angles of simulated trajectories and trajectories obtained by satellite tracking (S2 Figure). In each case we found significant positive correlations between angles of successive time steps (0.302 for simulated trajectories and 0.218 for satellite tracking), but no correlation between angles recorded over wider intervals. Moreover, we implemented a pure random walk and preliminary simulations showed that mortality of both females and pups were so high that the results were incompatible with the persistence of populations (data not shown). We therefore retained the CRW as a reasonable assumption, using a constant swimming speed of 2.11 m s^{-1} (Arnould *et al.*, 1996b) when the female moves horizontally. However, horizontal displacements were considered as negligible when the female was fishing (see Fishing or moving section below), resulting in a lower overall average speed within the foraging areas. A correlated random walk allows the female to estimate prey abundance in each of the cells visited and thus to determine whether there is a gradient between two contiguous visited cells. The female then uses this information to make a decision regarding which direction to go (S1C Text) At the very beginning of the simulation (i.e., the first hour of the prenatal period) the direction was chosen randomly, simulating the behavior of a naïve female.

S2A Figure Comparison between real tracking and tested movements in the simulator

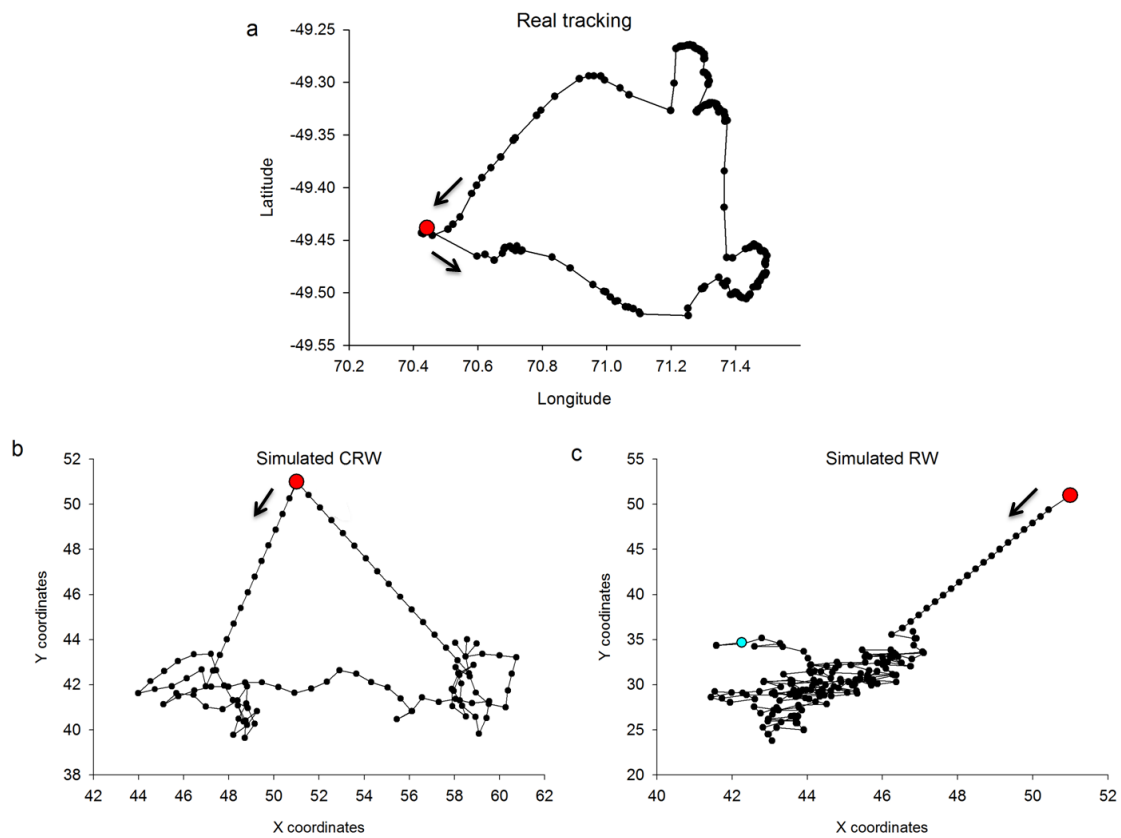


Figure A. The red point represents the island location, and arrows represent the direction taken by the female. (a) Real tracking of a female (data). (b). Simulated tracking of a female using a correlated random walk. (c). Simulated tracking of a female using a pure random walk. The blue point represents the place where the female died within the simulation of the rearing period. Simulation parameters (b and c): Dist = 150 km, female body length = 115 cm; aggregation level = 3; intermediate abundance (180 g h^{-1}); Type of memory = Mem1.

S1C Text Female movements

A correlated random walk allowed the female to estimate prey abundance in each of the cells visited and, thus, to determine whether there was a gradient between two contiguous visited cells. The female then uses this information to make a decision regarding the direction in which to head. Thus, we defined a swimming direction (SwimD) which obeys these expressions:

$$SwimD = SwimD \pm N(\mu_1, \sigma_1) \frac{180}{\pi} ,$$

where $\mu_1 = -\arctan(10 \times (\Delta Ab + 1)) + \frac{\pi}{2}$

and $\sigma_1 = \frac{1}{3} \left(\arctan(Ab_t - AvgEnv) + \frac{\pi}{2} \right)$

where Ab_t is the abundance of prey in the cell ($Abund(X_{seal}, Y_{seal})$) where the female is located at time t , and $AvgEnv$ the average abundance among non-zero cells in the environment.

- When $Ab_t \ll Ab_{t-1}$, μ_1 tends to π , the resource is lower than in the previous cell, so the female tends to come back where it was before.
- When $Ab_t \gg Ab_{t-1}$ or $Ab_t = Ab_{t-1}$, μ_1 tends to 0, the resource seems better ahead, so the female continues its globally straight direction. The path becomes even straighter as the difference between Ab_t and Ab_{t-1} increases.
- When there is no difference, the female continues exactly along a straight line. This allows not to waste time in a forage-free environment. σ_1 varies from 0 to 60 degrees.
- When the patch is of bad quality, σ_1 tends to 0 so the female goes towards μ_1 with a higher probability. On the contrary when the patch is of good quality, σ_1 tends to 60°, which leads to a wider exploration of the area. If females are too far from the island (further than 500 km), they change their swimming direction (SwimD) and progressively come back to the island.
- When females decide either to come back to the island to feed their pups, or to go to a precise cell, other equations were used:

If $Y_{seal} > Y_{point}$ $SwimD = \text{atan}\left(\frac{X_{point} - X_{seal}}{Y_{seal} - Y_{point}}\right) \frac{180}{\pi} - 180$

If $Y_{seal} < Y_{point}$ $SwimD = \text{atan}\left(\frac{X_{point} - X_{seal}}{Y_{seal} - Y_{point}}\right) \frac{180}{\pi}$

If $Y_{seal} = Y_{point}$

$$SwimD = \text{sign of } (X_{seal} - X_{point}) \frac{\pi}{2}$$

where X_{point} and Y_{point} are the coordinates of either the island or the memorized best cell depending on the decision, and X_{seal} , Y_{seal} the female coordinates. To determine the position of the female given a swimming direction, we used the following equations:

$$X_{seal}(t+1) = X_{seal}(t) - \text{step} \cdot \text{length}_{step} \sin\left(SwimD \frac{\pi}{180}\right) ,$$

$$Y_{seal}(t+1) = Y_{seal}(t) + \text{step} \cdot \text{length}_{step} \cos\left(SwimD \frac{\pi}{180}\right) ,$$

where length_{step} is the number of cells travelled in an hour, and step is 0 if the female is fishing or 1 if not.

Fishing or moving—The probability of fishing depends on various parameters. It was set to zero during the day, as lantern fish, their preferred prey, remain in deep waters and are out of reach for the fur seals. During the night, if a female was not at satiety, it was possible for her to fish, depending both on prey abundance and her energy status (Table 2.3). The satiation scales allometrically with body mass (Sibly *et al.*, 2013) and cannot exceed the maximal energy of the female which is equal to 1.07 times its mass at the end of the former night (Winship *et al.*, 2006). The probability of fishing was based on a few assumptions. First, a “poor zone” was defined as a zone where the abundance of prey is inferior to the mean abundance in the non-zero environment (AvgEnv). Second, the more abundant the prey, the higher is the probability for a female to fish. Third, we define the $E_{\text{seal}} / E_{\text{min}}$ ratio where E_{seal} is the current content in energy of the female and E_{min} the limit energy levels below which it dies: the higher this ratio, the lower the probability of fishing in a poor area. This means that females in poor body condition will be more prone to fish on poor quality patches than others. Finally, below a minimal abundance of 1.5 in the cell visited (this value corresponding on average to 55 g of prey catchable in one hour) fishing is not profitable since the expenses due to fishing are higher than the gain. This minimal abundance will allow the female to collect at least $4 \times E_{\text{mh}}$ in one hour (where E_{mh} is the energy expenditure per hour and the constant 4 is the conversion unit of fish mass (g) into kcal; see Maternal energy balance section above). This energy intake rate is profitable as it compensates travel costs, and the non-fishing hours during the day. Finally, the probability to fish is:

$$P(\text{fishing})_{i,t} = \frac{e^{2(\text{prey abundance}_i - th_t)}}{1 + e^{2(\text{prey abundance}_i - th_t)}}$$

Where prey abundance_i is the abundance of prey at time t in the cell i and th_t is a threshold in prey abundance for which the probability of fishing is 0.5 (S1D Text).

S1D Text Fishing or moving

The probability of fishing depends on various parameters. It is set to zero during the day, lantern fishes staying at great depth. During the night, if a female is not at satiation, it is possible for her to fish, depending both on prey abundance and her energetic stock (Table 2). The satiation scales allometrically with body mass and cannot exceed the maximal energy of the female which is equal to 1.07 times the mass of the animal at the end of the former night (Winship *et al.*, 2006). The probability of fishing is based on a few assumptions:

- A poor zone was defined as a zone where the abundance of prey is lower than the mean abundance in the non-zero environment (AvgEnv).
- The more the prey, the higher the probability for females to fish.
- We define the ratio E_{seal} / E_{min} where E_{seal} is the current content in energy of the female and E_{min} the limit energy levels below which it dies. The higher this ratio, the lower the probability of fishing in a poor area. This means that females in poor body condition will be more prone to fish on poor quality patches than others.

Finally, below a minimal abundance of 1.5 (≈ 55 g) in the cell visited, fishing is not profitable since the expense due to fishing is higher than the gain. This minimal abundance will allow the female to collect at least $4 \times E_{mh}$ (where E_{mh} is the energy expenditure per hour and the constant 4 is the conversion unit of fish mass (g) into kcal) in one hour (see Maternal energy balance section above). This energy intake rate is profitable as it compensates for both travel costs and the non-fishing hours during the day.

We defined a variable $coef_t$, which takes into account the female energy state, and includes the calculation of the variable th_t . The variable th_t is a threshold in prey abundance for which the probability of fishing is 0.5. We had two cases:

$$\text{if } \frac{E_{seal}(t)}{E_{init}} \geq 1.0 \text{ then } coef_t = 0 \text{ and } th_t = AvgEnv$$

$$\text{if } \frac{E_{seal}(t)}{E_{init}} \leq 0.7 \text{ then } coef_t = 1 \text{ and } th_t = 1.5$$

where E_{init} is the initial energy of the female just after it gave birth. We considered that $coef_t$ is a linear function of $\frac{E_{seal}(t)}{E_{init}}$ with coefficients a and b to be determined. We thus solved:

$$\begin{cases} 0 = a + b \\ 1 = 0.7a + b \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} a = -\frac{1}{0.3} \\ b = \frac{1}{0.3} \end{cases} \text{ and obtained:}$$

$$coef_t = \frac{1}{0.3} \left(1 - \frac{E_{seal}(t)}{E_{init}} \right) \text{ So we defined } th_t: th_t = 1.5 + (1 - coef_t) \times (AvgEnv - 1.5)$$

Finally, the probability to fish at the location i during the night is defined by the following sigmoid equation:

$$P(fishing)_{i,t} = \frac{e^{2(pre\ abundance_i - th_t)}}{1 + e^{2(pre\ abundance_i - th_t)}}$$

where $pre\ abundance_i$ is the abundance of prey at time t in the cell i and 2 is an ad hoc value to translate the curve so that $P(fishing) \approx 0$ when prey abundance is nearly 0.

Foraging or returning—The decision to return to the island depends on the current females' energy stock, the distance from the colony and the number of hours already spent at sea. E_{wb} is the energy needed for returning to the colony (*i.e.* the intrinsic energy expenditure of the female plus the energy needed to travel back to the island and the energy required for two days ashore to suckle the pup) divided by the maximal energy E_{max} . E is the current energy E_{seal} divided by the maximal energy E_{max} and ts the time already spent at sea for this trip, divided by the maximum time T_{max} allocable to a trip. These variables allow computation of a probability to go back to the island (S1E Text).

S1E Text Foraging or returning

For a fixed ts , the probability to come back to the island is the Normal cumulative distribution $N(\mu_3, \sigma_3)$, μ_3 being a linear and decreasing function of ts . Therefore, the more the time spent at sea, the more it is inclined to return to the island. At $ts = 0$, the probability to return must equal 1.0 only when $E = E_{max}$. At $ts = T_{max}$, $\mu_3 = E_{wb}$. Then, if the maximum time T_{max} is reached, even if it is only slightly profitable to their pups, females come back. If not, they stay at sea and abandon their pups to find enough food to survive. Next, the simulation stops when the pup dies from starvation. Then:

$$\mu_3 = \frac{E_{wb} - 100}{100} \times ts + 100 .$$

For σ_3 , we have to differentiate whether ts is below or above 50:

If $ts < 50$ then $\sigma_3 = (100 - \mu_3) / 3$

and if $ts > 50$ then $\sigma_3 = (\mu_3 - E_{wb}) / 3$.

Division by 3 is because approximately 98% of the values of a Normal distribution are between $\mu_3 \pm 3\sigma_3$. For every E_{wb} , we obtain a graph presented Fig A.

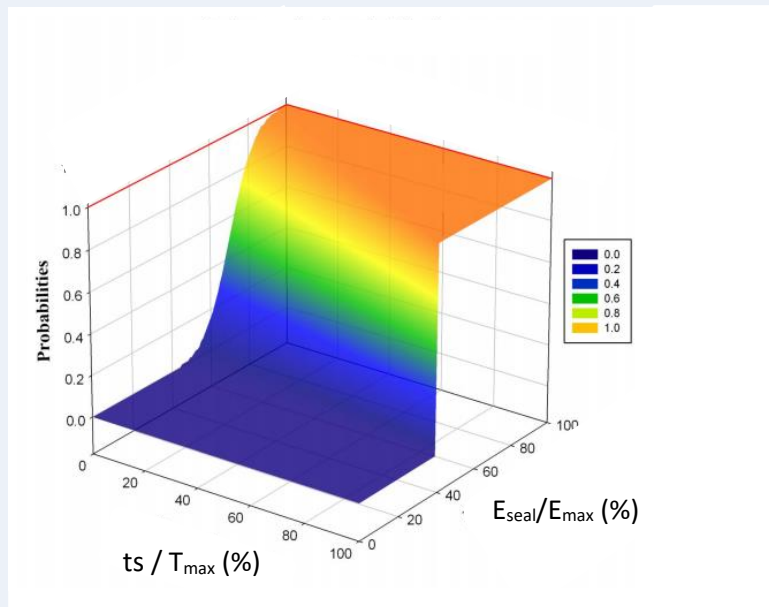


Fig A. Probability for the female to return to the island. Normal Cumulative distribution of the probabilities for the female to return to the island for a fixed amount of energy necessary to head back to the island (E_{wb}). The x axis corresponds to time ts , the y axis to the female energy divided by its maximal energy capacity.

Probabilities of death - Females and pups have a probability to die which depends on their percentage of energy loss at time t , compared to a reference value. The lethal masses were estimated to be reached when females and pups were respectively weighting 70% and 56% of their reference masses, *i.e.*, the mass at the end of the last suckling period (Cherel and Groscolas, 1999). The 56% of the initial mass at the beginning of a new fasting event was set according to field observations of pup mortality from starvation (C. Guinet, unpublished data) and 70% was set for females as they had already depleted their body store during the lactation period and which represented on average about 4.2 kg for an initial mass of 31.9 kg (*i.e.*, 14% mass loss, Goldsworthy, Lea, and Guinet 2004). To calculate these probabilities, we used Normal cumulative distributions: $N(70, 0.02)$ for females and $N(56, 0.02)$ for pups. The reference values were the energy after suckling for the pup, and the initial energy of the female (E_{init}), respectively.

Memorizing—Many studies highlighted the importance of spatial memory for foraging efficiency, particularly among mammals (Benhamou, 1994; Dumont and Hill, 2001). We hypothesized that the likelihood of heading in the same direction was a function of foraging success during the last trip (Bonadonna *et al.*, 2001). In MarCPFS, females can remember the location of the richest cell they encountered. If later in the simulation they find a better cell, then that cell becomes the new reference. When they leave the island, females travel towards the reference cell with fidelity calculated on the basis of the energy gained during the previous trip divided by its duration (S1F Text).

S1F Text Memorization

When memorization applies, we considered that the swimming direction taken right after leaving the island follows a Normal distribution $N(\mu_2, \sigma_2)$ with μ_2 the swimming direction toward the memorized point and:

$$\sigma_2 = aS + b,$$

where S is the fishing success during the previous trip measured as the energy gained during the last trip divided by the time it took to acquire it and $S < 0$. If the success is very low, the seals explore more intensively, σ_2 should equals 60 and the direction will have 98% chance to fall between $\mu_2 \pm 180$. If the success is maximal, females should move almost straight to the memorized point, hence $\sigma_2 = 0$. Then, we defined $S = 1.55$ corresponding to a hypothetical maximal storable energy in four days, that is 149 MJ in 96 hours. We concluded that:

$$\sigma_2 = -35.5 \cdot S + 60$$

All these values are valid for any trips except for the *post-partum* one, since there has been no recording of the energy during the prenatal period

2.5.2.3.4. Initialisation

We defined several energetic variables specific to the females (for example the metabolic rate at sea Arnould *et al.*, 1996a). These initial values are shown in Table 2.3. One of the two types of memory was assigned to each female. We considered the following two cases: no memorization at all (Mem0); memorization of the best patch location discovered during the prospective prenatal period and updating of this location throughout the pup-rearing period (Mem1).

The initial values of the foraging behavior such as the mean duration of the trip and the mean duration ashore to suckle the pup were obtained from the literature ((Bonadonna *et al.*, 2001; Boyd, 1999), Table 2.3). We calculated the initial mass of the female from data collected on animals just before their departure from the island (C. Guinet, unpublished data). Equation ($n = 147$, $R^2 = 0,49$) for initial female mass (kg) was:

$$W_{seal} = 0.5246 \times length - 29.595$$

The female body length was fixed for each simulation (85, 100, 115, 130 or 145 cm). We finally defined several energetic variables specific to the pup (for example the pup's mass lost per day in percent (Lea and Dubroca, 2003), tableau 2.2)). The initial mass of the pups was set to 5.5 kg (Boyd and McCann, 1989).

2.5.2.3.5. Model output

Simulation experiment—For each simulation, we used a map where the prey abundance level (four levels; Abund), the aggregation level (eight levels; Aggreg) and the distance to the resource (nine distances; Dist) were fixed (Tables 2.2 and 2.3). Each map has been replicated 10 times (Rep_{map}) to generate stochasticity in the repartition of prey (see Creation of environmental maps section). For each simulation, female fur seal can be initialized with a given body length (five lengths; Length) and one type of memorization (two types of memorization; Mem). Each simulation was repeated 50 times (Rep). In total, 1,440,000 simulations were performed.

Output data—All results are expressed as means \pm SD obtained on the basis of 10 replicated maps. At each hour, we recorded the location of the female (X_{seal} , Y_{seal}) and her energetic status. At the end of each simulation, we recorded whether the female and the pup survived and recorded their respective mass. For the foraging behavior, we considered only females that successfully completed their rearing period and we recorded the mean distance travelled per trip (MeanDTrip), the mean trip duration (MeanTTrip), the number of trips (NbrTrip) and the number of fishing events (NbrFishing) which was simply defined by the number of fishing decisions. Hence, when a female decided to fish (see Fishing or Moving section above), because of the time step we chose, the fishing activity of a single hour was recorded as a unique fishing event. We finally recorded the energy gained by fishing (E_{fish}) during a fishing event.

Female and pup survival—Deaths of both female and pup were recorded in each simulation. To assess the overall reproductive success of the females, we calculated the average success of female-pup pairs (SP) in a given environment, for each of the 10 replicated maps, as follows: $SP = (1 - D_f) \times (1 - D_p)$, where D_f and D_p are the probabilities of death for females and pups, respectively.

Cost/benefit ratio—Biological systems could have, theoretically, an optimal (*i.e.* minimums) cost/benefit ratio (R) in the space of available energy (Coquillard *et al.*, 2012). We thus calculated for each female of each body length:

$$R = \frac{E}{SP} \text{ with } E = \sum_{t=0}^{t_r} E_t$$

Where E_t is the energy spent during 1 hour and $t_r = 2880$ h is the total simulated duration of the rearing period, *i.e.* 120 days. Confidence interval of this minimum was obtained by the bootstrap method (1000 samples with replacement), fitting on each sample two different expressions and then calculating the 2.5 and 97.5 percentiles of the $\text{Min}[R(l)]$ found. More details are available in S1G Text.

S1G Text

The search for an optimum value of ($R = E/SP$) was done by calculating the ratio of a second order polynomial regression on E with a Hill function fitted on SP:

$$SP(\text{Length}) = \frac{\alpha}{1 + \left(\frac{\beta_1}{\text{Length}}\right)^{\beta_2}} \quad (1)$$

$$E(\text{Length}) = \alpha_1 + \alpha_2 \text{Length} + \alpha_3 \text{Length}^2 \quad (2)$$

where *Length* is the seal length (cm) and $\alpha, \alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \beta_1$ and β_2 the parameters to be estimated. A classical gradient method was then used to calculate:

$$\text{Min}[R(\text{Length}) = E(\text{Length})/SP(\text{Length})].$$

Results from simulations (SP and E) used for fitted function are in Table A and Fig 7 can be reconstructed using parameters indicated in Table B.

Table A: Average success of female pup pairs (SP) and energy spent (E) in function of each distance to the resource and the seal body length.

Distance (km)	150		200		250		300		350		400	
Seal Length (cm)	SP	E (MJ)	SP	E (MJ)	SP	E (MJ)	SP	E (MJ)	SP	E (MJ)	SP	E (MJ)
85	0.10	404.99	0.10	337.99	0.05	303.18	0.01	286.87	0.01	268.56	0.01	255.97
100	0.57	1325.66	0.51	1246.52	0.21	920.58	0.17	887.03	0.04	636.37	0.01	539.79
115	0.80	1968.56	0.83	1954.43	0.63	1698.05	0.53	1558.20	0.34	1297.88	0.17	1080.77
130	0.81	2414.68	0.89	2448.71	0.72	2165.13	0.70	2113.42	0.49	1788.41	0.33	1593.10
145	0.82	2924.81	0.87	2875.78	0.77	2654.33	0.74	2599.93	0.57	2270.91	0.44	2065.49
160	0.83	3392.09	0.88	3367.34	0.75	3012.48	0.76	3025.08	0.60	2753.57	0.42	2393.17
175	0.86	3891.94	0.87	3809.82	0.78	3542.76	0.75	3440.56	0.58	3023.46	0.50	2886.45

Table B: Estimated parameters of fitted functions (1) and (2).

Distance (km)	SP estimated parameters				E estimated parameters			
	α	β_1	β_2	R ²	α_1	α_2	α_3	R ²
150	0.833	95.56	16.90	0.997	-4897.509	76.288	-0.151	0.995
200	0.883	97.854	15.473	0.998	-5532.613	85.878	0.188	0.996
250	0.763	105.466	16.484	0.995	-4663.022	69.604	-0.132	0.996
300	0.754	108.6	14.909	0.999	-4526.541	66.703	-0.121	0.999
350	0.579	113.52	16.215	0.992	-3635.141	51.334	-0.074	0.995
400	0.473	121.312	13.282	0.985	-2433.659	31.323	-0.005	0.995

2.5.3. Results

Both environmental and female parameters (Dist, Abund, Aggreg, Mem and Length) substantially modified the mortality and final mass of both the female and her pup. These parameters also influenced several characteristics of the female's foraging behavior: MeanDTrip, MeanTTrip, NbrTrip and NbrFishing. Given the strong linear correlation ($r = 0.99$) between MeanDTrip and MeanTTrip, only the mean distance travelled was used.

2.5.3.1. Abundance and aggregation of prey

The mortality rates of both females and pups increased with prey aggregation, except in conditions of low prey abundance, where the probability of pup death was always close to 1.0 (Fig 2.5.2a) Interestingly, the lowest pup mortality rates were observed with intermediate levels of food aggregation, in conditions in which prey abundance was sufficiently high. Female mortality varied most strongly when prey abundance was low. The lowest female mortalities were recorded with aggregation levels 2 and 3. The success of the female-pup pairs (SP) was also highest for intermediate levels of prey aggregation (Fig 2.5.2c). In such conditions, the mortality rate was $14.5 \pm 0.01\%$ and $63.6 \pm 0.01\%$ for females and their pups, respectively. The corresponding mean final mass of the female across all body lengths was 36.2 ± 0.5 kg and 10.7 ± 0.2 kg for pups, including all tested distances to the resource. However, when retaining an average Dist of 150 km to feed (Boyd, 1999; Luque *et al.*, 2007a) and a female's body length of 115 cm (this length corresponds to the mean female length at Kerguelen Island, C. Guinet, unpublished data.; (Lea and Dubroca, 2003), simulated females weaned their pups at a mass of 11.0 ± 3.4 kg and reached a final mass of 32.7 ± 0.9 kg in moderate conditions of aggregation (level 3) and intermediate abundance of the prey.

Higher levels of prey aggregation were associated with a longer mean trip distance, up to aggregation levels 6 then MeanDTrip decreased (Fig 2.5.2d). Thus, an aggregation level 6 seems to be a critical threshold in terms of both the distance travelled and the time spent at sea per trip (five days: 119 ± 1.3 h). NbrFishing decreased monotonically with Aggreg, from 299.5 ± 1.0 (highly dispersed) to 233.9 ± 1.9 (highly aggregated). The NbrTrip was highest for an aggregation level 3 (14.5 ± 1.0). Finally, with aggregation levels up to 3, NbrFishing steadily decreased, as each successful dive provided a sufficient amount of food (Fig 2.5.2e).

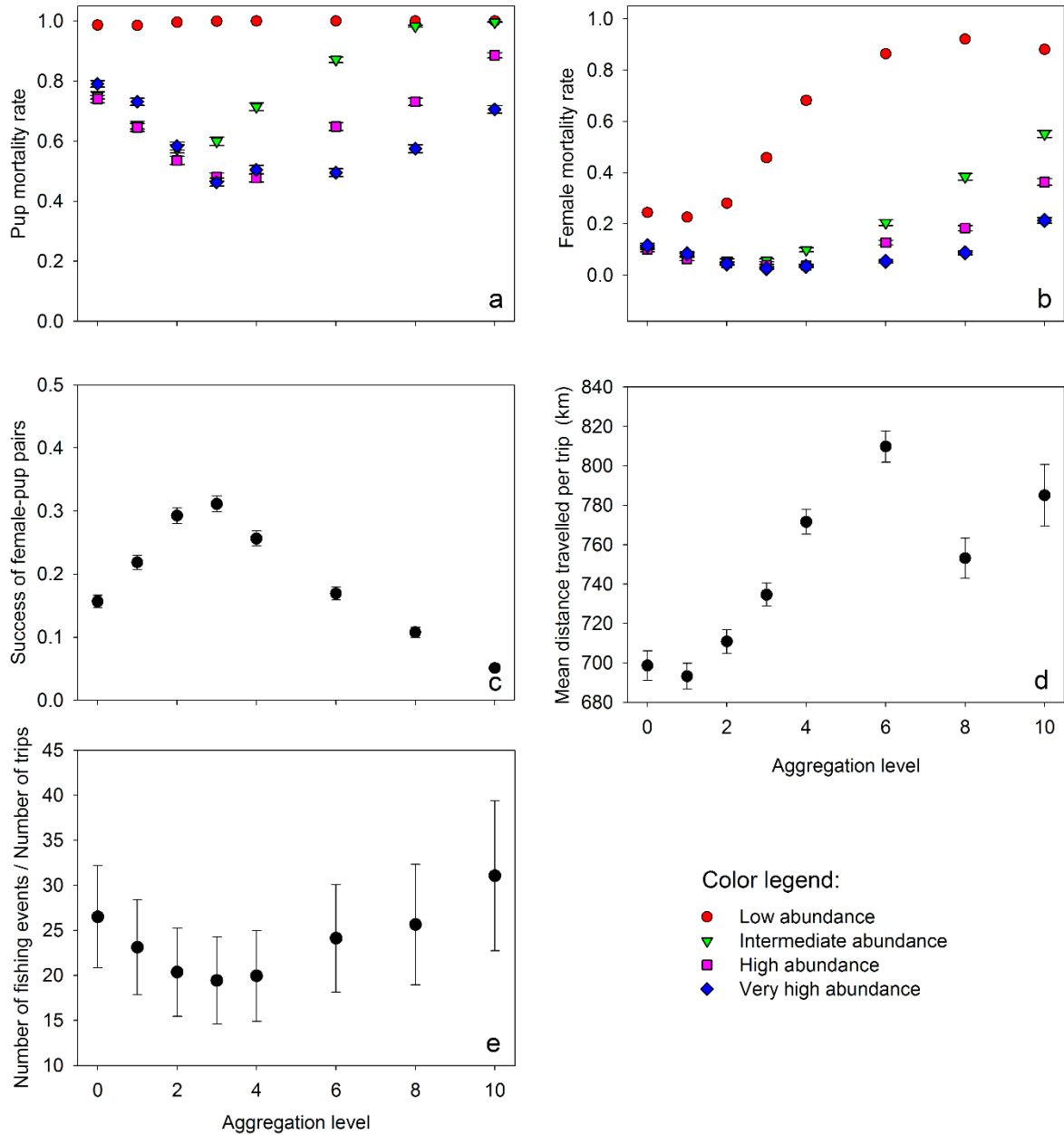


Figure 2.5.2. Effect of aggregation level of food resources. Effect (mean \pm SD) of resource aggregation and abundance level on the probability of (a) pups and (b) females death: low (red circles), intermediate (green triangles), high (purple squares) and very high abundance (blue diamonds); $n = 1350$ in each case. (c) Mean (\pm SD) of the success of female-pup pairs (SP) as a function of the level of resource aggregation. (d) Effect (mean \pm SD) of the aggregation level of the prey on the mean distance travelled by trips (MeanDTrip). (e) Effect (mean \pm SD) of the aggregation level of the prey on the number of fishing events per trip (NbrFishing/NbrTrip). For both (d) and (e) we considered only females that successfully completed their rearing period.

2.5.3.2. Distance to the ressource

Distance to the resource had a strong impact on mortality (Fig. 2.5.3a) and final mass (data not shown) of both the female and her pup. Greater distances were associated with higher mortality (Fig. 2.5.3a). In extreme cases, in which the distance to the resource was particularly large, the mean final mass of the pup was below its initial mass.

The MeanDTrip over the rearing period was proportional to Dist (from 568.8 ± 3.5 km to $1,010 \pm 8.5$ km, Dist ranging from 100 to 500 km; $R^2 = 0.94$). Similarly, the time spent at sea (MeanTTrip) increased with mean distance travelled (from 85.7 ± 0.6 h to 150.7 ± 1.3 h). However, the NbrTrip was reduced when Dist increased (Fig 2.5.3b). The NbrFishing also varied with Dist, decreasing to about 300 km and then increasing again.

In figure 2.5.3c, we fixed other parameters (Aggreg = 3, Abund = intermediate level, female body length = 115 cm and type of memorization = Mem1) and considered only females that successfully breed their pup. The E_{fish} by trip increased with the distance to the resource. However, the sum over the breeding period of the weight gain by the pups decreased with Dist (ranging from 31.2 ± 7.2 kg to 19.1 ± 2.3 kg).

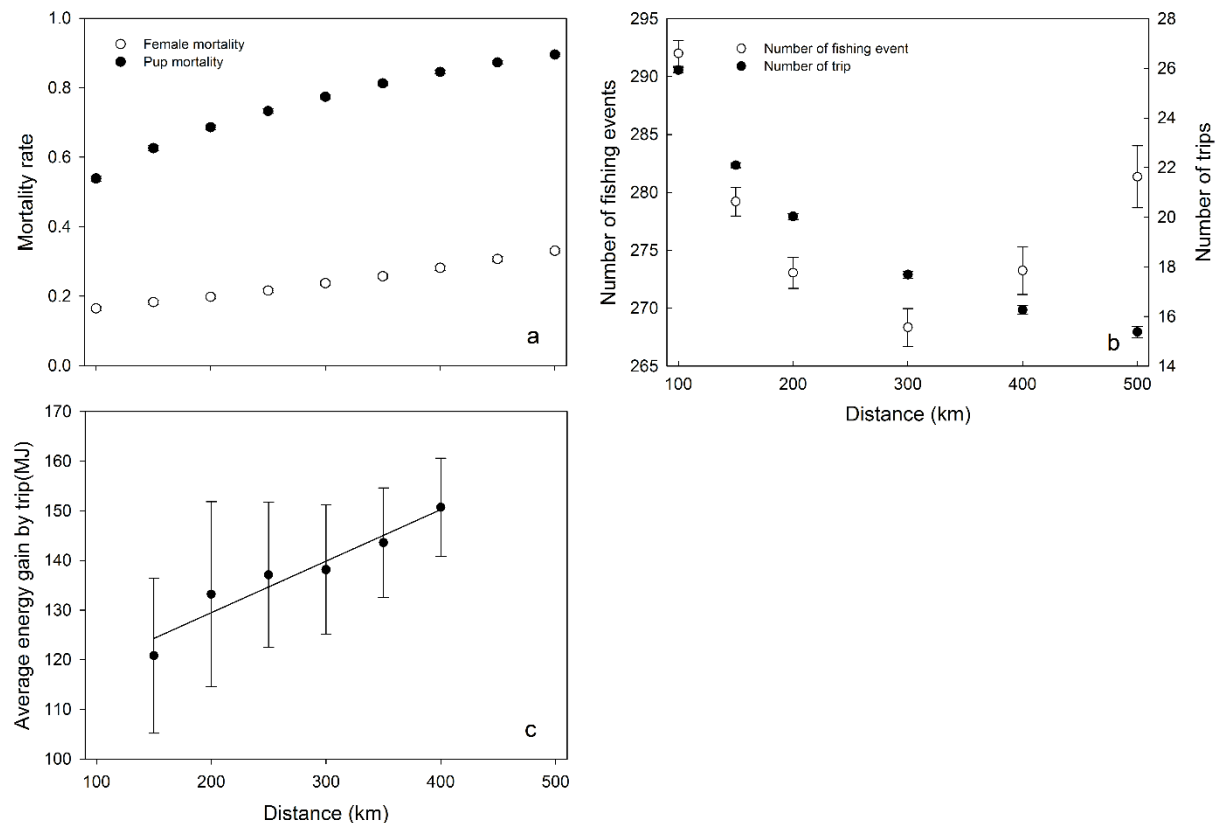


Figure 2.5.3 : Effects of distance to the resource (Dist) on foraging behavior parameters. Effects (mean \pm SD) of distance to the resource on (a) the probability of pups death (filled circles) and females death (open circles) ($n = 4800$ in each case), (b) the fishing events number (NbrFishing, open circles) and the trips number (NbrTrip, filled circles) ($n = 4800$) and (c) the average energy gained by females by trip ($n = 1598$). Parameters used: Aggreg = 3, Abund = intermediate level, female body length = 115 cm and type of memorization = Mem1. The black line represents the linear regression with $R^2 = 0.93$. For both (b) and (c) only females that successfully breed their pup were considered

2.5.3.3. Memorization

The ability to memorize significantly affected the mortality rates of both females and pups. When retaining parameters according to the literature (body length of 115 cm; Dist = 150 km), and under quite favorable conditions (Aggreg = 3 and Abund = intermediate level), the memorization ability had no appreciable effect on the mortality of females or pups (Fig. 2.5.4). Conversely, in unfavorable conditions (female body length of 115 cm; Dist = 300 km; Aggreg = 1; Abund = intermediate level) both females and pups took advantage from the memory ability (Fig. 2.5.4). Finally, for a given value of Dist, among the richest zones, the most frequently fished are the ones closer to the island (Fig. 2.5.5).

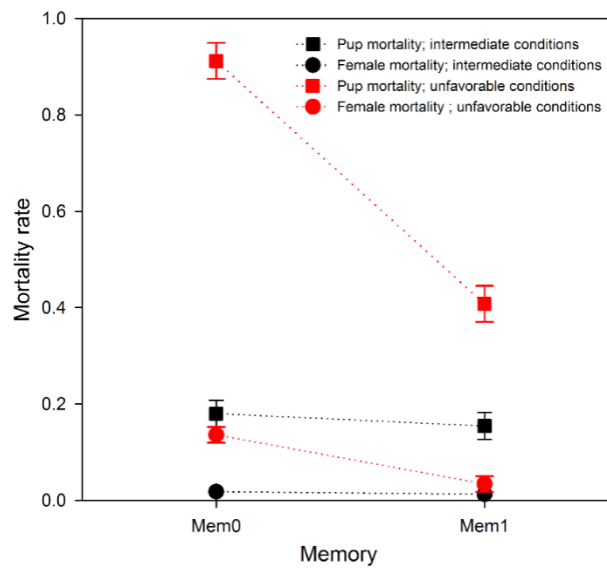


Figure 2.5.4 : Effect of the memorization on mortality rates. Effect (mean \pm SD) of memorization on the probability of pup death (square symbols) and on the probability of female death (circle symbols). Simulations involved females of 115 cm body length only. Intermediate conditions (black color): prey aggregation level 3, distance to the resource = 150 km, intermediate prey abundance. Unfavorable conditions (red color): prey aggregation level 1, distance to the resource = 300 km, intermediate prey abundance. Simulation performed using Mem0 (no memory) and Mem1 (memorization of location of the best patches).

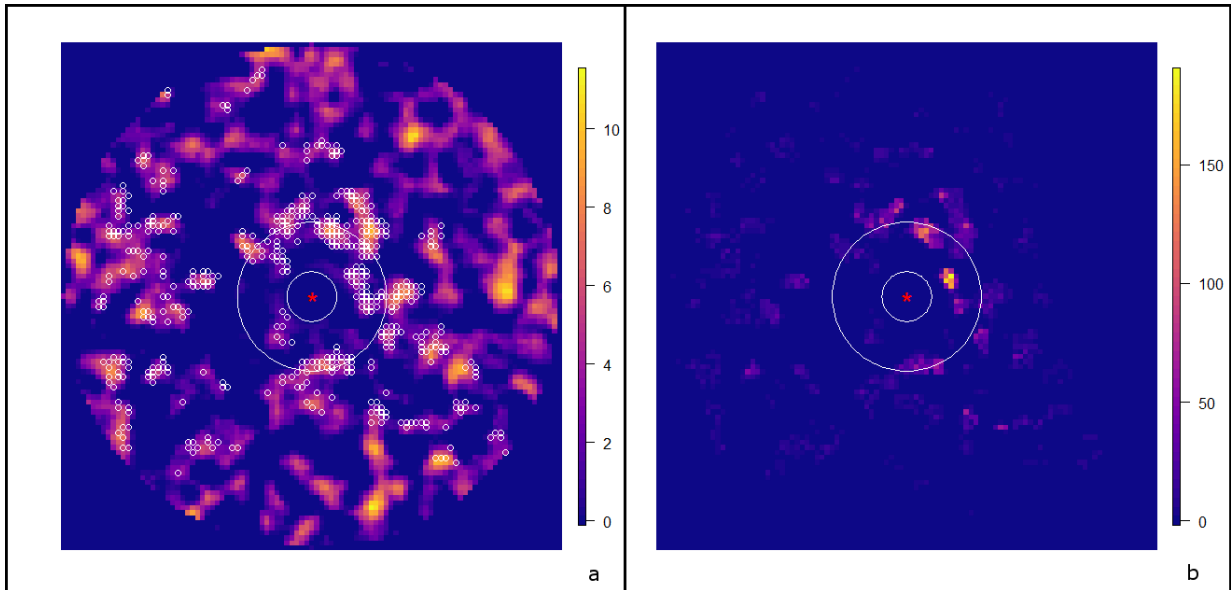


Figure 2.5.5 : Distribution and frequency of fishing events. Simulation results for 115 cm female body length in an environment roughly corresponding to that of the Kerguelen archipelago (intermediate abundance = 180 g of catchable prey per hour, Aggreg = 3 and Dist = 150 km). The red star identifies the location of the islands; the two white circles define the limits of the island plateau and the distance (Dist) to the resource, respectively. (a) Localization of the fishing events of 10 females over the rearing period (small white circles) on the map of resource density. (b) Location and frequency of the fishing events of 50 females over the rearing period in the same environment. One can see that the most frequently fished cells (b) mainly correspond to the richest ones (a). Conversely, a lot of poor cells have been visited in which animals have been fishing. However, these cells show low fishing frequencies indicating that animals are likely to spend less time in poor-quality zones.

2.5.3.4. Female body length

Body length had a positive, although weak, effect on female mortality and a stronger negative effect on that of pups (figure 2.5.6a). We calculated the success of female-pup pairs using $Aggreg = 3$ and $Dist = 150$ km, in two conditions of abundance (intermediate and high). In such conditions, females with a body length of 115 cm or more were the most successful ($SP > 0,8$; Fig. 2.5.6b). On average, the longest females (≥ 115 cm) performed the longest trips (Fig. 2.5.6 c et d). Conversely, NbrFishing and the NbrTrip both decreased with increasing female body length. Thus, longer females exploited distant resources more efficiently than shorter ones.

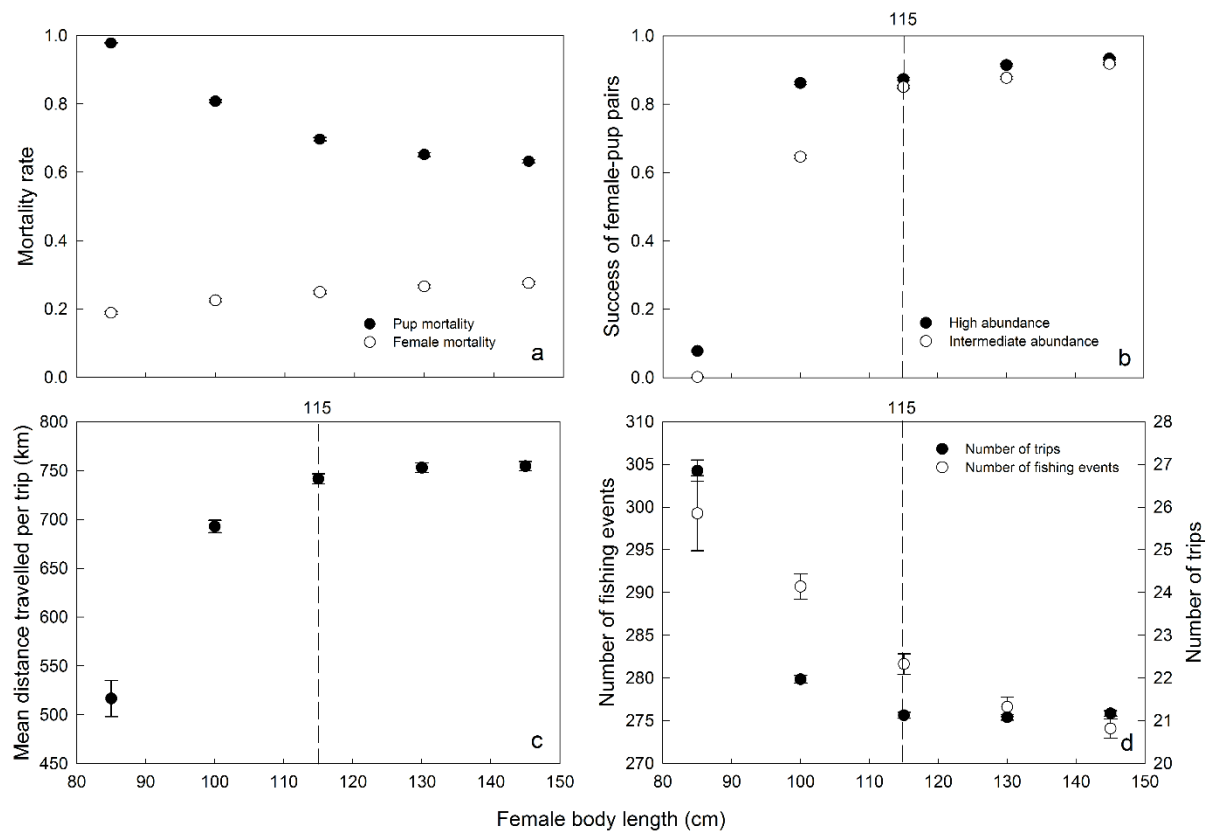


Figure 2.5.6 : Effects of female body length on survival and foraging behavior. Effect (mean \pm SD) of female body length on (a) the mortality rates of pups (filled circles) and females (open circles) ($n = 8640$ in each case), (b) the success of the pair mother/pup (SP) (intermediate conditions: $Aggreg = 3$, $Dist = 150$ km, high prey abundance (filled circles) and intermediate prey abundance (open circles)) ($n = 8640$ in each case), (c) the distance travelled per trip (MeanDTrip), and (d) the fishing events number (NbrFishing, open circles) and the trips number (NbrTrip, filled circles).

2.5.3.5. Identifying optimal body length

Calculation of the (energetic cost) / (success of female-pup pairs) ratio (E/SP) revealed that, for each distance, there exist a minimal value corresponding to an optimal female body length. These optimal body lengths increased with the distance to the resource (Fig 2.5.7a). The E/SP ratio looks like a quadratic relationship with the distance the females have to cover (Fig. 2.5.7b). When considering the optimal female body length as a function of the distance to be covered we find a positive linear relationship (Fig 2.5.7c). Outcomes showed that the success of the female-pup pairs (SP) should decrease in a quadratic relation with the female body length and consequently with the average distance that must be covered per trip (Fig 2.5.7d).

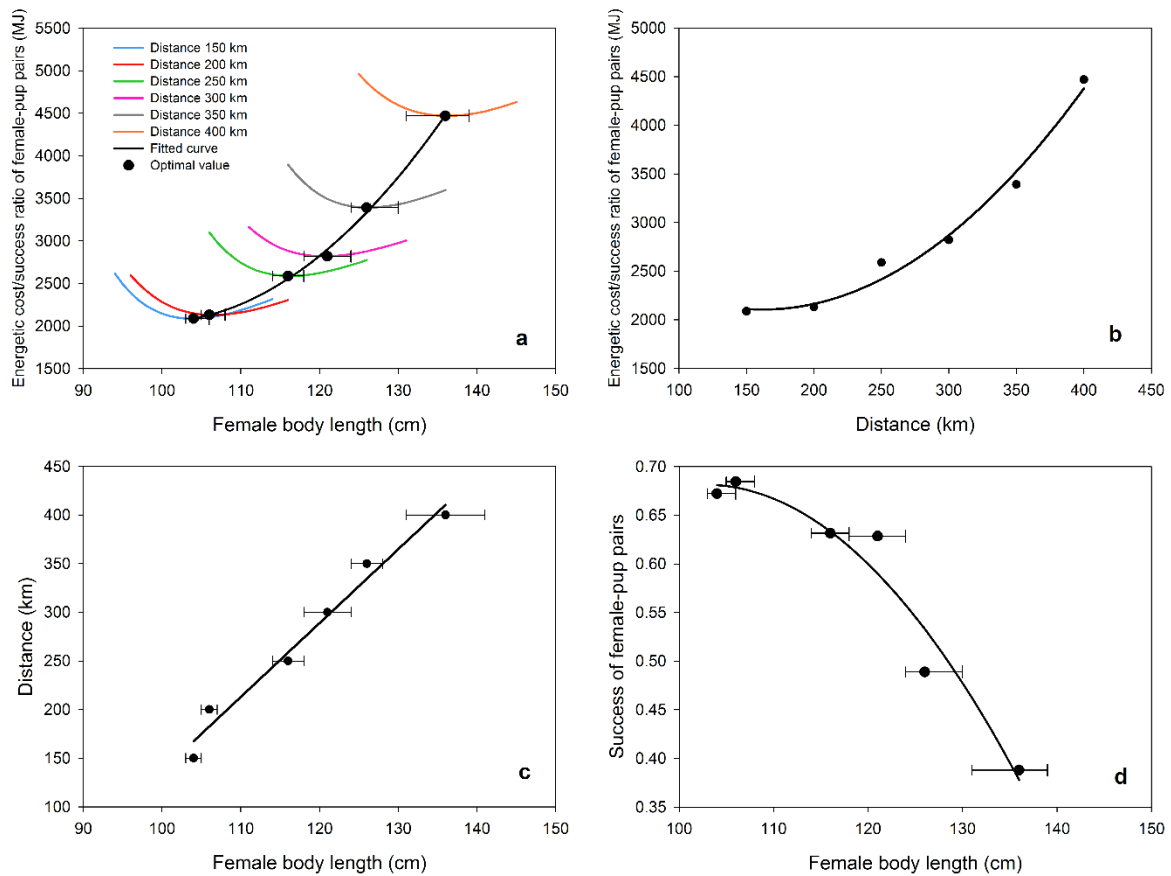


Figure 2.5.7 : Identifying optimal body length. (a) (Energetic cost) / (success of female-pup pairs) ratio ($R = E/SP$) as a function of female body length, for increasing distances from colony to the resource areas. Each color represents the distance to the resource (Dist) (blue: 150 km, red: 200 km, green: 250 km, pink: 300 km, grey: 350 km, orange: 400 km). Horizontal line indicates the 95% confidence intervals obtained by the bootstrap method (1000 samples with replacements). The regression curve $R = 1.792Length^2 - 355.4Length + 19670$ ($R^2 = 0.99$) is only indicative. To clarify the graph, the representation of each relation was limited to values close to the optimum. (b) Optimal E/SP ratios (MJ) as a function of Dist. (c) Distance–optimal female body length relationship. (d) SP–Optimal female body length relationship. Parameters used: Aggreg = 3, Abund = intermediate level and type of memorization = Mem1.

2.5.4. Discussion.

MarCPFS has several limitations since it considers variations in the horizontal plane only, whereas real females forage in a three-dimensional space. Resources considered in the model are static over time and not distributed in accordance with oceanographic features. The overestimation of final weights can be explained by the uncertainties about real prey abundance and aggregation levels, or the unknown effect of competition. Furthermore, diseases and predation are certainly factors of great importance in the real system. However, the consistency between the emerging results of our model and available observations, and the absence of neither abrupt nor abnormal bifurcation or excessive sensitivity to parameters, suggests that this simulator behaves in a satisfactory manner (tableau 2.4).

Tableau 2.4 : Elements for model validation

	Sources		Results (simulations)
<i>Pup's survival rate (%)</i>	77.6 ± 20.1	(Reid and Forcada, 2005)	86.2 ± 2.21
<i>Female final weights (kg)</i>	30.4 ± 0.7	(Lea <i>et al.</i> , 2006)	32.67 ± 0.92
<i>Pup final weights (kg)</i>	10.5 ± 0.5	(Lea <i>et al.</i> , 2006)	11.04 ± 3.42
<i>Female length (cm)</i>	114.8 ± 0.7	(Lea <i>et al.</i> , 2006)	Optimal body length ≈ 115 cm
	No effect in favorable years	(Guinet <i>et al.</i> , 2000; Lea <i>et al.</i> , 2006; Staniland <i>et al.</i> , 2007)	No effect if ≥ 115cm in intermediate to highly favorable conditions (Fig 5b)
<i>Increasing distance of resource</i>	Pup's rate mass gain decreases.	(Guinet <i>et al.</i> , 2000)	Pup's rate mass gain decreases.
	Time spent diving decrease.	(Boyd, 1999)	Time spent diving decreases to a certain distance (depending on the female body length)

2.5.4.1. Model validation

To validate MarCPFS outputs, we compared model outputs to the real pup's survival rate from Reid and Forcada (2005) and the data on final mass of female and pup from Lea *et al.*, (2006). When using parameters reported by field measurements (Dist = 150 km, female body length = 115 cm, Boyd, 1999; Turner *et al.*, 2014), moderate aggregation (level 3) and intermediate abundance (180 g h⁻¹), we found final weights corresponding to the actual final weights of females and pups (32.7 ± 0.9 kg, 11.0 ± 3.4 kg for the simulated animals, versus 30.4 ± 0.7 kg, 10.5 ± 0.5 kg for females and pups, respectively (Lea *et al.*, 2006, voir le tableau 2.4). Under such conditions, simulations yielded a survival rate for pups of 86.2 ± 2.2%, which is comparable with field observations: 77.6 ± 20.1% (Reid and Forcada, 2005; tableau 2.4). Among all the possible combinations of initial parameters, only this particular combination provided results that replicate field values. We thus hypothesize that these conditions constitute an appropriate approximation of the real spatial distribution of prey. We also used some validation elements of foraging behavior of the female described by Boyd (1999 ; tableau 2.4). The

comparison of our results with those of Langton *et al.*, (2014) about the guillemot showed the convergence of the two systems with a special emphasis on the effects of distance and abundance of the resource on the foraging strategies. This constitutes a partial cross validation of the models in the context of marine central place foraging.

2.5.4.2. Environmental parameters

All environmental variables (Dist, Abund and Aggreg) had direct effects on the foraging behavior of females, their mortality rate and final weight. In particular, the response of breeding success to prey spatial distribution parameters was not monotonous, exhibiting a maximum at the intermediate level of aggregation of prey (minimum of pup mortality). The effect of prey aggregation on the reproductive success can be partly explained by female behavioral changes when searching for food (see below). Several environmental conditions (extreme dispersal (Aggreg levels 0 and 1) and/or extreme aggregation of resources (Aggreg levels 8 and 10) and/or low abundance (90 g h^{-1})) are clearly unusual or exceptional, as they do not seem to be able to sustain sufficient successful breeding levels (Fig 2.5.2a et 2.5.2b). The strong negative effect of the distance to the resource on survival rate (Fig 2.5.3a) was expected and can be explained by the overall energy expenditure increasing with the distance, as already reported by Staniland *et al.*, (2007).

2.5.4.3. At sea : the foraging behavior

This study highlights the importance of a sufficient level of resource aggregation to sustain populations, as already suggested by field studies (*e.g.*, Guinet *et al.*, 2001). Aggreg and Abund strongly affected the number of fishing events per trip (Fig 2.5.2d et 2.5.2e). In particular, an increase in the aggregation level led to changes in the time spent searching for resource patches of sufficient quality and the mean distance travelled per trip. The curve for the number of fishing events per trip was convex in shape, with a minimum value of 19.4 ± 4.7 fishing events per trip (Aggreg = 3; Fig 2.5.2.d et 2.5.2e). Indeed, for moderately aggregated resources, each fishing event provided a larger amount of energy compared to conditions of dispersed resources. Beyond this threshold value, the aggregation of prey requires animals to spend an even longer time looking for resources patches of sufficiently high quality.

The minimum number of fishing events over the rearing period was obtained for a distance of 300 km (Fig. 2.5.3b). Beyond this distance, females must increase their fishing efforts to counterbalance the cost of covering such distances. As a consequence, females in poor body condition and unable to quickly recover a sufficient corporal energy are less likely to return to suckle their pup and more likely to abandon them to insure their own survival.

Memorizing location of the richest patches provided an advantage under harsh conditions (Fig 2.5.4). This suggests that memorization might be a trait of great importance in most populations of marine predators repeatedly facing such conditions. Indeed, Nabe-Nielsen *et al.*, (2013) showed that simulations integrating animals' ability to remember the profitability and location of previously visited areas were "able to reproduce the movement patterns that resembled those of real porpoises [...] and to maximize their food intake." For terrestrial mammals, Merkle *et al.*, (2014) experiments produced similar outcomes and conclusions.

Finally, an ability to memorize the location of the best patches of resources enabled adults to decrease both the mean distance and duration of each trip and the number of fishing events (Fig. 2.5.5).

Qualitatively, our results are consistent with the optimal foraging theory. According to this theory, animals are likely to spend less time in poor-quality patches and more time in high-quality patches of resources (Davies *et al.*, 2012; Turner *et al.*, 2014). Our results suggest that females finding cells, or patches of cells, with a low energy content tend to move away rapidly and search for better foraging locations (Fig 2.5.5). However, it could be argued that this finding reflects the presence, in the design of the simulator, of components of such behavior (*e.g.*, correlated random walk movement). We also parameterized the decision making process for diving with the body condition of the animal, because animals lacking energy have to eat, even when confronted with poor patches of resources (see the Fishing or moving section above). These last two features of the model may, at least partly, cancel each other out, and we consider the observed consistency with the optimal foraging theory to be rather an emergent property of the model than a built-in mechanism (Fig. 2.5.5).

As for central place foragers, the optimal foraging theory predicts that the load size should increase with the distance travelled from the colony to reach the feeding area (Orians and Pearson, 1979). Additionally, regular food provisioning of pup was found to be a critical factor underlying pup growth performance in Subantarctic areas (Georges and Guinet, 2000) and constitutes a strong constraint over this type of population. Indeed, our results show that the average energy gained by trip increases with Dist (Fig 2.5.3c). On the other hand, the female energy expenditure also increases with Dist. As a consequence, longer distance greatly decreased the growth performances of the pups, which have to fast for prolonged periods of time. These results are consistent with previous findings for fur seals from the Kerguelen Islands showing that the rate of pup mass gain decreases with foraging-trip duration (Guinet *et al.*, 2000). Lastly, carrying heavy loads affects the energy budget of central place foragers, increases travel costs and predation risks (Nonacs, 2001) and may harden the task of breeding pups.

2.5.4.4. Optimal phenotype

Female body length was found to have an effect on the probability of successfully rearing a pup (Fig. 2.5.6a). The shortest females were the least successful mothers, in accordance with Beauplet *et al.* (2006). Globally, when considering all conditions simulated, small females (≤ 110 cm long) making large numbers of short trips displayed the lowest levels of breeding success (89% pup mortality), whereas larger females (≥ 130 cm) making a lower number of trips were widely more successful (63% pup mortality) (Fig. 2.5.6c and 2.5.6d). Bigger females can store larger amounts of body reserves (Beauplet and Guinet, 2007) and are able to exploit efficiently distant food resources (Beauplet *et al.*, 2004). As already shown, they must increase the number of fishing events to compensate for energy loss resulting from both the distance covered and the drag force they undergo (figures 2.5.3b, 2.5.6c and d). However, their mortality rates were higher than for small females mainly due to their larger metabolic requirements and higher displacement costs. On the contrary, when considering intermediate/favorable conditions only, there was no appreciable difference in the breeding success (SP) when females were ≥ 115 cm in length (Fig 2.5.6b).

The positive relationship between the optimal E/SP ratio and female body length (Fig 2.5.7a) can be interpreted as a positive correlation between the amount of lipids animals can store and their body length, an allometric scaling relating body length to mass. As already shown by Beauplet and

Guinet (2007), the longest females are more efficient at exploiting distant food resources. On Amsterdam island (1,500 km north of the Kerguelen islands), where female Subantarctic fur seals (*A. tropicalis*) have to perform long foraging trips, body length has been shown to be a critical factor for foraging performance (Georges and Guinet, 2000) and survival (Authier *et al.*, 2011; Beauplet and Guinet, 2007). Furthermore, a population from South Georgia of *A. gazella* has also been shown to display a similar tendency, associated with decreased availability of Antarctic krill, due to the positive values of the Southern Annular Mode over the last three decades (Forcada and Hoffman, 2014). At Kerguelen Island depending on the foraging conditions female size were found to have a significant effect on pup growth under poor conditions, while no effect of female size on pup growth could be detected under favorable conditions (Bailleul *et al.*, 2005; Guinet *et al.*, 2000; Lea *et al.*, 2006). However, our results are consistent with these observations and show that, under intermediate conditions (particularly Dist = 150 km), the success of female-pup pairs was roughly similar for females' length ranging between 115 and 145 cm (Fig. 2.5.6b) and it follows that "larger is not always better" (Beauplet and Guinet, 2007).

The relationship between the E/SP ratio and the average distance to fishing areas is a positive quadratic one (Fig 2.5.7b). This is not very surprising since the drag force females undergo when they move, and the energy needed for it to be counter-balanced, is a function of the cross-sectional area (m²) of the animal. On the other hand, even if the animals can dynamically adopt optimal body lengths, SP evolves in a negative quadratic way (Fig. 2.5.7d), which means that females have more and more difficulties to raise their pup with increasing distances. When looking at the optimal body length in function of Dist, we found a linear relationship (Fig. 2.5.7c). L being the average length of the animals, we obtain:

$$L = \frac{k_2}{k_1} (Dist - D_0) + L_0$$

where D_0 is the initial value of distance, L_0 the initial value of female body length, k_1 and k_2 the speeds at which the fishing areas and the female body length can change respectively (S2 Text). Simulations gave similar outcomes (Fig 2.5.7c), with a slope of 0.128 corresponding to k_2/k_1 . For instance, using a constant speed (3 km year⁻¹) for the shift of the polar front, female body length should increase on average by 0.38 cm year⁻¹ for maintaining the best E/SP ratio. Under a pessimistic scenario in which females fail to modify quickly enough their phenotype (*i.e.* $k_1 < 0.38$ cm year⁻¹), while the population has to go farther and farther at sea, the pups will have to fast for longer periods and will be less and less well-fed. In the end, even if the females could adjust their body length from generation to generation, their individual fitness should not evolve in a similar way. To that regards, Beauplet *et al.* (2005) found that both survival of Subantarctic fur seal pups and post-weaning pup survival were strongly correlated with growth rate during the lactation period. In addition, we could fear that difficulties undergone within the lactation period should hinder pup's growth resulting into smaller animals, since such a malnourishment leads to a growth delay that cannot be later fully compensated for in mammals (Brzęk and Konarzewski, 2004; Wilson and Osbourn, 1960). Lastly, in most dramatic cases, food distress could possibly lead to the population extinction.

2.5.5. Conclusion

Our model shows the importance of the distance covered to feed and prey aggregation which are key factors to which animals are highly sensitive. Indeed, a simultaneous increase in distance and aggregation would be of dramatic consequences on the survival of central place forager populations. Such results should be considered within the framework of the environmental modifications likely to be triggered by climate change, as predicted by climatologists (*i.e.* a southward shift of the highly productive Polar Front). Several studies have already revealed relationships between oceanographic conditions and the foraging success of marine predators (Bailleul *et al.*, 2010; Biuw *et al.*, 2007; Bost *et al.*, 2009; Costa *et al.*, 1989; Guinet *et al.*, 2001, 2014; Lea *et al.*, 2006; McCafferty *et al.*, 1998). Environmental features and oceanographic cues including temperature, temperature gradients and water turbidity, may be indicative of phytoplankton concentration (Jaud *et al.*, 2012). These cues may provide marine predators with elements allowing them to identify the most favorable locations. Thus, in view of the predicted climate change that could lead to critical conditions, the adaptive capacities of central place foragers is of major importance regarding their survival and conservation. Modelling outcomes suggested that only the largest females would be able to rear their newborns successfully if the distance to the resource increases. On the contrary, young (short) females which reach their definitive body length at about 7 years old would be disadvantaged in addition to their inexperience in the foraging activity (Boyd and McCann, 1989; Cherel *et al.*, 1997; Guinet *et al.*, 2000; McCafferty *et al.*, 1998; Winship *et al.*, 2006). Consequently, their contribution to successive generations could be increasingly limited in the course of time.

Body length appears to be a good example of an integrative trait (Schmidt-Nielsen, 1984); McKinney, 1990 ; Perrin, 1998). It is known to be highly heritable in most animal species (Peters, 1983) and thus most likely under strong natural selection in the wild. Hence, we can hypothesize that analogous changes in the environment would lead to a gradual selection of larger individuals, although female length may not evolve quickly enough to compensate for the rate of change in the distance to resource parameter. This will depend on the adequacy of velocities of the southward shift of the main oceanographic frontal structures and evolution of the populations with regards to global warming. Future studies should also consider the effect of the vertical accessibility and structuring of the prey on the reproductive success of females, as a function of their length. In this line, the work of Benoit-Bird *et al.* (2013) on several top predators (including the Northern fur seal (*Callorhinus ursinus*)) revealed that the “fine scale distribution of prey is critical to how predators perceive the suitability of their food supply and the mechanisms they use to exploit it”. In particular, the quality of the patches of juvenile Pollock on which Northern fur seals feed, their structuring into clusters and inter-patch distance, were found to play major roles. In order to obtain more detailed and accurate results, we have already engaged in coupling MarCPFS with a physical-biogeochemical model of the ocean dynamics (including the micronekton dynamics: SEAPODYM, (Lehodey *et al.*, 2010). This coupling, after modifications and new calibration of our model, should allow us to verify that some of the prominent results we presented can be, to some extent, generalized to other central place foragers such as seabirds.

Les résultats de MarCPFS nous fournissent des informations précieuses quant au devenir de l'otarie à fourrure et des adaptations possibles. Les changements dans la structuration de la ressource ont un effet sur le succès reproducteur des otaries à fourrure et le comportement des femelles en mer. Il faut rappeler que MarCPFS est un modèle individu-centré et bien que la répétition des simulations nous informe sur les tendances générales et les performances individuelles des mères lors d'une période d'élevage, il ne permet pas de suivre l'évolution des populations à travers des périodes d'élevage successives.

Dans le projet d'article suivant, nous nous sommes donc plus particulièrement intéressés aux stratégies d'acquisition de la ressource à distance variable, aux gains d'énergie des mères et des jeunes, ainsi qu'à la dynamique de population dans 6 scénarios d'éloignement en direction du sud du front thermique où les animaux ont l'habitude de se nourrir. Dans ces développements il a aussi été pris en compte l'effet de la taille des animaux, tant ce facteur s'est montré prépondérant dans les résultats précédents.

2.6. Article 2 - Are polar central place foragers threatened by climate warming? Massardier-Galatà L, Wajnberg E, Guinet C, Coquillard P (En révision dans JAE)

Résumé

Dans un précédent travail (Massardier-Galatà *et al.*, 2017), les résultats d'un modèle de simulation bioénergétique individu-centré d'un central place forager marin, l'otarie à fourrure antarctique (*Arctocephalus gazella*), ont conduit à conclure que les changements climatiques prévus devraient conduire à une augmentation progressive de la taille des adultes. En utilisant un modèle de simulation basé sur les résultats obtenus par ce modèle, nous avons étudié dans cette section les effets de la distance entre les zones de pêche et les colonies, la longueur de la femelle sur la stratégie individuelle de recherche alimentaire et les conséquences potentielles en termes de dynamique de population. Nous avons constaté que les animaux devraient être très sensibles à la distance qu'ils doivent parcourir pour la pêche et devraient réagir en augmentant leur charge de nourriture tout en exploitant des zones plus pauvres que celles qu'elles exploitent habituellement. Cependant, une augmentation de la taille de la charge alimentaire ne devrait pas garantir un approvisionnement suffisant pour le jeune, dont le gain de poids diminue régulièrement avec la distance parcourue par les mères. La dynamique de la population devrait certainement en être affectée, en particulier par la vitesse de déplacement vers le sud du front polaire, prédite par les climatologues, où les otaries à fourrure pêchent habituellement. Nos résultats suggèrent que, au cours des trois prochaines décennies, une vitesse de déplacement vers le sud supérieure à 2 km par an, pourrait compromettre la durabilité des populations, même si les animaux peuvent modifier leur phénotype ainsi qu'il est déjà observé dans la zone subantarctique.

2.6.1. Introduction

In the past decades, countless investigations on major environmental consequences of climate change have led to a consensus among scientists (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2014). Its effects have been observed either on animal or plant species (Parmesan, 2006; Parmesan and Yohe, 2003; Walther *et al.*, 2002), inducing modifications of population dynamics and inter-specific interactions, particularly in prey-predator systems (Jenouvrier *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2004). The present study is mainly focused on the Southern Oceans where significant modifications in response to climate change have already been observed. Among them, altered ocean circulation dynamics, and in particular increased sea surface temperature and mixed layer depth have been noted (Alory *et al.*, 2007; Antonov *et al.*, 2005; Doney *et al.*, 2012; Gille, 2008; Knutti *et al.*, 2003). Several climatic-oceanographic simulation models predict shifts in the position of frontal structures, especially the Antarctic Polar Front Zone (Orsi et Withworth, 2005; Turner *et al.*, 2014). These changes are suspected to induce modifications in resource distribution. Specifically, many central place foragers such as pinnipeds and seabirds search for food in areas associated with the PFZ. An increase in the distance between their favored foraging areas and the land-based breeding colonies could make it more difficult for them to access their

foraging ground resources (Bost *et al.*, 2015). Central place foragers are constrained by the necessity to regularly return to their breeding colony after fishing. According to the optimal foraging theory, foraging strategies are most likely selected on the basis of maximization of the net energy intake rate (Krebs *et al.*, 1977) it also states that load size should increase with the duration of foraging trips for central place foragers (Orians and Pearson, 1979).

In a previous paper (Massardier-Galatà *et al.*, 2017), we focused on the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella* Peters, 1875) as an example of such central place foragers. A few days after settling, around early December, females give birth to a unique pup and then stay ashore to feed their newborn for five to seven days (Arnould *et al.*, 1996a). After this initial perinatal period, females alternate between two to seventeen days at sea to fish and one to three days ashore to feed their pup (Bonner, 1984; Boyd, 1999; Boyd and McCann, 1989; Guinet *et al.*, 2000, 2001; Lea *et al.*, 2002b). Individuals breeding in the Kerguelen archipelago (49° 20' S, 69° 20' E) forage in a complex marine environment in the vicinity of a frontal system, the PFZ, bounded by the Polar front and the Subtropical front (Abbott *et al.*, 2000; Belkin and Gordon, 1996; Lea and Dubroca, 2003). Previous studies have shown that maternal size could be a critical factor of foraging and breeding success (Beauplet and Guinet, 2007; Georges and Guinet, 2000; Guinet *et al.*, 2000; Lea *et al.*, 2006).

In Massardier-Galatà *et al.* (2017), we investigated separate and combined influence of body length, behavioural traits, and environmental changes on breeding success of the Antarctic fur seal. To this end, a spatially explicit bio-energetic simulator, named MarCPFS (Marine Central Place Foragers Simulator), was developed using the individual-based modelling (IBM) technique (IBM, Jørgensen 2011; Coquillard and Hill, 1997; Grünbaum, 1998). We thus attempted to evaluate the potential changes in individual breeding success in relation to (i) foraging conditions (*i.e.*, abundance, aggregation or/and accessibility of prey) and (ii) the intrinsic features of females (body size and memorization abilities).

Overall, results showed that longer distances from colony to prey locations were associated with higher mortality and lower final weight (*i.e.*, at weaning), for both females and their pup. We found that female length (which is allometrically linked to body mass) positively affected female mortality, although weakly. Interestingly, increased female length also had a strong negative effect on pup mortality. As a whole, longest seals performed the longest trips, were more efficient than short ones when exploiting distant resources and were able to store additional lipid reserves. Under particularly unfavourable environmental conditions, body length appeared as a critical factor for the overall survival of Antarctic fur seals. Consistent with earlier results (Bailleul *et al.*, 2005; Guinet *et al.*, 2000; Lea *et al.*, 2006), our results also showed that in favourable years the success of the female-pup pairs remained rather constant regardless of female body length, provided their size was greater than or equal to 115 cm, which is nearly the average value measured at Kerguelen (*i.e.*, 114.80 ± 0.73 cm ; Lea *et al.*, 2006). Lastly, the optimal female body length minimizing the energetic-cost/breeding-success ratio was linearly correlated (a positive rate of about 7.5%) with foraging distance. Consequently, female body length should increase, on average by 0.38 cm year⁻¹, to maintain the best energy-expenditure/breeding-success ratio in the case of a PFZ shift of 3 km year⁻¹(see below).

In a recent study, Forcada and Hoffman (2014) showed that climate change caused a significant decline in fur seal population around South Georgia over the last three decades. This decline was accompanied by an increase in individual body size over the same period. These observations were all correlated with alterations in the ocean-climate system within the southern Atlantic region, with a

direct effect on the availability of Antarctic krill, the main food resource for fur seals in this region. Moreover, the southward shift of the PFZ (Turner *et al.*, 2014), where Kerguelen fur seals concentrate their foraging activity, is likely to induce longer foraging trips with potential negative effects on reproductive rates (Jenouvrier *et al.*, 2008; Le Bohec *et al.*, 2008).

One of the main conclusions of Massardier-Galatà *et al.*, (2017) was that “in view of the predicted major changes in climate that could lead to critical conditions, the adaptive capacities of central place foragers is of major importance with respect to their survival” and that “analogous changes in the environment would lead to the gradual selection of larger individuals”. This leads to important, currently unresolved questions: can the evolution towards bigger adult body lengths – and the related increase in load size – counterbalance the corresponding increase in energy expenditure to cover longer distances? Is the current velocity of the polar front shift compatible with this phenotypic change (i.e., increase of animal body length), a necessary condition to counterbalance the environmental change? Can we expect population size could stabilize at a demographic level insuring population sustainability? To answer these questions, using MarCPFS, we first investigated the effect of both the distance travelled by fur seals to find feeding resources and body length on energetic outputs, mother-pup pair survival and the foraging strategy that adults should adopt to efficiently rear their pup. Then, we attempted to simulate over the next 3 decades the population dynamics of a fur seal colony. To this end, survival as a function of environmental parameters was tested using regression models on data obtained from MarCPFS runs. Regression models were next used to compute dynamically the transition probabilities of a Leslie matrix embedded in a demographic model involving various velocities of the southward shift of the PFZ.

2.6.2. Materials and Methods

In MarCPFS, five main parameters control the simulations: (1) the distance to resources (*i.e.*, the inner limit of the highest possible abundance) which varies from 150 to 450 km with 50 km incremental steps, (2) eight aggregation levels of the resources (Aggreg; from dispersed to highly aggregated), (3) four levels of abundance of the resources (Abund; low, intermediate, high and very high), (4) two types of memory (Mem0: no memory at all and Mem1: ability to memorize the location of the richest patch exploited during the last trip) and (5) five female body lengths (Length; from 85 to 145 cm by step of 15 cm) (see Massardier-Galatà *et al.* 2017 for additional explanations).

Among the 192 possible combinations of environmental parameters compared, only one allowed simulation outcomes to be validated by field measurements, particularly the breeding success and both pups' and mothers' weight. This unique combination (Dist = 150 km, Aggreg = 3, Abund = intermediate) was thus considered as an approximation of the real environmental distribution of food resources in the vicinity of Kerguelen. Consequently, in the present study, Aggreg and Abund levels were kept constant but simulations were launched with various colony-to-fishing-areas distances and various animal lengths. Seals were endowed with memorizing ability (Mem1) of the most profitable fishing zones as showed by tracking recorded on real animals (Benhamou, 1994; Bonadonna *et al.*, 2000, 2001; Georges and Guinet, 2000; Lea *et al.*, 2006). Chaque simulation a été répétée 50 fois en utilisant 10 cartes virtuelles différentes de répartition des ressources que les otaries devaient exploiter.

2.6.2.1 Energetic aspects

We first ran a number of simulations to estimate values of energetic variables for foraging trips carried out by mothers over the rearing period. For each simulated female of a given length, and for each distance travelled d , we computed the sum of the energetic gain E_d (MJ) obtained at each fishing event, which corresponds to the decision to fish during one hour:

$$E_d = \sum_{t=1}^{nt} \sum_{f=1}^{nf} E_{tf} \quad (1)$$

where nt is the number of trips and nf is the number of fishing events. The average load size by trip (ϕ) is then $\phi = \frac{1}{nt} E_d$. Similarly, we calculated the sum (ΔW) of positive variations (dw_t) in pup weight following successive suckling events, for each simulated female:

$$\Delta W = \sum_{t=0}^{2880} dw_t \begin{cases} dw_t & \text{if } (w_t - w_{t-1}) > 0 \\ \text{else} & \\ dw_t = 0 & \end{cases} \quad (2)$$

where 2880 is the total number of hours of a breeding season, $t = 0$ corresponding to pup's birth.

2.6.2.2. Pupa-mother survival

For each seal length and each distance travelled, we recorded the number of mothers and pups having successfully completed the rearing period. The success of the mother-pup pairs (SP) was calculated as: $SP = (1-D_p) \times (1-D_f)$, where D_p and D_f are the probabilities of death for pups and mothers, respectively.

2.6.2.3 Population dynamics

2.6.2.3.1. Leslie matrix

Optimal values of female body length and survival probabilities obtained by Massardier-Galatà *et al.*, (2017) for various kinds of environments were used in the present population dynamics study. First, we established two empirical models by fitting separately a logistic regression (generalized linear model with a logit link function, and a binomial distribution of errors) to females' and pups' survival. We sought to establish if survival could depend on (1) the distance to the resource, (2) the abundance level or (3) female body length, considering at the same time interactions between variables and quadratic effects (details in Appendix S1).

Appendix S1

Logistic regressions, with a logit link, were fitted on simulation results in order to build two statistical models to estimate transition probabilities of females and weaned pups as a function of combined effects of environmental parameters. Models' establishment started with a complete model (direct effects, quadratic effects and interactions). Then, a stepwise method was used to select the most parsimonious model. Table I and II summarizes the results of the last step. After a logit back-transformation of the calculated values (p), adequacies of empirical models were visualized using scatter plots of simulated data vs models (figures 1 and 2).

1. Female seals

Table I. Results of the logistic regression (binomial distribution of errors) of survival probability depending on environmental conditions (Dist and Abund) Female body length (Length), memory ability and aggregation level were fixed (Mem1 and Aggreg = 3)

Parameters	value	Std. Error	t-value	Pr(> t)
Abund	$4.63 \cdot 10^{-4}$	$1.00 \cdot 10^{-5}$	46.227	$< 10^{-4}$
Length	$-4.90 \cdot 10^{-2}$	$9.45 \cdot 10^{-3}$	-5.188	$< 10^{-4}$
Abund ²	$-5.58 \cdot 10^{-9}$	$1.91 \cdot 10^{-10}$	-29.21	$< 10^{-4}$
Length ²	$1.88 \cdot 10^{-4}$	$4.08 \cdot 10^{-5}$	4.605	$< 10^{-4}$
Abund* Dist*Length	$-7.57 \cdot 10^{-9}$	$1.04 \cdot 10^{-9}$	-7.288	$< 10^{-4}$

The resulting model of survival is then: $m_f = 4.63 \cdot 10^{-4} \text{ Abund} - 4.90 \cdot 10^{-2} \text{ Length} - 5.58 \cdot 10^{-9} \text{ Abund}^2 - 4.27 \cdot 10^{-4} \text{ Dist}^2 + 1.88 \cdot 10^{-4} \text{ Length}^2 - 7.57 \cdot 10^{-9} \text{ Abund} \cdot \text{Dist} \cdot \text{Length}$ (1).

We then obtained the predictions of the survival probabilities of pf females by performing the following transformation: $p_f = \frac{1}{(1+e^{-m_f})}$ and confronted the predicted values with the values obtained with MarCPFS (Figure 1).

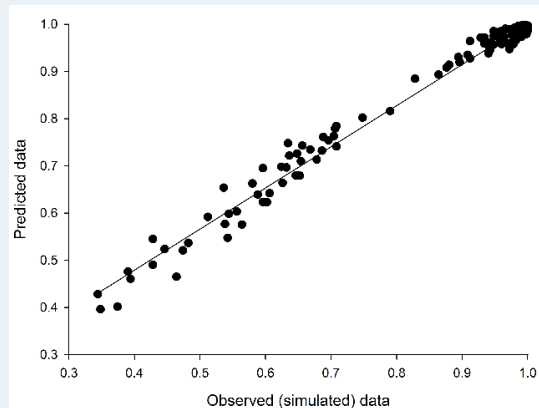


Figure 1. Predicted values (obtained by a logistic regression) vs observed data (obtained with MarCPFS simulations). Fitted line: $y = 0.8713x + 0.1306$ ($R^2 = 0.987$).

Pups

Table 2. Statistical results of the logistic regression (binomial distribution of errors) of pup survival probability depending on environmental conditions (Dist and Abund) and female body length (Length). Memory ability and aggregation level were fixed (Mem1 and Aggreg = 3)

Parameters	value	Std. Error	t-value	Pr(> t)
Intercept	-45.2	1.08	-41.98	< 10 ⁻⁴
Abund	6.91 10 ⁻⁴	1.69 10 ⁻⁵	40.79	< 10 ⁻⁴
Dist	-5.38 10 ⁻¹	3.12 10 ⁻²	-17.25	< 10 ⁻⁴
Length	6.25 10 ⁻¹	1.77 10 ⁻²	35.3	< 10 ⁻⁴
Abund ²	-1.07 10 ⁻⁸	2.84 10 ⁻¹⁰	-37.51	< 10 ⁻⁴
Dist ²	-5.61 10 ⁻⁴	1.64 10 ⁻⁴	-3.42	6.4 10 ⁻⁴
Length ²	2.56 10 ⁻³	7.76 10 ⁻⁵	-32.98	< 10 ⁻⁴
Abund *Dist	8.65 10 ⁻⁶	7.17 10 ⁻⁷	12.05	< 10 ⁻⁴
Dist*Length	3.28 10 ⁻³	2.25 10 ⁻⁴	14.57	< 10 ⁻⁴
Abund*Dist*Length	-4.78 10 ⁻⁸	5.05 10 ⁻⁹	-9.47	< 10 ⁻⁴

The resulting model of survival is then:

$$m_p = -45.2 + 6.91 \cdot 10^{-4} \text{Abund} - 5.38 \cdot 10^{-1} \text{Dist} + 6.25 \cdot 10^{-1} \text{Length} - 1.07 \cdot 10^{-8} \text{Abund}^2 - 5.61 \cdot 10^{-4} \text{Dist}^2 + 2.56 \cdot 10^{-3} \text{Length}^2 + 8.65 \cdot 10^{-6} \text{Abund} \cdot \text{Dist} + 3.28 \cdot 10^{-3} \text{Dist} \cdot \text{Length} - 4.78 \cdot 10^{-8} \text{Abund} \cdot \text{Dist} \cdot \text{Length} \quad (2).$$

We then obtained the predictions of the survival probabilities of pf females by performing the following transformation: $p_p = \frac{1}{(1+e^{-m_p})}$ and confronted the predicted values with the values obtained with MarCPFS (Figure 2).

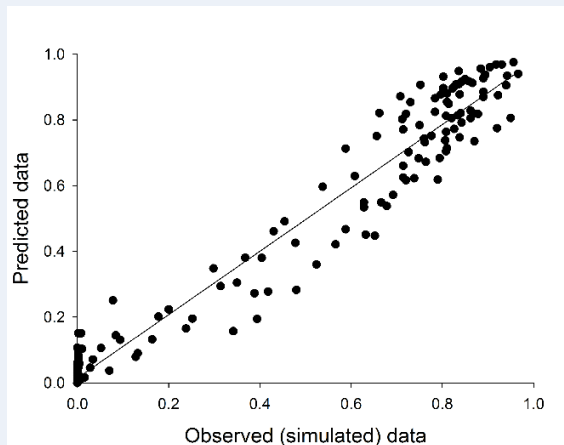


Figure 2. Predicted values (obtained by a logistic regression) vs observed data (obtained with MarCPFS simulations). Fitted line: $y=0.9647x+0.0146$ ($R^2 = 0.96$).

The memorization ability was activated and the aggregation level set to 3. Survival probabilities estimated with these models were used for the transition probability of most of the age classes of a Leslie matrix (see below). Females' fertility was calculated using a 4-order polynomial regression on the data drawn from (Boyd *et al.*, 1995):

$$F(c) = -0.179987 + 0.118187c - 0.005018c^2 - 0.000112c^3 + 0.00000544c^4, (R^2 = 0.94) \quad (3)$$

where c is the age class ($c \in \{3, \dots, 24\}$), fertilities of the classes 1, 2 and 25 being set to 0 (see Fertilities section in Appendix S1). From the results obtained, we then built a (25 × 25) Leslie matrix assuming that most of the transition probabilities from each age class to the next are equal and with fertilities in the interval [0, 0.443].

As for the first post-weaning year of young females, the transition probability, *i.e.* P_{12} , was given by the pup survival model, since pup survival is strongly depending on its well feeding during the rearing period. Transition P_{23} is equal to 0.819 according to (Boyd, 1993, 1996) and remained constant through time.

Since young females can grow up to 8 years of age, we used the following equation obtained by regression (inspired from (Dabin *et al.*, 2004)):

$$l = 115(1 - \exp(-0.643 \text{ age}))^{0.389}, \quad (4)$$

where l is the seal length (cm), age ranges from 3 to 7 and 115 represents the asymptotic body length (*i.e.* the optimal size under favorable conditions at Kerguelen Island; further details are given in Appendix S1, increase in young females' length section). Equality of transition probabilities between age classes of female older than 7 is a deliberately optimistic approximation in order to assess the effects of environmental changes based on variation of survival only (*i.e.*, food availability), rather than on combined feeding and ageing.

2.6.2.3.2. Population dynamics in various contexts

The population dynamics of the initial distribution π_0 (see corresponding section in Appendix S1) was simulated under environmental conditions that were either constant or variable through time. These variations only regarded the distance to resources (Dist) which is most likely increasing with time, due to the Southern shift of the polar front ((Burrows *et al.*, 2011); Hoegh-Guldberg *et al.*, 2014). Increase in the distance travelled was simulated using several constant velocities of the polar front shift (Shetye *et al.*, 2014; Sprintall, 2010; Wang, 2013). Aggregation and abundance of resources are also likely changing with the distance, as suggested by field observations (Bost *et al.*, 2015; Boyd, 1999; McCafferty *et al.*, 1998). However, no correlation between these variables and time, surface or deep water temperature has been established yet. Consequently, we chose to keep them constant.

All statistical computations were made with the R software (2017).

Appendix S1

1. Fertilities

Fertilities of the Leslie matrix were obtained by means of a polynomial regression (Figure 3) on fertilities of each age class (data from Boyd *et al.*, 1995).

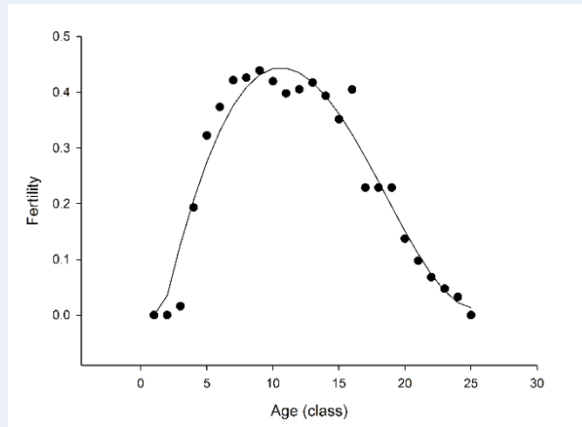


Figure 3. Fertilities of the 25 classes of age (dots) observed and the fitted curve ($R^2 = 0.94$). Fertilities of seals older than 20 years where extrapolated using the fitted curve on data from Boyd (1995).

Equation of the fitted curve is:

$$F(c) = -0.179987 + 0.118187*c - 0.005018c^2 - 0.000112c^3 + 0.00000544c^4 \quad (R^2 = 0.94) \quad (3)$$

According to (3) the calculated fertilities F_i (25 age classes) are:

$$F_i = (0, 0, 0.127, 0.207, 0.275, 0.331, 0.376, 0.409, 0.431, 0.442, 0.443, 0.435, 0.418, 0.393, 0.361, 0.324, 0.283, 0.239, 0.195, 0.151, 0.110, 0.073, 0.043, 0.022, 0)$$

2. Increase in young females' length

Young females are weaned at the end of the rearing period which lasts for about 4 months. Their length is, on average, about 86 cm, for females with a final length of 115 cm (McCafferty *et al.*, 1998), and they continue to grow until 8 years of age. Following Dabin *et al.* (2004), we fitted a saturation function to reproduce this process. With the asymptotic body length = l_{max} (cm), the Von Bertalanffy's saturation function is:

$$\text{Length}(t) = l_{max}(1 - \exp(-\alpha * t))^\beta \quad (4)$$

where α and β are parameters to be estimated. Using a classical regression method we obtained (α , β) for each seal length that allowed us to reconstruct hypothetical growth curves (Table 3). Lastly, replacing Length by these values in eqn. (1) we computed the successive transition probabilities of young females from the 3rd to the 8th year (Table III and Fig. 3). However, transition $P_{23} = 0.8169$ was kept constant according to Boyd (1995).

Table III. Young females' growth from weaning to the 7th year for various final female lengths.

Def. lengths	115	120	125	130	135	140
Year 1	86.00	89.74	93.48	97.22	100.96	104.70
2	101.4	105.9	110.4	114.9	119.4	123.9
3	108.2	113.0	117.8	122.6	127.4	132.2
4	111.5	116.4	121.3	126.3	131.2	136.1
5	113.2	118.1	123.1	128.1	133.1	138.0
6	114.0	119.0	124.0	129.0	134.0	139.0
7	114.5	119.5	124.5	129.5	134.5	139.5
α	0.643	0.650	0.658	0.665	0.671	0.678
β	0.389	0.394	0.398	0.402	0.406	0.410

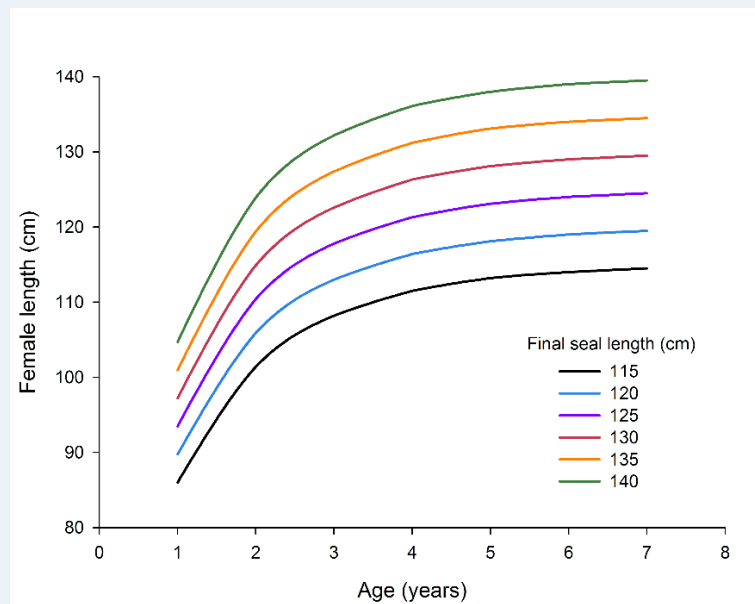


Figure 4. Young females' growth. Growth curves were reconstructed using the coefficients (α , β) indicated in Table 3.

3. Initial distribution of the population

According to Wickens and York (1997), we calculated the size of each age class fitting an exponential regression: $25.5589e^{-0.2548 \times \text{age}}$ ($R^2 = 0.988$) on data of these authors. Then, we calculated the proportion of an equivalent population of $n = 500$ individuals and we started the population dynamics simulation with the following initial distribution (π_0):

$$\pi_0 = (50.80, 38.05, 76.75, 60.50, 46.10, 35.75, 27.70, 21.45, 16.65, 12.90, 10.00, 7.75, 6.00, 4.65, 3.60, 2.80, 2.15, 1.70, 1.30, 1.00, 0.80, 0.60, 0.45, 0.35, 0)$$

2.6.3. Results

2.6.3.1. Increasing distance to fishing areas

2.6.3.1.1 Effect on fishing effort

Seals increased their fishing effort, *i.e.* the number of fishing events over the rearing period, with an increase in the distance covered from colony to fishing areas. Globally, the average richness of fished patches linearly decreased from 168 g (\pm SD = 59.7) to 149 g (\pm SD = 52.5) when the distance was increased from 150 km to 400 km. However, such effort was not equally distributed among all patches of resource. Indeed, the frequency of fishing events on the poorest patches (patch ranging from 55 to 80 g in an environment with an average richness of 180 g of catchable resource per hour) increased with distance (Fig. 2.6.1). Frequencies were, on average, multiplied by 2.63 without notable difference between seals of different length.

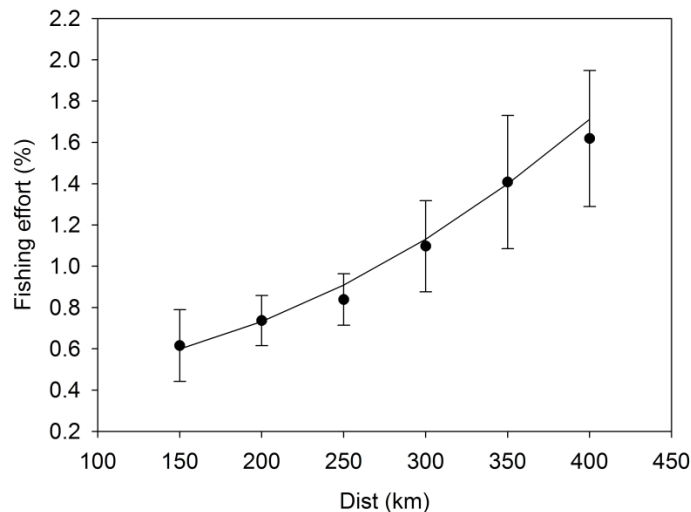


Figure 2.6.1: Fishing effort (\pm SD) on poor patches ranging between 55 and 80 g of prey (catchable in one hour) as a function of distance to fishing areas. For each distance, 50 seals of length = 115 cm were tested on 10 independent maps of resources. Regression curve on mid-points: $y = 9 \cdot 10^{-6}x^2 - 5 \cdot 10^{-4}x + 0.47$ ($R^2 = 0.99$).

2.6.3.1.2. Effect on load size, pup mass gain and overall breeding success

Successful pup rearing with increasing distance to foraging areas was associated with a proportional increase in load size (ϕ) and rose with the female's body size (Fig. 2a; $F_{1,3580} = 34.65$; $p < 0.001$) (see SuppInfoS1.III). However, despite the higher load size, the energy transferred to pups decreased with the distance (Fig. 2b), leading to a marked decrease in overall breeding success (Fig. 2c). It must be noted that the foraging duration (hours) was found linearly linked with the foraging distance ($1.562 \times \text{Dist} + 91.23$, $R^2 = 0.98$) as well as with the average distance traveled per trip (Fig. 2d).

Effect of the interaction between seal length and the distance to feeding areas (ANCOVA analysis) on the load size (table IV). The load size (ϕ) was modelled as a dependent variable with seal length as factor and distance as covariate.

Table IV. Variance table of the ANCOVA analysis (data of the figure 2a in the main text)

	df	Sum Sq	Variance	F	Pr(>F)
Dist	1	458236	458236	1601.38	< 2e-16
Seal length (Sl)	1	677426	677426	2367.38	< 2e-16
Dist:Sl	1	9915	9915	34.65	4.31e-09
Residuals	3580	1024417	286		

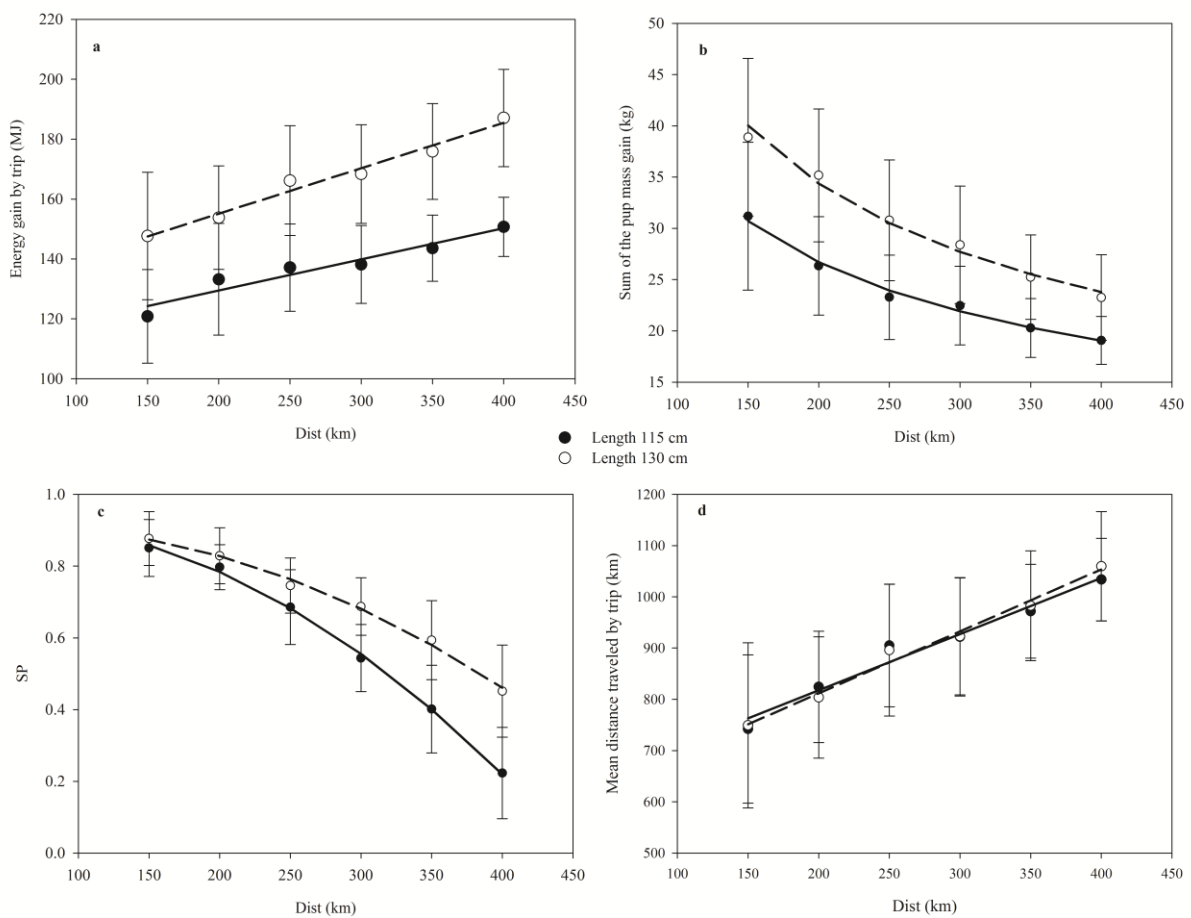


Figure 2.6.2: Effects of increasing the distance travelled (Dist) from land-based colonies for two female seal lengths (Length = 115 cm (black circle) and 130 cm (white circle)) (successful rearing cases considered only). (a) Average load size in MJ (\pm SD) by trip (Length = 115 cm: $\phi = 0.1038 \times \text{Dist} + 108.7$, $R^2 = 0.93$; Length = 130 cm: $\phi = 0.1516 \times \text{Dist} + 124.7$, $R^2 = 0.98$). (b) Pups' weight gain ΔW (\pm SD) summed up over the entire rearing period. Weight loss due to fasting periods when mothers are at sea were not taken into account (Length = 115 cm: $\Delta W = 1.551 \cdot 10^{-4} \times \text{Dist}^2 - 0.130 \times \text{Dist} + 46.88$, $R^2 = 0.982$; Length = 130 cm: $\Delta W = 9.694 \cdot 10^{-5} \times \text{Dist}^2 - 0.116 \times \text{Dist} + 54.26$, $R^2 = 0.99$). (c) Breeding success probability (\pm SD) (Length = 115 cm: $SP = -5.342 \cdot 10^{-6} \times \text{Dist}^2 + 3.866 \cdot 10^{-4} \times \text{Dist} + 0.92$, $R^2 = 0.99$; Length = 130 cm: $SP = -3.661 \cdot 10^{-6} \times \text{Dist}^2 + 3.61 \cdot 10^{-4} \times \text{Dist} + 0.902$, $R^2 = 0.99$). (d) Mean distance travelled per trip (Length = 115 cm: $\text{Dist} = 1.2091 \times \text{MeanD Trip} + 569.8$; Length = 130 cm $\text{Dist} = 1.0953 \times \text{MeanD Trip} + 598.6$).

2.6.3.2 Population dynamics

For the current population body length (*i.e.*, 115 cm), we considered an increase in the distance travelled (Dist) between the breeding colony and the foraging location (*i.e.*, corresponding to the simulation of a Southern shift of the PFZ) with time.

According to figure 2.6.3, in the next 30 years, if the distance to fishing areas does not exceed 200 km (*i.e.*, a shift of 1.5 km year⁻¹), population should slightly increase and then reach a steady state involving about 1100 females (see the Population dynamics section in the Appendix S1). With PFZ shifts lower than 1.5 km year⁻¹, the population should exhibit a continuous growth (up to 7.8% if there is no PFZ shift).

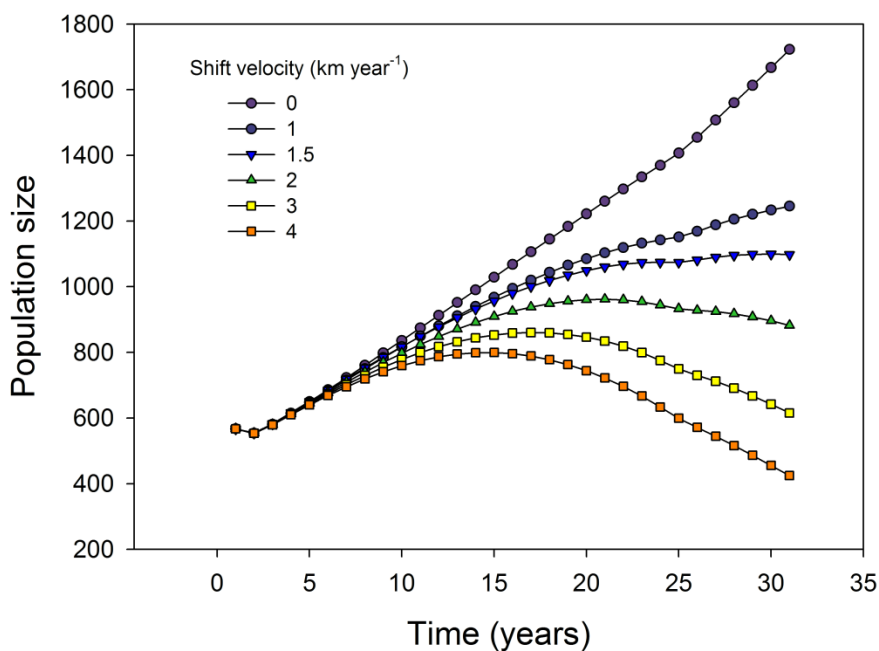


Figure 2.6.3: Evolution of population size (female body length = 115 cm) with time. 30 years simulated in six contexts of southward shift velocities of the polar front, from 0 (black circles) to 4 km year⁻¹ (red squares). All simulations started with identical conditions (number of individuals, distribution of female age classes and initial distance = 150 km, Aggreg = 3, Abund = intermediate level).

Appendix S1

On the 30th year, using a PFZ shift velocity of 1.5 km year⁻¹ and halting this displacement, *i.e.* at a distance of 150 + 30×1.5 = 195 km from the colony, the population reaches a nearly stationary state as attested by the first eigenvalue of the Leslie matrix : $\lambda_1 = 0.995$ and by comparison with the theoretical size of each age class. Stable stages are given in figure 5 and table V. Figure 5 highlights the proximity of the theoretical distribution of the stable stages of the Leslie matrix (recorded at the 30th year of the simulation), with the distribution of the age classes on the 30th year of the simulation. This enables us to conclude that the population has nearly reached a steady state. The net reproductive rate is then 0.99 and the generation time, *i.e.* the time needed for a complete renewing of the population, is about 10.34 years.

Figure 6 shows the mean time to death of each age class at steady state. Note the low mean time of the first year old females, *i.e.* the just weaned pups. Computations were made using the R package popbio (Stubben and Milligan, 2007).

Table V. Stable stages of the 25 age classes of the Leslie matrix obtained after 30 years simulated and a PFZ shift of 1.5 km year⁻¹

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0.212	0.069	0.057	0.054	0.051	0.048	0.045	0.042	0.039	0.037
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
0.035	0.033	0.031	0.029	0.027	0.025	0.024	0.022	0.021	0.020
21	22	23	24	25					
0.018	0.017	0.016	0.015	0.014					

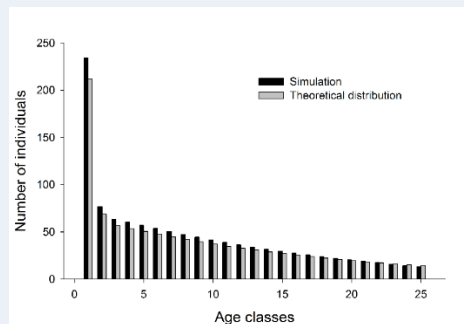


Figure 5. Comparison between the age-class sizes obtained by simulation (black bars) and theoretical calculations (table V) (grey bars).

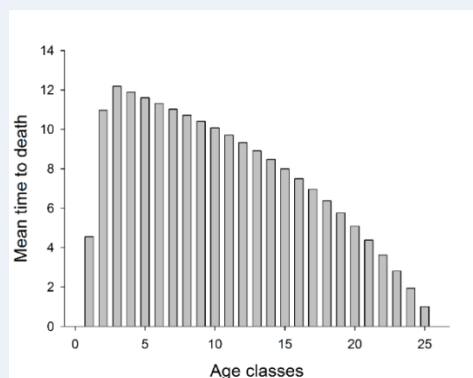


Figure 6. Mean time to death of age classes.

In the context of a shift velocity of 2 km year^{-1} (final distance = 210 km), increasing body length by only 3 cm (*e.g.*, 115 to 118 cm) during the simulated interval would still allow a growth of population, which would then stabilize at a modestly higher level (Fig. 2.6.4b). In other cases, however (velocities $> 2 \text{ km year}^{-1}$), current populations of length = 115 cm exhibited a small increase followed by a collapse immediately after the 15th to 20th year. A slight population growth or stabilization could only take place provided the phenotypic size of animals reaches a minimum of 125 cm (3 km year^{-1} , Fig. 2.6.4c) or 130 cm (4 km year^{-1} , Fig 2.6.4d).

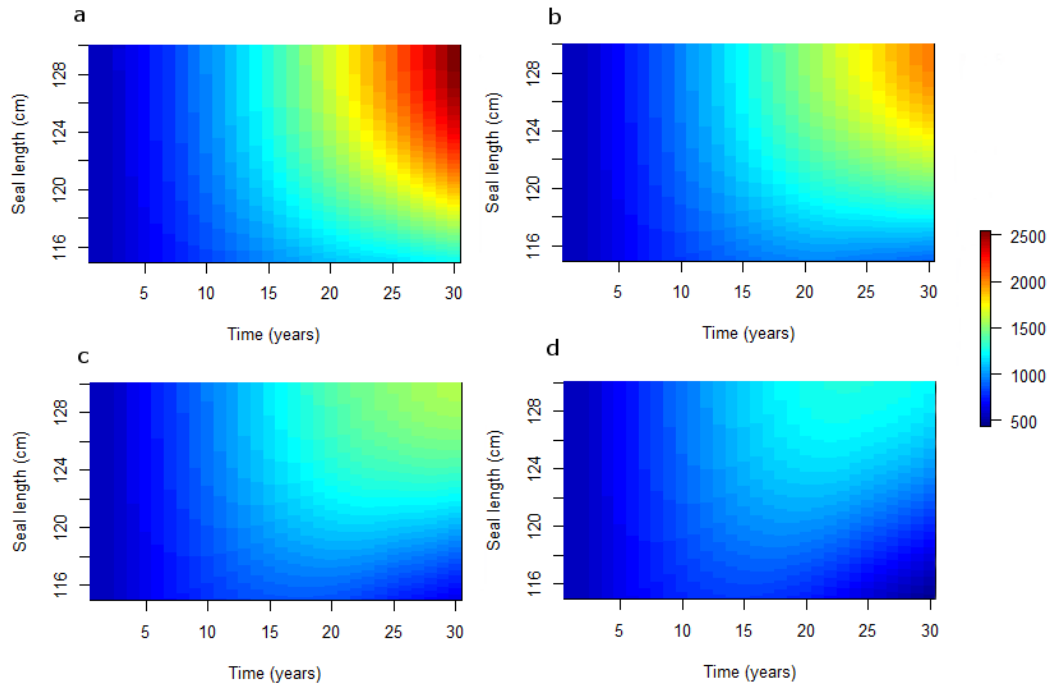


Figure 2.6.4. Evolution of population demography (females only) for various seal body lengths with 0.1 cm steps (vertical axis) under (a) 1, (b) 2, (c) 3, or (d) 4 km year^{-1} polar front shift velocities and during 30 simulated years. The warmer the color, the larger the population. All simulations started with identical conditions (number of individuals, distribution of female age classes, aggregation and abundance levels of prey).

2.6.4. Discussion

2.6.4.1. Foraging strategy

A southern shift of fishing areas imposes greater energy expenditure to animals during their foraging trips. Trip duration ($4.74 \pm \text{SD} = 0.29$ days, calculated in simulations when using a resource distribution supposed to approximate those of the Kerguelen archipelago) is limited by the ability of pups to cope with starvation but increases with distance (Fig. 2d, Massardier-Galatà *et al.*, 2017). Consequently, compared to shorter trips, a greater amount of energy must be allocated to travelling itself, to reach more distant fishing areas. Hence females have to compensate for the energy loss due to a greater swimming effort (including the effect of the drag force). Furthermore, they should acquire food over a shorter time-period allocated to foraging so that total trip duration is not lengthened.

As a consequence, the load size must increase with longer foraging distances (Fig. 2.6.2). Since the load size increases (as a cubic function of body size), longer females are more efficient compared to shorter ones. This finding is in accordance with the Optimal Foraging Theory, of which central place foragers are a special case (Orians and Pearson, 1979). Such positive relationship between load size and the distance to potential resources has been observed and quantified for many species, particularly for birds and squirrels (Cuthill and Kacelnik, 1990; Giraldeau *et al.*, 1994; Patenaude-Monette *et al.*, 2014). On the other hand, due to the energetic cost associated to long travels, animals losing a substantial part of their lipid reserve are more prone to fish on poorer-quality patches (Fig. 2.6.1). This change in foraging strategy is imposed by distance which in turn induces a physiological necessity (Hazen *et al.*, 2013; Péron *et al.*, 2012). Correlatively, the amount of time devoted to fish on poor-quality patches reduces the time allocated to explore the environment for better-quality patches, which thus entails an increased number of fishing events during the trips.

Although female load size was increased with foraging distance, pups were less well-fed due to decreasing provisioning rate (*i.e.*, longer foraging trips for the mother and fasting duration between two feeding events for the pup; Massardier Galata *et al.*, 2017). As a consequence, pup mortality was increased and weaning mass was decreased. This last feature is likely to affect pups' post-weaning survival rate, which is strongly correlated to pups' growth rate during the lactation period (Beauplet *et al.*, 2006).

2.6.4.2. Population dynamics

All elements discussed above have a direct effect on population demographic trends. In particular, young sexually mature female seals which reach their final body size by about 7 years of age are more likely to exhibit lower breeding success compared to older fully grown females with increasing foraging distances, due to frequent abandonment of pups to insure their own survival, as seen in simulations (Massardier-Galatà *et al.*, 2017). Field measurements indicated that small females are less experienced in foraging activity, and more constrained in their diving ability. They are also likely to exhibit higher thermogenesis cost due to their smaller size, *i.e.* a less favorable surface/volume ratio. All three behavioural and physiological characteristics likely constitute additional constraints (Beauplet and Guinet, 2007; Lea *et al.*, 2006). Thus, younger, smaller female are more likely to fail to reproduce and tend to postpone reproduction to reach a sufficient body size.

Previous results Massardier-Galatà *et al.* (2017) showed that optimal seal length varied according to the foraging distance the animals have to travel. Hence, when considering the infield measurement of seal length at Kerguelen (*i.e.*, $114.80 \pm \text{SD} = 0.73$ cm, Lea *et al.*, 2006), our simulations over the 30 next years showed that fur seal population will collapse if the shift of foraging location exceeds a velocity of 2 km year^{-1} (Fig. 2.6.3).

Since optimal seal length is a function of the distance to colony-fishing area, a gradual selection of longer seal's phenotype is expected. Such trend has already been recorded in South Georgia over the past three decades (Forcada and Hoffman, 2014). On Amsterdam Island, the related species *A. tropicalis* foraging over long distances, longer female seals exhibit higher foraging, breeding performances (Georges and Guinet, 2000) and survival (Beauplet and Guinet 2007; Authier, Cam, and Guinet 2011) compared to shorter ones. Females on Amsterdam Island were also found to be

significantly longer compared to other Crozet Island populations where females forage in close vicinity to their breeding location (Authier *et al.*, 2012).

The present study indicates that, to compensate for a foraging location shift greater than 2 km year⁻¹ 30 years from now, females' body length would have to increase by 0.33 to 0.5 cm year⁻¹ which corresponds, according to the allometric equation, to a 0.17 to 0.26 kg year⁻¹ mass increase. Such a change of mean body length in a whole population over such a short period of time seems highly unlikely and therefore this population would disappear under such circumstances. However, within a natural population, inter-individual differences in body length can be observed (following a Gaussian distribution) and we should expect a significant selective pressure on females of longer size phenotypes under those conditions.

This study highlights the likely effects of the already observed Southward shift of the Polar Front Zone on mother-pup survival and population dynamics of Antarctic fur seal. Similarly to other species linked to narrow geographic areas (*e.g.*, the king penguin, Bost *et al.*, 2015; Péron *et al.*, 2012), fur seals follow shifting foraging zones. Taken alone into simulations, the remoteness of feeding zones showed great effects on fundamental parameters of population dynamics. As a result, the increase in the physiological cost to find prey could endanger population sustainability in the long term.

Climate warming also induces many other changes in the structure and parameters of the environment that could either act in synergy or antagonistically. For instance, ocean warming may increase the energetic cost of diving with the deepening of the thermocline, with a direct effect on the vertical distribution of prey which are becoming less accessible (Cairns *et al.*, 2008; Guinet *et al.*, 2001). Additionally, if prey move to greater depths, mammals may become constrained by their diving physiological limits (McIntyre *et al.*, 2011). Opposite to that observation, the extension of hypoxic habitat restraining fish distribution within the surface layer of the ocean could facilitate seal foraging activity (Hazen *et al.*, 2013). In general, all authors agree that shifts in range and seasonal activity – early springs and late autumns (Burrows *et al.*, 2011) – are associated with shifts in trophic relationships.

Altogether, our findings associated to others (*e.g.*, Kaschner *et al.*, 2011) lead to pessimistic perspectives about Southern Ocean's fur seal populations constrained by the accessibility of their foraging ground from breeding locations. According to islands and available places for seals' breeding we should also expect a southward shift in the location of Antarctic fur seal colonies as currently observed in the Antarctic Peninsula.

CHAPITRE 3 : PREDICTIONS DU SUCCES DE REPRODUCTION SUIVANT LE SCENARIO RCP8.5 DU GIEC

3.1. Introduction

Afin de définir au mieux les plans d'aménagement des pêches, le CLS développe des modèles d'écosystème depuis la production primaire jusqu'à la dynamique de population des espèces exploitées ou protégées. SEAPODYM sous la direction de Patrick Lehodey (« Spatial ecosystem and populations dynamics model » en anglais ; Modèle d'Ecosystème Spatial et de Dynamique de Population) reproduit la dynamique spatiale de populations d'espèces ciblées. Ces espèces ciblées présentent un intérêt certain pour l'activité halieutique. De plus, ces espèces ont un comportement d'alimentation opportuniste, se traduisant par un très large éventail de proies micronectoniques. Elles représentent donc un choix judicieux pour reproduire la dynamique de l'écosystème océanique et reconstruire la pyramide du réseau trophique. Depuis sa création en 1995, SEAPODYM a été continuellement amélioré. Au fil du temps les améliorations ont permis d'intégrer des connaissances biologiques et écologiques relatives aux espèces de thon en particulier ainsi qu'à d'autres espèces.

Le modèle comprend un sous-modèle qui décrit la biomasse stockée à travers des groupes fonctionnels de niveaux trophiques secondaires et un sous-modèle de population structuré en âge de ou des espèces ciblées. La dynamique du système est due à des champs de forçage qui sont fournis par un modèle bio-géo-physicochimique de l'océan pour prédire la production primaire qui reproduit à la fois la dynamique de l'écosystème et les champs bio-géo-physicochimiques (SST, température, courants, concentration en oxygène, chlorophylle a ; Christian *et al.*, 2001 ; Figure 3.1). A partir de ces valeurs, SEAPODYM prédit le potentiel de biomasse du micronecton et certains de leur prédateur. Plusieurs espèces composant le micronecton vivent à différentes profondeurs. Ainsi, les différences de comportement vertical font que les variables températures et courants sont calculées en trois couches superposées : épipélagiques (0-100 m), mésopélagiques (100-400 m) et bathypélagiques (400-1000 m). Le réseau trophique secondaire comporte de nombreuses espèces capables d'effectuer des migrations verticales la nuit pour se nourrir dans les eaux de surface. Le modèle prévoit donc également la répartition de la biomasse migrante avec 3 groupes supplémentaires. Il faut noter que le modèle prévoit également d'intégrer les anomalies climatiques telles que ENSO étant donné que lors d'évènements de ce type, une variabilité dans la distribution spatiale a déjà été observée (Lehodey, 2001).

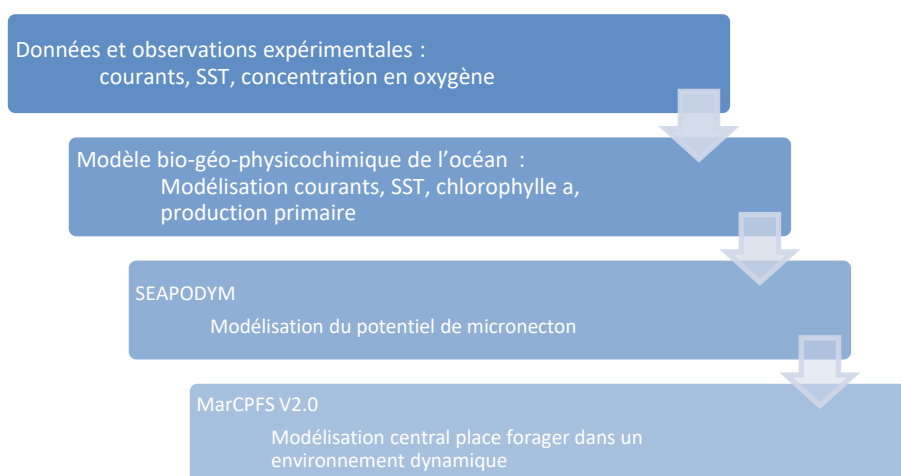


Figure 3.1 : Représentation de la cascade de modèles qui ont permis d'obtenir les résultats présentés ci-dessous.

Ce modèle simule les populations structurées en classe d'âge d'une espèce ciblée pouvant intégrer différents stades de maturité. A chaque pas de temps, des relations sur la survie permettent de simuler la dynamique des populations. Concernant les mouvements, certains organismes sont transportés par les courants de surface (diffusion). D'autres, en revanche, ont leurs propres mouvements superposés aux courants. Ces mouvements sont basés sur des équations de diffusion et d'advection-diffusion. Il existe un indice de l'habitat qui est fonction de la densité des proies et de la température de la surface de la mer. En fonction de la valeur de cet indice, un compromis entre l'advection et la diffusion contrôle les déplacements. La température de la surface de la mer, les courants océaniques et la production primaire sont également utilisées dans le modèle pour délimiter les zones de reproduction de l'espèce ciblée. La survie d'une classe d'âge est également liée à l'indice de l'habitat. Une densité croissante de prédateurs augmente la mortalité de leurs proies, ce qui diminue la valeur de l'indice de l'habitat (Lehodey *et al.*, 2008).

L'objectif de ce modèle est de reproduire une large gamme de dynamiques spatio-temporelles réalistes. Les échelles de pas de temps et de grille spatiale ont été améliorées avec le temps et la précision des données d'observations collectées. Les sorties de SEAPODYM ont été comparées aux données expérimentales afin de partiellement valider le modèle. Cette validation permet de créer des sorties du modèles basées sur des scénarios de forçage en accord avec les scénarios envisagés par le GIEC et ainsi tenter de faire des prédictions. Les simulations ont été appliquées avec succès en particulier aux populations de thon dans le Pacifique (Lehodey *et al.*, 2008).

Au cours de cette thèse, j'ai pu avoir accès à différents types de sortie de SEAPODYM, basées sur des échelles spatio-temporelles différentes (Tableau 3.2.1). Les sorties ont été centrées sur la zone des Kerguelen, incluant les îles de Crozet à l'ouest et allant jusqu'à la limite du continent Antarctique. Les cartes d'environnements statiques utilisées dans le Chapitre 2 ont été remplacées par les sorties dynamiques de SEAPODYM.

Tableau 3.2.1: Echelle spatio-temporelle des différentes sorties de SEAPODYM

Période simulée	Nom du modèle physique utilisé	Echelle spatiale (degrés)	Echelle temporelle
2010-2014	Mercator	1/12	1 jour
1998-2015	Glorys	1/4	7 jours
1998-2100	Interim+Ipsl	1	1 mois

3.2. Méthodes

3.2.1 Les fichiers de sorties SEAPODYM

Chaque sortie de SEAPODYM se présente sous la forme d'un fichier netCDF daté. Les fichiers NetCDF (Network Common Data Form) correspondent à un format de données « auto-documenté » comprenant un en-tête décrivant la disposition des données dans le reste du fichier et les données souvent sous forme de tableau. Ce format a été créé par la NASA et est très souvent utilisé dans les domaines de la climatologie, la météorologie et l'océanographie. Il existe des bibliothèques dans de nombreux langages de programmation qui contiennent des fonctions permettant l'ouverture, la lecture et l'écriture des fichiers netCDF. Pour réaliser le couplage, nous avons utilisé les bibliothèques en langage C compatible avec MarCPFS.

Chaque fichier contient un certain nombre de variables comprenant les données sous forme de matrices. Pour chaque date, il existe deux types de fichiers. Les deux types de fichiers sont définis par trois variables communes : latitude, longitude et temps. Les fichiers PHYS contiennent les éléments physiques de l'océan représentés par les variables suivantes :

- sst (sea surface temperature) est la température de surface de l'eau en degrés Celsius (Figure 3.2.1a)
- depth est la profondeur qui permet de délimiter les couches verticales qui sont fonctions de la profondeur de la zone euphotique. La couche épipélagique représente de 0 à 1.5 fois la profondeur de la zone euphotique, la couche mésopélagique de 1.5 à 4.5 et la couche bathypélagique de 4.5 à 10.5 fois.
- temperature (sea water potential temperature) est la température de l'eau en fonction de la profondeur en degrés Celsius. Les valeurs contenues dans cette variable sont donc organisées sous la forme d'une matrice à trois niveaux.
- u (eastward sea water velocity) est l'une des composantes qui permet de constituer le courant en m/s. u représente les vecteurs d'ouest en est (Figure 3.2.1c).
- v (northward sea water velocity) est l'une des composantes qui permet de constituer le courant en m/s. v représente les vecteurs du nord au sud (Figure 3.2.1d).
- zeu (euphotic depth) représente la profondeur de la zone euphotique en m. La profondeur de cette couche permet de définir la zone aquatique dans laquelle il y a suffisamment de lumière pour permettre la photosynthèse. Autrement dit c'est dans cette couche que se trouve le niveau primaire du réseau trophique (Figure 3.2.1b).

Les fichiers MTLPB contiennent les variables dont les données représentent le potentiel de biomasse du micronecton réparti sur 6 niveaux en g/m^2 :

- epi_mnk_pb (epipelagic micronekton potential biomass) représente le potentiel de biomasse du micronecton dans la couche épipélagique (Figure 3.2.1.e)
- meso_mnk_pb (mesopelagic micronekton potential biomass) représente le potentiel de biomasse du micronecton dans la couche mésopélagique.
- bathy_mnk_pb (bathypelagic micronekton potential biomass) représente le potentiel de biomasse du micronecton dans la couche bathypélagique.

- `mmeso_mnk_pb` (migrant mesopelagic micronekton potential biomass) représente le potentiel de biomasse du micronekton qui migre dans la couche épipélagique la nuit depuis la couche mésopélagique.
- `mbathy_mnk_pb` (migrant bathypelagic micronekton potential biomass) représente le potentiel de biomasse du micronekton qui migre dans la couche mésopélagique la nuit depuis la couche bathypélagique.
- `hmbathy_mnk_pb` (high migrant bathypelagic micronekton potential biomass) représente le potentiel de biomasse du micronekton qui migre la nuit dans la couche épipélagique depuis la couche bathypélagique.

Les fichiers netCDF contiennent beaucoup de données et sont assez lourds. Afin de faciliter l'importation, la lecture et le stockage des fichiers netCDF dans MarCPFS, j'ai recréé des fichiers netCDF « allégés ». Les fichiers PHYS comprennent les variables sst, time, latitude, longitude, u et v. Les fichiers MTLPB contiennent les variables latitude, longitude, Day_epi et Night_epi_mmeso_hmbathy (Annexe V). Day_epi est l'équivalent de la couche épipélagique dépourvue de données manquantes (NaN) Night_epi_mmeso_hmbathy est une nouvelle variable qui contient la somme du potentiel de biomasse contenue dans les variables epi_mnk_pb, mmeso_mnk_pb et hmbathy_mnk_pb (Figure 3.2.1f). En effet les otaries à fourrure ne chassent que la nuit à des profondeurs moyennes de 60m (Lea and Dubroca, 2003), il n'est donc pas nécessaire de conserver les autres couches. Cette variable représentant donc le potentiel de micronekton disponible la nuit constitue donc la carte des ressources lue par MarCPFS (Annexe VI).

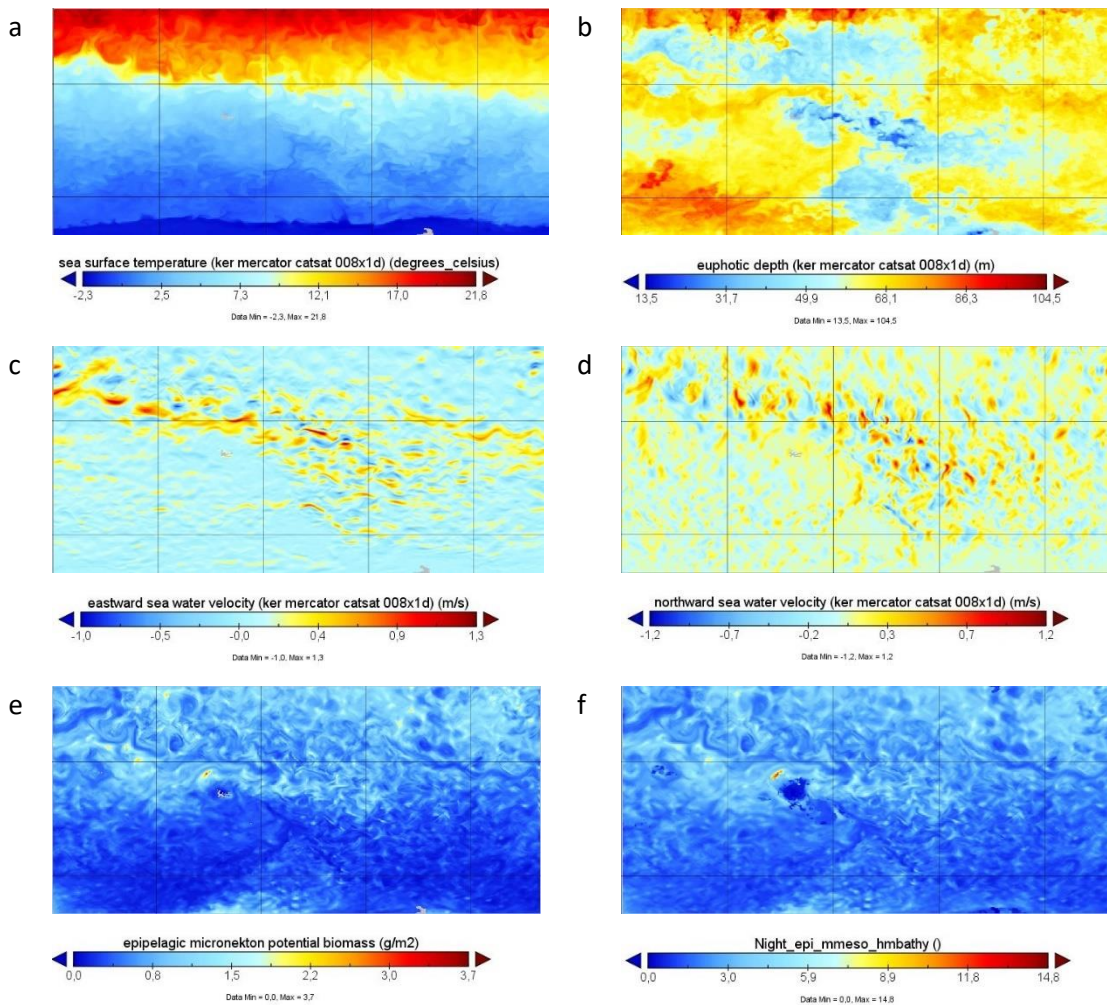


Figure 3.2.1 : Exemple de sortie de SEAPODYM lu avec le logiciel Panopy (a) sst (°C), (b) zeu (m), (c) u en m/s, (d) v en m/s, (e) epi en g/m² et (f) Night_epi_mmeso_hmbathy en g/m².

3.2.2. Echelles et Géométrie sphérique.

Le pas de temps horaire de MarCPFS est relativement fin par rapport aux différents pas de temps des sorties de SEAPODYM. La période de reproduction des otaries à fourrure durant environ 4 mois, pour chaque type de sorties de SEAPODYM (tableau 3.2.1), le nombre de sorties change. Pour le cas le plus fin (1 fichier par jour), nous avons inclut dans MarCPFS une nouvelle horloge permettant de changer de fichiers netCDF PHYS et MTLPB tous les 24 pas de temps. Pour le cas le plus grossier (1 fichier par mois), la date a été intégrée directement dans le gestionnaire du temps puisque dans ce cas la totalité de la période de propection et d'élevage ne nécessite que 5 fichiers.

Outre l'adaptation d'échelle de temps entre MarCPFS et SEAPODYM, le plus important était de pouvoir établir une conversion entre une matrice bidimensionnelle régie par les calculs de distance euclidienne et une matrice bidimensionnelle régie par les calculs basés sur la géométrie sphérique. En effet, dans les plus faibles latitudes les distances sont fortement réduites par rapport à celle calculée à l'équateur pour un même écart en longitude (Figure 3.2.2). Pour réaliser le couplage, tous les calculs de distances, de cap, et l'expression des coordonnées ont été transformés. La taille d'une cellule dans

la grille spatialisée représentant la ressource est alors définie par la maille des fichiers SEAPODYM (0.0833 degrés dans le cas le plus fin).

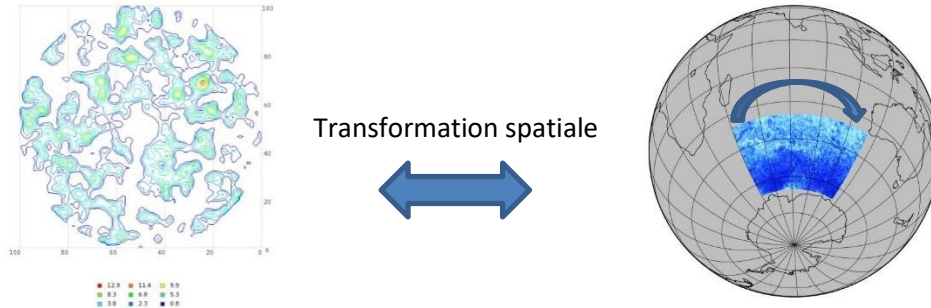


Figure 3.2.2 : Schéma montrant la nécessité du passage à la géométrie sphérique.

- Calcul de la distance entre deux points $A(\varphi_1, \lambda_1)$ et $B(\varphi_2, \lambda_2)$ en km :

$$D = R \cos^{-1} \left(\sin \left(\varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \sin \left(\varphi_2 \frac{\pi}{180} \right) + \cos \left(\varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \cos \left(\varphi_2 \frac{\pi}{180} \right) \cos \left(\Delta\lambda \frac{\pi}{180} \right) \right)$$

Où R est le rayon de la terre 6378.1 km et $\Delta\lambda$ est la différence entre les longitudes.

- Calcul du cap que doit prendre la femelle connaissant le point de départ $A(\varphi_1, \lambda_1)$ et le point d'arrivée $B(\varphi_2, \lambda_2)$ en degrés :

$$\theta = \frac{180}{\pi} \operatorname{atan2} \left(\left(\sin \Delta\lambda \frac{\pi}{180} \right) \left(\cos \varphi_2 \frac{\pi}{180} \right), \left(\left(\cos \varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \left(\sin \varphi_2 \frac{\pi}{180} \right) \right) - \left(\left(\sin \varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \left(\cos \varphi_2 \frac{\pi}{180} \right) \left(\cos \Delta\lambda \frac{\pi}{180} \right) \right) \right) + 360$$

Où $\Delta\lambda$ est la différence entre les longitudes.

- Calcul des coordonnées en latitude φ_2 et longitude λ_2 d'un point d'arrivée lorsque l'on a à disposition le cap, le point de départ $A(\varphi_1, \lambda_1)$ et la distance d :

$$\varphi_2 = \frac{180}{\pi} \sin^{-1} \left(\left(\sin \left(\varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \cos \left(\frac{d}{R} \right) \right) + \left(\cos \left(\varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \sin \left(\frac{d}{R} \right) \cos \left(\theta \frac{\pi}{180} \right) \right) \right)$$

$$\lambda_2 = \lambda_1 + \frac{180}{\pi} \operatorname{atan2} \left(\left(\sin \left(\theta \frac{\pi}{180} \right) \sin \left(\frac{d}{R} \right) \cos \left(\varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \right), \left(\cos \left(\frac{d}{R} \right) - \sin \left(\varphi_1 \frac{\pi}{180} \right) \sin \left(\varphi_2 \frac{\pi}{180} \right) \right) \right)$$

3.2.3. Contournement de l'île

Dans MarCPFS, l'Archipel des Kerguelen était représenté par un point situé au centre de la carte des ressources. Cependant dans les cartes de répartition de la ressource de SEAPODYM (PHYS et MTLPB), l'Archipel des Kerguelen est représenté par plusieurs points dans l'environnement en tant que données manquantes (« NaN ») (Figure 3.2.3).

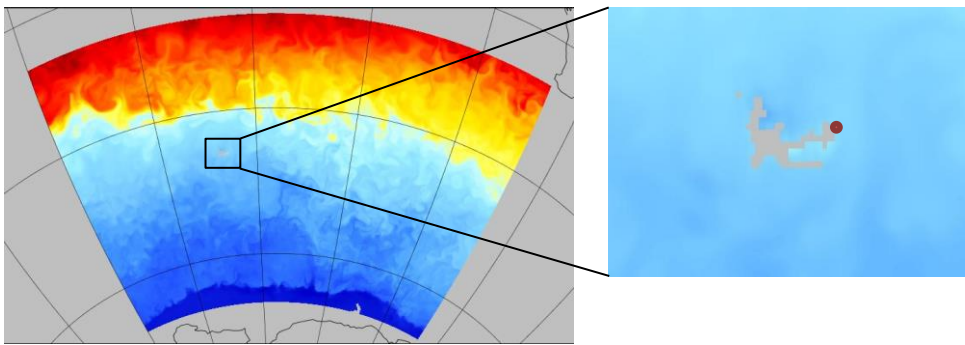


Figure 3.2.3 : Représentation de l'archipel des Kerguelen dans les sorties de SEAPODYM. Le point rouge indique la localisation de la colonie d'otaries simulées, Cap Noir.

Les algorithmes d'évitement d'obstacles ou de plus court chemin sont classiques en robotique ou dans les jeux vidéo (exemple algorithme de recherche A* (Hart *et al.*, 1968)). Ils sont cependant très coûteux en temps et en allocation d'espace mémoire. Il était donc plus judicieux d'implémenter une méthode moins coûteuse en utilisant un cercle virtuel autour de l'île que la femelle ne peut pas franchir.

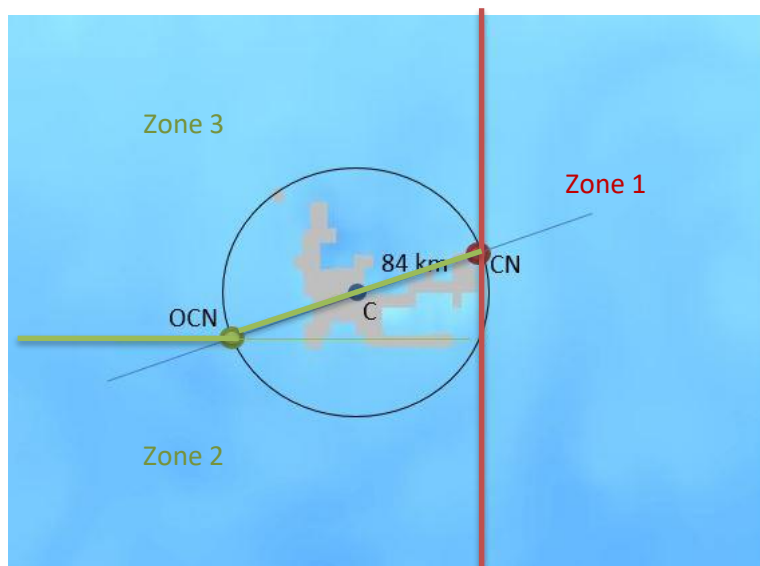


Figure 3.2.4 : Schéma euclidien du cercle artificiel de 84 km de rayon qui permet le contournement de l'île. Le point rouge, CN est le site d'élevage Cap Noir de coordonnées -49.231639, 70.568039. La ligne rouge est une limitation en longitude qui va permettre de déterminer si la femelle doit ou non contourner l'île. Le point bleu C représente le centre de l'île de coordonnées -49.263289, 69.413031 et le point vert, OCN correspond au point

opposé à la colonie de Cap Noir de coordonnées -49.285343, 68.091728. La ligne verte est la limite en latitude qui va permettre de déterminer dans quelle direction doit se diriger la femelle.

Plusieurs cas sont à considérer (Figure 3.2.4 ; Annexe VII) :

- Cas 1 : La femelle est en mer et elle décide de rentrer sur l'île pour nourrir son petit. Si la femelle se trouve à droite de la valeur de la longitude de la colonie de Cap Noir (70.568039 ; zone 1 ; Figure 3.2.4), aucun changement n'est à opérer. Si la femelle se trouve de l'autre côté de cette valeur en longitude alors il faudra qu'elle contourne l'île. Le cap de la femelle reste celui de la colonie jusqu'à ce que la distance au centre soit inférieure ou égale à 84 km. La femelle va alors se déplacer le long du cercle. Nous avons calculé que pour parcourir 7.2 km en une heure la femelle doit se déplacer de 5.18294 ° environ (en négligeant le changement de latitude). Il faut néanmoins déterminer dans quel sens la femelle va partir et suivre le cercle. Le sens est déterminé par la position en latitude du point opposé à la colonie (-49.285343 ; zone 2 ; Figure 3.2.4 et 3.2.5). Si la latitude de la femelle sur le cercle est inférieure à la latitude opposée à la colonie ou que la latitude de la femelle est inférieure à la latitude de la colonie alors la femelle se déplace dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, on ajoute donc 5.18°. En revanche si la femelle se trouve dans la zone 3 de la figure 3.2.4 alors la femelle va suivre le cercle dans le sens des aiguilles d'une montre et on soustrait 5.18° à son cap.

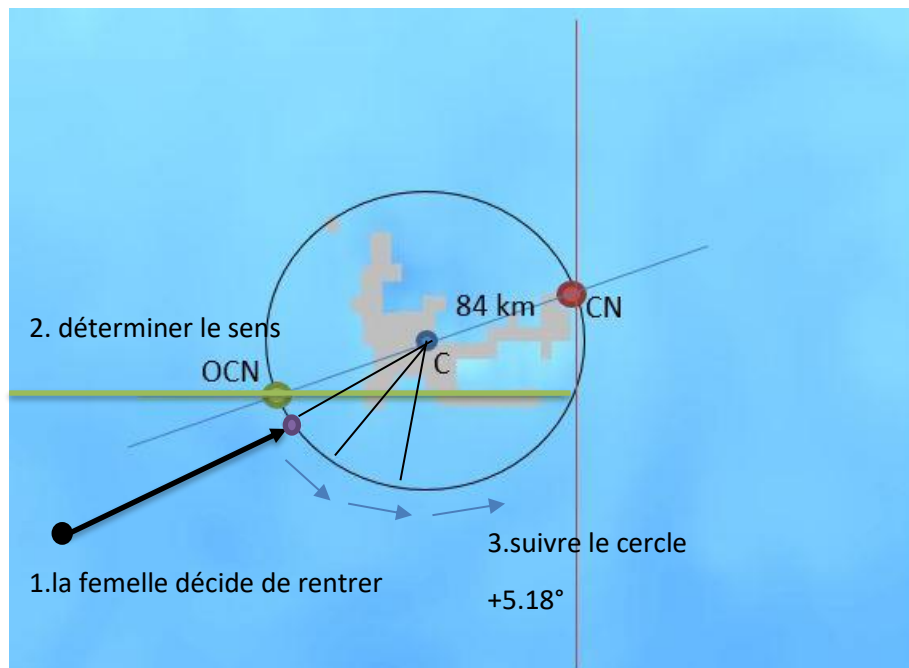


Figure 3.2.5 : Schéma euclidien pour déterminer le sens de suivi du cercle dans le cas d'un retour à la colonie. Le point rouge, CN est le site d'élevage Cap Noir de coordonnées -49.231639, 70.568039. La ligne rouge est une limitation en longitude qui va permettre de déterminer si la femelle doit ou non contourner l'île. Le point bleu C représente le centre de l'île de coordonnées -49.263289, 69.413031 et le point vert, OCN correspond au point opposé à la colonie de Cap Noir de coordonnées -49.285343, 68.091728. La ligne verte est la limite en latitude qui va permettre de déterminer dans quelle direction doit se diriger la femelle. Le point noir représente la position de la femelle au moment où elle décide de retourner sur l'île pour nourrir son petit. La flèche noire est le cap pris par la femelle pour se diriger vers la colonie. Le point violet est le point d'intersection entre la femelle et le cercle virtuel de 84 km de rayon depuis le centre.

- Cas 2 : La femelle est sur l'île et elle va repartir en mer pour un nouveau voyage. Si l'emplacement mémorisé de la meilleure zone de ressource visitée se trouve dans la zone 1, le cap de la femelle est directement celui du point mémorisé. Si la longitude du point mémorisé est inférieure à la longitude de la colonie alors la femelle doit suivre le cercle pour contourner l'île. De la même façon que précédemment la latitude du point mémorisé va déterminer le sens dans lequel la femelle va se déplacer. Si la latitude mémorisée est inférieure à la latitude opposée à la colonie alors la femelle se déplace dans le sens des aiguilles d'une montre et inversement. Il est raisonnable de penser que le point mémorisé ne se trouve pas à 84 km du centre de l'île mais très certainement plus loin. Il faut donc que la femelle puisse arrêter de suivre le cercle pour se diriger vers le point mémorisé. On enregistre donc le point qui se trouve dans la direction du point mémorisé et à une distance au centre de 84 km. Si le point d'arrivée au temps suivant se trouve à une distance inférieure ou égale à 7.5 km alors on considère que le cap de la femelle devient le cap du point mémorisé (Figure 3.2.6).

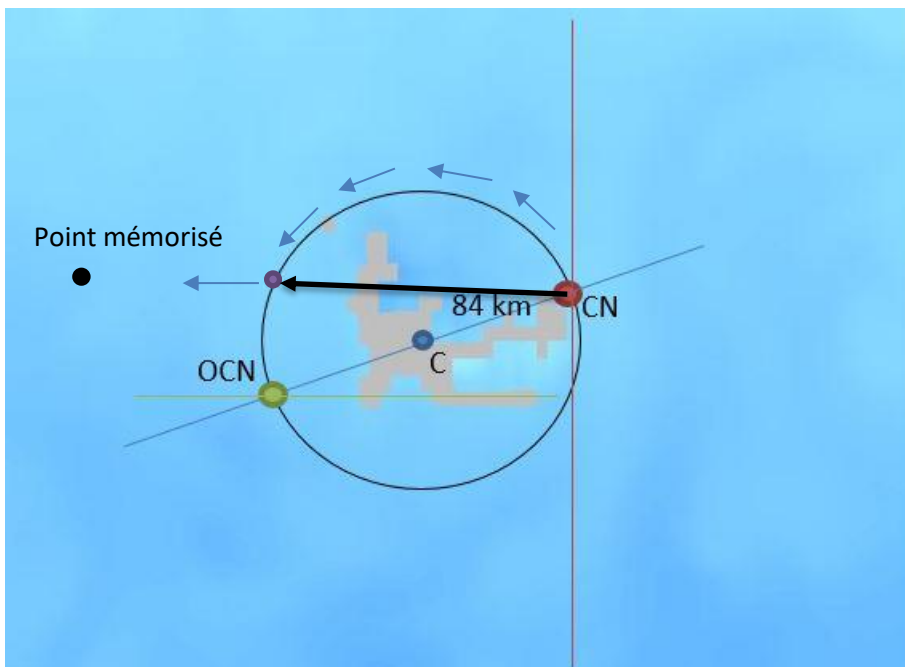


Figure 3.2.6 : Schéma euclidien du retour en mer. Le point rouge, CN est le site d'élevage Cap Noir de coordonnées -49.231639, 70.568039. La ligne rouge est une limitation en longitude qui va permettre de déterminer si la femelle doit ou non contourner l'île. Le point bleu C représente le centre de l'île de coordonnées -49.263289, 69.413031 et le point vert, OCN correspond au point opposé à la colonie de Cap Noir de coordonnées -49.285343, 68.091728. La ligne verte est la limite en latitude qui va permettre de déterminer dans quelle direction doit se diriger la femelle. Le point noir est le point mémorisé lors des précédents voyages alimentaires. La flèche noire est le cap que devrait prendre la femelle

- Cas 3 : La femelle est en mer dans un voyage de recherche alimentaire. Autour de l'île sur le plateau continental, la ressource est faible et peu de plongées d'otarie ont été enregistrées (Cherel, Guinet, and Tremblay 1997; Guinet *et al.* 2001; Lea and Dubroca 2003), nous avons donc élargit le cercle à 105 km depuis le centre. Si la femelle se trouve à une distance

inférieure ou égale à 105 km du centre de l'île alors le cap de la femelle devient le cap opposé au cap du centre, elle effectue donc un demi-tour. Au début d'un voyage lorsque la femelle vient juste de partir de l'île elle se trouve à l'intérieur du cercle, nous avons donc ajouté une condition de temps pour laisser le temps à la femelle de s'éloigner de l'île.

3.2.4. Composante courant

Les sorties de SEAPODYM comportent des données de types courants. Pour augmenter le réalisme du modèle, la composante courant a été intégrée dans le calcul de la vitesse de la femelle. On peut ainsi évaluer si la composante courant a un impact dans le bilan énergétique des mères et on suppose que les décisions de pêche et de retour à l'île pourraient être modifiées par cette composante. Les courants influent sur la direction prise par la femelle en mer. Cependant nous n'avons pas pu intégrer ce type d'effet en raison du manque de données à ce sujet. Les otaries à fourrure se laissent parfois porter par les courants et le mouvement s'effectue par dérive passive. Aucune information ne nous permet actuellement d'établir et d'implémenter des règles de décision permettant à la femelle de suivre ou non le courant et de quand et pourquoi en sortir. Les courants ont donc été intégrés uniquement dans les aspects énergétiques des mères.

La vitesse moyenne de la mère a été fixée à $v_{seal}=2.1$ m/s (Arnould, Boyd, and Speakman 1996; Bonadonna *et al.*, 2001). La vitesse se décompose en vitesse de nage (v_n) et en vitesse des courants (w'). On calcul donc la vitesse de nage $v_n = v_{seal} - w'$ où w' est la composante du courant sur la direction de nage de l'otarie (Annexe VIII). Si la femelle se déplace dans le sens du courant, $w' > 0$, sa vitesse de nage diminue et donc sa dépense énergétique diminue. A l'inverse si la femelle nage à contrecourant, $w' < 0$, la vitesse de nage augmente et donc son effort énergétique. La norme de la vitesse du courant $\|\overrightarrow{current}\|$ se calcule par la somme des vecteurs du courant d'est-ouest u et courant nord-sud v :

$$\|\overrightarrow{current}\| = \sqrt{(u[X_{seal}][Y_{seal}])^2 + (v[X_{seal}][Y_{seal}])^2}$$

avec $u[X_{seal}][Y_{seal}]$ la valeur du courant d'ouest en est à la position locale de la femelle.

Les distances OA et OB sont les composantes de v_{seal} à calculer pour calculer l'angle θ et w' la vitesse du courant composée par u et v (Figure 3.2.7). Plusieurs cas sont à prendre en compte (Tableau 3.2.2). Si la norme du courant est nulle alors la vitesse de nage de la femelle est la vitesse moyenne de 2.1 m/s.

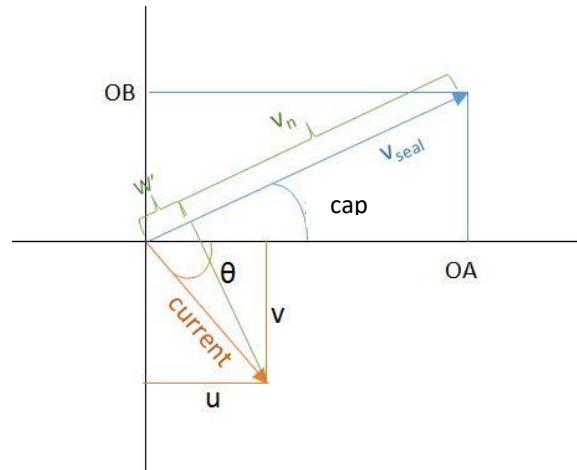


Figure 3.2.7 : Schématisation des éléments à calculer pour intégrer la composante courant dans la vitesse de la mère. Exemple si le cap de femelle est compris entre 270 et 360°. Le courant d'ouest en est u et positif et le courant nord-sud est négatif.

Tableau 3.2.2 : Calcul des composants de la vitesse de la femelle en fonction de la valeur de son cap.

Valeur du cap de la femelle	OA	OB
$0 < \text{cap} \leq 90$	$v_{seal} \cdot \cos\left(\text{cap} \frac{\pi}{180}\right)$	$-\left(v_{seal} \cdot \cos\left(\frac{3\pi}{2} - \left(\text{cap} \frac{\pi}{180}\right)\right)\right)$
$90 < \text{cap} \leq 180$	$-\left(v_{seal} \cdot \cos\left(\pi - \text{cap} \frac{\pi}{180}\right)\right)$	$-\left(v_{seal} \cdot \cos\left(\text{cap} \frac{\pi}{180} - \frac{\pi}{2}\right)\right)$
$180 < \text{cap} \leq 270$	$-\left(v_{seal} \cdot \cos\left(\text{cap} \frac{\pi}{180} - \pi\right)\right)$	$v_{seal} \cdot \cos\left(\frac{3\pi}{2} - \left(\text{cap} \frac{\pi}{180}\right)\right)$
$270 < \text{cap} \leq 360$	$v_{seal} \cdot \cos\left(2\pi - \left(\text{cap} \frac{\pi}{180}\right)\right)$	$v_{seal} \cdot \cos\left(\text{cap} \frac{\pi}{180} - \frac{3\pi}{2}\right)$

$$\cos(\theta) = \frac{(OA \cdot u[X_{seal}][Y_{seal}] + OB \cdot v[X_{seal}][Y_{seal}])}{v_{seal} \cdot \|\overrightarrow{\text{current}}\|}$$

$$w' = \|\overrightarrow{\text{current}}\| \cdot \cos(\theta)$$

La vitesse nette de nage (v_n) de la femelle est alors $v_n = v_{seal} - w'$. A chaque pas de temps, la force de trainée est recalculée en utilisant v_n .

3.2.5. Contrainte liée à la SST

Les otaries à fourrure vont rarement pêcher au-delà du front subAntarctique (Bonadonna *et al.*, 2001; Lea and Dubroca, 2003; Lea *et al.*, 2006) c'est-à-dire au-dessus de 7-8°C en température de surface. Ce paramètre peut s'avérer déterminant dans le cadre d'un réchauffement des températures et d'un décalage des isothermes. Avec les cartes d'environnement de SEAPODYM, on enregistre la valeur de la SST à chaque pas de temps. Deux mécanismes ont été mis en place :

- Changement de direction : Lorsque la mère se trouve dans des zones dont la température de surface est supérieure ou égales à 7°C, celle-ci se dirige vers un point plus au sud de la carte tant que la température n'est pas inférieure à 7°C.
- Ajustement de la décision de pêche : Lorsque la mère se trouve dans des zones où la température de surface est inférieure à 7°C, il n'y a aucune incidence sur la décision de pêche. Lorsque la mère se trouve dans des zones où la température de surface est supérieure à 8°C, la femelle ne peut pas pêcher. Lorsqu'elle se trouve dans des eaux entre 7 et 8°C, nous avons implémenté un gradient linéaire qui diminue progressivement la probabilité de pêcher entre 7 et 8°C.

3.2.6. Ajustement de la quantité de ressource acquise en mer

Les sorties de SEAPODYM comprenant le potentiel de biomasse du micronecton intègrent la totalité des espèces qui composent le réseau trophique secondaire. Cependant les otaries de Kerguelen sont relativement sélectives dans leur choix de proie (Cherel *et al.*, 1997). Nous avons donc été confronté au fait que la quantité de proie disponible dans une cellule est trop élevée. D'après Kloser *et al.* (2009), la proportion de myctophidés dans le micronecton entre 0 et 200 m de profondeur est de 42.5 %. De plus, les otaries à fourrure ne consommant pas la totalité des espèces de myctophidés, la proportion de la quantité de ressource acquise sur une cellule de la carte environnementale doit être inférieure à cette valeur. Nous avons également ajusté le coefficient de conversion qui représente le contenu calorique d'espèces de myctophidés consommées par les otaries (Lea *et al.*, 2002c). Notons que le système est très sensible à ce paramètre et doit être ajusté pour chaque type de sortie de SEAPODYM.

3.2.7. Expérience de simulations et données de sorties

Les paramètres environnementaux Dist, Aggreg et Abund étudiés dans le chapitre 2, n'existent plus dans la version couplée avec SEAPODYM. Pour chaque simulation nous avons utilisé plusieurs cartes physiques et de ressource de SEAPODYM. Pour chaque simulation, l'otarie à fourrure peut être initialisée avec une longueur donnée (85, 100, 115, 130 et 145 cm) et un seul type de mémoire (Mem1). Chaque simulation a été répétée 50 fois (Rep). Chaque simulation représente une période d'élevage datée dont on indiquera uniquement l'année du début de la simulation. En effet la période de

reproduction débute en novembre et se termine en mars-avril de l'année suivante. Pour la saison de reproduction 2013-2014, on parlera dans l'analyse des résultats de l'année ou saison 2013. Pour toutes les analyses concernant l'effet des saisons sur le succès reproducteur et le comportement des femelles en mer nous n'avons considéré que les femelles de 115 cm (correspondant à la taille moyenne actuelle des femelles à Kerguelen Lea *et al.*, 2006).

Pour l'analyse du comportement de recherche alimentaire nous n'avons considéré que les femelles capables d'élever leur petit et avons enregistré leur nombre de voyage (NbTrip), la distance moyenne parcourue par voyage (MeanDTrip), le nombre d'évènements de pêche (NbFishing) Tous les résultats sont exprimés en moyenne \pm SD.

Rappelons que pour évaluer le succès général de la reproduction des femelles, nous avons calculé le succès moyen des paires de femelles-petits (SP) dans un environnement donné, comme suit : $SP = (1 - Df) \times (1 - Dp)$, où Df et Dp sont les taux de mortalité pour les femelles et les jeunes, respectivement.

3.3. Résultats de simulations

3.3.1. Résultats de simulation sur la période 2010-2014 (1/12° ; 1 jour)

Ces résultats de simulation ont été réalisés sur 4 saisons d'élevage. Afin de voir l'impact des courants dans le bilan énergétique et le comportement des femelles nous avons effectué ces simulations dans un premier temps sans prendre en compte les courants (c'est-à-dire que la vitesse de la femelle est constante 2.1 m/s) et dans un second temps en prenant en compte dans le calcul de la traînée, la vitesse nette de nage.

3.3.1.1. Effet de la saison d'élevage

Le taux de survie des jeunes et le succès d'élevage du couple femelle-petit sont très variables en fonction de la saison (Figure 3.3.1a) pour des mères de taille moyenne de 115 cm. Hormis la saison d'élevage 2013, la survie est très faible voire quasiment nulle pour l'année 2012. La variabilité interannuelle permet de montrer qu'il y a des années favorables (2013, 76 % des jeunes survivent à la période d'élevage avec un poids final moyen de 17.5 ± 0.7 kg ; 96 % des femelles survivent avec un poids final moyen de 33.3 ± 3.3 kg) et des années défavorables (2012, taux de survie des jeunes est de 10% avec un poids final moyen de 14.8 ± 1.8 kg et 86 % des femelles survivent avec un poids moyen de 32.3 ± 3.6 kg). Le taux de survie des femelles est élevé pour toutes les saisons mais diminue pour la saison 2012-2013. Le nombre de voyages est le plus faible pour la saison la plus défavorable et le plus élevé pour l'année favorable. A l'inverse la distance moyenne parcourue par voyage est la plus élevée pour l'année la plus défavorable (Figure 3.3.1b). Le nombre d'évènements de pêche est le plus faible en saison défavorable (Figure 3.3.1c). Ces résultats montrent que lors d'une année défavorable, les

femelles ont effectué des voyages plus longs en nombre plus réduit dont le bilan énergétique n'est pas compensé par le nombre d'évènements de pêches.

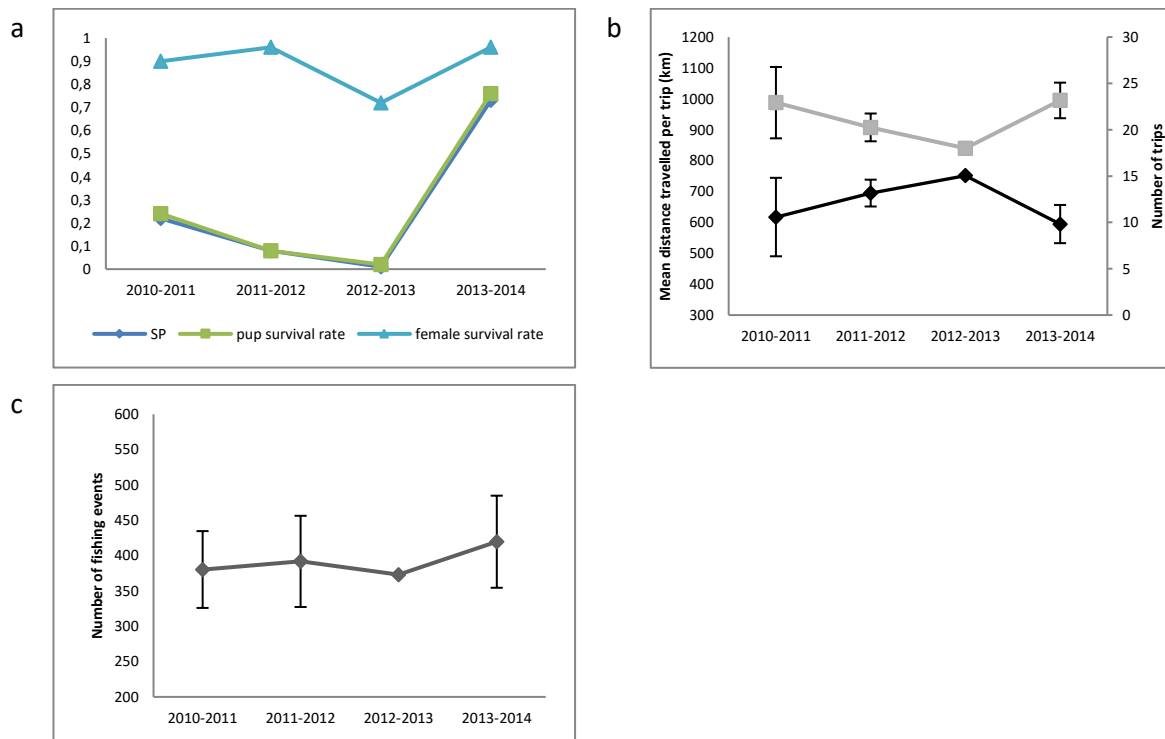


Figure 3.3.1 : (a) Taux de survie du jeune (vert), taux de survie de la femelle (turquoise) et succès du couple femelle-petit SP (bleu) en fonction de chacune des saisons d'élevage. (b) Distance moyenne parcourue par voyage (km) en fonction de chacune des saisons d'élevage (noir) et nombre de voyages (gris). (c) Nombre d'évènements de pêche en fonction de chacune des saisons d'élevage. Paramètres utilisés : Length =115 cm, Mem1, courantologie.

3.3.1.2. Effet de la longueur de la femelle

Afin de voir si la taille de la mère a un effet sur les résultats, nous nous concentrerons uniquement sur la saison favorable (2013) et une des saisons défavorables (2010). Le succès du couple femelle-petit augmente avec la taille de la femelle (figure 3.3.2a). Lors d'une année favorable, le succès du couple est globalement identique pour toutes les femelles de taille supérieure ou égale à 100 cm (succès du couple moyen 0.59 ± 0.32 ; $75.5 \pm 0.33\%$ des jeunes survivent et ont un poids final moyen de $16.6 \pm 3.8\text{kg}$). Lors d'une année défavorable, le succès d'élevage est identique pour les femelles d'une longueur supérieure ou égale à 115 cm. La distance moyenne parcourue par voyage diminue avec la taille des mères (Figure 3.3.2b). Le nombre de voyage augmente avec la taille (Figure 3.3.2c) et le nombre d'évènements de pêche augmente avec la taille en année favorable et diminue avec la taille en saison défavorable.

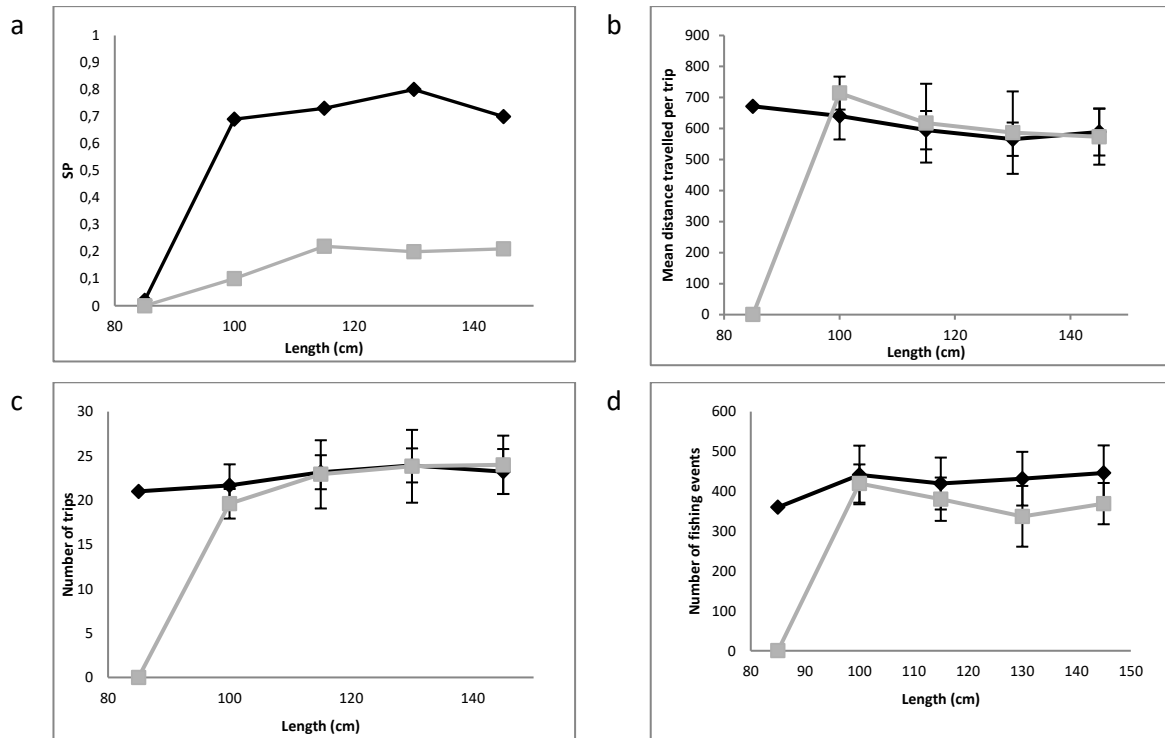


Figure 3.3.2 : (a) Succès du couple femelle-petit SP en fonction de la longueur de la femelle. (b) Distance moyenne parcourue par voyage (km) en fonction de la longueur de la femelle. (c) Nombre de voyage en fonction de la longueur de la femelle. (d) Nombre d'évènement de pêche en fonction de la longueur de la femelle. Paramètres utilisés: Mem1, courant. L'année favorable 2013 est représentée en noir et l'année défavorable 2010 en gris.

3.3.1.3. Effet de la composante courant

Il n'y a pas de réelle différence dans l'utilisation ou non de la composante courant pour le calcul de la vitesse nette (v_n) de nage de la femelle (Figure 3.3.3). Les résultats sont également semblables concernant le nombre de voyages, la distance moyenne parcourue par voyage et le nombre d'évènements de pêche.

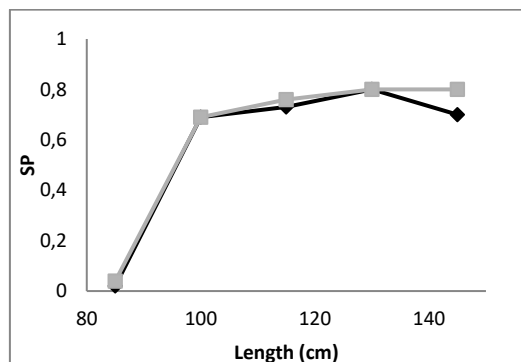


Figure 3.3.3 : Succès de reproduction du couple femelle-petit en fonction de la longueur (cm). En noir les courants sont pris en compte et en gris les courants ne sont pas pris en compte. Résultats de simulation pour l'année 2013.

Bien que les résultats obtenus incluant l'effet des courants dans le calcul de la force de traînée ne présentent pas d'effet significatif sur les résultats, nous avons jugé bon, malgré tout, d'inclure les courants dans toutes les simulations ultérieures.

3.3.2. Résultats de simulation sur la période 1998-2015 (1/4° ; 7 jours)

3.3.2.1. Effet de la saison

Les résultats montrent une forte variabilité interannuelle (Figure 3.3.4). Globalement on peut constater que le succès du couple femelle-petit augmente (Figure 3.3.4a) pour une femelle de longueur 115 cm. En moyenne la survie du jeune est de $74.6 \pm 0.16 \%$ entre 1998 et 2015. Le poids moyen du jeune sevré est de $16.7 \pm 1\text{kg}$. Les saisons 2002, 2005, 2011, 2012 et 2014 présentent des taux de survie supérieur à 90%. Concernant le comportement de la femelle en mer, on peut dire que le nombre de voyages augmente avec les saisons, tandis que la distance moyenne parcourue et le nombre d'évènements de pêche diminue avec les saisons (Figure 3.3.4b, c et d). On peut remarquer que les années présentant le plus fort taux de succès de reproduction correspondent aux valeurs les plus élevées en termes de nombre de voyages. Lors d'une année favorable, la ressource est suffisamment élevée pour permettre à la mère de revenir plus rapidement à la colonie et ainsi elle peut effectuer plus de voyages.

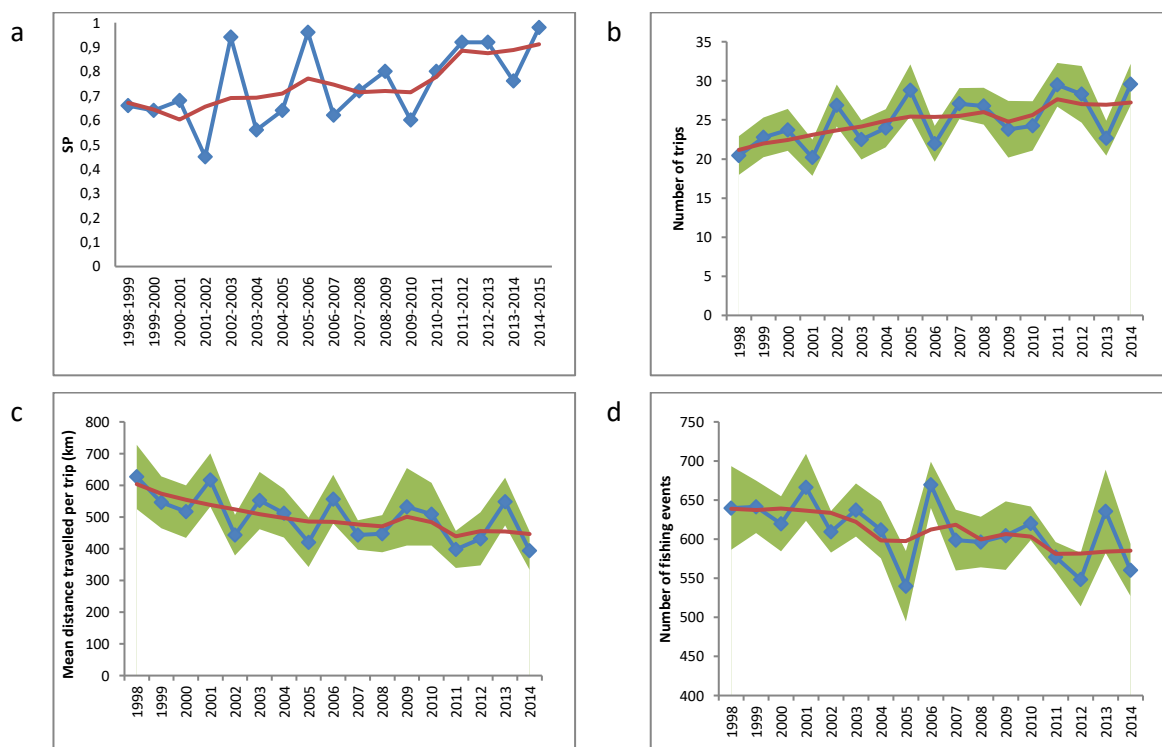


Figure 3.3.4 : (a) Succès du couple femelle-petit SP en fonction de la saison. (b) Nombre de voyages en fonction de la saison. (c) Distance moyenne parcourue par voyage (km) en fonction de la saison, (d) Nombre d'évènements de pêche en fonction de la saison. Paramètres utilisés : Length =115 cm, Mem1, courant. La courbe rouge représente les données lissées. En vert sont représentés les SD.

3.3.2.2. Effet de la longueur de la femelle

Le succès de reproduction de la paire femelle-petit évolue sous la forme d'une fonction de saturation en fonction de la longueur de la femelle et ce quel que soit l'année étudiée (Figure 3.3.5a). On remarque, que globalement, à partir d'une longueur supérieure ou égale à 100 cm, le SP est globalement le même (Figure 3.3.5b). Le succès de reproduction varie entre 0.69 et 0.79. Le nombre de voyages augmente avec la taille de la femelle (Figure 3.3.5c). Le poids moyen des jeunes est de 16.7 ± 1 kg lorsque la mère mesure 115 cm (taille proche de la moyenne observée à Kerguelen ; Lea *et al.*, 2006) et le taux de survie des jeunes est de $74.4 \pm 0.2\%$. La distance moyenne parcourue par voyage diminue avec la taille si on élimine la valeur associée aux mères de taille 85 cm. A partir de 100 cm, le nombre d'évènements de pêche est globalement stable en fonction de la taille de la femelle.

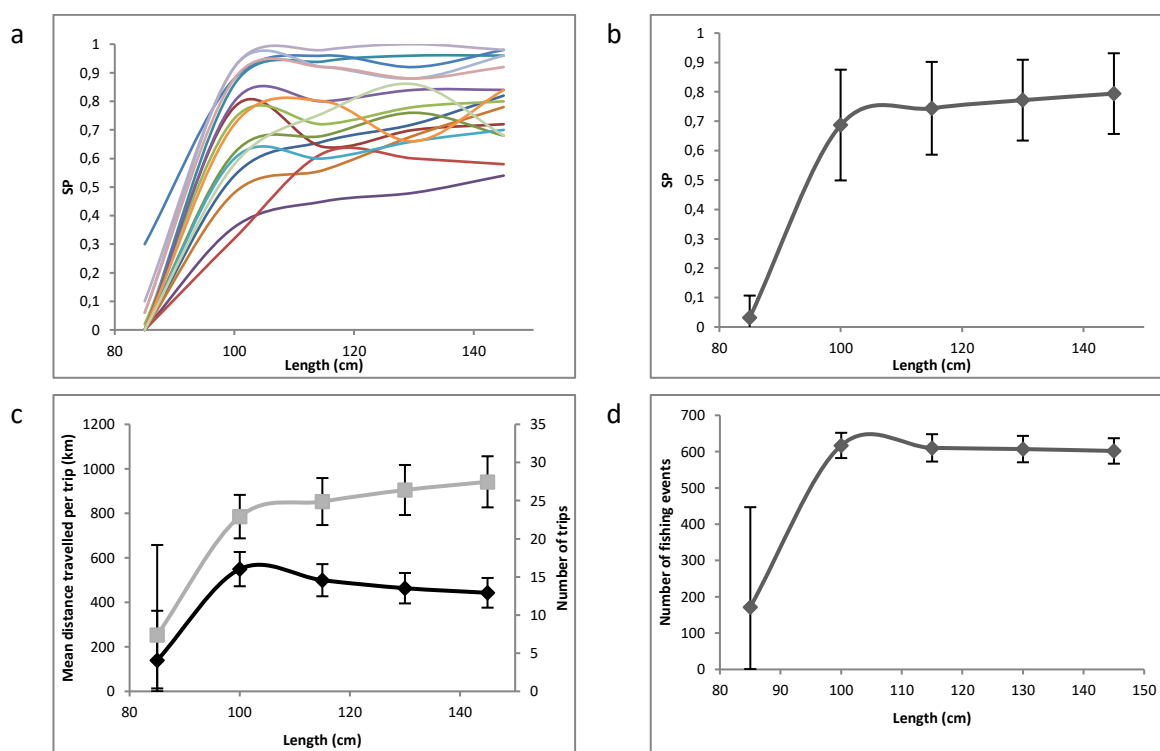


Figure 3.3.5 : (a) Succès de la paire femelle-petit en fonction de la longueur de la femelle. Chaque couleur représente une saison simulée. (b) $SP \pm SD$ moyen en fonction de la longueur. (c) Distance moyenne parcourue par voyage (km) (noir) et nombre de voyages (gris) en fonction de la taille de la mère. (d) Le nombre d'évènements de pêche en fonction de la taille de la femelle.

3.3.3. Le problème des échelles

Les résultats présentés ci-dessus permettent de comparer plusieurs types de sorties de SEAPODYM (Tableau 3.1) basés sur des modèles bio-géo-physicochimique différents. Chaque type de carte de répartition de la ressource est définie par une échelle spatio-temporelle spécifique et une période temporelle. La période commune à toutes les catégories de sorties de SEAPODYM est entre 2010 et 2014. J'ai donc réalisé une comparaison du succès de la paire femelle-petit entre ces différents types de cartes de répartition de la ressource sur 4 saisons de 2010 à 2014 (paramètres initiaux : Length = 115 cm, Mem1, courants).

Tous les résultats montrent une variabilité interannuelle forte (Figure 3.3.1a et 3.3.4a). L'effet de la taille de la femelle sur le succès de reproduction est semblable entre les différents types de simulations (Figure 3.3.2a et 3.3.5b). Lors d'une année favorable les femelles de taille supérieure ou égale à 100-115 cm ont un succès de reproduction semblable. A l'inverse les résultats montrant l'évolution du succès de reproduction pour des mères de 115 cm en fonction de la saison présentent une hétérogénéité forte entre les différents types de simulation (Figure 3.3.6 a et b). Pour déterminer l'impact de l'échelle spatio-temporelle sur les résultats, j'ai réalisé un troisième type de simulation en utilisant les cartes de répartition de la ressource Mercator au $1/12^\circ$ dans le contexte de l'échelle temporelle de Glorys de 7 jours (Figure 3.3.6c). Les résultats obtenus sont identiques aux simulations obtenues avec les échelles spatiotemporelles de Mercator $1/12^\circ$; 1 jour (Figure 3.3.6). Les résultats concernant le comportement en mer sont également identiques aux simulations dont l'échelle spatio-temporelle est la plus fine. Les résultats obtenus à partir des modèles Interim+Ipsl montrent le même profil que les résultats obtenus par Mercator. On constate que l'année 2012-2013 est la plus faible en termes de succès de reproduction même si les SP sont globalement beaucoup plus élevés.

On peut donc dire que l'échelle spatiale est déterminante pour l'étude du succès de reproduction.

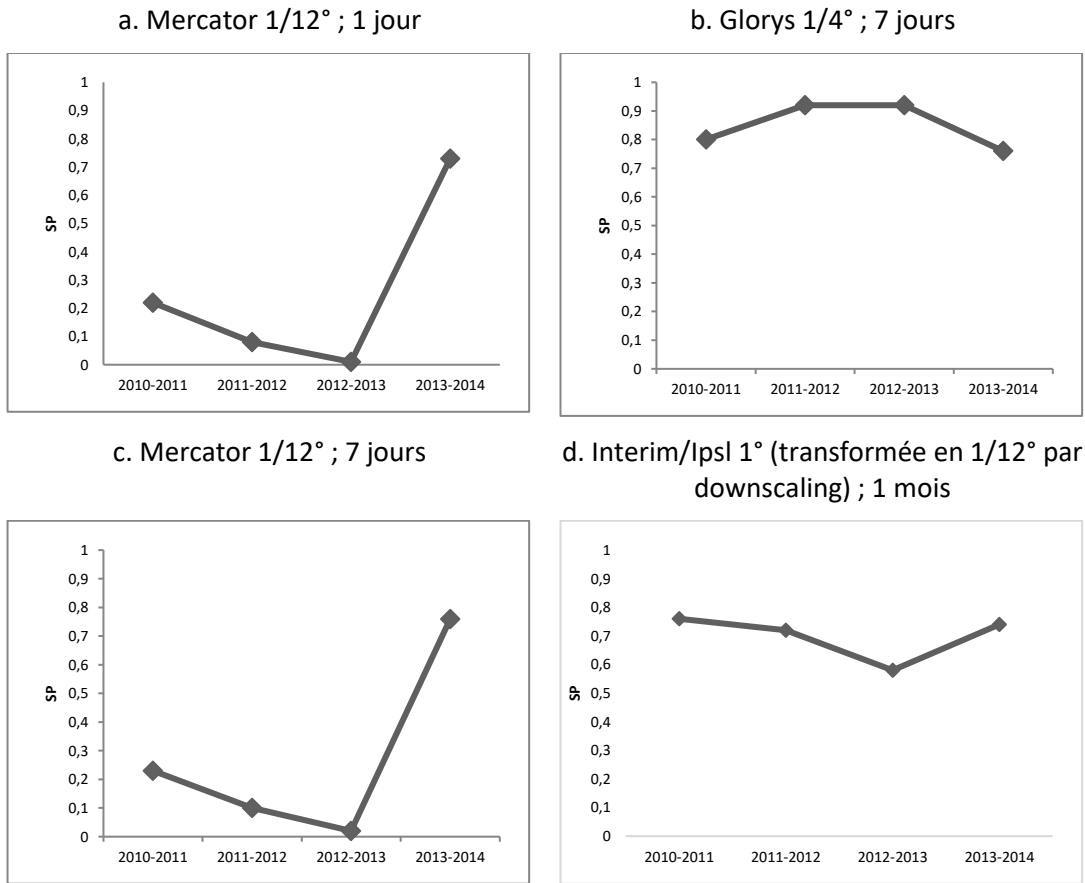


Figure 3.3.6 : Succès du couple femelle-petit SP sur la période 2010-2014. Chaque simulation est basée sur des cartes de répartition de la ressource issues de plusieurs modèles bio-géo-physicochimiques.

3.4. Prédications de l'effet des changements climatique sur le succès de reproduction

Le CLS de Toulouse a fourni un ensemble de données prédictives basées sur le scénario de forçage RCP8.5 du GIEC de 1998 à 2100 dont l'échelle spatio-temporelle est de 1° en latitude et en longitude et le pas de temps = 1 mois. Les cartes d'environnement de 1998 à 2010 représentent la reproduction des données historiques. La première analyse de la température de surface montre un réchauffement global entre l'année 2000 et 2100 avec un décalage des isothermes vers le sud (Figure 3.4.1).

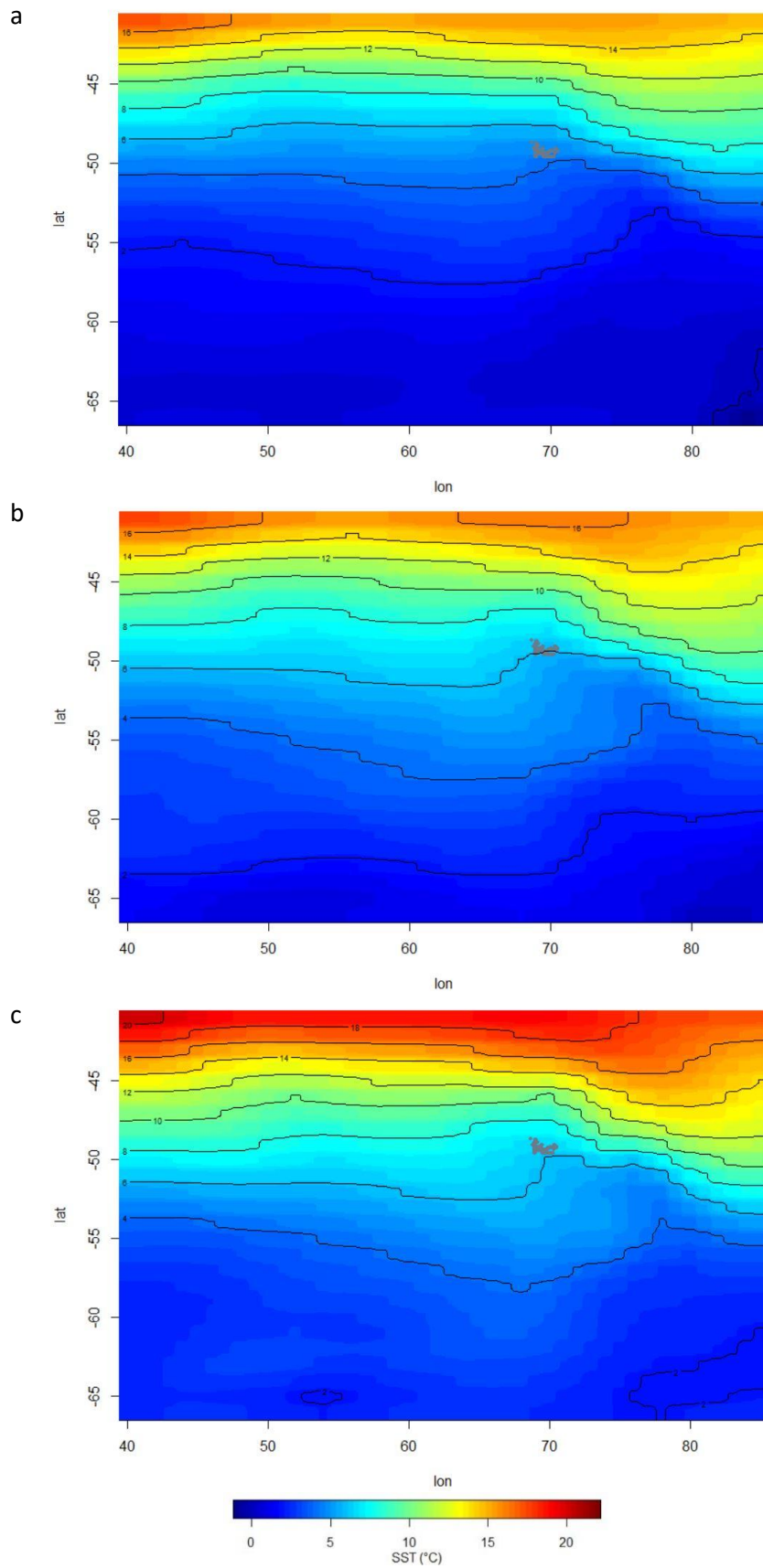


Figure 3.4.1 : Température de surface (°C) en (a) 2000, (b) 2050 et (c) 2100. Les points gris représentent l'Archipel des Kerguelen.

3.4.1. Downscaling

Nous avons montré que les résultats sont très sensibles à l'échelle spatiale des cartes d'environnement (section 3.3.3). De plus, au niveau de la colonie située à Cap Noir, 1° en longitude correspond à environ 72 km et 1° en latitude à 111 km, ce qui signifie que pour traverser une cellule, il faut à la femelle entre 10 et 18 pas de temps. Nous avons donc réalisé un « downscaling » des cartes de prédictions de SEAPODYM (Annexe IX). A l'origine, la grille spatiale des cartes de SEAPODYM est de 1° en latitude et en longitude (Figure 3.4.2a). Le downscaling consiste à discrétiser chaque cellule afin d'obtenir une échelle spatiale au 1/12° en latitude et en longitude (Figure 3.4.3). La fonction GaussRF permet de simuler un champ spatial stationnaire gaussien sur la base de la valeur du potentiel de biomasse de micronecton de la cellule locale. L'application de cette fonction nécessite de définir plusieurs paramètres :

- La variance a été fixée à 0.25 afin de ne pas trop s'éloigner de la valeur initiale de la cellule ni de dénaturer les prédictions du potentiel de biomasse du micronecton.
- Scale ou *Aggreg* : Ce paramètre permet de définir le niveau de dispersion à appliquer. Peu d'information est disponible quant à la dispersion des différentes espèces de micronecton. Par rapport aux résultats obtenus dans le Chapitre 2, nous avons fixé *Aggreg*=3. Rappelons que ce niveau d'agrégation est celui qui garantit les taux de survie de la femelle et son petit les plus élevés.

L'application du downscaling permet de créer des cartes de répartition de la ressource plus fines en termes d'échelle spatiale, tout en conservant l'évolution prédite du micronecton par SEAPODYM (Figure 3.4.2b).

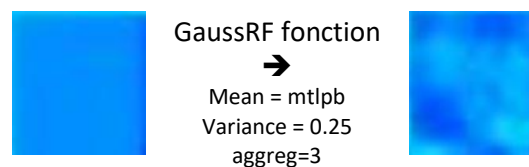


Figure 3.4.3 : Schéma de l'application du downscaling sur une cellule.

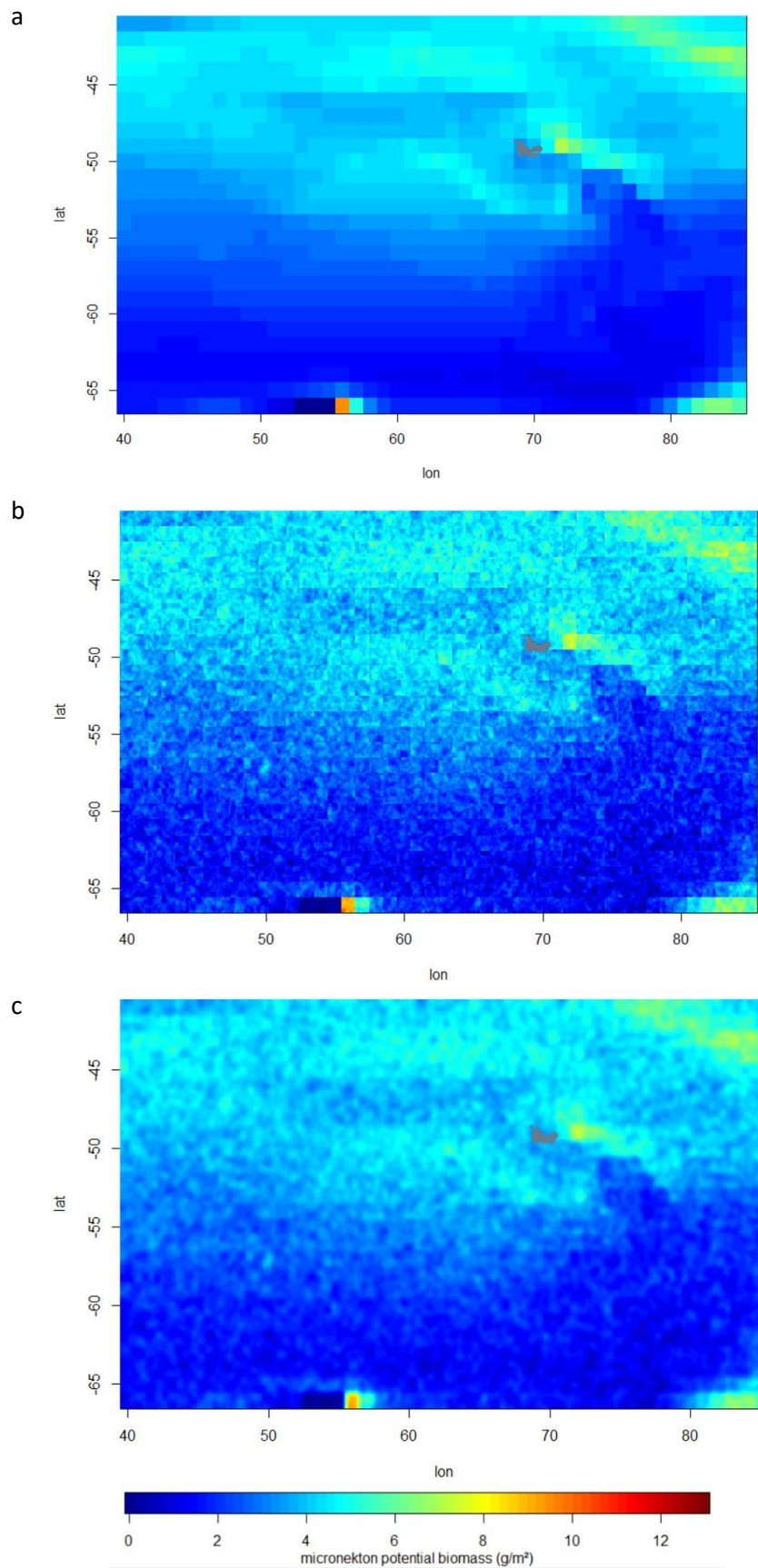


Figure 3.4.2 : (a) Carte d'environnement SEAPODYM représentant le potentiel de micronekton (g/m^2) discrétisé en 1° , (b) Carte d'environnement affinée au $1/12^\circ$ (downscaling), (c) Carte d'environnement affinée au $1/12^\circ$ (downscaling) sur laquelle nous avons appliqué une fonction de lissage.

3.4.2. Résultats de simulation que la période 1998-2100 (1/12° ; 1 mois)

3.4.2.1. Effet de la saison

Les résultats montrent une variabilité interannuelle forte (Figure 3.4.4). Les résultats mettent de nouveau en évidence des années favorables et des années défavorables. Une forte diminution du succès de la paire femelle-petit et du taux de survie du jeune est à noter à partir de l'année 2062 (Tableau 3.4.1).

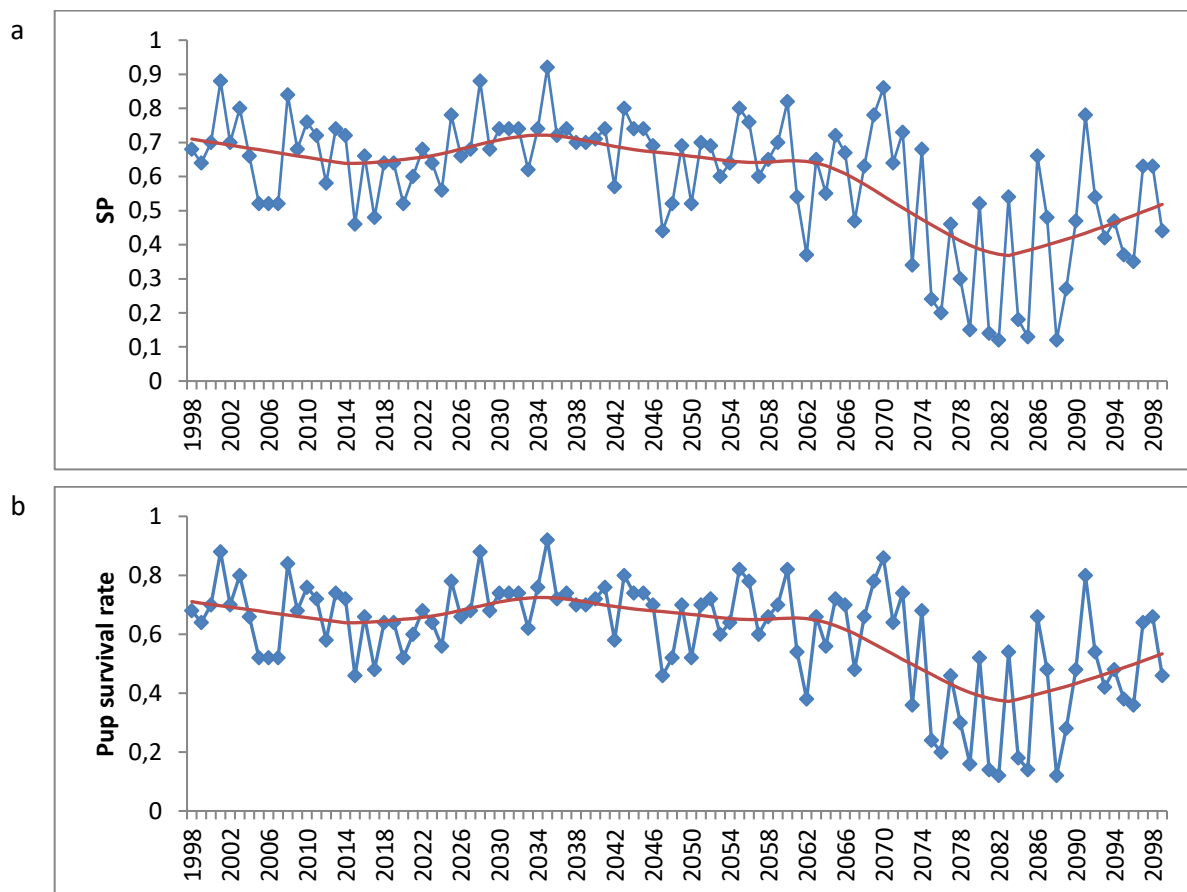


Figure 3.4.4 : (a) Succès du couple femelle-petit pour chaque saison d'élevage. (b) Taux de survie du jeune pour chaque saison d'élevage. En bleu sont représentées les résultats du simulateur, la courbe rouge représente la tendance moyenne des résultats. Paramètres utilisés : Length=115cm, Mem1.

Le nombre de voyages diminue à partir de la saison 2062-2063 (Figure 3.4.5a) et la distance moyenne parcourue par voyage augmente (Figure 3.4.5b ; Tableau 3.4.1). La durée moyenne des voyages est allongée d'environ 1.6 jours à partir de 2062, autrement dit le temps de jeûne entre deux voyages également (Tableau 3.4.1). Le nombre d'évènements de pêche augmente légèrement (Figure 3.4.5c, Tableau 3.4.1). Les résultats mettent en évidence que les femelles vont plus loin à partir de 2062. Le temps et la distance total passés en mer augmente entre les deux périodes (Tableau 3.4.1). Les résultats montrent que les femelles effectuent des voyages plus longs pendant lesquels elles

doivent augmenter le nombre de pêches pour compenser temps et distance additionnels. Enfin, les valeurs indiquent que les femelles trouvent difficilement des zones riches en ressources.

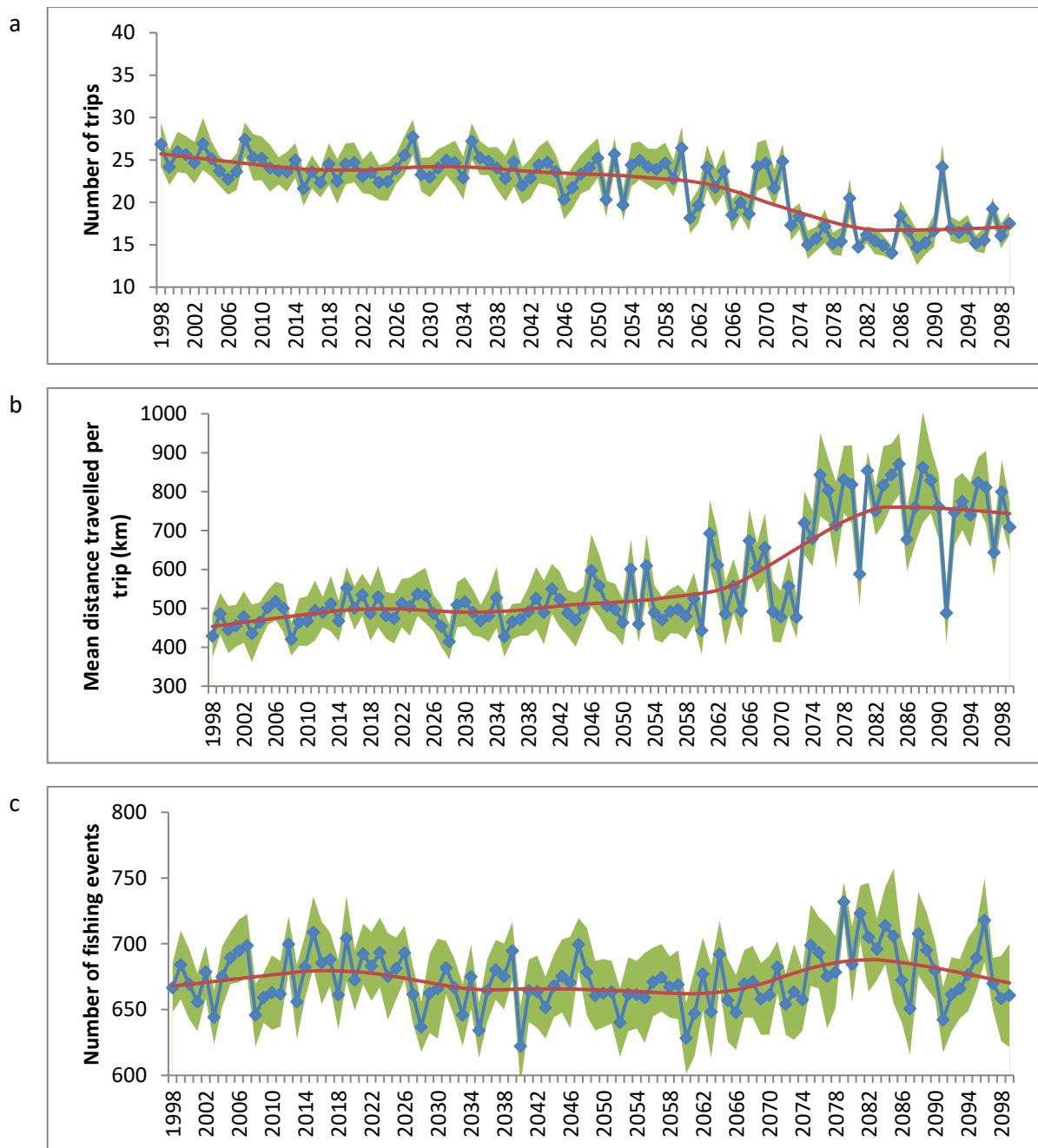


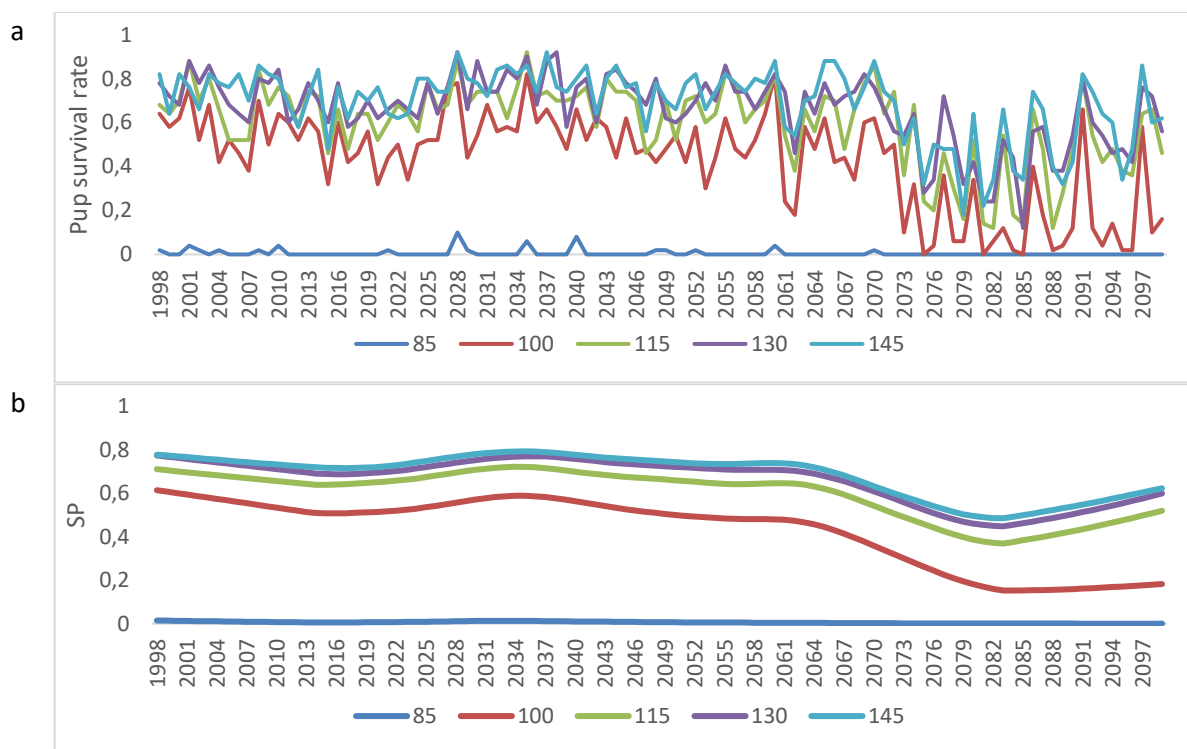
Figure 3.4.5 : (a) Nombre de voyages effectués par la femelle (bleu) \pm SD (vert). (b) Distance moyenne parcourue par voyage (bleu) \pm SD (vert). (c) Nombre d'événements de pêche (bleu) \pm SD (vert). La courbe rouge représente la tendance moyenne des résultats.

Tableau 3.4.1 : Comparaison de quelques résultats de simulation pour les périodes 1998-2061 et 2062-2100. Paramètres initiaux : Length = 115 cm, Mem1, courants.

	Période 1998-2061	Période 2062-2100
Taux de survie du jeune	67.6 ± 10	46.6 ± 20
Poids final du jeune (kg)	15.29 ± 1.8	9.66 ± 2.7
Nombre de voyages	24.0 ± 1.8	18.2 ± 3
Distance moyenne parcourue par voyage (km)	497.3 ± 47.1	701.3 ± 127.6
Durée moyenne des voyages (h)	92.9 ± 8.7	130.3 ± 23.9
Nombre d'évènements de pêche	669.8 ± 18.5	678.7 ± 22.9
Distance totale parcourue au cours de la saison (km)	11 706.3 ± 171.8	12 211.8 ± 337.4
Eloignement maximal	315.8 ± 26.1	362.6 ± 42.6
Temps total passé en mer au cours de la saison (h)	2187.9 ± 31.8	2269. 2 ± 60.8

3.4.2.2. Effet de la taille de la femelle

Le taux de survie du jeune augmente avec la taille (Figure 3.4.6a). On remarque que pour les femelles de petites tailles (85 cm) le succès d'élevage est nul. Les résultats montrent que plus les femelles sont grandes plus le succès d'élevage augmente (Figure 3.4.6b). Lorsqu'on s'intéresse au succès du couple femelle-jeune en fonction de la taille, les résultats montrent que globalement en année favorable (c'est avant 2062), le succès d'élevage est garanti pour toutes les tailles supérieures ou égales à 100 cm. Lors d'une année défavorable en revanche (2080 et 2100), le succès du couple femelle-jeune augmente avec la taille indiquant que les femelles les plus longues sont avantagées.



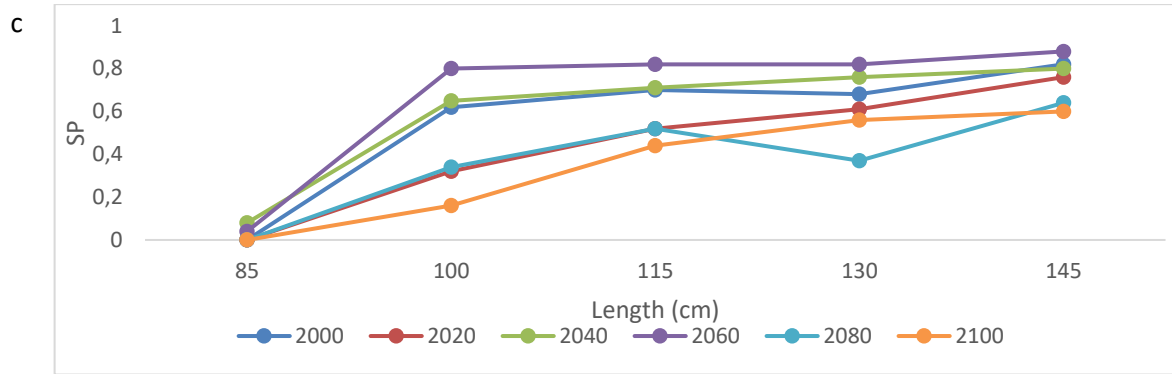


Figure 3.4.6 : (a) Taux de survie des jeunes. (b) Tendence du succès du couple femelle-petit. Chaque couleur représente une taille initiale de la femelle. (c) Succès du couple femelle-petit en fonction de la taille de la mère. Chaque couleur représente une année d'élevage (tous les 20 ans).

3.4.2.3. Analyse des zones de pêches

Les résultats montrent que les femelles sont capables d'explorer des zones d'alimentation tout autour de Kerguelen (Figure 3.4.7) jusqu'à des maximums de 518 km depuis la colonie.

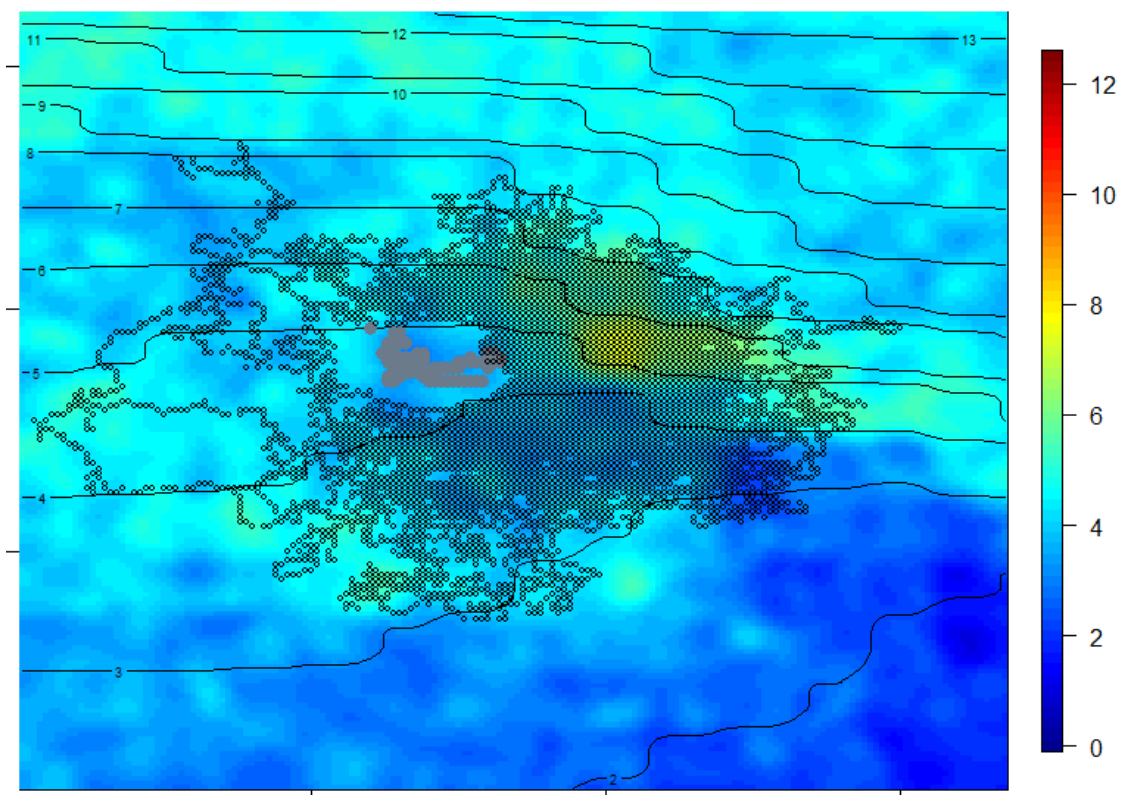
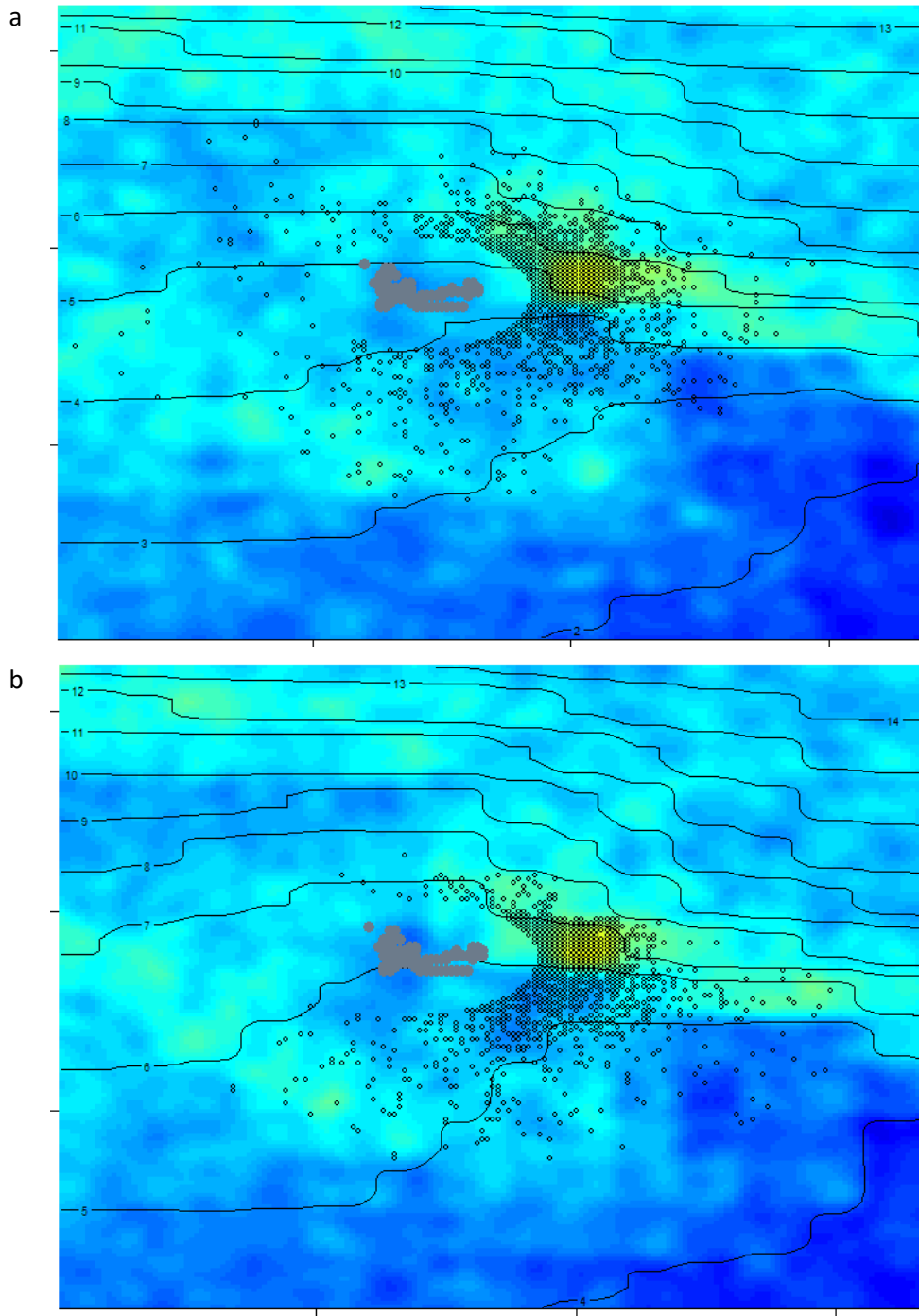


Figure 3.4.7 : Superposition de la carte d'environnement SEAPODYM (2000) avec la distribution des zones visitées par 50 femelles au cours d'une période d'élevage.

Les résultats ont montré que lors d'une année défavorable, particulièrement après 2062, les femelles effectuent des voyages plus longs, ce qui suppose qu'avec la prédiction de l'augmentation des températures de surface et le décalage des isothermes prévus dans SEAPODYM, les femelles vont plus loin. L'analyse des zones de pêche montre un décalage vers le sud et vers des zones relativement plus pauvres (Figure 3.4.8).



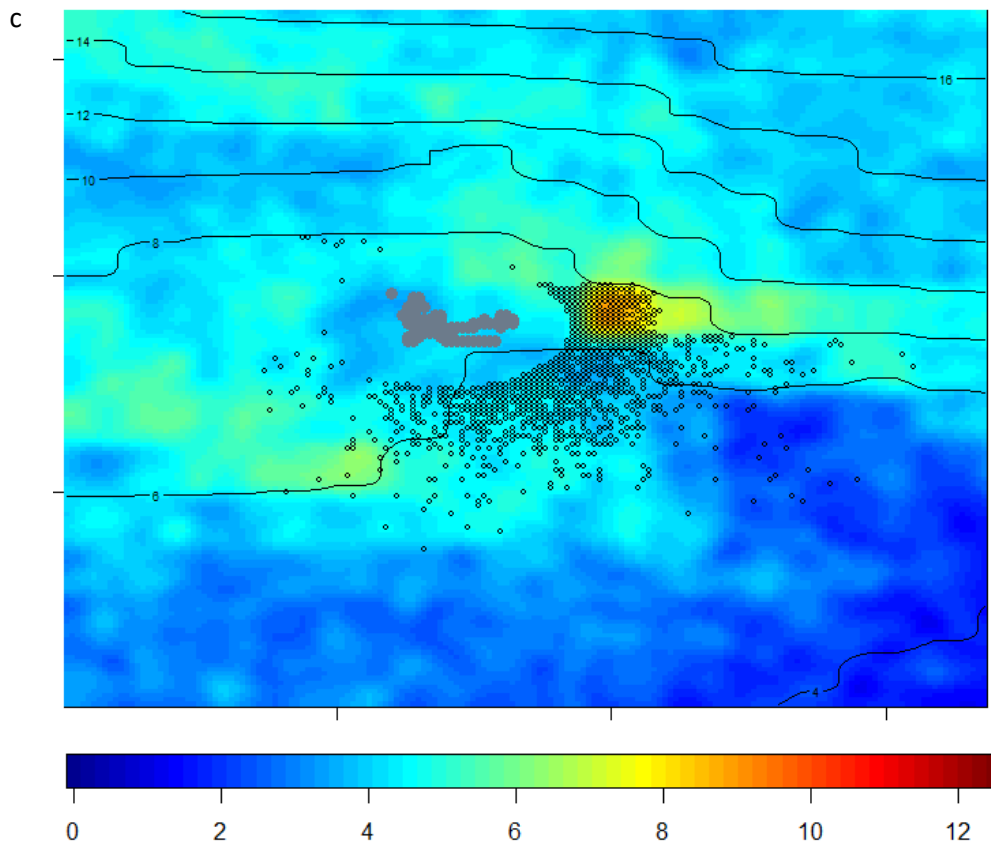


Figure 3.4.8 : Distribution des évènements de pêche de 50 femelles en 2000 (a), 2050 (b) et 2100 (c) superposée aux cartes de distribution de la ressource correspondantes (g/m^2) avec représentation des isothermes (mois de janvier).

3.5. Discussion

Pour valider les résultats de MarCPFS v2.0, nous avons comparé les sorties du modèles avec les taux de survie réel observés (Lea *et al.*, 2006; Reid and Forcada, 2005). Les résultats montrent que dans des conditions environnementales favorables et pour des femelles conformes à la taille actuelle (115 cm dans MarCPFS et 114.8 ± 0.7 dans Lea *et al.*, 2006), les taux de survie obtenus par simulation correspondent à ceux trouvés dans la littérature (77.6 ± 20.1 ; Reid and Forcada, 2005). En années favorables également, il n’y a pas d’effet de la taille de la femelle (Figure 3.3.2a, 3.3.3 et 3.3.5b) conformément aux observations de terrain (Guinet *et al.*, 2000; Lea *et al.*, 2006; Staniland *et al.*, 2004). Concernant le comportement de la femelle, les résultats de simulations sont conformes aux récentes observations de terrain (Jeanniard-du-Dot *et al.*, 2017). Jeanniard-du-Dot *et al.* (2017) ont enregistré des voyages d’une durée allant de 2.5 à 15.5 jours et la distance moyenne parcourue par les 20 femelles étudiés à Kerguelen est de 271 à 1295 km par voyage. Ces résultats sont en accord avec la moyenne des simulations sur la période 1998-2061 (Tableau 3.4.1). En années défavorables, les résultats ont mis en évidence une augmentation de la durée des voyages, en accord avec les observations de Guinet *et al.* (2000).

Les résultats discutés ci-dessus permettent de valider seulement partiellement le modèle. En effet, les poids des jeunes au sevrage sont, en années favorables, très élevés par rapport aux valeurs mesurées. Jeanniard-du-Dot *et al.* (2017) montrent qu'à la fin de la période d'élevage les jeunes sevrés pèsent environ 10.31 kg (7.17-14.27). Nous nous autorisons donc à penser que les cartes fournies par SEAPODYM surestiment le potentiel de biomasse du micronecton. Rappelons également que les otaries à fourrure de Kerguelen sont très sélectives dans le choix de leur proie et que SEAPODYM simule l'intégralité des espèces constituant le micronecton et que nous sommes incapables de discerner la part des proies des otaries dans cet ensemble.

A ces défauts, s'ajoute le problème épineux de l'échelle spatiale particulièrement évident dans la figure 3.3.6.

Il résulte de ces constats que les prévisions présentées doivent s'entendre uniquement au plan qualitatif. Si la tendance générale est à la baisse au cours de ce siècle, les quatre dernières décennies montrent un potentiel effondrement des populations avec une fréquence accrue des années très défavorables. Il se peut aussi qu'en raison de la surestimation évoquée plus haut, cet effondrement puisse en réalité se produire plus tôt ainsi que nous l'avons mis en évidence dans l'article 2.

Notons aussi que les principaux effets constatés avec les cartes statiques sont ici présents : effet de la taille des animaux, et de la distance à la ressource.

3.6. Perspectives de développement au problème du manchot royal

La généralisation de MarCPFS à d'autres espèces fait partie des développements souhaitables à envisager. Un autre exemple de central place forager est le manchot royal. Des études ont montré que cet oiseau de mer est sensible aux fluctuations environnementales, ce qui en fait un bon candidat d'étude. Le cycle de reproduction du manchot royal est nettement plus long et complexe que celui de l'otarie à fourrure ce qui nous permettrait de prendre en compte les effets des changements dans la répartition des ressources au cours des saisons australes. Un nouveau modèle MarCPFS a été créé dans ce contexte et est en cours de développement.

3.6.1. Présentation du système biologique : Le manchot royal

3.6.1. Taxonomie générale : l'ordre des Sphenisciformes

L'ordre des Sphenisciformes comporte 16 espèces d'oiseaux incapables de voler. Le genre *Aptenodytes* comporte 2 espèces, le manchot royal (*A patagonicus* Miller 17778) et le manchot empereur (*A forsteri* Gray 1844) (Williams, 1995). Le manchot royal est le deuxième plus gros manchot après le manchot empereur. Les individus mesurent entre 70 et 100 cm pour un poids moyen de 11 à

16 kg. Le manchot royal diffère de l'empereur par son apparence plus mince, les pattes auriculaires brillantes et de couleur orange, qui s'étendent autour du cou. La tête, le menton et la gorge sont noirâtres. La mandibule inférieure est colorée d'orange et de rose vif. L'œil est brun avec un iris noir. Les nageoires sont proportionnellement plus grandes que pour l'empereur et ventralement blanches. La moitié supérieure du corps côté postérieur est grise. À partir de la fin de l'été, le plumage du dos devient progressivement gris foncé. La queue est plutôt courte et gris foncé. Les pieds robustes sont sombres. Les pattes auriculaires sont beaucoup plus claires chez les jeunes individus. Avant la mue les poussins ont un plumage marron.

Tableau 4.1 : Espèces composantes l'ordre des Sphenisciformes

Nom Latin	Nom français
Famille des Spheniscidae	
Genre Aptenodytes	<i>Aptenodytes patagonicus</i> Manchot royal <i>Aptenodytes forsteri</i> Manchot empereur
Genre Pygoscelis	<i>Pygoscelis papua</i> Manchot papou <i>Pygoscelis adeliae</i> Manchot d'Adélie <i>Pygosceli santarcticus</i> Manchot à jugulaire
Genre Eudytes	<i>Eudytes pachyrhynchus</i> Gorfou du Fiordland <i>Eudytes robustus</i> Gorfou des Snares <i>Eudytes scalteri</i> Gorfou huppé <i>Eudytes chrysocome</i> Gorfou sauteur <i>Eudytes moseleyi</i> Gorfou de Modelez <i>Eudytes schlegeli</i> Gorfou de Schlegel <i>Eudytes chrysolophus</i> Gorfou doré
Genre Spheniscus	<i>Spheniscus demersus</i> Manchot du Cap <i>Spheniscus magellanius</i> Manchot de Magellan <i>Spheniscus humboldti</i> Manchot de Humbolt <i>Spheniscus mendiculu</i> Manchot des Galapagos
Genre Megadytes	<i>Megadytes angustirostris</i> Manchot antipode
Genre Eudyptula	<i>Eudyptula minor</i> Manchot pygmé

3.6.2. Distribution

Les espèces de manchots sont répartis dans tous l'hémisphère sud, du continent Antarctique aux îles subantarctiques (Figure 4.1). Les manchots royaux se reproduisent sur des îles subantarctiques entre 45°S et 55°S où ils vivent en colonies. Longtemps chassés, les espèces sont aujourd'hui protégées et donc les populations sont en cours de reconstitution. Les populations de manchots royaux sont estimées à plus de 1 600 000 couples reproducteurs. On trouve des colonies de reproduction à

Macquarie Island (Rounsevell and Copson, 1982), en Géorgie du Sud, à l'île de Heard (van den Hoff *et al.*, 1993), aux îles Kerguelen (Weimerskirch *et al.*, 1989), aux îles de Crozet (Delord *et al.*, 2004), aux îles Marion et aux Falkland (Williams, 1995; Woehler and Croxall, 1997). La population la plus importante se trouve toujours sur les îles Crozet (plus de 600 000 couples reproducteurs, Delord *et al.*, 2004; Weimerskirch *et al.*, 1992).

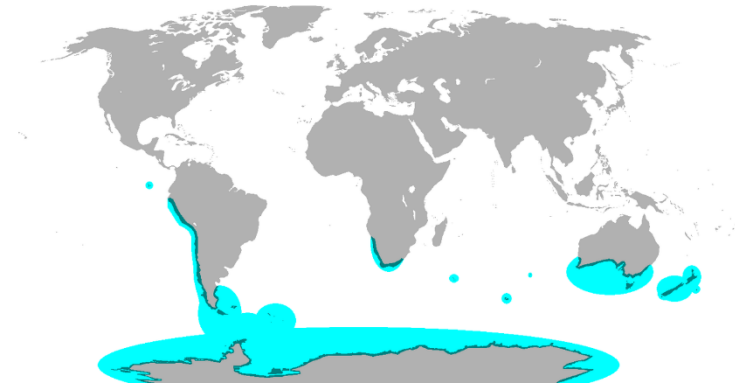


Figure 4.1 : Répartition de l'ordre des Sphenisciformes.

3.6.3. Cycle de reproduction

La durée totale de la période d'élevage est comprise entre 285 et 365 jours de l'éclosion à « l'envol » du poussin avec une moyenne de 324 ± 5 jours (Descamps *et al.*, 2002). La reproduction du manchot royal se divise en 3 périodes principales : incubation, élevage et crèche (Descamps *et al.*, 2002; Weimerskirch *et al.*, 1992). Pendant la première phase d'incubation, les parents se relaient tour à tour, l'un des deux parents jeûne et couve l'œuf tandis que son partenaire effectue des voyages en mer pour reconstituer ses réserves énergétiques. En effet, le temps écoulé entre l'arrivée des individus sur la colonie et le premier départ de la femelle est relativement long (environ 18 jours Descamps *et al.*, 2002). Le mâle qui couve l'œuf en premier va alors jeûner encore environ 17 jours (Descamps *et al.*, 2002). L'incubation a lieu au début de l'été (décembre et janvier, Figure 4.2.). Une fois l'œuf écloit, les manchots entrent dans la phase d'élevage (février à mars), où les adultes se relaient pour garder le poussin jusqu'à son émancipation thermique. Pendant cette phase, le parent qui ne garde pas le poussin part en mer afin de reconstituer ses propres réserves énergétiques et rapporter de la nourriture au poussin (jusqu'à 4kg). A partir du moment où le poussin est thermiquement autonome la troisième phase de la reproduction débute. Les poussins sont rassemblés en crèche au sein de la colonie. Pendant cette période, les deux parents partent en mer pour s'alimenter et participent simultanément à l'alimentation de leur poussin. Le retour des parents est assez rare en raison de voyages longs vers le sud. C'est une période décisive en termes de survie des poussins. Cette période dure de Avril à début Septembre. De Septembre à Décembre, une nouvelle phase d'élevage comprenant le retour plus régulier des parents a lieu. (« last feeding phase », Figure 4.2)

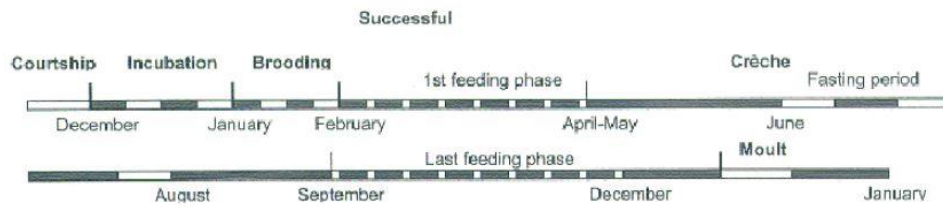


Figure 4.2 : Cycle de reproduction du manchot royal d'après Deschamps et al., 2002. En blanc les périodes passées sur la colonie et en gris les périodes en mer.

3.6.4. Régime alimentaire et succès de reproduction

Le régime alimentaire des manchots royaux est composé à 90 % de myctophidés (Bost *et al.*, 1997). Les manchots royaux sont très sélectifs dans le choix des proies. Les principales espèces de myctophidés consommées sont *Krefflichthys anderssoni*, *Protomyctophum sp.*, *Protomyctophum tenisoni* et *Electrona carlsbergi*.

De nombreuses études ont montré que *A. patagonicus* est une espèce sensible aux fluctuations environnementales (Bost *et al.*, 2009, 2015; Cotté *et al.*, 2007; Hyrenbach and Veit, 2003; Le Bohec *et al.*, 2008; Péron *et al.*, 2012). Les manchots royaux se dirigent essentiellement vers le front polaire, où les processus physico-chimiques favorisent la concentration de leurs proies (Bost *et al.*, 1997). Le succès de reproduction est lié aux capacités des parents à acquérir de la ressource et principalement les myctophidés pour les colonies de Crozet. Les résultats montrent que cette espèce est affectée par les changements dans la distribution et l'abondance des ressources et donc sera probablement affectée par les changements climatiques. De plus, c'est l'une des espèces de prédateurs marins les plus étudiées dans l'Océan austral (Bost *et al.*, 1997, 2002, 2007, 2009; Charrassin and Bost, 2001; Charrassin *et al.*, 1998, 1999, 2001; Cherel *et al.*, 1987; Descamps *et al.*, 2002; Halsey *et al.*, 2007, 2010; Le Bohec *et al.*, 2007). Enfin, les manchots royaux sont capables de descendre profondément dans la colonne d'eau pour chasser (Charrassin *et al.*, 2002; Halsey *et al.*, 2010), ce qui nous permettra d'envisager les phénomènes de plongée verticale et d'utiliser plusieurs cartes d'environnement SEAPODYM (épipelagique et mésopélagique).

3.6.2. Un nouveau modèle individu centré

Une nouvelle version de MarCPFS centré le manchot royal est en cours de développement. Le cycle de reproduction du manchot est beaucoup plus long que celui de l'otarie à fourrure il faut donc prendre en compte l'effet de la saison astronomique (définie selon la variation de la durée du jour et de la nuit). Les deux parents interviennent dans l'élevage du poussin, nous avons conçu une structure KingP valable à la fois pour le mâle et la femelle en considérant qu'ils ont les mêmes attributs. Nous avons créé 2 pointeurs KingP *ppf pour la femelle et KingP *ppm pour le mâle, permettant de les rendre indépendants l'un de l'autre. Une structure chick a également été développée. Les données bibliographiques permettent d'ajuster et de fixer des paramètres énergétiques propres aux manchots royaux (Bost *et al.*, 2009; Cotté *et al.*, 2007; Culik *et al.*, 1996; Gauthier-Clerc *et al.*, 2001, 2002).

Le cycle biologique des manchots royaux inclut plusieurs phases lors desquels les parents changent de comportement et permettent de définir un échancier comprenant 5 périodes distinctes :

- post_moul_trip() est une fonction qui va permettre de réaliser une période de prospection pour mémoriser les meilleurs sites de ressources avant le début de cycle de reproduction.
- Courtship_incubation() : les deux parents se relaient dans un ordre précis pour incuber l'œuf. La perte énergétique ne concernera que les parents. Si la femelle est en mer, le mâle est à terre et inversement.
- Brooding() : naissance du poussin et relais entre les deux parents dans un ordre précis. Les aspects énergétiques sont aussi pris en compte pour le poussin. Si la femelle est en mer, le mâle est à terre et inversement.
- Feeding_phase () : le poussin est en crèche, les deux parents sont en mer indépendants l'un de l'autre et effectuent des voyages longs, plus au sud ce qui suppose un forçage dans le cap. C'est une période décisive pour la survie du poussin.
- Fasting_period() : relais des parents avant « l'envol » du poussin.

Aucun résultat n'est encore disponible concernant ce modèle sur le manchot royal.

CHAPITRE 4 : CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

4.1. Conséquences des changements climatiques sur les central place foragers

L'ensemble des résultats obtenus au cours de ce travail montrent que les changements dans la structure et l'emplacement des ressources ont un impact sur le succès de reproduction et le comportement des central place foragers. Il convient de dire que l'on est en droit de craindre le pire quant au devenir des otaries à fourrure antarctique. Globalement, l'éloignement des ressources, autrement dit leur raréfaction, provoque un changement de stratégie dans l'acquisition de la ressource qui s'accompagne d'augmentation de la charge (« load size ») et du report de la prédation sur des patches de ressource plus pauvres.

Mais ces changements de stratégies impliquent une augmentation de la durée du jeûne entre les allaitements et la croissance des jeunes s'en trouve oblitérée. Il en résulte que le succès reproducteur décroît avec la distance, le changement de stratégie ne parvenant pas à compenser ces effets indésirables.

Si la tendance à l'éloignement perdure, on peut s'interroger sur l'existence de solutions de repli pour les populations. Est-ce que les central place foragers pourraient déplacer leurs colonies de reproduction en d'autres sites terrestres plus au sud ? Par ailleurs, comme nous l'avons montré dans cette thèse, la sélection naturelle devrait privilégier les individus de plus grandes tailles qui seront mieux à même de supporter l'augmentation des distances à la ressource.

Malgré tout, de nombreuses inconnues subsistent quant aux changements climatiques futurs. Les observations ont certes apporté des connaissances sur les tendances et les effets des changements climatiques, cependant celles-ci mènent parfois à des conclusions contradictoires. Au niveau de l'Océan Austral, diverses définitions des positions des grands fronts thermiques gênent l'identification claire du positionnement et donc l'accessibilité aux ressources dans le cadre de la modélisation (Bost *et al.*, 2015). Dans le cas particulier de l'Archipel des Kerguelen, il existe un désaccord au sein de la communauté scientifique. Certaines études montrent qu'un décalage des fronts thermiques est à prévoir et d'autres montrent qu'une bathymétrie particulière (cas de Kerguelen) pourrait définir la localisation du front polaire et qu'un décalage ne serait pas à prévoir dans cette zone (Park *et al.*, 1993, 2008).

4.2. MarCPFS donne-t-il satisfaction ?

4.2.1. Les limites du modèle

A l'instar de beaucoup de modèles de simulation, MarCPFS comporte des paramètres entachés d'incertitude. Au sein même des données observées et des données disponibles dans la littérature, nous avons trouvé des valeurs différentes voire contradictoires concernant principalement les paramètres énergétiques liées aux animaux mais également à leurs proies.

Ces incertitudes reposent sur une multitude d'inconnues concernant le système. La structure spatiale de la ressource dans la colonne d'eau n'est actuellement pas encore totalement connue même si les progrès technologiques améliorent d'année en année les données à ce sujet (relevés acoustiques, bio-logging). De même, la réactivité des proies à la prédation n'est pas intégralement connue. On peut supposer par exemple, que les proies se dispersent devant les tentatives de chasse des prédateurs (Benoit-Bird et al., 2013a). S'aident-elles des courants et des processus mésoéchelles pour échapper aux prédateurs ? A l'inverse, les prédateurs profitent-ils des courants et des structures mésoéchelles pour repérer des zones de fortes concentrations de proies ? Des études ont montré l'importance des tourbillons permettant aux prédateurs d'accéder plus facilement et plus rapidement aux zones riches en ressource (Cotté *et al.*, 2007). Cependant le détail de l'utilisation par les animaux des courants et les règles comportementales associées sont inconnus. Certains processus énergétiques comme la thermorégulation et les mécanismes énergétiques liés à la plongée sont également méconnus. Enfin, la prédation et les maladies qui touchent les otaries à fourrure ne sont pas suffisamment connues et précises pour en quantifier l'impact sur la mortalité des animaux, leur efficacité de prédation et la qualité des soins portés aux jeunes.

A chaque pas de temps, la femelle est confrontée à plusieurs problèmes et doit prendre diverses décisions. Dans MarCPFS, les processus sont toujours appelés dans le même ordre d'exécution. Nous aurions pu réaliser un pseudo-parallélisme des processus par un tirage aléatoire de l'exécution des processus à chaque pas de temps (fishing or moving ; foraging or returning). Cependant, en l'état actuel du développement du simulateur il nous a semblé de peu d'avantages de considérer le pseudo-parallélisme dans la mesure où le traitement prioritaire de l'un ou l'autre de ces processus a un impact négligeable sur les résultats finaux. Enfin, le simulateur n'organisant pas la compétition entre les individus, ni la déplétion de la ressource le problème du parallélisme entre agents ne s'est pas imposé.

La version MarCPFS2.0 couplée avec les sorties de SEAPODYM s'est révélée extrêmement sensible à la définition de l'échelle spatiale entraînant des répercussions parfois désastreuses sur les résultats puisque les données ne sont pas reproductibles d'un modèle bio-géo-physicochimique à l'autre. Bien que les résultats du couplage MarCPFS2.0-SEAPODYM soit novateurs, il conviendrait donc de se procurer des modèles bio-géo-physicochimiques à des degrés de résolution plus petits, quitte à considérer des intervalles de prédiction réduits.

4.2.2. Améliorations possibles et perspectives

Plusieurs techniques peuvent être mises en œuvre pour améliorer le simulateur et notamment dans le domaine de l'intelligence artificielle. Il serait souhaitable de conférer aux femelles des éléments d'intelligence artificielle tel que l'apprentissage par expérience. Les femelles seraient capables d'apprendre de leur propre expérience en mer et d'acquérir de nouvelles règles de comportement, notamment le fait de pêcher même dans des zones pauvres en ressource lorsqu'elles sont en mauvaise condition physique. Etant donné que les données et les règles de décisions sont généralement issues

d'un « discours d'experts », il serait intéressant de pouvoir traduire ce discours en règles comportementales. L'utilisation de la logique floue (« fuzzy logic » en anglais) qui remplace une valeur de vérité booléenne telle que la décision de pêche (telle qu'elle est actuellement implémentée dans MarCPFS) par un degré de vérité pourrait fortement améliorer le réalisme du simulateur.

Enfin, une restructuration du modèle serait à envisager afin de faciliter la transposition de MarCPFS à d'autres central place foragers, et la généralisation de son utilisation.

4.3. Les apports à la connaissance

Ce travail de thèse a permis l'apport de nouvelles connaissances concernant la dynamique du système, l'analyse des trajectoires, l'acquisition de l'énergie, les comportements alimentaires. Le modèle nous renseigne sur les variables sensibles du système et nous indique quelles sont les connaissances manquantes.

Le modèle a permis d'apporter des connaissances théoriques fondamentales nouvelles. En effet, plusieurs optimaux ont été mis en évidence. La validation des résultats concernant la version de MarCPFS avec les cartes d'environnement statiques a mis en évidence les caractéristiques générales du pattern de répartition des ressources.

Globalement, MarCPFS est une aide à la recherche, une forme d'alerte pour les scientifiques. Les populations de central place foragers seront bientôt en danger. Ce travail fournit un argument supplémentaire pour lutter contre le réchauffement climatique et la course aux carburants fossiles.

Bibliographie

Abbott, M.R., Richman, J.G., Letelier, R.M., and Bartlett, J.S. (2000). The spring bloom in the Antarctic Polar Frontal Zone as observed from a mesoscale array of bio-optical sensors. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* *47*, 3285–3314.

Ainley, D.G., Clarke, E.D., Arrigo, K., Fraser, W.R., Kato, A., Barton, K.J., and Wilson, P.R. (2005). Decadal-scale changes in the climate and biota of the Pacific sector of the Southern Ocean, 1950s to the 1990s. *Antarct. Sci.* *17*, 171–182.

Alexander, R.D., Hoogland, J.L., Howard, R.D., Noonan, K.M., and Sherman, P.W. (1979). Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. In *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*, (Duxbury Press), pp. 402–435.

Alory, G., Wijffels, S., and Meyers, G. (2007). Observed temperature trends in the Indian Ocean over 1960–1999 and associated mechanisms. *Geophys. Res. Lett.* *34*, L02606.

Andersen, K.K., Azuma, N., Barnola, J.-M., Bigler, M., Biscaye, P., Caillon, N., Chappellaz, J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., et al. (2004). High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* *431*, 147–151.

Antonov, J.I., Levitus, S., and Boyer, T.P. (2005). Thermosteric sea level rise, 1955–2003. *Geophys. Res. Lett.* *32*, L12602.

Arnason, U., and Widegren, B. (1986). Pinniped Phylogeny Enlightened by Molecular Hybridizations Using Highly Repetitive DNA. *Mol. Biol. Evol.* *3*.

Arnould, J.P.Y., Boyd, I.L., and Speakman, J.R. (1996a). Measuring the Body Composition of Antarctic Fur Seals (*Arctocephalus gazella*): Validation of Hydrogen Isotope Dilution. *Physiol. Zool.* *69*, 93–116.

Arnould, J.P.Y., Boyd, I.L., and Speakman, J.R. (1996b). The relationship between foraging behaviour and energy expenditure in Antarctic fur seals. *J. Zool.* *239*, 769–782.

Atlan, H. (2011). *Le Vivant post-génomique. ou Qu'est-ce que l'auto-organisation ?* (Paris: ODILE JACOB).

Austin, D., Bowen, W.D., and McMillan, J.I. (2004). Intraspecific variation in movement patterns: modeling individual behaviour in a large marine predator. *Oikos* *105*, 15–30.

AUTHIER, M., CAM, E., and GUINET, C. (2011). Selection for increased body length in Subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *J. Evol. Biol.* *24*, 607–616.

Authier, M., Bentaleb, I., Ponchon, A., Martin, C., and Guinet, C. (2012). Foraging Fidelity as a Recipe for a Long Life: Foraging Strategy and Longevity in Male Southern Elephant Seals. *PLOS ONE* *7*, e32026.

Ayling, T., and Cox, G.J. (1982). *Collins Guide to the Sea Fishes of New Zealand* (Collins).

Baar, H.J.W. de, Jong, J.T.M. de, Bakker, D.C.E., Löscher, B.M., Veth, C., Bathmann, U., and Smetacek, V. (1995). Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* *373*, 412–415.

Bibliographie

- Bailleul, F., Luque, S.P., Dubroca, L., Arnould, J.P.Y., and Guinet, C. (2005). Differences in foraging strategy and maternal behaviour between two sympatric fur seal species at the Crozet Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293.
- Bailleul, F., Authier, M., Ducatez, S., Roquet, F., Charrassin, J.-B., Cherel, Y., and Guinet, C. (2010). 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* 33, 709–719.
- Bailleul, F., Grimm, V., Chion, C., and Hammill, M. (2013). Modeling implications of food resource aggregation on animal migration phenology. *Ecol. Evol.* 3, 2535–2546.
- Barbraud, C., and Weimerskirch, H. (2001). Emperor penguins and climate change. *Nature* 411, 183–186.
- Barbraud, C., and Weimerskirch, H. (2006). Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 6248–6251.
- Bard, É. (2013). Évolution du climat et de l'océan. *L'annuaire Collège Fr. Cours Trav.* 169–188.
- Beauplet, G., and Guinet, C. (2007). Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 1877–1883.
- Beauplet, G., Dubroca, L., Guinet, C., Cherel, Y., Dabin, W., Gagne, C., and Hindell, M. (2004). Foraging ecology of subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island: seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273, 211–225.
- Beauplet, G., Barbraud, C., Chambellant, M., and Guinet, C. (2005). Interannual variation in the post-weaning and juvenile survival of subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate and oceanographic conditions. *J. Anim. Ecol.* 74, 1160–1172.
- Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Küssener, C., and Guinet, C. (2006). Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* 112, 430–441.
- 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., and Boss, E.S. (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444, 752–755.
- Belkin, I.M., and Gordon, A.L. (1996). Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *J. Geophys. Res. Oceans* 101, 3675–3696.
- Benhamou, S. (1994). Spatial memory and searching efficiency. *Anim. Behav.* 47, 1423–1433.
- Benoit-Bird, K., Battaile, B., Nordstrom, C., and Trites, A. (2013a). Foraging behavior of northern fur seals closely matches the hierarchical patch scales of prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 479, 283–302.
- Benoit-Bird, K.J., Battaile, B.C., Heppell, S.A., Hoover, B., Irons, D., Jones, N., Kuletz, K.J., Nordstrom, C.A., Paredes, R., Suryan, R.M., et al. (2013b). Prey Patch Patterns Predict Habitat Use by Top Marine Predators with Diverse Foraging Strategies. *PLoS ONE* 8.
- Berta, A., and Churchill, M. (2012). Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description: Pinniped taxonomy: evidence for species and subspecies. *Mammal Rev.* 42, 207–234.

Bibliographie

- Best, L.S., and Bierzychudek, P. (1982). Pollinator Foraging on Foxglove (*Digitalis purpurea*): A Test of a New Model. *Evolution* 36, 70–79.
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.-B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., et al. (2007). Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 13705–13710.
- Bonadonna, F., Lea, M.-A., and Guinet, C. (2000). Foraging routes of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) investigated by the concurrent use of satellite tracking and time-depth recorders. *Polar Biol.* 23, 149–159.
- Bonadonna, F., Lea, M.-A., Dehorter, O., and Guinet, C. (2001). Foraging ground fidelity and route-choice tactics of a marine predator: the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223, 287–297.
- Bonnefroy, J.-L., Bousquet, F., and Rouchier, J. (2001). Modélisation d'une interaction individus, espace et société par les systèmes multi-agents : pâture en forêt virtuelle. *Espace Géographique* 30.
- Bonner W.N. (1984). Lactation strategies in pinnipeds, problems for a marine mammal group. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 51, 253-272.
- Bopp, L., Resplandy, L., Orr, J.C., Doney, S.C., Dunne, J.P., Gehlen, M., Halloran, P., Heinze, C., Ilyina, T., Séférian, R., et al. (2013). Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: Projections with CMIP5 models (PDF Download Available). *Biogeosciences* 10, 6225–6245.
- Bost, C., Georges, J., Guinet, C., Cherel, Y., Pütz, K., Charrassin, J., Handrich, Y., Zorn, T., Lage, J., and Le Maho, Y. (1997). Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 150, 21–33.
- Bost, C.A., Zorn, T., Maho, Y.L., and Duhamel, G. (2002). Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins¹ diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 227, 51–61.
- Bost, C.A., Handrich, Y., Butler, P.J., Fahlman, A., Halsey, L.G., Woakes, A.J., and Ropert-Coudert, Y. (2007). Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 54, 248–255.
- Bost, C.A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., Ainley, D.G., and Weimerskirch, H. (2009). The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J. Mar. Syst.* 78, 363–376.
- Bost, C.A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., Handrich, Y., Naito, Y., Guinet, C., et al. (2015). Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nat. Commun.* 6, 8220.
- Boyd, I.L. (1993). Pup production and breeding distribution of Antarctic Fur Seals (*Arctocephalus gazella*) at South Georgia. *Antarct. Sci.* 5.
- Boyd, I.L. (1996). Temporal Scales of Foraging in a Marine Predator. *Ecology* 77, 426–434.
- Boyd, I.L. (1999). Foraging and provisioning in Antarctic fur seals interannual variability in time-energy budgets. *Behav. Ecol.* 10, 198–208.

Bibliographie

- Boyd, I.L., and McCann, T.S. (1989). Pre-natal investment in reproduction by female Antarctic fur seals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *24*, 377–385.
- Boyd, P.W., and Doney, S.C. (2002). Modelling regional responses by marine pelagic ecosystems to global climate change. *Geophys. Res. Lett.* *29*.
- Boyd, P.W., and Ellwood, M.J. (2010). The biogeochemical cycle of iron in the ocean. *Nat. Geosci.* *3*, 675–682.
- Boyd, I.L., Arnould, J.P.Y., Barton, T., and Croxall, J.P. (1994). Foraging behaviour of antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *J. Anim. Ecol.* *63*, 703–713.
- Boyd, I.L., Croxall, J.P., Lunn, N.J., and Reid, K. (1995). Population Demography of Antarctic Fur Seals: The Costs of Reproduction and Implications for Life-Histories. *J. Anim. Ecol.* *64*, 505.
- Boyd, I.L., McCafferty, D.J., and Walker, T.R. (1997). Variation in foraging effort by lactating Antarctic fur seals: response to simulated increased foraging costs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *40*, 135–144.
- Briffa, K.R., Osborn, T.J., Schweingruber, F.H., Harris, I.C., Jones, P.D., Shiyatov, S.G., and Vaganov, E.A. (2001). Low-frequency temperature variations from a northern tree ring density network. *J. Geophys. Res. Atmospheres* *106*, 2929–2941.
- Briot, J.-P., and Demazeau, Y. (2001). *Principes Et Architecture Des Systemes Multi Agents*.
- Bryant, D.M., and Turner, A.K. (1982). Central place foraging by swallows (Hirundinidae): The question of load size. *Anim. Behav.* *30*, 845–856.
- Brzęk, P., and Konarzewski, M. (2004). EFFECT OF REFEEDING ON GROWTH, DEVELOPMENT, AND BEHAVIOR OF UNDERNOURISHED BANK SWALLOW (RIPARIA RIPARIA) NESTLINGS. *The Auk* *121*, 1187.
- Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Buckley, L.B., Moore, P., Poloczanska, E.S., Brander, K.M., Brown, C., Bruno, J.F., Duarte, C.M., Halpern, B.S., et al. (2011). The Pace of Shifting Climate in Marine and Terrestrial Ecosystems. *Science* *334*, 652–655.
- Cairns, D.K., Gaston, A.J., and Huettmann, F. (2008). Endothermy, ectothermy and the global structure of marine vertebrate communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *356*, 239–250.
- Caminade, C., Medlock, J.M., Ducheyne, E., McIntyre, K.M., Leach, S., Baylis, M., and Morse, A.P. (2012). Suitability of European climate for the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: recent trends and future scenarios. *J. R. Soc. Interface* rsif20120138.
- Casaux, R., Baroni, A., Arrighetti, F., Ramón, A., and Carlini, A. (2003). Geographical variation in the diet of the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Polar Biol.* *26*, 753–758.
- Cernault, A. (1988). *La simulation des systèmes de production: méthodes, langages et applications* (Toulouse: CEPADUES).
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* *9*, 129–136.
- Charrassin, J.-B., and Bost, C.-A. (2001). Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *221*, 285–297.

Bibliographie

- Charrassin, J.-B., Bost, C.A., Pütz, K., Lage, J., Dahier, T., Zorn, T., and Le Maho, Y. (1998). Foraging strategies of incubating and brooding king penguins *Aptenodytes patagonicus*. *Oecologia* *114*, 194–201.
- Charrassin J.B. , Bost C.A, Pütz K., Lage J., Dahier T., Le Maho Y. (1999). Changes in depth utilization in relation to the breeding stage: a case study with the King Penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Mar. Ornithol.* *27*, 43–47.
- Charrassin, J.B., Kato, A., Handrich, Y., Sato, K., Naito, Y., Ancel, A., Bost, C.A., Gauthier-Clerc, M., Ropert-Coudert, Y., and Le Maho, Y. (2001). Feeding behaviour of free-ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proc. Biol. Sci.* *268*, 151–157.
- Charrassin, J.B., Maho, Y.L., and Bost, C.A. (2002). Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Mar. Biol.* *141*, 581–589.
- Cherel, Y., and Groscolas, R. (1999). Relationships between nutrient storage and nutrient utilisation in long-term fasting birds and mammals. *Int Ornithol Congr* 17–34.
- Cherel, Y., Stahl, J.-C., and Le Maho, Y. (1987). Ecology and Physiology of Fasting in King Penguin Chicks. *The Auk* *104*, 254–262.
- Cherel, Y., Guinet, C., and Tremblay, Y. (1997). Fish prey of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* at Ile de Croix, Kerguelen. *Polar Biol.* *17*, 87–90.
- Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., and Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish.* *10*, 235–251.
- Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., and Pauly, D. (2010). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change: CLIMATE CHANGE IMPACTS ON CATCH POTENTIAL. *Glob. Change Biol.* *16*, 24–35.
- Cheung, W.W.L., Dunne, J., Sarmiento, J.L., and Pauly, D. (2011). Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* *68*, 1008–1018.
- Christian, J.R., Verschell, M.A., Murtugudde, R., Busalacchi, A.J., and McClain, C.R. (2001). Biogeochemical modelling of the tropical Pacific Ocean. I: Seasonal and interannual variability. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* *49*, 509–543.
- Ciannelli, L., Bailey, K., and Olsen, E.M. (2015). Evolutionary and ecological constraints of fish spawning habitats. *ICES J. Mar. Sci.* *72*, 285–296.
- Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive Success - Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems* (Chicago, London).
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W.J., Johns, T., Krinner, G., et al. (2013). Chapter 12 - Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. IPCC Working Group I Contribution to AR5, IPCC*, ed. (Cambridge: Cambridge University Press), p.
- Collins, M., R. Knutti, J. Arblaster, J.-L. Dufresne, T. Fichet, P. Friedlingstein, X. Gao, W.J. Gutowski, T. Johns, G. Krinner, M. Shongwe, C. Tebaldi, A.J. Weaver and M. Wehner, 2013: Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. In: *Climate Change 2013: The Physical Science*

Bibliographie

Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Collins, M.A., Stowasser, G., Fielding, S., Shreeve, R., Xavier, J.C., Venables, H.J., Enderlein, P., Chereil, Y., and Van de Putte, A. (2012). Latitudinal and bathymetric patterns in the distribution and abundance of mesopelagic fish in the Scotia Sea. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* *59–60*, 189–198.

Combes, C. (2006). *Darwin, dessine-moi les hommes* (Paris: Editions le Pommier).

Comiso, J.C., and Nishio, F. (2008). Trends in the sea ice cover using enhanced and compatible AMSR-E, SSM/I, and SMMR data. *J. Geophys. Res. Oceans* *113*, C02S07.

Constable, A.J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S.P., Arrigo, K.R., Barbraud, C., Barnes, D.K.A., Bindoff, N.L., Boyd, P.W., Brandt, A., Costa, D.P., et al. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Glob. Change Biol.* *20*, 3004–3025.

Coquillard, P. (2016). *Sur-détermination, sous-détermination des modèles en biologie: un obstacle à la production des connaissances ?* (Clermont-Ferrand, France).

Coquillard, P., and Hill, D.R.C. (1997). *Modélisation et simulation d'Écosystèmes: Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets* (Paris: Masson).

Coquillard, P., Muzy, A., and Diener, F. (2012). Optimal phenotypic plasticity in a stochastic environment minimises the cost/benefit ratio. *Ecol. Model.* *242*, 28–36.

Costa, D.P., Croxall, J.P., and Duck, C.D. (1989). Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* *70*, 596–606.

Cotté, C., Park, Y.-H., Guinet, C., and Bost, C.-A. (2007). Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *274*, 2385–2391.

Cowie, R.J. (1977). Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature* *268*, 137–139.

Culik, B.M., Pütz, K., Wilson, R.P., Allers, D., Lage, J., Bost, C.A., and Maho, Y.L. (1996). DIVING ENERGETICS IN KING PENGUINS (*APTENODYTES PATAGONICUS*). *J. Exp. Biol.* *199*, 973–983.

Cuthill, I., and Kacelnik, A. (1990). Central place foraging: a reappraisal of the “loading effect.” *Anim. Behav.* *40*, 1087–1101.

Cuthill, I., Haccou, P., and Kacelnik, A. (1994). Starlings (*Sturnus vulgaris*) exploiting patches: response to long-term changes in travel time. *Behav. Ecol.* *5*, 81–90.

Dabin, W., Beauplet, G., Crespo, E.A., and Guinet, C. (2004). Age structure, growth, and demographic parameters in breeding-age female subantarctic fur seals, *Arctocephalus tropicalis*. *Can. J. Zool.* *82*, 1043–1050.

Daneri, G.A., and Coria, N.R. (1993). Fish prey of Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, during the summer-autumn period at Laurie Island, South Orkney Islands. *Polar Biol.* *13*, 287–289.

Bibliographie

- Daneri, G.A., Carlini, A.R., Hernandez, C.M., and Harrington, A. (2005). The diet of Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at King George Island, during the summer–autumn period. *Polar Biol.* 28, 329–333.
- Dauphin, G., Coquillard, P., Colazza, S., Peri, E., and Wajnberg, É. (2009). Host kairomone learning and foraging success in an egg parasitoid: a simulation model. *Ecol. Entomol.* 34, 193–203.
- Davies, N.B., Krebs, J.R., and West, S.A. (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology* (John Wiley & Sons).
- Davis, M.B., Shaw, R.G., and Etterson, J.R. (2005). EVOLUTIONARY RESPONSES TO CHANGING CLIMATE. *Ecology* 86, 1704–1714.
- Deacon, G.E.R. (1937). *THE HYDROLOGY OF THE SOUTHERN OCEAN* (Cambridge: See Description).
- Delord, K., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. (2004). Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biol.* 27, 793–800.
- Descamps, S., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., and Maho, Y.L. (2002). The annual breeding cycle of unbanded king penguins *Aptenodytes patagonicus*. *Avian Sci.* 2.
- Deussen, O., Hanrahan, P., Lintermann, B., Mech, R., Pharr, M., and Prusinkiewicz, P. (1998). *Realistic Modeling and Rendering of Plant Ecosystems*.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., et al. (2012). Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 4, 11–37.
- Drinkwater, K.F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R.I., Pörtner, H.-O., Polovina, J.J., and Takasuka, A. (2010). On the processes linking climate to ecosystem changes. *J. Mar. Syst.* 79, 374–388.
- Dumont, B., and Hill, D.R.C. (2001). Multi-agent simulation of group foraging in sheep: effects of spatial memory, conspecific attraction and plot size. *Ecol. Model.* 141, 201–215.
- Esper, J., Cook, E.R., and Schweingruber, F.H. (2002). Low-Frequency Signals in Long Tree-Ring Chronologies for Reconstructing Past Temperature Variability. *Science* 295, 2250–2253.
- Ferber, J. (1995). *LES SYSTEMES MULTI-AGENTS. Vers une intelligence collective* (Paris).
- Flato, G., J. Marotzke, B. Abiodun, P. Braconnot, S.C. Chou, W. Collins, P. Cox, F. Driouech, S. Emori, V. Eyring, C. Forest, P. Gleckler, E. Guilyardi, C. Jakob, V. Kattsov, C. Reason and M. Rummukainen, 2013: Evaluation of Climate Models. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Forcada, J., and Hoffman, J.I. (2014). Climate change selects for heterozygosity in a declining fur seal population. *Nature* 511, 462–465.

Bibliographie

- Forcada, J., Trathan, P.N., Reid, K., and Murphy, E.J. (2005). The Effects of Global Climate Variability in Pup Production of Antarctic Fur Seals. *Ecology* 86, 2408–2417.
- Forcada, J., Trathan, P.N., and Murphy, E.J. (2008). Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Glob. Change Biol.* 14, 2473–2488.
- Forrester, J.W. (1971). Counterintuitive behavior of social systems. *Technol. Forecast. Soc. Change* 3, 1–22.
- Fowbert, J.A., and Smith, R.I.L. (1994). Rapid Population Increases in Native Vascular Plants in the Argentine Islands, Antarctic Peninsula. *Arct. Alp. Res.* 26, 290.
- Fyfe, J.C., and Saenko, O.A. (2006). Simulated changes in the extratropical Southern Hemisphere winds and currents. *Geophys. Res. Lett.* 33, L06701.
- Fyfe, J.C., Saenko, O.A., Zickfeld, K., Eby, M., and Weaver, A.J. (2007). The Role of Poleward-Intensifying Winds on Southern Ocean Warming. *J. Clim.* 20, 5391–5400.
- Gauthier-Clerc, M., Maho, Y.L., Gendner, J.-P., Durant, J., and Handrich, Y. (2001). State-dependent decisions in long-term fasting king penguins, *Aptenodytes patagonicus*, during courtship and incubation. *Anim. Behav.* 62, 661–669.
- Gauthier-Clerc, M., Maho, Y.L., Gendner, J.-P., and Handrich, Y. (2002). Moulting fast and time constraint for reproduction in the king penguin. *Polar Biol.* 25, 288–295.
- Gentry, R.L., and Kooyman, G.L. (1986). *Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea* (Princeton University Press).
- Georges, J.-Y., and Guinet, C. (2000). Maternal Care in the Subantarctic Fur Seals on Amsterdam Island. *Ecology* 81, 295–308.
- GIEC, 2014: Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. GIEC, Genève, Suisse, 161 p
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A., and Merilä, J. (2008). Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Mol. Ecol.* 17, 167–178.
- Gilbert, N. (2008). *Agent-Based Models* (SAGE).
- Gille, S.T. (2008). Decadal-Scale Temperature Trends in the Southern Hemisphere Ocean. *J. Clim.* 21, 4749–4765.
- Giraldeau, L.-A., and Kramer, D.L. (1982). The marginal value theorem: A quantitative test using load size variation in a central place forager, the Eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* 30, 1036–1042.
- Giraldeau, L.-A., Kramer, D.L., Deslandes, I., and Lair, H. (1994). The effect of competitors and distance on central place foraging eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* 47, 621–632.

Bibliographie

- Goldsworthy, S.D., Lea, M.-A., and Guinet, C. (2004). Comparison of mass-transfer and isotopic dilution methods for estimating milk intake in Antarctic fur seal pups. *Polar Biol.* 27, 801–809.
- Gordo, O., and Sanz, J.J. (2009). Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Glob. Change Biol.* 15, 1930–1948.
- Gould, S.J. (2004). *La vie est belle : Les surprises de l'évolution* (Paris: Seuil).
- Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Model.* 115, 129–148.
- Grünbaum, D. (1998). Using Spatially Explicit Models to Characterize Foraging Performance in Heterogeneous Landscapes. *Am. Nat.* 151, 97–113.
- Guinet, C., Jouventin, P., and Georges, J.-Y. (1994). Long term population changes of fur seals *Arctocephalus gazella* and *Arctocephalus tropicalis* on subantarctic (Crozet) and subtropical (St. Paul and Amsterdam) islands and their possible relationship to El Niño Southern Oscillation. *Antarct. Sci.* 6.
- Guinet, C., Lea, M.-A., and Goldsworthy, S.D. (2000). Mass change in Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) pups in relation to maternal characteristics at the Kerguelen Islands. *Can. J. Zool.* 78, 476–483.
- Guinet, C., Dubroca, L., Lea, M., Goldsworthy, S., Cherel, Y., Duhamel, G., Bonadonna, F., and Donnay, J. (2001). Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 219, 251–264.
- Guinet, C., Vacquie-Garcia, J., Picard, B., Bessigneul, G., Lebras, Y., Dragon, A., Viviant, M., Arnould, J., and Bailleul, F. (2014). Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 499, 285–301.
- Halsey, L.G., Handrich, Y., Fahlman, A., Schmidt, A., Bost, C.A., Holder, R., Woakes, A.J., and Butler, P.J. (2007). Fine-scale analyses of diving energetics in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: how behaviour affects costs of a foraging dive. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 344, 299–309.
- Halsey, L.G., Butler, P.J., Fahlman, A., Bost, C.A., and Handrich, Y. (2010). Changes in the foraging dive behaviour and energetics of king penguins through summer and autumn: a month by month analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 401, 279–289.
- Hansen, J., Ruedy, R., Sato, M., and Lo, K. (2010). GLOBAL SURFACE TEMPERATURE CHANGE. *Rev. Geophys.* 48.
- Hansen, J., Sato, M., Russell, G., and Kharecha, P. (2013). Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Phil Trans R Soc A* 371, 20120294.
- Hare, J.A., Alexander, M.A., Fogarty, M.J., Williams, E.H., and Scott, J.D. (2010). Forecasting the dynamics of a coastal fishery species using a coupled climate–population model. *Ecol. Appl.* 20, 452–464.
- Hart, P.E., Nilsson, N.J., and Raphael, B. (1968). A Formal Basis for the Heuristic Determination of Minimum Cost Paths. *IEEE Trans. Syst. Sci. Cybern.* 4, 100–107.
- Hartmann, D.L., A.M.G. Klein Tank, M. Rusticucci, L.V. Alexander, S. Brönnimann, Y. Charabi, F.J. Dentener, E.J. Dlugokencky, D.R. Easterling, A. Kaplan, B.J. Soden, P.W. Thorne, M. Wild and P.M.

Bibliographie

- Zhai, 2013: Observations: Atmosphere and Surface. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Hazen, E.L., Jorgensen, S., Rykaczewski, R.R., Bograd, S.J., Foley, D.G., Jonsen, I.D. *et al.* (2013). Predicted habitat shifts of Pacific top predators in a changing climate. *Nat. Clim. Change* 3, 234–238.
- Hoegh-Guldberg, O., R. Cai, E.S. Poloczanska, P.G. Brewer, S. Sundby, K. Hilmi, V *et al.*, (2014). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, *et al.* (eds.)]. Cambridge University Press.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming : is the signal already. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 56-61
- Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Hazen, E.L., Jorgensen, S., Rykaczewski, R.R., Bograd, S.J., Foley, D.G., Jonsen, I.D., Shaffer, S.A., Dunne, J.P., Costa, D.P., Crowder, L.B., *et al.* (2013). Predicted habitat shifts of Pacific top predators in a changing climate. *Nat. Clim. Change* 3, 234–238.
- Hoegh-Guldberg, O., and Bruno, J.F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328, 1523–1528.
- Hoff, J. van den, Burton, H., and Raymond, B. (2007). The population trend of southern elephant seals (*Mirounga leonina* L.) at Macquarie Island (1952–2004). *Polar Biol.* 30, 1275–1283.
- van den Hoff, J., Kirkwood, R.J., and Copley, P.B. (1993). Aspects of the breeding cycle of king penguins *Aptenodytes patagonicus* at Heard Island. *Mar. Ornithol.* 21, 49–55.
- Hogeweg, P., and Hesper, B. (1990). Individual-oriented modelling in ecology. *Math. Comput. Model.* 13, 83–90.
- Houston, A., Clark, C., McNamara, J., and Mangel, M. (1988). Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332, 29–34.
- Huang, S. (2004). Merging information from different resources for new insights into climate change in the past and future. *Geophys. Res. Lett.* 31, L13205.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15, 56–61.
- Hunter, C.M., Caswell, H., Runge, M.C., Regehr, E.V., Amstrup, S.C., and Stirling, I. (2010). Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology* 91, 2883–2897.
- Hyrenbach, K.D., and Veit, R.R. (2003). Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987–98): response at multiple temporal scales. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 50, 2537–2565.

Bibliographie

- Jaud, T., Dragon, A.-C., Garcia, J.V., and Guinet, C. (2012). Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *PLoS ONE* 7, e47444.
- Jeanniard-du-Dot, T., Trites, A.W., Arnould, J.P.Y., and Guinet, C. (2017). Reproductive success is energetically linked to foraging efficiency in Antarctic fur seals. *PLOS ONE* 12, e0174001.
- Jefferson, T.A., Leatherwood, S. & Webber, M.A. (1993) FAO species identification guide. Marine mammals of the world. FAO, Rome.
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J., and Weimerskirch, H. (2008). Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *PNAS* 106, 1844–1847.
- Johnsen, S.J., Dansgaard, W., and White, J.W.C. (1989). The origin of Arctic precipitation under present and glacial conditions. *Tellus B* 41B, 452–468.
- Jones, P.D., and Mann, M.E. (2004). Climate over past millennia. *Rev. Geophys.* 42, RG2002.
- Jones, P.D., Briffa, K.R., Barnett, T.P., and Tett, S.F.B. (1998). High-resolution palaeoclimatic records for the last millennium: interpretation, integration and comparison with General Circulation Model control-run temperatures. *The Holocene* 8, 455–471.
- Jørgensen, S.E. (2011). *Fundamentals of Ecological Modelling*, 4th ed., Elsevier, pp 350.
- Kaplan, A., Cane, M.A., Kushnir, Y., Clement, A.C., Blumenthal, M.B., and Rajagopalan, B. (1998). Analyses of global sea surface temperature 1856-1991. *J. Geophys. Res. Oceans* 103, 18567–18589.
- Kaschner, K., Tittensor, D.P., Ready, J., Gerrodette, T., and Worm, B. (2011). Current and Future Patterns of Global Marine Mammal Biodiversity. *PLoS ONE* 6, e19653.
- Kerley, G.I.H. (1985). Pup growth in the fur seals *Arctocephalus tropicalis* and *A. gazella* on Marion Island. *J. Zool.* 205, 315–324.
- King, J.E. (1964). *Seals of the World* (Pl. 14. London).
- Klages, N.T.W., and Bester, M.N. (1998). Fish prey of fur seals *Arctocephalus* spp. at subantarctic Marion Island. *Mar. Biol.* 131, 559–566.
- Kloser, R.J., Ryan, T.E., Young, J.W., and Lewis, M.E. (2009). Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 998–1006.
- Klyausov, A.V. (1990). Position of the South Polar Front near Kerguelen and Heard Islands in the autumn of 1987. *Oceanology* 30, 142-148.
- Knutti, R., Stocker, T.F., Joos, F., and Plattner, G.-K. (2003). Probabilistic climate change projections using neural networks. *Clim. Dyn.* 21, 257–272.
- Koike, S., Fujita, G., and Higuchi, H. (2006). Climate Change and the Phenology of Sympatric Birds, Insects, and Plants in Japan. *Glob. Environ. Res.* 10, 167–174.
- Kramer, D.L., and Nowell, W. (1980). Central place foraging in the Eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* 28, 772–778.

Bibliographie

- Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I., and Charnov, E.L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 25, *Part 1*, 30–38.
- Kreft, J.-U., Picioareanu, C., Wimpenny, J.W.T., and van Loosdrecht, M.C.M. (2001). Individual-based modelling of biofilms. *Microbiology* 147, 2897–2912.
- Langton, R., Davies, I.M., and Scott, B.E. (2014). A simulation model coupling the behaviour and energetics of a breeding central place forager to assess the impact of environmental changes. *Ecol. Model.* 273, 31–43.
- Larsen, J.N., O.A. Anisimov, A. Constable, A.B. Hollowed, N. Maynard, P. Prestrud, T.D. Prowse, and J.M.R. Stone, 2014: Polar regions. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1567-1612
- Le Bohec, C., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P., and Maho, Y.L. (2007). Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *J. Anim. Ecol.*
- Le Bohec, C.L., Durant, J., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N.C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.-P., and Maho, Y.L. (2008). King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *PNAS* 105, 2493–2497.
- Le Fur, J., and Simon, P. (2009). A new hypothesis concerning the nature of small pelagic fish clusters: An individual-based modelling study of *Sardinella aurita* dynamics off West Africa. *Ecol. Model.* 220, 1291–1304.
- Lea, M.-A., and Dubroca, L. (2003). Fine-scale linkages between the diving behaviour of Antarctic fur seals and oceanographic features in the southern Indian Ocean. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 60, 990–1002.
- Lea, M.-A., Cherel, Y., Guinet, C., and Nichols, P.D. (2002a). Antarctic fur seals foraging in the Polar Frontal Zone: inter-annual shifts in diet as shown from fecal and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 281–297.
- Lea, M.-A., Hindell, M.A., Guinet, C., and Goldsworthy, S.D. (2002b). Variability in the diving activity of Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at Iles Kerguelen. *Polar Biol.* 25, 269–279.
- Lea, M.-A., Nichols, P.D., and Wilson, G. (2002c). Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) - Southern Ocean food-web implications. *Polar Biol.* 25, 843–854.
- Lea, M.-A., Guinet, C., Cherel, Y., Duhamel, G., Dubroca, L., Pruvost, P., and Hindell, M. (2006). Impacts of climatic anomalies on provisioning strategies of a Southern Ocean predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310, 77–94.
- Lehodey, P. (2001). The pelagic ecosystem of the tropical Pacific Ocean: dynamic spatial modelling and biological consequences of ENSO. *Prog. Oceanogr.* 49, 439–468.

Bibliographie

- Lehodey, P., Senina, I., and Murtugudde, R. (2008). A spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM) – Modeling of tuna and tuna-like populations. *Prog. Oceanogr.* 78, 304–318.
- Lehodey, P., Murtugudde, R., and Senina, I. (2010). Bridging the gap from ocean models to population dynamics of large marine predators: A model of mid-trophic functional groups. *Prog. Oceanogr.* 84, 69–84.
- Lehodey, P., J. Hampton, R.W. Brill, S. Nicol, I. Senina, B. Calmetters, H.-O. Pörtner, L. Bopp, T. Llyina, J.D. Bell, and J. Sibert, 2011: Vulnerability of oceanic fisheries in the tropical Pacific to climate change. In: *Vulnerability of Tropical Pacific Fisheries and Aquaculture to Climate Change* [Bell, J.D., J.E. Johnson, and A.J. Hobday (eds.)]. Secretariat of the Pacific Community, Noumea, New Caledonia, pp. 433-492.
- Lento, G.M., Hickson, R.E., Chambers, G.K., and Penny, D. (1995). Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of pinnipeds. *Mol. Biol. Evol.* 12, 28–52.
- Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Locarnini, R.A., Garcia, H.E., and Mishonov, A.V. (2009). Global ocean heat content 1955–2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophys. Res. Lett.* 36, L07608.
- Levitus, S., Antonov, J. and Boyer, T. (2005). Warming of the world ocean, 1955–2003. *Geophys. Res. Lett.* 32(2).
- Linkosalo, T., Häkkinen, R., Terhivuo, J., Tuomenvirta, H., and Hari, P. (2009). The time series of flowering and leaf bud burst of boreal trees (1846–2005) support the direct temperature observations of climatic warming. *Agric. For. Meteorol.* 149, 453–461.
- Lisiecki, L.E., and Raymo, M.E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}O$ records. *Paleoceanography* 20, PA1003.
- Luque, S.P., Miller, E.H., Arnould, J.P.Y., Chambellant, M., and Guinet, C. (2007a). Ontogeny of body size and shape of Antarctic and subantarctic fur seals. *Can. J. Zool.* 85, 1275–1285.
- Luque, S.P., Arnould, J.P.Y., Miller, E.H., Cherel, Y., and Guinet, C. (2007b). Foraging behaviour of sympatric Antarctic and subantarctic fur seals: does their contrasting duration of lactation make a difference? *Mar. Biol.* 152, 213–224.
- Lynch, H.J., Naveen, R., Trathan, P.N., and Fagan, W.F. (2012). Spatially integrated assessment reveals widespread changes in penguin populations on the Antarctic Peninsula. *Ecology* 93, 1367–1377.
- MacArthur, R.H., and Pianka, E.R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am. Nat.* 100, 603–609.
- Maksym, T., Stammerjohn, S., Ackley, S., and Massom, R. (2012). Antarctic Sea Ice—A Polar Opposite? *Oceanography* 25, 140–151.
- Mann, M.E., and Jones, P.D. (2003). Global surface temperatures over the past two millennia. *Geophys. Res. Lett.* 30, 1820.
- Mann, M.E., Bradley, R.S., and Hughes, M.K. (1999). Northern hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations. *Geophys. Res. Lett.* 26, 759–762.

Bibliographie

Marcott, S.A., Shakun, J.D., Clark, P.U., and Mix, A.C. (2013). A Reconstruction of Regional and Global Temperature for the Past 11,300 Years. *Science* 339, 1198–1201.

Margalef, R. (1977). Life-Forms of Phytoplankton As Survival Alternatives in An Unstable Environment. *OCEANOLOGIA* 1.

Massardier-Galatà, L., Morinay, J., Bailleul, F., Wajnberg, E., Guinet, C., and Coquillard, P. (2017). Breeding success of a marine central place forager in the context of climate change: A modeling approach. *PLOS ONE* 12, e0173797.

Mayewski, P.A., Meredith, M.P., Summerhayes, C.P., Turner, J., Worby, A., Barrett, P.J., Casassa, G., Bertler, N. a. N., Bracegirdle, T., Naveira Garabato, A.C., et al. (2009). State of the Antarctic and Southern Ocean climate system. *Rev. Geophys.* 47, RG1003.

McCafferty, D.J., Boyd, I.L., Walker, T.R., and Taylor, R.I. (1998). Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166, 285–299.

McGowan, J.A., Bograd, S.J., Lynn, R.J., and Miller, A.J. (2003). The biological response to the 1977 regime shift in the California Current. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 50, 2567–2582.

McIntyre, T., Ansorge, I., Bornemann, H., Plötz, J., Tosh, C., and Bester, M. (2011). Elephant seal dive behaviour is influenced by ocean temperature: implications for climate change impacts on an ocean predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 441, 257–272.

McKinney ML, Trends in body size evolution. In *Evolutionary Trends* (McNamara KJ ed.) University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA, 1990; pp.75–78.

McMahon, C.R., and Burton, H.R. (2005). Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 923–928.

McNamara, J. (1982). Optimal patch use in a stochastic environment. *Theor. Popul. Biol.* 21, 269–288.

McNamara, J.M., and Houston, A.I. (1985). Optimal foraging and learning. *J. Theor. Biol.* 117, 231–249.

Medlock, J. m., and Vaux, A. g. c. (2013). Colonization of UK coastal realignment sites by mosquitoes: implications for design, management, and public health. *J. Vector Ecol.* 38, 53–62.

Meehl, G.A., Stocker, T.F., Collins, W.D., Friedlingstein, A.T., Gaye, A.T., Gregory, J.M., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J.M., Noda, A., et al. (2007). Global Climate Projections. In *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, S. Solomon, D. Qin, M. Manning, M. Marquis, K. Averyt, M.M.B. Tignor, H.J. Miller, and Z. Chen, eds. (Cambridge University Press), pp. 747–845.

Meijers, A.J.S., Bindoff, N.L., and Rintoul, S.R. (2011). Frontal movements and property fluxes: Contributions to heat and freshwater trends in the Southern Ocean. *J. Geophys. Res. Oceans* 116, C08024.

Meredith, M.P., and Hogg, A.M. (2006). Circumpolar response of Southern Ocean eddy activity to a change in the Southern Annular Mode. *Geophys. Res. Lett.* 33, L16608.

Merkle, J.A., Fortin, D., and Morales, J.M. (2014). A memory-based foraging tactic reveals an adaptive mechanism for restricted space use. *Ecol. Lett.* 17, 924–931.

Bibliographie

- Minas, H., and 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*, 145–162.
- Mitchell, E., and Tedford, R.H. (1973). The Enaliarctinae : a new group of extinct aquatic Carnivora and a consideration of the origin of the Otariidae. *Bulletin of the AMNH* ; v. 151, article 3. Enaliarctinae, a new group of extinct aquatic Carnivora.
- Moberg, A., Sonechkin, D.M., Holmgren, K., Datsenko, N.M., and Karlén, W. (2005). Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data. *Nature* *433*, 613–617.
- Møller, A.P., and Merilä, J. (2004). Analysis and Interpretation of Long-Term Studies Investigating Responses to Climate Change. In *Advances in Ecological Research*, (Elsevier), pp. 111–130.
- Moore, J.K., Abbott, M.R., and Richman, J.G. (1999). Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *J. Geophys. Res. Oceans* *104*, 3059–3073.
- Nabe-Nielsen, J., Tougaard, J., Teilmann, J., Lucke, K., and Forchhammer, M.C. (2013). How a simple adaptive foraging strategy can lead to emergent home ranges and increased food intake. *Oikos* *122*, 1307–1316.
- Newton, I. (1989). *Lifetime reproduction in birds* (London; San Diego: Academic).
- Nonacs, P. (2001). State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behav. Ecol.* *12*, 71–83.
- North, A.W. (1996). Fish in the diet of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) at South Georgia during winter and spring. *Antarct. Sci.* *8*, 155–160.
- Oaten, A. (1977). Optimal foraging in patches: A case for stochasticity. *Theor. Popul. Biol.* *12*, 263–285.
- Oerlemans, J. (2005). Extracting a Climate Signal from 169 Glacier Records. *Science* *308*, 675–677.
- Oftedal, O.T., Boness, D.J., and Tedman, R.A. (1987). The Behavior, Physiology, and Anatomy of Lactation in the Pinnipedia. In *Current Mammalogy*, H.H. Genoways, ed. (Boston, MA: Springer US), pp. 175–245.
- Orians, G.H., and Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. In *Analysis of Ecological Systems*, p.
- Orsi, A.H., Whitworth, T., and Nowlin, W.D. (1995). On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* *42*, 641–673.
- Orsi, A.H., Whitworth, T. 2005. *Hydrographic Atlas of the World Ocean Circulation Experiment (WOCE): Volume 1: Southern Ocean*. WOCE International Project Office.
- Osman, L.P., Hucke-Gaete, R., Moreno, C.A., and Torres, D. (2004). Feeding ecology of Antarctic fur seals at Cape Shirreff, South Shetlands, Antarctica. *Polar Biol.* *27*, 92–98.
- Pachauri, R. K., A. Reisinger and p. s. l. d. de~),Eds. (2008). *Bilan 2007 des changements climatiques : Rapport de synthèsedu climat Genève, Suisse, GIEC*.
- Park, Y.-H., Gamberoni, L., and Charriaud, E. (1993). Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *J. Geophys. Res. Oceans* *98*, 12361–12385.

Bibliographie

Park, Y.-H., Roquet, F., Durand, I., and Fuda, J.-L. (2008). Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 55, 566–581.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669.

Parmesan, C., and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.

Patenaude-Monette, M., Bélisle, M., and Giroux, J.-F. (2014). Balancing Energy Budget in a Central-Place Forager: Which Habitat to Select in a Heterogeneous Environment? *PLOS ONE* 9, e102162.

Peters RH, *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge. 1983.

Péron, C., Weimerskirch, H., and Bost, C.-A. (2012). Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20112705.

Perrin N. On body size, energy and fitness. *Funct Ecol.* 1998; 12: 500–502.

Pörtner, H.-O., D.M. Karl, P.W. Boyd, W.W.L. Cheung, S.E. Lluch-Cota, Y. Nojiri, D.N. Schmidt, and P.O. Zavialov, 2014: Ocean systems. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 411-4

R Core Team, 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>

R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Reid, K., and Forcada, J. (2005). Causes of offspring mortality in the Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella* : the interaction of density dependence and ecosystem variability. *Can. J. Zool.* 83, 604–609.

Rhein, M., S.R. Rintoul, S. Aoki, E. Campos, D. Chambers, R.A. Feely, S. Gulev, G.C. Johnson, S.A. Josey, A. Kostianoy, C. Mauritzen, D. Roemmich, L.D. Talley and F. Wang, 2013: Observations: Ocean. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K.

Roemmich D, McGowan J (1995). Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current. *Science*; Washington 267.5202 (Mar 3, 1995): 1324.

Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Rice, D.W. (1998). *Marine mammals of the world: systematics and distribution* (Lawrence, KS: Society for Marine Mammalogy).

Roemmich, D., and McGowan, J.A. (1995). Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current - ProQuest. *Science* 267, 1324.

Bibliographie

- Rounsevell, D.E., and Copson, G.R. (1982). Growth Rate and Recovery of a King Penguin, *Aptenodytes patagonicus*, Population after Exploitation. *Wildl. Res.* 9, 519–525.
- Royer, D.L., Berner, R.A., Montanez, I.P., Tabor, N.J., and Beerling, D.J. (2004). Co₂ as a primary driver of Phanerozoic climate. *GSA Today* 14, 4–10.
- Schlather M, Malinowski A, Oesting M, Boecker D, Strokorb K, Engelke S, Pfaff B and R Core Team (2016). RandomFields: Simulation and Analysis of Random Fields. R package version 3.1.8, <http://CRAN.R-project.org/package=RandomFields>.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: Why is Animal Size So Important?* (Cambridge University Press).
- Schwarz, L.K., Goebel, M.E., Costa, D.P., and Kilpatrick, A.M. (2013). Top-down and bottom-up influences on demographic rates of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*. *J. Anim. Ecol.* 82, 903–911.
- Sen Gupta, A., Santoso, A., Taschetto, A.S., Ummenhofer, C.C., Trevena, J., and England, M.H. (2009). Projected Changes to the Southern Hemisphere Ocean and Sea Ice in the IPCC AR4 Climate Models. *J. Clim.* 22, 3047–3078.
- Shetye, S.S., Mohan, R., and Nair, A. (2014). Latitudinal shifts in the Polar Front in Indian sector of the Southern Ocean: evidences from silicoflagellate assemblage. *Geosci. J.* 18, 241–246.
- Shin, Y.-J., and Cury, P. (2001). Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.* 14, 65–80.
- Sibly, R.M., Grimm, V., Martin, B.T., Johnston, A.S.A., Kulakowska, K., Topping, C.J., Calow, P., Nabe-Nielsen, J., Thorbek, P., and DeAngelis, D.L. (2013). Representing the acquisition and use of energy by individuals in agent-based models of animal populations. *Methods Ecol. Evol.* 4, 11.
- Smetacek, V., and Nicol, S. (2005). Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature* 437, 362–368.
- Sprintall, J. (2010). An Observed Poleward Shift of the Polar Front in Drake Passage. AGU Fall Meet. Abstr.
- Staniland, I.J., Reid, K., and Boyd, I.L. (2004). Comparing individual and spatial influences on foraging behaviour in Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 275, 263–274.
- Staniland, I.J., Boyd, I.L., and Reid, K. (2007). An energy–distance trade-off in a central-place forager, the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Mar. Biol.* 152, 233–241.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories* (Oxford, New York: Oxford University Press).
- Strass, V.H., Naveira Garabato, A.C., Pollard, R.T., Fischer, H.I., Hense, I., Allen, J.T., Read, J.F., Leach, H., and Smetacek, V. (2002). Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 49, 3735–3769.
- Stocker, T. F., Qin, G.-K., Plattner, M., Tignor, S. K., Allen, J., Boschung, A., Nauels, Y., Xia, V., Bex, P. M. Midgley and (eds.) (2013). *Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: 1535.

Bibliographie

- Sverdrup, H.U. (1953). On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton. *ICES J. Mar. Sci.* *18*, 287–295.
- Taboada, F.G., and Anadón, R. (2012). Patterns of change in sea surface temperature in the North Atlantic during the last three decades: beyond mean trends. *Clim. Change* *115*, 419–431.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* *427*, 145–148.
- Thompson, D.W.J., and Solomon, S. (2002). Interpretation of Recent Southern Hemisphere Climate Change. *Science* *296*, 895–899.
- Thompson, D.W.J., and Wallace, J.M. (2000). Annular Modes in the Extratropical Circulation. Part I: Month-to-Month Variability. *J. Clim.* *13*, 1000–1016.
- Thornley, J.H.M. (2001). Modelling grassland ecosystems. In Mattos, W.R.S., Da Silva, S.C. (Eds.), *Proceedings of the 19th International Grassland Congress*, (Sao Paulo, Brazil), pp. 1029–1035.
- Timmermann, A., Oberhuber, J., Bacher, A., Esch, M., Latif, M., and Roeckner, E. (1999). Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* *398*, 694–697.
- Trillmich, F. (1996). Parental Investment in Pinnipeds. In *Advances in the Study of Behavior*, (Elsevier), pp. 533–577.
- Trivelpiece, W.Z., Hinke, J.T., Miller, A.K., Reiss, C.S., Trivelpiece, S.G., and Watters, G.M. (2011). Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *108*, 7625–7628.
- Trujillo, A.P., and Thurman, H.V. (2008). *Essentials of Oceanography* (New Jersey: Pearson Education, Inc.).
- Turner, J., Barrand, N.E., Bracegirdle, T.J., Convey, P., Hodgson, D.A., Jarvis, M., Jenkins, A., Marshall, G., Meredith, M.P., Roscoe, H., et al. (2014). Antarctic climate change and the environment: an update. *Polar Rec.* *50*, 237–259.
- Tynan, C.T. (1998). Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature* *392*, 708–710.
- Vimeux, F., Masson, V., Jouzel, J., Stievenard, M., and Petit, J.R. (1999). Glacial–interglacial changes in ocean surface conditions in the Southern Hemisphere. *Nature* *398*, 410–413.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., and Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* *416*, 389–395.
- Wang, Z. (2013). On the response of Southern Hemisphere subpolar gyres to climate change in coupled climate models: RESPONSES OF SUBPOLAR GYRES. *J. Geophys. Res. Oceans* *118*, 1070–1086.
- Weimerskirch, H., Zotier, R., and Jouventin, P. (1989). The Avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu - Austral Ornithol.* *89*, 15–29.

Bibliographie

Weimerskirch, H., Stahl, J.C., and Jouventin, P. (1992). The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134, 107–117.

Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C., and Barbraud, C. (2003). Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarct. Sci.* 15, 249–256.

White, W.B., and Peterson, R.G. (1996). An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature* 380, 699–702.

Wickens, P., and York, A.E. (1997). COMPARATIVE POPULATION DYNAMICS OF FUR SEALS. *Mar. Mammal Sci.* 13, 241–292.

Williams, T. (1995). *The Penguins: Spheniscidae* (Oxford University Press).

Wilson, P.N., and Osbourn, D.F. (1960). COMPENSATORY GROWTH AFTER UNDERNUTRITION IN MAMMALS AND BIRDS. *Biol. Rev.* 35, 324–361.

Winship, A.J., Hunter, A.M.J., Rosen, D.A.S., and Trites, A.W. (2006). Food consumption by sea lions: Existing data and techniques. (Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks), pp. 177–191.

Woehler, E.J., and Croxall, J.P. (1997). The status and trends of Antarctic and subantarctic seabirds. *oehlerandCroxall.pdf*. *Mar. Ornithol.* 25, 43–66.

Wyss, A.R. (1987). The walrus auditory region and the monophyly of pinnipeds. *American Museum novitates* ; no. 2871. Monophyly of pinnipeds.

Zachos, J.C., Dickens, G.R., and Zeebe, R.E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279–283.

Annexes

Annexe I. Création des cartes environnementales – Script R

```

path <- ".\\"
library(RandomFields)
library(fields)
library(Hmisc)
palette("default")

# Calcul de la distance entre un point P et les points d'une matrice E
distP <- function(coordP, coordE) {
  if(is.vector(coordE)) { coordE <- as.matrix(coordE) }
  Dist <- rep(0,nrow(coordE))
  (i in 1:ncol(coordE)) {
    Dist <- Dist + (as.numeric(rep(coordP[i],nrow(coordE))) - coordE[,i])^2}
  Dist <- sqrt(Dist) return(Dist)}

DistFn = function (X,Y,Île){ # Création de la matrice des distances
  Distances <- matrix(0,X,Y)
  Distances <- matrix(distP(Île,cbind(as.vector(row(Distances)),as.vector(col(Distances))))),ncol=Y)
  return(Distances = Distances)
}

GradFn = function (X,Y,Xile,Yile,Distances,d.min,d.opt){ # Création du gradient
  Gradient <- matrix(dnorm(Distances,d.opt,d.opt-d.min),ncol=Y) # appliquer une loi normal
  Gradient <- Gradient - Gradient[Xile,Yile-d.min]
  Gradient[Gradient<0] <- 0
  Gradient[Distances[,]>d.opt] <- max(Gradient)
  Gradient[Distances[,]>50]<-0
  Gradient <- Gradient/max(Gradient)
  return(Gradient = Gradient)
}

GaussFn = function(X,Y,x,y,Quantile,agregation,B){ # Simulation des patches
  Mean <- 0 ; variance <- 1 ; nugget <- 0 ; alpha <- 1.9
  param <- c(Mean,variance,nugget,agregation,alpha)
  ChampGaussien <- GaussRF(x=x,y=y,model="stable",grid=TRUE,param=param)
  seuil <- as.vector(ChampGaussien)
  seuil <- sort(seuil)
  nbval <- Quantile*(X*Y)
  valseuil <- seuil[nbval] ChampSeuille <- ChampGaussien
  ChampSeuille[ChampSeuille<valseuil] <- valseuil
  ChampSeuille <- ChampSeuille - valseuil
  abund_gauss <- sum(ChampSeuille)
  ChampSeuille <- ChampSeuille*(B/abund_gauss)
  return(ChampSeuille = ChampSeuille)
}

MapFn = function (X,Y,Champ,Gradient){ # Prise en compte du gradient autour de l'île
  ChampGradient <- Champ*
  surface <- length(Gradient[Gradient!=0])
  ChampAjuste <- round(ChampGradient*(surface/((X*Y)-(d.min*d.min*pi))),2)
  return(ChampAjuste = ChampAjuste)
}

X= 101

```

Annexes

Y= 101

d.min= 5

agregation= (0,1,2,3,4,6,8,10)

abund_theo= c(11000,22000,33000,44000)

Dist = c(10,15,20,25,30,35,40,45,50)

#Fonction de sélection de la carte:

```
Good_map=function(
  X,Y,                #Dimension de la carte
  agregation,        #Paramètre d'agrégation des ressources
  d.min,             #Rayon de la zone vide autour de l'île : plateau continental
  Dist,              #Distance moyenne des ressources
  abund_theo)        #Abondance totale théorique
{
  #Coordonnées de l'île au centre de la carte
  Xile <- ceiling(X/2)
  Yile <- ceiling(Y/2)
  Île <- c(Xile,Yile)

  #Vecteurs des coordonnées
  x <- seq(1,X,1)
  y <- seq(1,Y,1)

  Quantile <- 0.4
  Distances <- DistFn(X,Y,Île)

  for(i in 1:10){
    for (B in abund_theo){
      for(A in agregation){
        S<-0
        while(S<B/33 | S>B/30){
          Champ <- GaussFn(X,Y,x,y,Quantile,A,B)
          Champ50 <- Champ[Distances<50]
          Dist50 <- Distances[Distances<50]
          S <- sum(Champ50[Dist50 !=0]/Dist50[Dist50 !=0])
        }
        for(d.opt in Dist){
          Gradient <- GradFn(X,Y,Xile,Yile,Distances,d.min,d.opt)
          Map <- MapFn(X,Y,Champ,Gradient)
          SauveMatrice                                     <-
paste("Map_Dim",X,"_PIRad",d.min,"_OpDist",d.opt,"_AgrRate",round(A,0),"_AverAbund",B,"_",sep="")

          #Creation de la directory
          d <- paste("mkdir ","..\\" ,SauveMatrice,i,sep="")
          d <- paste(Sys.getenv("COMSPEC"),"/c",d)
          system(d)

          mat <- paste("..\\" ,SauveMatrice,i,"\\",SauveMatrice,i,".txt",sep="")
          s <- paste("environnement",101)#,as.character(args(1)))
          writeLines(s,mat)
          write.table(Map,file=mat,append=TRUE, quote=FALSE,sep=" ",eol="\n", na="NA", dec=".",
row.names=FALSE, col.names=FALSE)
          if (i==1){
            title1 <- paste("Map agregation= ",round(A,0)," , Abondance = ",B,sep="")
            title1 <- paste(title1,"Dmin = 5,Dopt =",sep="\n")
          }
        }
      }
    }
  }
}
```

Annexes

```
title1 <- paste(title1, " N=",sum(Map))
x11(height=9,width=12)
image.plot(x,y,Map,col=tim.colors(16),axes=FALSE, main = title1,xlab="",ylab="")
points(Xile,Yile,pch="*",col=2,cex=3)
}
}}}}
Good_map(X,Y,agregation,d.min,Dist,abund_theo)
```


Annexe II. Code MarCPFS

Fichier principal : main.c

```

/* Initialisation des headers et librairies */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include <time.h>
#include <unistd.h>

//Linux based code
#include "../srcSimFurSeal_RMap/simul.h"
#else
#endif
/**< ----- MAIN -----*/
int main (int argc, char *argv[]){
    FurS female;                /**Déclaration du typedef female*/
    FurS *pfemale=&female;     /**Déclaration du pointeur female */
    sleep(2);
    dmax = 50.0;                // distance maximale
    deb_flag = 0;

    extern long idum ;
    time_t tps;
    time(&tps);
    idum=-tps;
    recup_directory(argv);     /**< on récupère la directory de travail*/

    /**< Création de la matrice environnement */
    matrice_process();
    printf ("Matrice process OK\n\n");
    MoyEnv=calc_MoyEnv();

    /**< Lecture et enregistrement des paramètres à partir de simul.config */
    read_simul_config(argv,pfemale);
    printf("recup param ok \n");

    /**<Calculs et initialisations préliminaires */
    trainee();
    mortality_matrice_creation();
    way_back_matrice();

    /**< Simulation */
    entire_simulation(argv,pfemale);
    printf ("\n Simulation OK\n");
    return 0;
}/* Fin du MAIN */

```

Annexes

Fichier: recup_param_directory.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"

/*****
 \fn void recup_directory(char *argv[])
 \brief Fonction qui récupère le nom du dossier dans lequel seront enregistrés les résultats
 \param argv[] : vecteur d'arguments passés à C par l'interface graphique GTK
 *****/
void recup_directory(char *argv[]){
    /* Initialisation */
    char d[1000]= "mkdir ../";
    char provi_dir[1000]="";
    char id_provi[200]="_D";
    char *provi; char *virgule; char *virgule2;
    int j;
    char param_provi[1000];

    /* Directory et chemin resultats */
    strcpy(param, argv[1]);
    strcpy(param_provi, argv[1]);
    directory = strtok(param, ".");
    fprintf(stderr, "directory : %s\n", directory);
    strcat(d, directory);
    for (j=0; j<3; j++){
        virgule=strchr(d, ',');
        virgule2=strchr(directory, ',');
        if (virgule != NULL)
            *virgule = '.';
        if (virgule2 != NULL)
            *virgule2 = '.';
    }

    system(d);
    strcat(chemin_resultats, "../");
    strcat(chemin_resultats, directory);
    strcat(provi_dir, directory);

    /* dim X et Y */
    provi = strtok(provi_dir, "Dim");
    provi = strtok(NULL, "m");
    provi = strtok(NULL, "_");
    X = atoi(provi);    Y = atoi(provi);
    Xile = X/2 + 1;    Yile = Y/2 + 1;

    /* PIRad ou dmin */
    provi = strtok(NULL, "d");
    provi = strtok(NULL, "_");
    strcat(id_provi, provi);
    PIRad = atoi(provi);

    /* OpDist ou Dopt */
    provi = strtok(NULL, "t");
    provi = strtok(NULL, "_");
    strcat(id_provi, "-");
    strcat(id_provi, provi);
    OpDist = atoi(provi);
}
```

Annexes

```
/* Agreg */
provi = strtok(NULL,"e");
provi = strtok(NULL,"_");
strcat(id_provi,"_Ag");
strcat(id_provi,provi);
Agreg = atoi(provi);

/* Abund ou Abond */
provi = strtok(NULL,"d");
provi = strtok(NULL,"_");
strcat(id_provi,"_Ab");
strcat(id_provi,provi);
Abund = atoi(provi);

/* RepliMap */
provi = strtok(NULL,"/");
strcpy(id_map,"Map");
strcat(id_map,provi);
strcat(id_map,id_provi);
RepliMap = atoi(provi);

} /* Fin de la fonction recup_directory */

/*****
\fn void read_simul_config (FurS *ppf, FurS *ppm)
\brief : Lecture du fichier simul.config contenant les paramètres de simulation
\param FurS *ppf : pointeur pp femelle
*****/
void read_simul_config (char *argv[], FurS *pp){
/* Initialisation */
int i=0;
char StrProvi[1000];
char * value;
char param_provi[1000];
char *point;

/* Adresse du fichier simul.config (chemin relatif)*/
strcat(param2, "../");
strcpy(param_provi, argv[1]);
strcat(param2, param_provi);
printf("param2 %s\n", param2);

/* Ouverture du fichier simul.config */
if ((Simul_config = fopen(param2, "r")) == NULL) {
printf("Erreur d'ouverture du fichier simul.config en lecture.\n");
getchar();
exit(0);}

/* On passe les lignes */
for (i=0; i<10; i++) fgets(StrProvi,1000, Simul_config);
/*< Recuperation de la longueur de l'otarie */
fgets(StrProvi,1000, Simul_config);
value = strtok(StrProvi, " "); /*< On stock dans valeur */
pp->length = atoi(value); /*< Longueur de l'otarie */
strcpy(id_female,"_L"); /*< Ajout de cette valeur a id_seal*/
point = strchr(value, '.');
if(point!=NULL) *point = ',';
strcat(id_female,value);
pp->en.MassOtnit = 0.5246 * pp->length - 29.595; /*< Calcul de la masse initiale de l'otarie*/

/*< Définition de la masse du pup */
fgets(StrProvi,1000, Simul_config);
value = strtok(StrProvi, " ");
```

Annexes

```
pup.MassPupInit = atof(value);
point = strchr(value, '.');
if(point!=NULL)
    *point = ',';
strcat(id_female, "_P");
strcat(id_female, value);

/**< Définition du nombre de simulations à effectuer (nombre de réplicats) */
fgets(StrProvi, 1000, Simul_config);
value = strtok(StrProvi, " ");
strcat(id_female, "_R");
strcat(id_female, value);
number_of_simulations = atoi(value);

/**< Définition du nombre de pas de temps d'une simulation */
fgets(StrProvi, 1000, Simul_config);
value = strtok(StrProvi, " ");
number_of_timesteps = atoi(value);

/**< Définition du type de mouvement effectué par l'otarie (MDA ou MAC) */
fgets(StrProvi, 1000, Simul_config);
value = strtok(StrProvi, " ");
strcat(id_female, "_");
strcat(id_female, value);
if (strspn(value, "MDA") == 3) {/**< Si le mode est MDA */
    pp->movement_type = 0;          /**< mouvement_type = 0, et mode = MDA...*/
    strcpy(Mode, "MDA");
}else {          /**< Si le mode est MAC */
    pp->movement_type = 1;          /**< mouvement_type = 1, et mode = MAC...*/
    strcpy(Mode, "MAC");
}

/**< Définition du type de mémorisation sélectionnée */
fgets(StrProvi, 1000, Simul_config);
value = strtok(StrProvi, " ");
strcat(id_female, value);
strcat(Mode, value);          /**< mode = ...0/1 */
pp->memorisation = atoi(value);
fclose(Simul_config);          /**< Fermeture du fichier */
} /* Fin de la fonction read_simul_config */

/*****EOF*****/
```

Annexes

Fichier : map.c

```
/* Initialisation des headers et librairies */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "../srcSimFurSeal_RMap/simul.h"
#define ERRCODE 2
#define ERR(e) { printf("Error: %s\n", nc_strerror(e)); exit(ERRCODE); }

/*****
 \fn void matrice_zero (void)
 \brief Fonction de mise à zéro des matrices utilisées dans le programme : environnement, zones visitees, zones de peche
 Initialise Matrice[], Fishing_matrice, et Visited_area_matrice.
 \see Parameters: Matrice, Fishing_matrice, Visited_area_matrice
 *****/
void matrice_zero (void){
    int i,j;
    for (i=0; i< NY; i++)
        for (j=0; j< NX; j++) {
            Matrice[i][j]=0.0;
            Fishing_matrice[i][j]=0;
            Visited_area_matrice[i][j]=0 ; }
} /* Fin de la fonction matrice_zero */

/*****
 \fn void read_txt_map(void)
 \brief Fonction qui permet de lire la carte .txt générée sous R
 \see Parameter: Matrice
 *****/
void read_txt_map(void){
    /*< Initialisation des parametres */
    int i,j;
    char StrProvi[1000];
    char * value;
    char t[1000]="../";
    char *provi;

    /*< t recupere l'adresse de la carte .txt */
    provi = strtok(directory,"/");
    strcat(t,provi);
    strcat(t,"/");
    strcat(t,provi);
    strcat(t,".txt");
    printf("t=%s\n",t);
    char *M=t;

    /*< Ouverture du fichier Environment.txt */
    if ((matrice_text = fopen(M, "r")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier texte map_to_matrice en lecture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }
    /*< Parcours du fichier */
    fgets(StrProvi,1000, matrice_text);
    for (i=0; i< NX; i++) {
        fgets(StrProvi,1000, matrice_text);
        value = strtok(StrProvi, " ");
        if (value)
            Matrice[i][0] = atof(value);
        for (j=1; j< NY; j++) {
            value = strtok(NULL, " ");
```

Annexes

```
                if (value)
                    Matrice[i][j] = atof(value);
            }
        }
fclose(matrice_text);    /**< Fermeture du fichier */
} /* Fin de la fonction map_to_matrice */

/*****
 \fn void matrice_process(void)
 \brief Creation de bout en bout de Matrice[X][Y]
 \see Functions: matrice_zero, gen_map, map_to_matrice
 *****/
void matrice_process(void){
    matrice_zero ();    /**< Mise a zero des matrices */
    read_txt_map();

} /* Fin de la fonction matrice_process */

/*****
 \fn float calc_MoyEnv (void)
 \brief Calcul de la moyenne des abondances en ressource de l'environnement : MoyEnv
 Cette moyenne est calculee a partir des cellules non nulles de la matrice environnement.
 \return MoyEnv : Moyenne de l'environnement
 \see Parameter: MoyEnv, Matrice
 *****/
float calc_MoyEnv (void){
    /**< Initialisation des parametres et variables necessaires */
    int i, j ;
    int n = 0 ;
    MoyEnv = 0 ;

    /**< Somme des abondances non nulles, divisee par le nombre de cellule de la carte : */
    for (i=0; i< NY; i++)
        for (j=0; j< NX; j++){
            if (Matrice[i][j] > 0.001){
                MoyEnv = MoyEnv + Matrice[i][j] ;
                n++;
            }
        }
    MoyEnv = MoyEnv /n ;
    return MoyEnv ;
} /* Fin de la fonction calc_MoyEnv */
/*-----*/
```

Annexes

Fichiers: File_reading_writing.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"

/*****
 \fn void mortality_matrice_creation(void)
 \brief Lecture du fichier de correspondance energie / probabilite de mourir
 \see Parameter: Mortality_matrice
 *****/
void mortality_matrice_creation(void){
    int i;
    char StrProvi[50];
    float p_pup, p_fem ; /*< probabilite de mourir du petit et de la mere */

    /*< Ouverture du fichier .txt sur lequel on lit les probabilites de mort des individus */
    if ((mortality = fopen("settings/mortality_56-70_0,02.txt", "r")) == NULL) {
        printf("Erreur d'ouverture du fichier mortality.txt en lecture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }
    /* Parcours du fichier */
    for (i=0; i<100; i++){/*< Pour chaque ligne du fichier ouvert : */
        fgets(StrProvi, 50, mortality) ; /*< On enregistre la ligne dans StrProvi */
        sscanf(StrProvi, "%f %f", &p_pup, &p_fem) ;
        /*< premiere colonne = petit, et la deuxieme = femelle */
        Mortality_matrice[i][0] = p_pup ;
        Mortality_matrice[i][1] = p_fem ;
    }
    /* Fermeture du fichier en lecture */
    fclose(mortality);
} /* Fin de la fonction mortality_matrice_creation */

/*****
 \fn void way_back_matrice (void)
 \brief Lecture de la probabilite de retour sur l'ile
 \see Parameter: Way_back_proba
 *****/
void way_back_matrice (void){
    /*< Initialisation des parametres */
    int i,j,k;
    char StrProvi[1000];
    char * value;

    /*< Ouverture du fichier avec probabilite de retour */
    if ((way_back_text = fopen("settings/Way_back_proba.txt", "r")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier Way_back_proba.txt en lecture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }
    /*< Parcours du fichier */
    for (i=0; i<101; i++){
        for(j=i*101; j<(i*101+101); j++){
            fgets(StrProvi,1000, way_back_text);
            value = strtok(StrProvi, " ");
            if (value)
                Way_back_proba[i][j-i*101][0] = atof(value);
            for (k=1; k<101; k++) {
```

Annexes

```

        value = strtok(NULL, " ");
        if (value)
            Way_back_proba[i][j-i*101][k] = atof(value);
    }
}
fclose(way_back_text);

} /* Fin de la fonction way_back_matrice */
/*-----*/

/*****
 \fn void explored_area(void)
 \brief Creation de 2 matrices de repartition : zones visitees et zones de peche ; enregistrement des fréquences
 \see Parameters: Fishing_matrice, Visited_area_matrice
 *****/
void explored_area(void){
    int i,j;
    char s[200];
    char c[200];

    /**< Ouverture du fichier où on écrit les énergies a chaque pas de temps */
    strcpy(s, chemin_resultats);
    strcat(s, "//fishing_area.txt");
    if ((fishing_area = fopen(s, "w")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier fishing_area.txt en écriture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }

    /**< Ouverture du fichier où on écrit les fréquences cumulees de passage dans une case */
    strcpy(c, chemin_resultats);
    strcat(c, "//visited_area.txt");
    if ((visited_area = fopen(c, "w")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier visited_area.txt en écriture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }

    /**< On parcourt la matrice repertoriant les zones de pêche et la fréquence de visite */
    for(i=0; i<NX; i++){
        for(j=0; j<(NY-1); j++) {
            fprintf(fishing_area, "%d ", Fishing_matrice[i][j]);
            fprintf(visited_area, "%d ", Visited_area_matrice[i][j]);
        }
        fprintf(visited_area, "%d\n", Visited_area_matrice[i][NY-1]);
        fprintf(fishing_area, "%d\n", Fishing_matrice[i][NY-1]);
    }

    /**< Fermeture du fichier fishing_area.txt */
    fclose(fishing_area);
    fclose(visited_area);

} /* Fin de la fonction explored_area */
/*-----*/
```


Annexes

```
/*-----*/
\fn void trajectory_file (FurS *pp)
\brief Creation du fichier trajectory
\param FurS *pp : pointeur pp
\see Parameters: chemin_resultats, map_name, directory, compteur_timestep_all,pp->memorisation
/*-----*/
void trajectory_file(FurS *pp){
    /* Initialisation */
    int i,k;
    char t[1000];
    char map_name[100]="";
    char posXY[20]="";
    char *provi;
    char line_data[1000];
    char *elmt_data;

    /*< Ouverture du fichier où sont ecrites les donnees a chaque pas de temps */
    strcpy(t, chemin_resultats);
    strcat(t, "//DATA_per_timestep.txt");
    if ((DATA_per_timestep = fopen(t , "r")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_per_timestep.txt en lecture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }

    /*< Ouverture du fichier où on ecrit les donnees de position a chaque pas de temps */
    strcpy(t, chemin_resultats);
    strcat(t, "//trajectory.txt");
    if ((trajectory = fopen(t , "w")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier trajectory.txt en ecriture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }

    provi = strtok(directory,""); /*< Recuperation du nom de la carte */
    fprintf(trajectory,"trajectoire %d %d\n", compteur_timestep_all, pp->memorisation);

    fgets(line_data, 1000, DATA_per_timestep);
    for (i=0; i<compteur_timestep_all; i++){
        fgets(line_data, 1000, DATA_per_timestep);
        elmt_data=strtok(line_data," ");
        for(k=0;k<13;k++)
            elmt_data=strtok(NULL, " ");

        /*< On recupere la position x */
        elmt_data=strtok(NULL, " ");
        strcpy(posXY,elmt_data);
        fprintf(trajectory,"%s ",posXY);
        /*< On recupere la position y */
        elmt_data=strtok(NULL, " ");
        strcpy(posXY,elmt_data);
        fprintf(trajectory,"%s\n",posXY);
    }

    /* Fermeture des fichiers ouverts */
    fclose(DATA_per_timestep);
    fclose(trajectory);
}/* Fin de la fonction trajectory_file */
/*-----*/
```

Annexes

```
/******  
 \fn void DayNightFile (void)  
 \brief Enregistrement du fichier Jour/Nuit  
 \see Parameters: DayNight_mat  
*****/  
void DayNightFile (void){  
    int i;  
    char StrProvi[10];  
    char provi[10]="";  
    char *value;  
  
    /*< Ouverture du fichier DayNight.txt sur les conditions Jour/nuit */  
    if ((DayNight = fopen("settings/DayNight.txt", "r")) == NULL){  
        printf("Erreur d'ouverture du fichier DayNight.txt en lecture.\n");  
        getchar();  
        exit(0);  
    }  
  
    fgets(StrProvi,1000, DayNight);  
    for (i=0; i<2904; i++){  
        fgets(StrProvi,10, DayNight);  
        value = strtok(StrProvi, " ");  
        if (value)  
            strcpy(provi,value);  
        DayNight_mat[i] = atoi(provi);  
    }  
}/* Fin de la fonction DayNightFile */  
/*-----  
  
/******  
 \fn void Departure_time (void)  
 \brief Determination de l'heure de depart de l'île  
 \see Parameters: PIRad, fem_speed, Elapsed_time, DayNight_mat  
*****/  
void Departure_time(void){  
    /* Initialisation */  
    int T;  
    float time_to_PIRad;  
    /* Temps pour arriver au plateau */  
    time_to_PIRad = PIRad * 10000./(fem_speed * 3600.);  
    /* Au moins 24h a terre */  
    T=Elapsed_time + 24;  
    /* Tant qu'il fait jour, on continue à incrementer le temps */  
    while(DayNight_mat[T]!=1)  
        T++;  
    /* Une fois qu'il fait nuit */  
    if ((T-Elapsed_time)<(int)(time_to_PIRad)) {  
        /*< S'il n'y a pas assez de temps pour arriver au bord de plateau pour la nuit ... */  
        while(DayNight_mat[T]!=0) /*< On passe une nuit...*/  
            T++;  
        while(DayNight_mat[T]!=1) /*< puis un jour ...*/  
            T++;  
    }  
    Elapsed_time = T-(int)(time_to_PIRad) ;  
}/* Fin de la fonction DepartureTime */  
/*-----*/
```

Annexes

```
/******  
 \fn void trainee(void)  
 \brief Lecture du fichier de correspondance longueur / Force de trainee  
 force trainee =1/2*masse volumique eau * section(m2) * coefficient de penetration dans l'eau * vitesse moyenne2 .  
 \see Parameter: Trainee_matrice  
*****/  
void trainee(void){  
    int i;  
    char StrProvi[50];  
    float length, valTrainee ; /*< longueur et force de trainee de la femelle */  
  
    /*< Ouverture du fichier .txt sur lequel on lit la longueur de la femelle et sa force de trainee*/  
    if ((ftrainee = fopen("settings/trainee.txt", "r")) == NULL){  
        printf("Erreur d'ouverture du fichier trainee.txt en lecture.\n");  
        getchar();  
        exit(0);  
    }  
  
    /* Parcours du fichier */  
    for (i=0; i<27; i++) {  
        fgets(StrProvi, 50, ftrainee) ;  
        sscanf(StrProvi, "%f %f", &length, &valTrainee) ;  
        Trainee_matrice[i][0] = length ;  
        Trainee_matrice[i][1] = valTrainee ;  
    }  
  
    /* Fermeture du fichier en lecture */  
    fclose(ftrainee);  
} /* Fin de la fonction mortality_matrice_creation */  
/*-----*/  
  
/******EOF******/
```

Annexes

Fichier : trajets_all_time.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"

extern pfemale;
extern female;

/*****
 \fn void entiere_simulation(char *argc[], FurS *ppf, FurS *ppm)
 \brief Determination de la trajectoire sur toutes les simulations
 \param argv
 \param FurS *ppf : pointeur pp femelle
 \see Parameters: number_of_simulations, simulation_number, MoyEnv
 \see Functions: way_back_matrice, calc_MoyEnv, initialisation, energy_basics, energy_max, Calc_length_step,
 mortality_matrice_creation, without_mem_simulation, with_mem_simulation, explored_area
 *****/

void entiere_simulation(char *argv[],FurS *pp){
    /* Initialisation */
    int Nbrdeath_pup=0;
    int NbrDeath_fem=0;
    float MeanMassPup = 0.;
    float MeanMassFem=0.;
    float DMax_fem=0.;
    float Dswam_mean_tot_fem=0.;
    float Dkm_fem=0.;
    float TseaTrip_fem=0.;
    float Tsea_fem=0.;
    float NbrTrip_fem=0.;
    pp->dist.Dist_max_1simul=0.;
    char t[1000];

    F.x = 50; F.y = 50;
    Xile = F.x; Yile = F.y; // Island's coordinates

    /* Ouverture et recuperation des donnees Jour/Nuit pou la periode d'etude */
    DayNightFile();

    /**< Ouverture des fichiers où on ecrit les donnees a chaque pas de temps */
    strcpy(t, chemin_resultats);
    strcat(t,"//data.txt");
    if ((data = fopen(t, "w")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier data.txt en ecriture.\n");
        getchar();
        exit(0);
    }

    strcpy(t, chemin_resultats);
    strcat(t,"//DATA_allREP.txt");
    if ((DATA_allREP= fopen(t, "w")) == NULL){
        printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_allREP.txt en ecriture.\n");
        getchar();
    }
    exit(0);
}

fprintf(DATA_allREP,"Agreg Abond Dopt FemLength PupWeightInit" );
fprintf(DATA_allREP," Mvt Mem Mode NbrSimul TstepNbr");
fprintf(DATA_allREP," NbrDeathPup NbrDeathFemale PupWeightEnd FemWeightEnd");
```

Annexes

```
fprintf(DATA_allREP, " Dmax Dkmtot Dswam Tsea NbrTrip \n");

strcpy(t, chemin_resultats);
strcat(t, "//DATA_final.txt");
if ((DATA_final= fopen(t , "w")) == NULL){
    printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_final.txt en ecriture.\n");
    getchar();
    exit(0);
}
fprintf(DATA_final, "Id Agreg Abond Dmin Dopt RepliMap FemLength" );
fprintf(DATA_final, " PupWeightInit Mvt Mem Mode Simul TstepNbr");
fprintf(DATA_final, " DeathPup DeathFemale PuWeightEnd FemWeightEnd");
fprintf(DATA_final, " Dmax_fem Dtot_fem MeanDtrip_fem TseaTot_fem" );
fprintf(DATA_final, " MeanTtrip_fem TripNbr_fem NbrFish_fem NbrMvt_fem" );
fprintf(DATA_final, " NbrBack_fem Ir\n");

strcpy(t, chemin_resultats);
strcat(t, "//DATA_per_trip.txt");
if ((DATA_per_trip = fopen(t , "w")) == NULL){
    printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_per_trip.txt en ecriture.\n");
    getchar();
    exit(0);
}
fprintf(DATA_per_trip, "Id Agreg Abond Dmin Dopt RepliMap " );
fprintf(DATA_per_trip, "FemLength PupWeightInit Mvt Mem Mode Simul TstepNbr ");
fprintf(DATA_per_trip, "Trip Tsea DistTot DistMax Ewon Effectiv NbrFish " );
fprintf(DATA_per_trip, "NbrMvt NbrBack Astart SumDA Sinusoity\n" );

strcpy(t, chemin_resultats);
strcat(t, "//DATA_per_fishery.txt");
if ((DATA_per_fishery = fopen(t , "w")) == NULL){
    printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_per_fishery.txt en ecriture.\n");
    getchar();
    exit(0);
}
fprintf(DATA_per_fishery, "Id Agreg Abond Dmin Dopt RepliMap FemLength ");
fprintf(DATA_per_fishery, "PupWeightInit Mvt Mem Mode Simul TstepNbr ");
fprintf(DATA_per_fishery, "Time Trip Dbtw Tbtw Eget\n");

strcpy(t, chemin_resultats);
strcat(t, "//DATA_per_timestep.txt");
if ((DATA_per_timestep = fopen(t , "w")) == NULL){
    printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_per_timestep.txt en ecriture.\n");
    getchar();
    exit(0);
}
fprintf(DATA_per_timestep, "Id Agreg Abond Dmin Dopt RepliMap FemLength ");
fprintf(DATA_per_timestep, "PuWeightInit Mvt Mem Mode Simul TstepNbr ");
fprintf(DATA_per_timestep, "Time x y Efem Epup Mfem Mpup Cap DA Loc Dec Fish DN\n");

strcpy(t, chemin_resultats);
strcat(t, "//DATA_notes.txt");
if ((DATA_notes = fopen(t , "w")) == NULL){
    printf("Erreur d'ouverture du fichier DATA_notes.txt en ecriture.\n");
    getchar();
    exit(0);
}
fprintf(DATA_notes, "Id\tTime\tNotes\n");

/**< Démarrage des simulations */
for(simulation_number = 1; simulation_number <= number_of_simulations; simulation_number++){
    sprintf(id, "%s%s%s%d", id_map, id_female, "ind", simulation_number);
    printf("%s\n", id);
}
```

Annexes

```
/* Enregistrement */
fprintf(data, "\n\n\n----- Simulation number %d on %d -----
\n\n",simulation_number, number_of_simulations);
fprintf(DATA_final,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f %d %d %s %d %d ",
id,Agreg, Abund, PIRad, OpDist, RepliMap, pp->length, pup.MassPupInit,
pp->movement_type, pp->memorisation, Mode, simulation_number, number_of_timesteps);

/* Calculs et initialisations preliminaires */
initialisation_parent(pp);
initialisation_pup();
pp->fcap.cap=0;
compteur_timestep_all = 0;
energy_basics (pp);
energy_max (pp);

/**< Calcul du nombre de cellules parcourues en un pas de temps */
pp->dist.length_step = fem_speed * 3600 * Horizontal_time_step / (1000 * Cell_length);

/* Simulation par individus */
if (pp->memorisation == 0)
    without_mem_simulation(pp);
else with_mem_simulation(pp);

/* Calcul du taux de croissance :*/
pup.lr = PenteRegLin();

/* Calculs*/
/**< Distance moyenne nagée par trip par individu */
pp->dist.Dist_swam_mean = pp->dist.Dist_swam_tot/(float)(pp->trip.Trip_nbr);
/**< Temps moyen passé en mer par trip par individu */
pp->trip.Time_sea_tot_mean = (float)(pp->trip.Time_sea_tot)/(float)(pp->trip.Trip_nbr);

/* Enregistrement */
fprintf(DATA_final,"%d %d ",pup.death_pup, pp->death_parent);
fprintf(DATA_final,"% .2f % .2f ",pup.mass, pp->mass);
fprintf(DATA_final,"% .2f % .2f % .2f ",pp->dist.Dist_max_1simul,
pp->dist.Dist_swam_tot, pp->dist.Dist_swam_mean);
fprintf(DATA_final,"%d % .2f %d ",pp->trip.Time_sea_tot,pp->trip.Time_sea_tot_mean,
pp->trip.Trip_nbr);
fprintf(DATA_final,"%d %d %d %f\n",pp->trip.nbr_fish_tot,pp->trip.nbr_move_tot,
pp->trip.nbr_back_tot,pup.lr);

/* Nombre de morts et masses moyennes */
if (pup.death_pup==1)
    Nbrdeath_pup++;
else MeanMassPup = MeanMassPup + pup.mass ;

if (pp->death_parent==1)
    NbrDeath_fem++;
else MeanMassFem = MeanMassFem + pp->mass ;

/* Calculs divers */
DMax_fem = DMax_fem + pp->dist.Dist_max_1simul;
Dkm_fem = Dkm_fem + pp->dist.Dist_swam_tot;
Dswam_mean_tot_fem = Dswam_mean_tot_fem + pp->dist.Dist_swam_mean;
TseaTrip_fem = TseaTrip_fem + (float)(pp->trip.Time_sea_tot_mean);
Tsea_fem = Tsea_fem + (float)(pp->trip.Time_sea_tot);
NbrTrip_fem = NbrTrip_fem + (float)(pp->trip.Trip_nbr);
}

/* Nombre de morts et masses moyennes */
if (NbrDeath_fem == number_of_simulations) MeanMassFem = 0.;
else MeanMassFem = MeanMassFem/(number_of_simulations -(float)(NbrDeath_fem));
```

Annexes

```
if (Nbrdeath_pup==number_of_simulations) MeanMassPup = 0.;
else MeanMassPup = MeanMassPup/(number_of_simulations-(float)(Nbrdeath_pup));

/* Calculs des moyennes sur les 50 individus */
/**< Distance maximale atteinte */
DMax_fem = DMax_fem/(float)(number_of_simulations);
/**< Distance totale nagée par 120 jours */
Dkm_fem = Dkm_fem/(float)(number_of_simulations);
/**< Distance moyenne nagée par trip */
Dswam_mean_tot_fem = Dswam_mean_tot_fem/(float)(number_of_simulations);
/**< Temps en mer par trip */
TseaTrip_fem = TseaTrip_fem/(float)(number_of_simulations);
/**< Temps en mer total sur 120 jours */
Tsea_fem = Tsea_fem/(float)(number_of_simulations);
/**< Nombre de voyages en mer sur 120 jours */
NbrTrip_fem = NbrTrip_fem/(float)(number_of_simulations);

/* Enregistrement */
fprintf(DATA_allREP,"%d %d %d %.1f %.1f %d %d %s %d %d ",Agreg, Abund, OpDist, pp->length,
pup.MassPupInit, pp->movement_type, pp->memorisation,Mode,number_of_simulations,
number_of_timesteps);
fprintf(DATA_allREP,"%d %d %.2f %.2f ", Nbrdeath_pup, NbrDeath_fem, MeanMassPup,
MeanMassFem);
fprintf(DATA_allREP,"%d %.2f %.2f %.2f %.1f %.1f \n", DMax_fem, Dkm_fem, Dswam_mean_tot_fem,
Tsea_fem, NbrTrip_fem);

explored_area(); /**< Cree les fichiers textes repertoriant les zones visitees et pechees*/

/* Fermeture des fichiers ouverts precedemments */
fclose(data);
fclose(DATA_allREP);
fclose(DATA_final);
fclose(DATA_per_trip);
fclose(DATA_per_fishery);
fclose(DATA_per_timestep);
fclose(DATA_notes);

trajectory_file(pp); /**< Enregistrement des trajectoire dans le fichier trajectory.txt */

}/* Fin de la fonction entiere_simulation */
/*-----*/

/*****EOF*****/
```

Annexes

Fichier : parameters.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"
extern long idum;
/*****
 \fn void initialisation (FurS *pp)
 \brief Initialisation
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: prey, pp->death_parent, pup.death_pup, Trip_nbr, Dist_btw_fish, Time_btw_fish, nbr_fish, nbr_move,
nbr_back, Dist_swam, Dist_swam_tot, Dist_swam_mean, Efish_tot_trip, Time_sea_tot,
Time_sea_tot_mean, Dist_max_1simul, nbr_back_tot, nbr_fish_tot, nbr_move_tot, female.time_at_sea, cap,
compteur_timestep, IR, Effectivness, Dcap, cap_prec, Mat_PdsPup, Mat_Time
*****/
void initialisation_parent (FurS *pp){
    static int i;
    /**< femelle est sur l'île */
    pp->x= ceilf(NX/2.);
    pp->y= ceilf(NY/2.);
    pp->case_x = Xile ;
    pp->case_y = Yile ;

    /**< Criteres décisionnels nuls */
    pp->location = 0;
    pp->decision = 0;
    pp->fishing = 0;
    pp->trip.fishing_prec = 0;

    /**< L'abondance en proie aux temps t et t-1 */
    prey[0] = 0.;
    prey[1] = 0. ;

    /**< Parametres biometriques et energetiques */
    pp->en.MassOtInIt = 0.5246 * pp->length - 29.595;
    pp->mass = pp->en.MassOtInIt;
    pp->en.MassMaxNight = 1.07 * pp->en.MassOtInIt;
    pp->en.MassEndNight = 1.07 * pp->en.MassOtInIt;
    pp->energy = pp->mass * MJ_kg_fem;
    pp->en.Effectivness = 0.;
    pp->en.Efish_tot_trip = 0.;

    /**< La mere est vivante au debut de la simulation */
    pp->death_parent = 0 ;
    /**< Parametres de direction */
    pp->dist.Dist_btw_fish = 0.;
    pp->dist.Dist_swam = 0.;
    pp->dist.Dist_swam_tot = 0.;
    pp->dist.Dist_swam_mean = 0.;
    pp->dist.Dist_max_1simul = 0.;

    /**< Parametres temporels */
    initial_date = 306+ (int)(Normale(6,2)+0.5);
    pp->trip.Time_btw_fish = 0;
    pp->trip.Time_sea_tot = 0;
    pp->trip.Time_sea_tot_mean = 0;
    pp->time_at_sea = 0. ;
    compteur_timestep=0;
```


Annexes

```
/**< Parametres de caps */
//pp->fcap.cap=0.;
pp->fcap.Dcap = 0.;
pp->fcap.Dcap_tot = 0.;
pp->fcap.cap_prec = 0.;

/**< Parametres de decompote */
pp->trip.Trip_nbr = 1;
pp->trip.nbr_fish = 0;
pp->trip.nbr_move = 0;
pp->trip.nbr_back = 0;
pp->trip.nbr_back_tot = 0;
pp->trip.nbr_fish_tot = 0;
pp->trip.nbr_move_tot = 0;

/**< Mise à 0 de matrices */
for (i=0;i<5000;i++){
    Mat_PdsPup[i] = 0.;
    Mat_Time[i]=0.;
}

} /* Fin de la fonction initialisation_parent */
/*-----*/

/*****
 \fn void initialisation_pup(void)
 \brief
 \see mass, energy, death_pup
 *****/
void initialisation_pup (void){
    pup.mass = pup.MassPupInit;
    pup.energy = pup.mass * MJ_kg_pup ;
    pup.death_pup = 0 ;
    pup.lr = 0.;
} /*Fin de la fonction initialisation_pup
/*-----*/

/*****
 \fn void deter_loc (FurS *pp)
 \brief Determination de la localisation de la female : en mer ou sur l'île
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: Xile, Yile
 *****/
void deter_loc (FurS *pp){
    if( (pp->case_x == Xile) && (pp->case_y == Yile) ) /**< Si la female est sur l'île */
        pp->location = 0 ;
    else pp->location = 1 ;
} /* Fin de la fonction deter_loc */
/*-----*/

/*****
 \fn void deter_dec (float Energy_content, FurS *pp)
 \brief Determination de la decision de la female : rester en mer ou rentrer, et de sa decision de peche : pecher ou non
 Si l'adulte reste en mer, pp->decision = 0. Si l'adulte decide de rentrer, pp->decision = 1. Si le parent decide de pecher, pp-
>fishing = 1, sinon pp->fishing = 0.
 \param Energy_content = corporal energy
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: Max_time_sea, time_to_isl, purcent_Ewb, purcent_t, purcent_E, MoyEnv, prey, Way_back_proba,
 Fishing_matrice
 \see Functions: energy_way_back, Bernoulli,
 *****/
```

Annexes

```
void deter_dec (float Energy_content, FurS *pp){
    /* Initialisation */
    static float prob, prob2, seuil, coef, pmin;
    /*< Si le temps max en mer est depasse, ou si elle a atteint Emax, ou si la decision etait déjà de rentrer, elle
    rentre */
    /*< Si la decision n'etait pas deja de rentrer, on calcule la decision */
    if (pp->decision != 1) {
        if (pp->time_at_sea <= 24) /*< Reste au moins 24h en mer quand meme...*/
            pp->decision = 0;
        else{
            /*< S'il lui reste encore du temps pour decider */
            if(pp->time_at_sea <= (24*Max_time_sea - pp->trip.time_to_isl)) {
                energy_way_back(pp);
                prob=Way_back_proba[pp->en.purcent_Ewb][pp->en.purcent_t][pp->en.purcent_E];
                /*< Donne la probabilite de rentrer */
                pp->decision = Bernoulli(prob);
                fprintf(data, "Prob retour : %f \n Decision retour : %d\n",prob,pp->decision);
            }
            /*< S'il ne lui restait plus assez de temps, abandonne le petit et privilegie sa propre survie */
            else {
                pp->decision = 0;
                fprintf(data,"Il est trop tard,elle abandonne son pup.");
                pup.death_pup=1;
            }
        }
    }
    else /*< Si la femelle etait deja en train de rentrer */
        fprintf(data, "la femelle a decide de rentrer avant, donc continue ...");
    if (DayNight_mat[Elapsed_time]==0) /*< S'il fait jour */
        pp->fishing = 0; /*< Elle ne pêche pas */
    if (DayNight_mat[Elapsed_time-1]==1) {
        pp->en.MassEndNight = pp->mass ;
        pp->en.MassMaxNight = 1.07 * pp->en.MassEndNight ;
    }
}
else{
    /*< Par contre s'il fait nuit ... */
    if (pp->mass < pp->en.MassMaxNight){
        /*< Peche peut etre : */
        if ((pp->time_at_sea >= (24*Max_time_sea - pp->trip.time_to_isl))
            && (pp->decision == 1))
            /*< S'il n'y a plus le temps et qu'elle rentre, elle ne pêche plus */
            pp->fishing = 0 ;
        else {
            /*< S'il lui reste encore du temps sur le retour, peche encore un peu pour maxmiser ses
            reserves */
            pmin = 1.5 ;/*< En dessous de cette valeur de l'environnement,
            la depense due a la pêche est superieure au gain */
            if ((pp->energy<pp->en.Emax) && (prey[1] >= pmin)) {
                /*< Si elle n'est pas encore a satiété et que l'abondance en
                proie vaut le coup */
                coef = (1.0 - (pp->energy / Energy_content))/0.3 ;
                if (coef <=0.)
                    coef = 0. ;
                if (coef > 1.)
                    coef = 1. ;
                seuil = pmin + (1.- coef) * (MoyEnv-pmin);
                prob2=exp(2.*(prey[1] - seuil))/(1. + exp(2.*(prey[1] - seuil))) ;
                /*< Probabilite de pêcher, fonction de l'abondance de la
                ressource et de l'energy, selon la valeur de coef */
                pp->fishing= Bernoulli(prob2);
                /*< On en determine la decision de pêche par un tirage dans
                une loi de Bernouilli de probabilite prob --> 0 ou 1 */
                fprintf(data, "Prob peche : %f\n Decision peche : %d\n",prob2,pp->fishing);
            }
        }
    }
}
```

Annexes

```
        else pp->fishing = 0 ;    /**< Si elle est a satiete, ne pêche plus */
    }
    }
    else pp->fishing = 0 ;
}
if (pp->fishing == 1) {
/**< Si elle pêche, on actualise la matrice de repartition des zones de pêche */
    Fishing_matrice[pp->case_x][pp->case_y] ++ ;
    fprintf(DATA_per_fishery,"%s %d %d %d %d %d %.2f %.1f %d %d %s %d %d ",id,Agreg,
Abund, PIRad, OpDist, RepliMap, pp->length, pup.MassPuplNit, pp->movement_type,
    pp->memorisation, Mode, simulation_number,number_of_timesteps);
    fprintf(DATA_per_fishery, "%d %d %.2f %d %f\n",Elapsed_time, pp->trip.Trip_nbr,
pp->dist.Dist_bt看_fish, pp->trip.Time_bt看_fish,pp->en.Efish);
    pp->dist.Dist_bt看_fish = 0 ;
    pp->trip.Time_bt看_fish = 0 ;
} else{/**< Si elle ne peche pas, on calcuel la distance et le temps entre 2 pecheries */
    pp->dist.Dist_bt看_fish = pp->dist.Dist_bt看_fish + pp->trip.step *
    pp->dist.distance_travelled_km ;
    pp->trip.Time_bt看_fish ++ ;
}
}

} /** Fin de la fonction deter_dec */
/*-----*/

/*****
 \fn void primary_calculations (FurS *pp)
 \brief Determination a chaque pas de temps de la distance a l'île, du temps a l'île, de la localisation et des decisions ;
 dist_to_isl : ditance a l'île. time_to_isl : temps pour rejoindre l'île
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: dist_to_isl, time_yo_isl, length_step, Xile, Yile, Corporal_energy
 \see Functions: Dist_Eucl, deter_loc, deter_dec
 *****/
void primary_calculations (FurS *pp){
    pp->dist.dist_to_isl = Dist_Eucl(pp->x, pp->y, Xile, Yile) ;
    pp->trip.time_to_isl = (int) (pp->dist.dist_to_isl/pp->dist.length_step + 0.5) ;
    /**< Calcul du temps necessaire pour rentrer sur l'île*/

    if ((Cell_length*pp->dist.dist_to_isl) > pp->dist.Dist_max)
        /**< Mise à jour de Distmax si necessaire */
        pp->dist.Dist_max=Cell_length*pp->dist.dist_to_isl;
    pp->trip.fishing_prec = pp->fishing ;
    deter_loc(pp);          /**< Determination de la localisation */
    deter_dec(pp->en.Corporal_energy,pp); /**< Determination de la decision a prendre et met a jour de la matrice de
repartition des zones de pêche*/
} /** Fin de la fonction primary_calculations */
/*****EOF*****/
```

Annexes

Fichier : energy_calculation.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"

/*****
 \fn void energy_basics (FurS *pp)
 \brief Calcul des energies basiques
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: EM_h, EM_day, MJ_lost_island_2days, Corporal_energy, MJ_loss_pup
 *****/
void energy_basics (FurS *pp){
    /**< Energie consommee par la femelle en MER par heure */
    pp->en.EM_h = FMR_sea * pp->mass /278 ;
    /**< Energie consommee par la femelle en MER par jour*/
    pp->en.EM_day = pp->en.EM_h * 24.;
    /**< Energie depensee a TERRE en 2 jours par le parent */
    pp->en.MJ_lost_island_2days = 0.030 * pp->mass * MJ_kg_fem * 2 ;
    /**< Energie corporelle du parent, inherente a son, poids initial, plus 2 jours de reserves*/
    pp->en.Corporal_energy = pp->mass * MJ_kg_fem ;
    /**< Perte energetique du jeune */
    pup.MJ_loss_pup = 0.638 ;

    fprintf(data,"EM_h : %f \n EM_day : %f \n MJ_lost_island_2days : %f \n Corporal_energy %f \n ",pp->en.EM_h,pp->en.EM_day, pp->en.MJ_lost_island_2days, pp->en.Corporal_energy);
} /* Fin de la fonction energy_basics */
/*-----*/

/*****
 \fn void energy_ashore (FurS *pp)
 \brief Calcul de l'energie de la femelle et du petit apres les 2 jours d'allaitement a TERRE
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: Ewon, MJ_loss_pup, MJ_kg_pup, energy_pup_after_suckling
 *****/
void energy_ashore (FurS *pp){
    /**< Initialisation de l'energie "gagnee" par la mere */
    pp->en.Ewon = 0 ;
    /**< Energie engrangee par la femelle lors de son voyage */
    pp->en.Ewon = pp->energy - pp->en.Corporal_energy ;
    /**< Energie de la femelle apres l'allaitement */
    pp->energy = pp->en.Corporal_energy ;
    /**< Energie transferee au petit pendant les 2 jours d'allaitement */
    pup.energy_pup_before_suckling = pup.energy ;

    /**< Calculs de l'evolution de masse du pup */
    if ((pp->en.Ewon/MJ_kg_fem)<(1.002 * 2.)) /**< Si pas assez pour nourrir le petit... */
        pup.mass = pup.mass*(1.-0.028/24.) ;
    else pup.mass = pup.mass + (0.90 * pp->en.Ewon/MJ_kg_fem) - (1.002 * 2. * 0.90) ;

    if (pup.mass > 18.)
        pup.mass = 18.;

    /**< Calculs d'energies */
    pup.energy = pup.mass * MJ_kg_pup ;
    pup.energy_pup_after_suckling = pup.energy ;
} /* Fin de la fonction energy_ashore*/
/*-----*/
```

Annexes

```
/*-----*/
\fn void energy_at_sea (FurS *pp)
\brief Calcul de l'energie de la femelle et du jeune a chaque pas de temps EN MER
\see Parameters: MJ_loss_pup, MJ_kg_pup, MJ_kg_seal, EM_h, Horizontal_time_step
/*-----*/
void energy_at_sea (FurS *pp){
    int indicetrainee ;
    if (pup.death_pup == 0) {/**< Si le petit est en vie on calcule son energie */
        /**< Perte energetique du petit pendant le jeûne, par heure */
        pup.energy = pup.energy*(1.-0.028/24.) ;
    }else{
        pup.energy = 0. ; /**< Si le petit est mort, on met son energie a 0 */
        // pp->fishing = 0 ;
    }

    if (pp->death_parent == 0) {/**< Si la femelle est en vie, on calcule son energie */
        pp->en.Efish = 4.*Matrice[pp->case_x][pp->case_y]* pp->en.EM_h/1.5 ;
        /**< Energie gagnee via la consommation de ressource */
        indicetrainee=(int)(pp->length-70)*0.2;
        pp->energy = pp->energy + pp->fishing*pp->en.Efish - Horizontal_time_step * (pp->energy/MJ_kg_fem)
        * (FMR_sea / 278)-Trainee_matrice[indicetrainee][1] ;

        /** Enregistrement */
        if ((pp->fishing == 1)){
            pp->en.Efish_tot_trip = pp->en.Efish_tot_trip + pp->en.Efish;
        }
    }
    else pp->energy = 0; /**< Si la femelle est morte, on ramene son energie a 0 */
}
} /* Fin de la fonction energy_at_sea*/
/*-----*/

/*-----*/
\fn void energy_max (FurS *)
\brief Calcule de l'energie maximale de la female
\see Parameters: Emax, Corporal_energy, MJ_lost_island_2days
/*-----*/
void energy_max (FurS *pp){
    pp->en.Emax = pp->en.MassOtlnit * 1.20 * MJ_kg_fem ;
} /* Fin de la fonction energy_max*/
/*-----*/

/*-----*/
\fn void mass_calculation (FurS *pp)
\brief Calcul de la masse de la femelle et du petit a partir de leurs energies
\param FurS *pp : pointeur pp
\see Parameters: MJ_kg_seal, MJ_kg_pup
/*-----*/
void mass_calculation (FurS *pp){
    pp->mass = pp->energy / MJ_kg_fem ;
    pup.mass = pup.energy / MJ_kg_pup ;
    fprintf(data, "\n Masse de la femelle : %f \n Masse du petit : %f \n ", pp->mass, pup.mass);
}
} /* Fin de la fonction mass_calculation */
/*-----*/
```

Annexes

```

/*****
\fn float deter_death (int indiv, FurS *pp)
\brief Determination de la probabilité qu'a un petit (indiv = 0) ou une femelle (indiv = 1) de mourir
\param indiv : 0 ou 1
\param FurS *pp : pointeur pp
\return proba : probabilité de mourir pour le petit ou la femelle, selon qui l'on a testé
\see Parameters: energy_pup_after_suckling, Corporal_energy, Mortality_matrice
*****/
float deter_death (int indiv, FurS *pp){
    /* Initialisation */
    int purcent_pup = 0;
    int purcent_fem = 0;
    float proba = 0. ;

    /* Pour le pup et la mere separement */
    switch (indiv){
        case 0 : {/**< Cas 0 : on parle du petit */
            if (pup.energy < 32.)
                /**< Si le petit fait moins de 32 MJ (moins de 4.0 kg, il est considere comme mort */
                proba = 1.; /**< Probabilité de mourir est donc egale a 1 */
            else{
                purcent_pup=(int)(pup.energy/pup.energy_pup_after_suckling*100.);
                /**< Perte d'energie de 0 a 100 %*/
                proba = Mortality_matrice[purcent_pup][0];
            }
            break ;
        }
        case 1 : {/**< Cas 1 : on parle de la mere */
            purcent_fem = (int)(pp->energy / pp->en.Corporal_energy * 100.) ;
            /**< Perte d'energie par rapport au minimum propre a l'animal */
            proba = Mortality_matrice[purcent_fem][1];
            if(purcent_fem>=100) proba=0.0;

            break ;
        }
    }
    return proba ;
}
/** Fin de la fonction deter_death*/
/*****

\fn void energy_way_back (FurS *pp)
\brief Calcul de differents parametres energetiques necessaires au calcul de la proba de retour,
\param FurS *pp : pointeur pp
\see Parameters: Ewb, time_to_isl, EM_h, rate_mass_gain_pup, MJ_kg_pup, Corporal_energy, purcent_Ewb,
Emax,purcent_E, purcent_t, Max_time_sea
*****/
void energy_way_back (FurS *pp){
    pp->en.Ewb = (pp->trip.time_to_isl * pp->en.EM_h) + (2.*1.002 * MJ_kg_fem) +
        pp->en.Corporal_energy ; /**< CF Goldworthy pour les parametres du milieu */
    pp->en.purcent_Ewb = (int) (pp->en.Ewb / pp->en.Emax * 100 + 0.5) ;
    /**< Energie actuelle de la femelle / energie initiale en % */
    pp->en.purcent_E = (int) (pp->energy / pp->en.Emax * 100 + 0.5) ;
    /**< Temps passe en mer / (temps maximum allouable en heures - temps necessaire pour
    rentrer ) en % */
    pp->en.purcent_t = (int) ( (float)(pp->time_at_sea) / (float)(Max_time_sea*24 -
        pp->trip.time_to_isl) * 100 + 0.5) ;
    fprintf(data,"pEwb : %d , pE : %d , pT : %d \n",pp->en.purcent_Ewb, pp->en.purcent_E,
        pp->en.purcent_t);
}
/** Fin de la fonction energy_way_back*/
/*****

```

Annexes

Fichier : statistical function.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"
#define IM1 2147483563
#define IM2 2147483399
#define AM (1.0/IM1)
#define IMM1 (IM1-1)
#define IA1 40014
#define IA2 40692
#define IQ1 53668
#define IQ2 52774
#define IR1 12211
#define IR2 3791
#define NTAB 32
#define NDIV (1+IMM1/NTAB)
#define EPS 1.2e-7
#define RNMX (1.0-EPS)
long idum ; /*valeur initiale a changer en entier negatif*/

/*****
 \fn float ran2(long *idum)
 \brief Retourne un reel entre 0 et 1
 \return un reel
 *****/
float ran2(long *idum){
    static int j;
    static long k;
    static long idum2=123456789;
    static long iy=0;
    static long iv[NTAB];
    static float tidou;
    if (*idum <= 0){ /* Initialize.
        if (-(*idum) < 1) *idum=1; /* Be sure to prevent idum = 0.
        else *idum = -(*idum);
        idum2=(*idum);
        for (j=NTAB+7;j>=0;j--){ /*Load the shuffle table (after 8 warm-ups).
            k=(*idum)/IQ1;
            *idum=IA1*( *idum-k*IQ1)-k*IR1;
            if (*idum < 0) *idum += IM1;
            if (j < NTAB) iv[j] = *idum;
        }
        iy=iv[0];
    }
    k=(*idum)/IQ1; /*Start here when not initializing.
    *idum=IA1*( *idum-k*IQ1)-k*IR1 ;
    if (*idum < 0) *idum += IM1;
    k=idum2/IQ2;
    idum2=IA2*(idum2-k*IQ2)-k*IR2 ;
    if (idum2 < 0) idum2 += IM2;
    j=iy/NDIV;
    iy=iv[j]-idum2 ;
    iv[j] = *idum;
    if (iy < 1) iy += IMM1;
    if ((tidou=AM*iy) > RNMX) return RNMX ;
    else return tidou;
}/* Fin de la fonction ran2*/
/*-----*/
```

Annexes

```
/*-----*/
  \fn float Normale (float mu , float sigma)
  \brief Retourne une valeur selon une distribution gaussienne
  \see Function: ran2
  /*-----*/
float Normale(float mu , float sigma){
    static double a,b,c,r,distance;
    do{
        do{
            a = (ran2(&idum));
            b = ( ran2(&idum));
            a *= a;
            b *= b;
            c = a + b;
        }
        while (c > 1.0);
        r = sqrt( (double) -2 * log(c) / a);
        distance = mu + (a - b) * r * sigma;
    }
    while ((distance < (mu - 3* sigma)) || (distance > (mu + 3* sigma)));

    return ((float) distance);
}/* Fin de la fonction Normale*/
/*-----*/

/*-----*/
  \fn int Bernoulli (float p)
  \brief Tirage de Bernoulli
  \see Function: ran2
  /*-----*/
int Bernoulli (float p){
    static float nbr;
    static int n=4; /* juste pour initialiser par quelque chose */

    nbr = ran2(&idum);
    if (nbr <= p)    n = 1;
    else n = 0;
    return n;
}/* Fin de la fonction Bernoulli*/
/*-----*/

/*-----*/
  \fn float PenteRegLin(float Tab_X[], float Tab_Y[], int N)
  \brief Calcul d'une pente de regression par la methode des moindres carrés
  \param Tab_X[] tableau contenant tous les X a analyser
  \param Tab_Y[] tableau contenant tous les Y a analyser
  \param N nombre d'elements de Tab_X[] et Tab_Y[]
  \see Parameters : compteur_timestep
  \return a : pente de la droite de regression
  /*-----*/
float PenteRegLin(){
    /* Initialisation */
    static int i;
    static float Tab_XY[5000];
    static float SumX = 0.0;
    static float SumY = 0.0;
    static float SumXX = 0.0;
    static float SumXY = 0.0;
    static float a = 0.0;

    /* Calcul des parametres pour la methode des moindres carres */
    for (i = 0; i<compteur_timestep; i++){
        Tab_XY[i] = Mat_Time[i] * Mat_PdsPup[i];
    }
}
```


Annexes

```
SumX = SumX + Mat_Time[i];
SumY = SumY + Mat_PdsPup[i];
SumXX = SumXX + (Mat_Time[i]*Mat_Time[i]);
SumXY = SumXY + Tab_XY[i];
}
Pente = [Somme(xy) - Somme(X) * Somme(Y)]/[ n * Somme(X^2) - Somme(X)^2]*/
a = ( ((float)(compteur_timestep) * SumXY) - (SumX * SumY) )/
( ((float)(compteur_timestep) * SumXX) - (SumX * SumX) );

return(a);
}/* Fin de la fonction PenteRegLin */
//*-----*/

/*****EOF*****/
```

Annexes

Fichier : moving_pattern.c

```
/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"
extern long idum;

/*****
 \fn float Dist_Eucl (float x_1, float y_1, float x_2, float y_2)
 \brief Calcule de la distance euclidienne
 \param x1 coordonnees reelle en x du point 1
 \param y1 coordonnees reelle en y du point 1
 \param x2 coordonnees reelle en x du point 2
 \param y2 coordonnees reelle en y du point 2
 \return d distance reelle entre les 2 points
 *****/
float Dist_Eucl (float x_1, float y_1, float x_2, float y_2){
    static float d ;
    d = (float) sqrt((double)((x_1-x_2)*(x_1-x_2) + (y_1-y_2)*(y_1-y_2)));
    /*< Calcul de la distance euclidienne castee dans un float */
    return d ;
} /* Fin de la fonction Dist_Eucl */
/*-----*/

/*****
 \fn float MDA_cap (void)
 \brief Calcul du cap en Marche a Direction Aleatoire MDA
 \return cap
 \see ran2
 *****/
float MDA_cap (void){
    static float mdacap;
    mdacap = 360. * ran2(&idum)
    return mdacap;
} /* Fin de la fonction MDA_cap */
/*-----*/

/*****
 \fn float MAC_cap (float previous_prey, float current_prey, FurS *pp)
 \brief Calcul du cap en Marche Aleatoire Correlee MAC
 \param previous_prey : abondance en proies au temps t-1, appele plus tard prey[0]
 \param current_prey : abondance en proies au temps t, appele plus tard prey[1]
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \return cap
 \see Parameters: cap, idum
 \see Functions: ran2, Normale
 *****/
float MAC_cap (float previous_prey, float current_prey, FurS *pp) {
    static float mu, sd;

    if ((pp->trip.Grand_depart == 1) || (Elapsed_time <= ((int)-24 * (int)Initial_trip_length+1)){
        pp->fcap.cap = 360. * ran2(&idum);
        /*< Si temps ecoule == 0 ou -24*..., cad depart de l'île, tirage d'un angle entre 0 et 360° */
    }else{ /*< Si la femelle est deja partie de l'île ... */
        if (pp->location == 0){
            pp->fcap.cap = 360. * ran2(&idum);
        }else {
            mu = - atanf(10*(current_prey - previous_prey + 1)) + M_PI/2 ;

```

Annexes

```

        sd = (atanf(current_prey - MoyEnv)+ M_PI/2) /3 ;
        if (ran2(&idum) < 0.5)
            pp->fcap.cap = pp->fcap.cap - Normale(mu, sd)/M_PI*180. ;
            /*< pour que la female tourne aleatoirement vers la gauche ou la droite*/
        else pp->fcap.cap = pp->fcap.cap + Normale(mu,sd)/M_PI*180. ;
    } /* Fin du else pp->location != 0 */
} /* Fin du else Elapsed_time != 6 jours*/

/*< Cap modulo 360 */
while (pp->fcap.cap < 0.)
    pp->fcap.cap = pp->fcap.cap + 360. ;
while (pp->fcap.cap >= 360.)
    pp->fcap.cap = pp->fcap.cap - 360.;

return pp->fcap.cap ;
} /* Fin de la fonction MAC_cap */
/*-----*/

/*****
 \fn float CalcCap_point (float x_1, float y_1,float x_2,float y_2)
 \brief Calcul du cap
 \param x1 coordonnees reelle en x du point 1
 \param y1 coordonnees reelle en y du point 1
 \param x2 coordonnees reelle en x du point 2
 \param y2 coordonnees reelle en y du point 2
 \return cap
 *****/
float CalcCap_point(float x_1, float y_1,float x_2,float y_2){
    static float calccap;
    if (y_1 >= y_2)
        calccap = atanf ( (x_2 - x_1)/(y_1 - y_2))/M_PI*180. - 180. ;
    else calccap = atanf ( (x_2 - x_1)/(y_1 - y_2))/M_PI*180. ;

    /*< Cap modulo 360 */
    while (calccap < 0.)
        calccap = calccap + 360. ;
    while (calccap >= 360.)
        calccap = calccap - 360.;

    return calccap;
} /* Fin de la fonction CalcCap_point */
/*-----*/

/*****
 \fn float Chg_cap (float cap_parent, float cap_île)
 \brief Fonction qui change le cap de la femelle si elle est trop eloignee de la colonie
 \param cap_parent : cap pris par la femelle precedemment
 \param cap_île = CalcCap (x, y , Xile, Yile) : cap qu'il faut prendre pour aller vers l'île
 \return cap
 \see Parameters: cap, dist_to_isl
 *****/
float Chg_cap (float cap_parent, float cap_île,FurS *pp){
    static float diff_cap;
    diff_cap = cap_île - cap_parent;

    if (diff_cap > 180.) /*< Si cette difference est superieure a 180°*/
        diff_cap = diff_cap - 360. ; /*< On la replace entre -180 et 180*/

    if (diff_cap <(-180.)) /*< Si cette difference est inferieure a -180°*/
        diff_cap = diff_cap + 360. ; /*< On la replace entre -180 et 180*/
}

```

Annexes

```

cap_parent = cap_parent + (pp->dist.dist_to_isl - 50.)*diff_cap/20.;
/**< nouveau cap = ancien cap + (distance a l'île - distance maximale) *différence de cap */
pp->fcap.cap = fmod(cap_parent, 360.);
/**< Modulo 360 --> replace le cap entre 0 et 360° */
while (pp->fcap.cap < 0.)
    pp->fcap.cap = pp->fcap.cap + 360. ;
while (pp->fcap.cap >= 360.)
    pp->fcap.cap = pp->fcap.cap - 360.;

return pp->fcap.cap ;
} /* Fin de la fonction Chg_cap */
/*-----*/

/*****
 \fn void position (FurS *pp)
 \brief Calcul de la position de la femelle a partir du cap et de la position precedente
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: cap, prey, length_step, step, Matrice
 *****/
void position (FurS *pp){
    if (pp->fishing == 1)
        /**< Si la femelle est sur l'île ou en pêche= ne se déplacent pas horizontalement */
        pp->trip.step = 0 ;
    else pp->trip.step = 1 ;
        /**< On enregistre l'abondance de proie au pas de temps t*/
        prey[0] = Matrice[pp->case_x][pp->case_y];
    /**< Cap modulo 360 */
    while (pp->fcap.cap < 0.)
        pp->fcap.cap = pp->fcap.cap + 360. ;
    while (pp->fcap.cap >= 360.)
        pp->fcap.cap = pp->fcap.cap - 360.;
    /**< Recalcul de la position de la femelle : */
    if (pp->fishing==0){
        pp->x = pp->x - pp->dist.length_step * sinf(M_PI*pp->fcap.cap/180.);
        pp->y = pp->y + pp->dist.length_step * cosf(M_PI*pp->fcap.cap/180.);
        pp->case_x = (int) (pp->x + 0.5) ;
        pp->case_y = (int) (pp->y + 0.5) ;
    }
    /**< On enregistre la nouvelle abondance de proie, au pas de temps t+1 et a la nouvelle
    position */
    prey[1] = Matrice[pp->case_x][pp->case_y];
    pp->dist.Dist_swam = pp->dist.Dist_swam + pp->trip.step * pp->dist.distance_travelled_km ;
    /**< Distance nagee = Ddistance nagee avant + distance nagee sur un pas de temps */

} /* Fin de la fonction position */
/*-----*/

/*****
 \fn float moving_pattern(FurS *pp)
 \brief Fonction donnant les caps en fonction de toutes les situations possibles, pour un pas de tps
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \return cap
 \see Parameters: cap, dist_to_isl, prey
 \see Functions: Dist_Eucl, CalcCap_point, Chg_cap, MDA_cap, MAC_cap
 *****/
float moving_pattern(FurS *pp){
    /**< Declaration des parametres */
    static float cap_île ;

    if (pp->fishing == 1) /**< Si la femelle est en train de pêcher ... */
        pp->trip.nbr_fish ++ ;
    }else/**< Si la femelle ne pêche pas, donc se deplace, elle a un cap ... */
        if (pp->decision == 0){ /**< Si la femelle se deplace vraiment en mer, ne rentre pas */

```

```

pp->trip.nbr_move ++ ;
if (pp->dist.dist_to_isl > dmax){ /**< Si la femelle est trop loin de l'île */
    cap_île = CalcCap_point(pp->x, pp->y, Xile, Yile);
    pp->fcap.cap = Chg_cap (pp->fcap.cap, cap_île,pp);
    /**< Changement de cap pour ne pas sortir de la matrice */
}else{ /**< Si la femelle n'est pas trop loin */
    if (pp->trip.towards_mem == 0) {
        /**< Si on ne se preoccupe pas/plus de l'effet memoire */
        if (pp->movement_type == 0)/**< Si se deplace en MDA */
            pp->fcap.cap = MDA_cap();
        else pp->fcap.cap = MAC_cap(pre[0], prey[1],pp);
        /**< Si elle se deplace en MAC */
    }
    else pp->fcap.cap=pp->fcap.cap;
}
}
if (pp->decision == 1){/**< Si elle a decide de rentrer */
    pp->trip.nbr_back ++ ;
    cap_île = CalcCap_point(pp->x, pp->y, Xile, Yile);
    pp->fcap.cap = cap_île ; /**< Cap vers l'île */
}
}

/**< Cap modulo 360 */
while (pp->fcap.cap < 0.)
    pp->fcap.cap = pp->fcap.cap + 360. ;
while (pp->fcap.cap >= 360.)
    pp->fcap.cap = pp->fcap.cap - 360.;

return pp->fcap.cap ;
} /* Fin de la fonction moving_pattern */

/******EOF***** */

```

Fichier : creation_trajet.c

```

/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"
extern long idum;

/*****
 \fn void route_without_mem (FurS *pp )
 \brief Determination du cap pour un pas de temps, sans memoire
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: towards_mem, pup.death_pup, pp->death_parent, Elapsed_time, perinatal_period_length,
Corporal_energy_MJ_kg_pup, cap, prey, number_ot_timesteps
 \see Functions: primary_calculations, ran2, deter_death, energy_ashore, energy_at_sea, moving_pattern, position
 *****/
void route_without_mem ( FurS *pp ){
    /*< Declaration et initialisation de parametres */
    float p=0;
    pp->trip.towards_mem = 0 ; /*< Ne se dirige pas vers le point memorise */

    /*< Corps de la fonction */
    primary_calculations(pp);

    /*< La mere et le petit sont-ils vivants ou morts ? */
    p = ran2(&idum);
    if (p <= deter_death(0,pp)){
        pup.death_pup = 1 ;
        fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tprobability for the pup to die = %f,compare to the treshold :
deter_death(0)= %f\n",id, Elapsed_time, p, deter_death(0,pp));
    }

    p = ran2(&idum);
    if (p <= deter_death(1,pp))
        pp->death_parent = 1 ;

    /*< Debut des boucles */
    if (pp->death_parent == 0){/*< Si la femelle est vivante */
        if (pup.death_pup == 0){/*< Si le petit est vivant */
            if (pp->location == 0){/*< Si la femelle est sur l'île */
                if (pp->trip.Grand_depart == 0){
                    /*< Si en plus ce n'est pas parce que c'est le debut de la simulation*/
                    if (pp->decision == 0){
                        /*< Si la femelle est "sur l'île" mais est deja partie mais n'a pas eu le
temps de suffisamment s'eloigner de l'île */
                        /*< On considere alors qu'elle est en mer */
                        pp->location = 1 ;
                        pp->time_at_sea ++ ;/*< Temps en mer +1 */
                        energy_at_sea(pp);/*< Calcul de l'energie en mer */
                    }
                }
            }
            else{/*< Si la femelle est en train de rentrer, c'est qu'elle vient
juste d'arriver sur l'île */
                if (Elapsed_time>(number_of_timesteps-48))
                    Elapsed_time = number_of_timesteps;
                else Departure_time();
            }
            /* Calcul de l'efficacite, l'energie, et la sinusoite */
            pp->en.Effectivness = (pp->energy - pp-
>en.Corporal_energy)/(float)(pp->time_at_sea);
            energy_ashore(pp);
            pp->fcap.Sinusoity = pp->fcap.Dcap_tot / pp->dist.Dist_swam ;

```

```

/* Enregistrement par voyage */
    fprintf(DATA_per_trip,"%s %d %d %d %d %d %.2f %.1f %d %d %s
%d %d ",id ,Agreg, Abund, PIRad, OpDist, RepliMap, pp->length,
pup.MassPupInit, pp->movement_type, pp->memorisation, Mode,
simulation_number, number_of_timesteps);
    fprintf(DATA_per_trip, "%d %d %.2f %.2f %.2f %.2f %d %d %d %.2f
%.2f %.2f\n",pp->trip.Trip_nbr, pp->time_at_sea, pp->dist.Dist_swam, pp-
>dist.Dist_max, pp->en.Efish_tot_trip, pp->en.Effectivness, pp-
>trip.nbr_fish, pp->trip.nbr_move, pp->trip.nbr_back,pp->fcap.first_cap,pp-
>fcap.Dcap_tot,pp->fcap.Sinusoity);

/* Incrementation de certains parametres */
    pp->trip.Time_sea_tot = pp->trip.Time_sea_tot + pp-
>time_at_sea;
    pp->dist.Dist_swam_tot = pp->dist.Dist_swam_tot + pp-
>dist.Dist_swam.
    if (pp->dist.Dist_max > pp->dist.Dist_max_1simul°
        pp->dist.Dist_max_1simul = pp->dist.Dist_max;
        pp->trip.nbr_fish_tot = pp->trip.nbr_fish_tot + pp->trip.nbr_fish;
        pp->trip.nbr_move_tot = pp->trip.nbr_move_tot + pp-
>trip.nbr_move;
        pp->trip.nbr_back_tot = pp->trip.nbr_back_tot + pp-
>trip.nbr_back;

/* Remise a 0 de certains parametres */
    pp->time_at_sea = 0 ;
    pp->dist.Dist_max = 0. ;
    pp->fcap.Dcap = 0.;
    pp->fcap.Dcap_tot = 0.;
    pp->dist.Dist_swam = 0. ;
    pp->trip.nbr_fish = 0;
    pp->trip.nbr_move = 0;
    pp->trip.nbr_back = 0;
    pp->trip.Trip_nbr ++;
    pp->en.Efish_tot_trip = 0.;
}
}
else {
/*< Si la femelle est sur l'île et que temps = 0, ie debut de la simulation*/
    pp->energy = pp->en.Corporal_energy ;
    pup.energy = pup.mass * MJ_kg_pup ;
    pp->time_at_sea = 0 ;
    /*< On commence a compter le temps passe en mer */
}
/* Enregistrement de cap_prec */
if (pp->fishing == 0)
    pp->fcap.cap_prec = pp->fcap.cap;
/* Calcul du cap MDA ou MAC */
if (pp->movement_type == 0)
/*< Type de deplacement MDA ou MAC */
    pp->fcap.cap = MDA_cap();
else pp->fcap.cap = MAC_cap(pre[0], prey[1],pp);

/* Enregistrement de first_cap */
if ((pp->trip.Grand_depart == 1) | ((pp->trip.Grand_depart == 0)&&
(pp->decision == 1)))
    pp->fcap.first_cap = pp->fcap.cap;

if ((pp->trip.Grand_depart == 0)&&(pp->decision == 0)){
    if (pp->fishing == 0){
        pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap - pp->fcap.cap_prec);
        if (pp->fcap.Dcap > 180.) {
            if (pp->fcap.cap > 180.)
                pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap - 360.;

```

```

else pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap;
if (pp->fcap.cap_prec >180.)
    pp->fcap.cap_prec_bis =
    pp->fcap.cap_prec - 360.;
else pp->fcap.cap_prec_bis = pp->fcap.cap_prec;
pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap_bis-
pp->fcap.cap_prec_bis);
    }
pp->fcap.Dcap_tot = pp->fcap.Dcap_tot + pp->fcap.Dcap;
/* Somme totale pour un individu, sur un voyage */
}
else pp->fcap.Dcap = 0.;
}
pp->decision = 0 .
}
else /*< Si la femelle est en mer */
{
pp->time_at_sea ++; /*< Temps en mer +1 */
energy_at_sea(pp); /*< Calcul de l'energie */
if (((pp->fishing == 0)&&(pp->trip.fishing_prec==0)) || ((pp->fishing == 1)&&
(pp->trip.fishing_prec==0)))
pp->fcap.cap_prec = pp->fcap.cap;
pp->fcap.cap = moving_pattern(pp);
/*< Cap en fonction de la decision */

if (pp->fishing == 0){
pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap - pp->fcap.cap_prec);
if (pp->fcap.Dcap > 180.){
if (pp->fcap.cap > 180.)

pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap - 360.;
else pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap;
if (pp->fcap.cap_prec >180.)
pp->fcap.cap_prec_bis = pp->fcap.cap_prec - 360.;
else pp->fcap.cap_prec_bis = pp->fcap.cap_prec;
pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap_bis-pp-
>fcap.cap_prec_bis);
}
pp->fcap.Dcap_tot = pp->fcap.Dcap_tot + pp->fcap.Dcap;
}
else pp->fcap.Dcap = 0.;
}
}
position(pp);
}
else /*< Si le petit est mort, on met son energie a 0 et on arrête la simulation en passant directement
au dernier pas de temps */
fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup is dead from starvation\n",id, Elapsed_time);
pup.energy = 0 ;
Elapsed_time = number_of_timesteps ;
pp->trip.Time_sea_tot = pp->trip.Time_sea_tot + pp->time_at_sea;
}
}else{ /*< Si la femelle est morte */
energy_at_sea(pp);
if (pup.death_pup == 0)
/*< Si le petit n'est pas mort, on continue la simulation jusqu'a ce qu'il meurt ou que la simulation se
termine */
fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup is not dead from starvation yet, despite the fact that the
mother died at sea and will not come back\n", id, Elapsed_time);
else
{
fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup is dead from starvation\n", id, Elapsed_time);
pup.energy = 0 ;
//pp->fishing=0;

```


Annexes

```
        Elapsed_time = number_of_timesteps ;
    }
}
} /* Fin de la fonction trajt_sans_mem */
/*-----*/

/*****
\fn void without_mem_simulation(FurS *pp)
\brief Determination de la trajectoire sans memoire pour une simulation
\param FurS *pp : pointeur pp on pourra indiquer à la fonction s'il s'agit du mâle ou de la femelle
\see Parameters: Elapsed_time, perinatal_period_length, rate_mass_gain_pup, MJ_kg_pup, energy_pup_after_suckling,
pup.death_pup, pp->death_parent, Visited_area_matrice
\see Functions: route_without_mem, mass_calculation
*****/
void without_mem_simulation(FurS *pp){
    /* Initialisation */
    static float p ;
    static float Temps=0. ;
    departure_hour = Normale(7,3);

    /**< tps = 0 */
    Elapsed_time = 0 ;

    /* Calcul des masses et compteurs temps */
    pp->mass = pp->mass + 1.106*1.5 + 1.002*perinatal_period_length;
    pp->energy = pp->mass * MJ_kg_fem ;
    Mat_PdsPup[compteur_timestep] = pup.mass ;
    Mat_Time[compteur_timestep] = Elapsed_time ;

    /* Enregistrement*/
    fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
    RepliMap, pp->length, pup.MassPupInit);
    fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %s %d %d ", pp->movement_type, pp->memorisation, Mode,
    simulation_number, number_of_timesteps);

    fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f ", Elapsed_time, pp->x, pp->y);
    fprintf(DATA_per_timestep,"NA NA NA NA %f NA NA NA NA NA\n", pp->fcap.cap);

    compteur_timestep ++;
    compteur_timestep_all ++;

    /**< Variation de la masse du petit au cours de la periode perinatale */
    fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup birth mass is :%.3f\n",id, Elapsed_time,pup.mass);
    fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tDuring the perinatal period (6 days) the pup will gain 1.5 kg\n",id,
    Elapsed_time);
    pup.energy_pup_before_suckling = pup.energy ;

    /**< tps = Fin de periode perinatale (au moins 144)*/
    Elapsed_time = perinatal_period_length *24 + departure_hour;
    /**< Mise a 6 jours du compteur temps (apres les 6 jours de periode perinatale */

    pup.mass = pup.mass + 1.5;
    pup.MassPup_after_perinatal = pup.mass;

    /* Enregistrement pour calcul de taux de croissance IR */
    Mat_PdsPup[compteur_timestep] = pup.mass ;
    Mat_Time[compteur_timestep] = Elapsed_time ;

    fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tPup mass after the perinatal attendance period : %.3f\n",id,
    Elapsed_time,pup.mass);

    /* Pup */
    pup.energy = pup.mass * MJ_kg_pup ;
}
```

Annexes

```
pup.energy_pup_after_suckling = pup.energy ;
/* Mere */
pp->mass = pp->en.MassOtlnit;
pp->energy = pp->mass * MJ_kg_fem;

/* Enregistrement */
fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
RepliMap, pp->length, pup.MassPuplnit);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %s %d %d na na ", pp->movement_type, Mode, simulation_number,
number_of_timesteps);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f ",Elapsed_time, pp->x, pp->y);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %f %f ",pp->energy,pup.energy, pp->mass, pup.mass);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %d %d\n",pp->location, pp->decision, pp->fishing,
DayNight_mat[Elapsed_time]);

compteur_timestep ++;
compteur_timestep_all ++;

/**< Tps = Apres periode perinatale (au moins 145 donc) */
Elapsed_time ++;
pp->trip.Grand_depart = 1;

/**< Boucle des temps tant que tps <2880 */
while (Elapsed_time <= number_of_timesteps){
    /**< Tant que l'on n'a pas atteint temps = temps de fin de simulation */
    /*--- Enregistrements ---*/
    fprintf(data, "EwonFem = %f\n", pp->en.Ewon);
    Visited_area_matrice[pp->case_x][pp->case_y] ++ ;

    /*--- Calculs ---*/
    route_without_mem (pp);          /**< Calcul du cap pour un trajet sans memoire */
    mass_calculation(pp);           /**< Calcul des masses */
    Temps = (float)(Elapsed_time);

    /* Enregistrement du poids du pup pour calcul d'IR */
    if(pup.death_pup == 0){
        Mat_PdsPup[compteur_timestep] = pup.mass ;
        Mat_Time[compteur_timestep] = Temps ;
    }

    /* Enregistrement des resultats */
    fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
RepliMap, pp->length, pup.MassPuplnit);
    fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %s %d %d ", pp->movement_type, pp->memorisation,
Mode, simulation_number, number_of_timesteps);

    fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f ",Elapsed_time, pp->x, pp->y);
    fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %f %f ",pp->energy, pup.energy, pp->mass, pup.mass);
    fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %d %d %d %d\n",pp->fcap.cap, pp->fcap.Dcap,
pp->location, pp->decision, pp->fishing,DayNight_mat[Elapsed_time]);

    compteur_timestep ++;
    compteur_timestep_all ++;

    fprintf(data,"time at sea : %d", pp->time_at_sea);
    Elapsed_time ++; /* On passe au pas de temps suivant */
    pp->trip.Grand_depart = 0; /* Ce n'est plus jamais le premier depart apres ... */
}

/*--- Verification de mortalite au dernier pas de temps ---*/
/**< La mere et le petit sont-ils morts au dernier pas de temps ? */
if (pup.death_pup == 0){
    p = ran2(&idum);
```

Annexes

```
        if (p <= deter_death(0,pp))
            pup.death_pup = 1 ;
    }
    if (pp->death_parent == 0){
        p = ran2(&idum);
        if (p <= deter_death(1,pp))
            pp->death_parent = 1 ;
    }

    fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tDead pup: %d, Dead female: %d\n",id, Elapsed_time,pup.death_pup,
pp->death_parent);

} /* Fin de la fonction without_mem_simulation */
/*-----*/

/******EOF***** */
```

Fichier : creation_trajet_mem.c

```

/* Initialisation des headers et libraries */
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>
#include <math.h>
#include "simul.h"
extern long idum;

/*****
 \fn void route_with_mem (FurS *pp)
 \brief Determination du cap pour un pas de temps, avec memoire
 \param FurS *pp : pointeur pp
 \see Parameters: towards_mem, pup.death_pup, pp->death_parent, Elapsed_time, perinatal_period_length, x_mem,
 y_mem, Xile, Yile, dist_to_isl Corporal_energy, MJ_kg_pup, cap, prey, number_of_timesteps
 \see Functions: primary_calculations, ran2, deter_death, mem_island, Normale, energy_ashore, energy_at_sea,
 moving_pattern, position, memorising
 *****/
void route_with_mem (FurS *pp){
    /**< Declaration des parametres */
    float dist_mem ;
    float dist_isl_mem ;
    float p ;
    float cap_mem;

    /**< Corps de la fonction */
    primary_calculations(pp);

    /**< La mere et le petit sont-ils vivants ou morts ? */
    p = ran2(&idum);
    if (p <= deter_death(0,pp)){
        pup.death_pup = 1 ;
        // pp->fishing=0;
        fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tprobability for the pup to die = %f,compare to the treshold :
        deter_death(0)= %f\n",id, Elapsed_time, p, deter_death(0,pp));
    }
    p = ran2(&idum);
    if (p <= deter_death(1,pp)){
        pp->death_parent = 1 ;
        // pp->fishing=0;
        // pup.death_pup=1;
    }

    /**< Debut des boucles */
    if (pp->death_parent == 0){/**< Si la femelle est vivante */
        if (pup.death_pup == 0){/**< Si le petit est vivant */
            if (pp->location == 0){/**< Si la femelle est sur l'île */
                if (pp->trip.Grand_depart == 0){/**< Si en plus ce n'est pas parce que c'est
                le debut de la simulation */
                    if (pp->decision == 0){ /**< Si la femelle est "sur l'île" mais est déjà partie
                    mais n'a pas eu suffisamment le temps de s'eloigner de l'île */
                        pp->location = 1 ;
                        /**< On considere alors qu'elle est en mer */
                        pp->time_at_sea ++ ; /**< Temps en mer +1 */
                        energy_at_sea(pp); /**< Calcul de l'energie en mer */
                        pp->fcap.cap = pp->fcap.cap_prec;
                    }else{/**< Si la femelle est en train de rentrer, c'est qu'elle vient
                    juste d'arriver sur l'île */
                        if (Elapsed_time>(number_of_timesteps-48))
                            Elapsed_time = number_of_timesteps;
                        else Departure_time();
                    }
                }
            }
        }
    }
}

```

```

/* Calcul de l'efficacite, l'energie, et la sinusoite */
pp->en.Effectivness = (pp->energy -
pp->en.Corporal_energy)/(float)(pp->time_at_sea);
energy_ashore(pp);

/* Calcul du cap */
cap_mem = CalcCap_point(pp->x, pp->y, pp->x_mem,
pp->y_mem);

pp->fcap.cap = mem_island(cap_mem,pp);
/*< Cap vers le maximum memorise */
pp->fcap.Sinusoity = pp->fcap.Dcap_tot /
pp->dist.Dist_swam ;

/* Enregistrement par voyage */
fprintf(DATA_per_trip,"%s %d %d %d %d %d %.2f %.1f %d %d %s
%d %d ",id ,Agreg, Abund, PIRad, OpDist, RepliMap, pp-
>length,pup.MassPuplnit, pp->movement_type, pp->memorisation, Mode,
simulation_number, number_of_timesteps);
fprintf(DATA_per_trip, "%d %d %.2f %.2f %.2f %.2f %d %d %d %.2f
%.2f %.2f\n",pp->trip.Trip_nbr, pp->time_at_sea, pp->dist.Dist_swam, pp-
>dist.Dist_max, pp->en.Efish_tot_trip, pp->en.Effectivness,pp-
>trip.nbr_fish, pp->trip.nbr_move, pp->trip.nbr_back,pp->fcap.first_cap,pp-
>fcap.Dcap_tot,pp->fcap.Sinusoity);

/* Incrementation de certains parametres */
pp->trip.Time_sea_tot = pp->trip.Time_sea_tot +
pp->time_at_sea;
pp->dist.Dist_swam_tot = pp->dist.Dist_swam_tot +
pp->dist.Dist_swam
if (pp->dist.Dist_max > pp->dist.Dist_max_1simul)
    pp->dist.Dist_max_1simul = pp->dist.Dist_max;

pp->trip.nbr_fish_tot = pp->trip.nbr_fish_tot +
pp->trip.nbr_fish;
pp->trip.nbr_move_tot = pp->trip.nbr_move_tot +
pp->trip.nbr_move;
pp->trip.nbr_back_tot = pp->trip.nbr_back_tot +
pp->trip.nbr_back;

/* Remise a 0 de certains parametres */
pp->time_at_sea = 0 ;
pp->dist.Dist_max = 0. ;
pp->dist.Dist_swam = 0. ;
pp->trip.nbr_fish = 0;
pp->trip.nbr_move = 0;
pp->trip.nbr_back = 0;
pp->fcap.Dcap = 0.;
pp->fcap.Dcap_tot = 0.;
pp->trip.Trip_nbr ++;
pp->en.Efish_tot_trip = 0.;
}
/* Enregistrement de cap_prec */
if (pp->fishing == 0)
    pp->fcap.cap_prec = pp->fcap.cap;
}else{
/*< Grand.depart == 1 */
if (pp->fishing == 0)
    pp->fcap.cap_prec = pp->fcap.cap;
cap_mem = CalcCap_point(pp->x, pp->y, pp->x_mem, pp->y_mem);

pp->fcap.cap = Normale(cap_mem, 5);

```

```

        /**< Cap = cap memorise +/- 15° */
        pp->trip.towards_mem = 1 ;
        /**< Indice : Se dirige vers le point memorise */

        pp->energy = pp->en.Corporal_energy ;
        pup.energy = pup.mass * MJ_kg_pup ;
        pp->time_at_sea = 0 ;
        /**< On commence a compter le temps passe en mer */
    }
    /* Enregistrement de first_cap */
    if ((pp->trip.Grand_depart == 1) || ((pp->trip.Grand_depart == 0)&&
    (pp->decision == 1)))
        pp->fcap.first_cap = pp->fcap.cap;

    if ((pp->trip.Grand_depart == 0)&&(pp->decision == 0)){
        if (pp->fishing == 0){
            pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap - pp->fcap.cap_prec);
            if (pp->fcap.Dcap > 180.){
                if (pp->fcap.cap > 180.)
                    pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap - 360.;
                else pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap;
                if (pp->fcap.cap_prec > 180.)
                    pp->fcap.cap_prec_bis =
                    pp->fcap.cap_prec - 360.;
                else pp->fcap.cap_prec_bis = pp->fcap.cap_prec;
                pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap_bis -
                pp->fcap.cap_prec_bis);
            }
            pp->fcap.Dcap_tot = pp->fcap.Dcap_tot + pp->fcap.Dcap;
            /* Somme totale pour un individu, sur un voyage */
        }
        else pp->fcap.Dcap = 0.;
    }
    pp->decision = 0 ;
} else /**< Si la femelle est en mer */
    pp->time_at_sea ++ ;    /**< Temps en mer +1 */
    energy_at_sea(pp);    /**< Calcul de l'energie */
    dist_mem = Dist_Eucl(pp->x, pp->y, pp->x_mem, pp->y_mem);
    dist_isl_mem = Dist_Eucl(pp->x_mem, pp->y_mem, Xile, Yile);

    if ((dist_mem < pp->dist.length_step) || (pp->fishing == 1) || (pp->dist.dist_to_isl >=
    dist_isl_mem) || (pp->dist.dist_to_isl >= dmax))
        pp->trip.towards_mem = 0 ;

    /* Calcul de cap_prec */
    if (((pp->fishing == 0)&&(pp->trip.fishing_prec == 0)) || ((pp->fishing == 1)&&
    (pp->trip.fishing_prec == 0)))
        pp->fcap.cap_prec = pp->fcap.cap;

    /* Calcul du cap */
    pp->fcap.cap = moving_pattern(pp);    /**< Cap en fonction de la decision */

    if (pp->fishing == 0){
        pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap - pp->fcap.cap_prec);
        if (pp->fcap.Dcap > 180.){
            if (pp->fcap.cap > 180.)
                pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap - 360.;
            else pp->fcap.cap_bis = pp->fcap.cap;
            if (pp->fcap.cap_prec > 180.)
                pp->fcap.cap_prec_bis = pp->fcap.cap_prec - 360.;
            else pp->fcap.cap_prec_bis = pp->fcap.cap_prec;
            pp->fcap.Dcap = fabs(pp->fcap.cap_bis -
            pp->fcap.cap_prec_bis);
        }
    }

```

Annexes

```

    }
    pp->fcap.Dcap_tot = pp->fcap.Dcap_tot + pp->fcap.Dcap;
}
else pp->fcap.Dcap = 0.;

/* Memorisation si necessaire (si memtype = 2 en plus !)*
if (pp->memorisation == 2 && pp->decision == 0)
/*< Si c'est une memorisation de type 2, memorise a chaque voyage
Le meilleur, si meilleur */
    memorising(pp);
}
position(pp);
}else {
/*< Si le petit est mort, on met son energie a 0 et on arrête la simulation en passant
directement au dernier pas de temps */
    fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup is dead from starvation\n",id, Elapsed_time);
    pup.energy = 0 ;
    pp->fishing=0;
    Elapsed_time = number_of_timesteps ;
    pp->trip.Time_sea_tot = pp->trip.Time_sea_tot + pp->time_at_sea;
}
}else{ /*< Si la femelle est morte */
    energy_at_sea(pp); /*< Calcule de l'energie : 0 pour la mere*/
    pp->fishing=0;
    if (pup.death_pup == 0)
        fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup is not dead from starvation yet, despite the fact that the
mother died at sea and will not come back\n", id, Elapsed_time);
    else{
        fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup is dead from starvation\n", id, Elapsed_time);
        pup.energy = 0 ; // peut etre a enlever
        pp->fishing=0;
        Elapsed_time = number_of_timesteps ;
    }
}
}
} /* Fin de la fonction trajet_mem */
/*-----*/

/*****
\fn void with_mem_simulation(FurS *pp )
\brief Determination de la trajectoire avec memoire : periode de prospection + allaitement pour une simulation
\param FurS *pp : pointeur pp
\see Parameters: memAbundance, Initial_trip_length, Elapsed_time, perinatal_period_length,
rate_mass_gain_pup,mJ_kg_pup, energy_pup_after_suckling, pup.death_pup, pp->death_parent, Visited_area_matrice
\see Functions: deter_loc, mem_init, initialisation, route_with_mem, mass_calculation
*****/
void with_mem_simulation(FurS *pp){
    /* Initialisation */
    static float p ;
    int departure_hour;
    static float Temps = 0.;
    departure_hour = Normale(7,3);
    pp->memAbundance = 0 ;

    /*< Boucle des temps pour le voyage de prospection */
    for (Elapsed_time = (-24 * Initial_trip_length) ; Elapsed_time <0 ; Elapsed_time++){
        /*< Pendant la periode de prospection */
        fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
RepliMap, pp->length, pup.MassPupInit);
        fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %s %d %d ", pp->movement_type, pp->memorisation,
Mode, simulation_number, number_of_timesteps);

        fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f ", Elapsed_time, pp->x, pp->y);
    }
}

```

Annexes

```
fprintf(DATA_per_timestep,"NA NA NA NA %f NA NA NA NA NA\n", pp->fcap.cap);

compteur_timestep_all ++;
deter_loc(pp); /**< Determination de la localisation */
memoire_en_prospection(pp);
/**< Mouvement MDA ou MAC et memorisation du meilleur point */

}
/** initialisations de nouveau */
initialisation_parent(pp);
initialisation_pup();
pp->fcap.cap=0;

/**< tps = 0 */
Elapsed_time = 0 ;

/** Calcul des masses et compteurs temps */
pp->mass = pp->mass + 1.106*1.5 + 1.002*perinatal_period_length;
pp->energy = pp->mass * MJ_kg_fem ;
Mat_PdsPup[compteur_timestep] = pup.mass ;
Mat_Time[compteur_timestep] = Elapsed_time ;

/**Enregistrements */
fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
RepliMap, pp->length,pup.MassPupInIt);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %s %d %d ", pp->movement_type, pp->memorisation, Mode,
simulation_number, number_of_timesteps);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f " ,Elapsed_time, pp->x, pp->y);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %f %f ",pp->energy, pup.energy, pp->mass, pup.mass);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %d %d %d %d\n",pp->fcap.cap, pp->fcap.Dcap,pp->location,
pp->decision, pp->fishing,DayNight_mat[Elapsed_time]);

compteur_timestep ++;
compteur_timestep_all ++;

/**< Variation de la masse du petit au cours de la periode perinatale */
fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tThe pup birth mass is :%.3f\n",id, Elapsed_time,pup.mass);
fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tDuring the perinatal period (6 days) the pup will gain 1.5 kg\n",id
, Elapsed_time);

/**< tps = Fin de periode perinatale (au moins 144) */
Elapsed_time = perinatal_period_length *24 + departure_hour;
/**< Mise a 6 jours du compteur temps (apres les 6 jours de periode perinatale )*/

pup.energy_pup_before_suckling = pup.energy ;
pup.mass = pup.mass + 1.5; /**< cf Georges et guinet 2000*/
pup.MassPup_after_perinatal = pup.mass;

/** Enregistrement pour calcul de taux de croissance IR */
Mat_PdsPup[compteur_timestep] = pup.mass ;
Mat_Time[compteur_timestep] = Elapsed_time ;

/** pup */
pup.energy = pup.mass * MJ_kg_pup ;
pup.energy_pup_after_suckling = pup.energy ;

/** mere */
pp->mass = pp->en.MassOtInIt;
pp->energy = pp->mass * MJ_kg_fem;

/** Enregistrement */
fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
RepliMap, pp->length, pup.MassPupInIt);
```


Annexes

```
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %s %d %d ", pp->movement_type, pp->memorisation, Mode,
simulation_number, number_of_timesteps);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f ",Elapsed_time, pp->x, pp->y);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %f %f ",pp->energy, pup.energy, pp->mass, pup.mass);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %d %d %d %d\n",pp->fcap.cap, pp->fcap.Dcap,pp->location,
pp->decision, pp->fishing,DayNight_mat[Elapsed_time]);

compteur_timestep ++;
compteur_timestep_all ++;

/*< Tps = Apres periode perinatale (au moins 145 donc) */
Elapsed_time ++; /*< On passe au pas de temps suivant */
pp->trip.Grand_depart = 1; /*< Flag qui sert dans la fonction route_without_mem()*/

/*< Boucle des temps pour la periode d'allaitement tant que tps < 2880 */
while (Elapsed_time <= number_of_timesteps){
/*< Tant que l'on n'a pas atteint temps = temps de fin de simulation */
/*--- Enregistrements ---*/
printf(data, "Ewon female = %f\n", pp->en.Ewon);
Visited_area_matrice[pp->case_x][pp->case_y] ++;
route_with_mem(pp);

/*< Calcul de la nouvelle position et de l'energie */
mass_calculation(pp); /*< Calcul des masses */
Temps = (float)(Elapsed_time);

/* Enregistrement du poids du pup pour calcul d'IR */
if(pup.death_pup == 0){
Mat_PdsPup[compteur_timestep] = pup.mass ;
Mat_Time[compteur_timestep] = Temps ;
}

/* Enregistrement des resultats */
fprintf(data,"time at sea female : %d\n", pp->time_at_sea);
fprintf(DATA_per_timestep,"%s %d %d %d %d %d %.1f %.1f ", id, Agreg, Abund, PIRad, OpDist,
RepliMap, pp->length, pup.MassPupInit);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %d %s %d %d ", pp->movement_type, pp->memorisation,
Mode, simulation_number, number_of_timesteps);
fprintf(DATA_per_timestep,"%d %f %f ",Elapsed_time, pp->x, pp->y);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %f %f ",pp->energy, pup.energy, pp->mass, pup.mass);
fprintf(DATA_per_timestep,"%f %f %d %d %d %d\n",pp->fcap.cap, pp->fcap.Dcap,
pp->location, pp->decision, pp->fishing,DayNight_mat[Elapsed_time]);

compteur_timestep ++;
compteur_timestep_all ++;

Elapsed_time ++; /* On passe au pas de temps suivant */
pp->trip.Grand_depart = 0; /* Ce n'est plus jamais le grand depart apres ... */
}
Visited_area_matrice[pp->case_x][pp->case_y] ++;

/*--- Verification de mortalite au dernier pas de temps ---*/
/*< La mere et le petit sont-ils morts au dernier pas de temps ? */
if (pup.death_pup == 0){
p = ran2(&idum);
if (p <= deter_death(0,pp)){
pup.death_pup = 1 ;
//pp->fishing=0;
}
}
if (pp->death_parent == 0){
p = ran2(&idum);
if (p <= deter_death(1,pp)){
```

Annexes

```
                pp->death_parent = 1;
                // pup.death_pup=1;
                //pp->fishing=0;
            }

            fprintf(DATA_notes,"%s\t%d\tDead pup: %d, Dead female: %d\n",id, Elapsed_time,pup.death_pup,
                pp->death_parent);

        } /* Fin de la fonction with_mem_simulation */
        /*-----*/

        /******EOF***** */
```

Annexes

Fichier : simul.h

```
#include <stdio.h>
#include <stdlib.h>
#include <string.h>

/*****
Definition de parametres fixes
*****/
/** General */
#define R 6378.1          /**< Radius of the earth */

/** Parametres de distance, duree et vitesse */
#define Horizontal_time_step 1.          /**< Pas de temps : 1 heure */
#define Initial_trip_length 17          /**< Duree du voyage de prospection = 17 jours environ */
#define perinatal_period_length 6          /**< Duree de la periode perinatale : 6 jours (entre 5 et 7) */
#define Cell_length 10.          /**< Les cellules font 10km * 10km. */
#define Max_time_sea 15          /**< Maximum du temps allouable en mer */
#define fem_speed 2.11          /**< m/s. Vitesse de nage de la femelle */

/** Parametres d'energetique */
#define MJ_kg_fem 10.59          /**< MJ/kg. Contenu energetique d'un kg d'female */
#define MJ_kg_pup 8.24          /**< MJ/kg. Contenu energetique d'un kg de pup */
#define FMR_sea 5.42          /**< W/kg. Metabolic rate at sea */

/** Parametres de la map */
#define NX 101          /**< Number of lines in the Map Data Set */
#define NY 101          /**< Number of columns in the Map Data Set */

/*****
Definition des structures otaries
*****/
/** Structure de donnees caracterisant les femelles tout au long de la simulation. */

struct FS_cap{
    float cap;          /**< Cap pris par la femelle, en degres */
    float first_cap;    /**< Cap au depart de l'île, vers le point memorise */
    float Dcap;         /**< Delta cap : difference de cap entre 2 pas de temps */
    float Dcap_tot;     /**< Somme des delta cap a tous pas de temps, /120 jours, par individus */
    float cap_prec;     /**< Cap precedent de reference pour le calcul de Dcap */
    float cap_prec_bis; /**< Cap precedent remanie si necessaire pour calcul */
    float cap_bis;      /**< Cap pris au temps t, remanie pour calcul de Dcap si necessaire */
    float Sinusoity;    /**< Indice de la sinusoite du trajet : Dcap/Temps en mer, par trip */
};

struct FS_energy{
    float Corporal_energy; /**< Energie "corporelle" de la femelle */
    float EM_h;           /**< Depense energetique d'une femelle en MER, par heure */
    float EM_day;        /**< Depense energetique d'une femelle en MER, par jour */
    float MJ_lost_island_2days; /**< Depense energetique d'une femelle a TERRE, en 2 jours */
    float Emax;          /**< Energie maximale que peut engranger une femelle */
    float Ewon;          /**< Energie gantee par la femelle lors de son voyage */
    float Ewb;           /**< Energie necessaire pour rentrer */
    float Efish_tot_trip; /**< Energie gantee par la peche sur un voyage en mer */
    float MassOtlnit;    /**< Masse initiale de la femelle calculee a partir de sa longueur */
    float MassMaxNight;  /**< Masse maximale atteignable par la femelle sur une nuit */
    float MassEndNight;  /**< Masse atteinte par la femelle en fin de nuit */
    float Effectivness;  /**< Efficacite de foraging de la mere */
    int purcent_Ewb;     /**< Energie pour rentrer / Emax en % */
    int purcent_E;       /**< Energie (t) / Emax en % */
    int purcent_t;       /**< Temps passé en mer / (Temps max allouable - temps pour rentrer) */
    float Efish;
};
```

Annexes

```
struct FS_trip{
    float Time_sea_tot_mean;
    int Trip_nbr;           /**< Numero du voyage en mer */
    int nbr_fish;          /**< Nombre de peche sur un voyage en mer */
    int nbr_move;         /**< Nombre de deplacements "aller" sur un voyage en mer */
    int nbr_back;         /**< Nombre de deplacements "retour" sur un voyage en mer */
    int nbr_back_tot;     /**< Nombre de deplacements "retour" sur une simulation */
    int nbr_fish_tot;     /**< Nombre de peche sur une simulation */
    int nbr_move_tot;     /**< Nombre de deplacements "aller" sur une simulation */
    int towards_mem;      /**< Flag : 1 si la femelle se dirige vers le point memorise, 0 sinon */
    int step;             /**< Flag : 1 si la femelle se deplace, 0 sinon, donc si elle pêche */
    int Grand_depart;    /**< Flag pour dire que quitte l'île pour la premiere fois.*/
    int fishing_prec;    /**< Flag pour savoir si la femelle pechait au pas de temps t-1 */
    int time_to_isl;     /**< Temps necessaire pour revenir a l'île */
    int Time_btw_fish;   /**< Temps écoulé entre 2 pecheries */
    int Time_sea_tot;    /**< Temps passe en mer, par individus */
};

struct FS_distance{
    float length_step;   /**< Distance covered, in cell : cell / time step */
    float distance_travelled_km; /**< Distance nagée en un pas de temps */
    float dist_to_isl;   /**< Distance female/île, en cellule (multiplier par 10 pour avoir en km) */
    float Dist_max;     /**< Distance à l'île maximale atteinte lors d'un trip en km */
    float Dist_btw_fish; /**< Distance parcourue entre 2 pecheries */
    float Dist_swam;    /**< Distance nagée, en km, par trip */
    float Dist_swam_mean; /**< Distance moyenne parcourue par trip sur une simulation */
    float Dist_swam_tot; /**< Distance totale nagée apr individus */
    float Dswam_mean_tot; /**< Distance moyenne sur les 100 individus parcourue par trip */
    float Dist_max_1simul; /**< Distance maximale atteinte sur 120 jours, par individus */
};

typedef struct {
    // en relation avec la position
    float x;           /**< Position reelle de mother en x : axe vertical, croissant vers le bas car matrice */
    float y;           /**< Position reelle de mother en y : axe horizontal, croissant vers la droite car matrice */
    int case_x;        /**< Position entiere de mother en x : dans la matrice correspond au numero de ligne */
    int case_y;        /**< Position entiere de mother en y : dans la matrice correspond au numero de colonne */
    int location ;     /**< Flag sur la position : 0 = on island / 1 = at sea */

    // en relation avec la mémoire
    int memorisation ; /**< flag Mem0 =memorise pas Mem1 = memorise lors de chaque voyage*/
    float x_mem;       /**<Coordonnees du point de maximale abondance memorise au voyage precedent */
    float y_mem;       /**<Coordonnees du point de maximale abondance memorise au voyage precedent */
    float memAbundance; /**< Abondance maximale de position memorisee lors du voyage precedent */

    //relation avec le comportement de foraging
    int decision ;     /**< Flag sur la decision : 0 = deplacement / 1 = retour vers l'île */
    int fishing ;      /**< Flag sur la decision de peche : 0 = ne peche pas / 1 = peche */
    int movement_type ; /**< Flag sur le type de mouvement/strategie : 0 = MDA / 1 = MAC */
    int time_at_sea ;  /**< Compteur du temps passe en mer a chaque voyage */

    //en relation avec l'animal
    float mass ;       /**< Masse de female */
    float length;      /**< Longueur de female en cm */
    float energy ;     /**< Energie de female */
    int death_parent;  /**< Flag : 1 si la femelle est morte, 0 si elle est vivante */

    struct FS_cap fcap; /**< Appel de la structure FS_cap, pp->cap.variable de cap */
    struct FS_energy en; /**< Appel de la structure FS_energy, pp->en.variable d'energie */
    struct FS_trip trip; /**< Appel de la structure FS_trip, pp->trip.variable de trip */
    struct FS_distance dist; /**< Appel de la structure FS_distance, pp->dist.variable de distance */
} FurS ;
```

Annexes

```
struct FS_pup{
    float mass ;           /**< Masse de l'FS_pup */
    float energy ;        /**< Energie de l'FS_pup */
    int death_pup;        /**< Flag : 1 si le pup est mort, 0 si il est vivant */
    float MJ_loss_pup;    /**< Perte energetique du petit */
    float MassPuplnit;    /**< Masse initiale du pup */
    float MassPup_after_perinatal; /**< Masse du petit apres allaitement perinatal */
    float energy_pup_after_suckling; /**< Energie du petit apres la derniere periode d'allaitement */
    float energy_pup_before_suckling; /**< Energie du petit avant la derniere periode d'allaitement */
    float lr;             /**< Taux de croissance du poussin */
};
struct FS_pup pup;

struct point{
    int x;
    int y;
};

/*****
    Declaration des differentes fonctions du programme
*****/

/**< Fonctions de recup_param_directory.c : */
void recup_directory(char *argv[]);
void read_simul_config (char *argv[], FurS *);

/**< Fonctions de statistical_functions.c : */
float ran2(long *idum);
float Normale(float mu , float sigma);
int Bernoulli (float p);
float PenteRegLin();

/**< Fonctions de map.c : */
void matrice_zero (void);
void read_txt_map(void);
void matrice_process(void);
float calc_MoyEnv (void);

/**< Fonctions de moving_pattern.c : */
float Dist_Eucl(float x_1, float y_1, float x_2, float y_2) ;
float MDA_cap (void);
float MAC_cap (float previous_prey, float prey, FurS * ) ;
float CalcCap_point(float x_1, float y_1, float x_2, float y_2) ;
float Chg_cap (float cap_fem, float cap_ile,FurS * ) ;
void position (FurS * ) ;
float moving_pattern(FurS *);

/**< Fonctions de parameters.c */
void initialisation_parent (FurS *);
void initialisation_pup(void);
void deter_loc (FurS *);
void deter_dec (float Energy_content, FurS *);
void primary_calculations (FurS *);

/**< Fonctions de memory.c */
void memorising (FurS *);
float mem_island (float cap_mem, FurS *);
void memoire_en_prospection(FurS *);

/**< Fonctions de energy_calculation.c */
void energy_basics (FurS *);
void energy_ashore (FurS *);
void energy_at_sea (FurS *);
```

Annexes

```
void energy_max (FurS *);
void mass_calculation (FurS *);
float deter_death (int indiv, FurS *);
void energy_way_back (FurS *);

/**< Fonctions de File_reading_writting.c */
void mortality_matrice_creation(void);
void way_back_matrice(void);
void explored_area(void);
void trajectory_file(FurS *);
void DayNightFile(void);
void Departure_time(void);
void trainee(void);

/**< Fonctions de creation_trajets.c */
void route_without_mem (FurS *);
void without_mem_simulation(FurS *);

/**< Fonctions de creation_trajets_mem.c */
void route_with_mem (FurS *);
void with_mem_simulation(FurS *);

/**< Fonctions de trajet_all_time.c */
void entire_simulation(char *argv[],FurS *);
void Debugger(char*);

/*****
Declaration des differents parametres et variables
*****/
/**< FICHIERS ET MATRICES ASSOCIEES */
/**< ENTREE : Definitions de matrice et fichiers.txt en variables d'entree */
FILE * tests;
FILE * Simul_config ;
FILE * matrice_text ;
FILE * mortality ;
FILE * way_back_text ;
FILE * DayNight ;
char DayNight_mat[2904];
float Matrice[NX][NY] ;
float Way_back_proba[101][101][101];
float Mortality_matrice[101][2];
float Trainee_matrice[27][2];

/**< SORTIE : Definitions de matrice et fichiers.txt en variables de sortie */
FILE * fishing_area ;
FILE * visited_area ;
FILE * DATA_per_trip;
FILE * DATA_per_fishery;
FILE * DATA_per_timestep;
FILE * DATA_notes;
FILE * DATA_final;
FILE * DATA_allREP;
FILE * trajectory;
FILE * data ;
FILE * ftrainee ;
int Fishing_matrice[501][501];
int Visited_area_matrice[501][501];

/**< CHAINE DE CARACTERES */
char param[1000];
char param2[1000];
char chemin_resultats[1000];
```

Annexes

```
char *directory;
char id[400];
char id_map[200];
char id_female[200];
char Mode[100];

/**< ENTIERS */
int
/* Parametres de la carte */
X,
Y,
Xile,           /**< Coordonnees de l'île en X */
Yile,          /**< Coordonnees de l'île en Y */
PIRad,         /**< Rayon du plateau sans ressource autour de l'île */
OpDist,
Agreg,
Abund,
RepliMap,
/* Parametres de la simulation */
simulation_number, /**< Numeros de la simulation en cours, pour la même female */
number_of_simulations, /**< Nombre de simulation effectuees par female, par carte */
number_of_timesteps, /**< Nombre de pas de temps que comporte la simulation */
/* Parametres temporels */
Elapsed_time,    /**< Temps ecoule, en pas de temps, en heures */
compteur_timestep_all,
compteur_timestep,
departure_hour,
initial_date,
deb_flag;       /**< Flag pour debugger (incrementation de 1 a chaque appel)*/

/**< FLOTTANTS */
float
  MoyEnv,       /**< Moyenne des abondances de l'environnement, ie de la matrice */
  prey[2],
  dmax;

/**< MATRICES DE FLOTTANTS */
float Mat_Time[5000];           /**< Matrice contenant les pas de temps repertories*/
float Mat_PdsPup[5000];       /**< Matrice contenant les poids du pups à chaque pas de temps donnees dans Mat_time */

/*****EOF*****/
```

Annexe III. Agrégation et Abondance

1. Déterminer l'équivalence entre les niveaux d'agrégation et le nombre de patch



Figure A3.1. Définition d'un patch de cellule

Niveau d'agrégation	Nombre de patch	Taille moyenne d'un patch
0	507	1.503
3	59	13.02
6	22	36.32
10	11	67.36

2. Déterminer l'équivalence entre les niveaux d'abondance et la quantité de ressource correspondante

L'énergie gagnée par la pêche est définie par l'équation $E_{fish} = 4Map(X_{seal})(Y_{seal}) \frac{E_{mh}}{1.5}$.

Nous avons déterminé combien une otarie gagne par évènement de pêche en fonction de l'abondance de la carte. Nous avons effectué les calculs sur une carte de niveau d'abondance élevée et un niveau d'agrégation Aggreg=3.

Nombre heure de pêche	Energie avant et après pêche	Différence par heure (MJ/h)
4h	373,13-340,33	8.185
3h	336,98-360,46	7.83
4h	389,12-354,02	8.775
4h	386,32-354,72	7.9
5h	320,92-354,09	6.63
5h	280,68-294,96	2.856
5h	297,56-275,53	4.406
6h	308,33-280,86	4.58
5h	386,93-357,98	5.79
2h	341,41-333,11	4.15

La moyenne est de 6.111MJ/h soit 1459.6 kcal en fonction du rapport lipide-protéine, la conversion pour passer des kcal en g est une constante de multiplication entre 4 et 9. Donc on obtient 160g et 370g de poisson pour une carte de niveau d'abondance élevée et de niveau d'agrégation Aggreg=3. D'où le calcul par abondance en utilisant une conversion de 5.41.

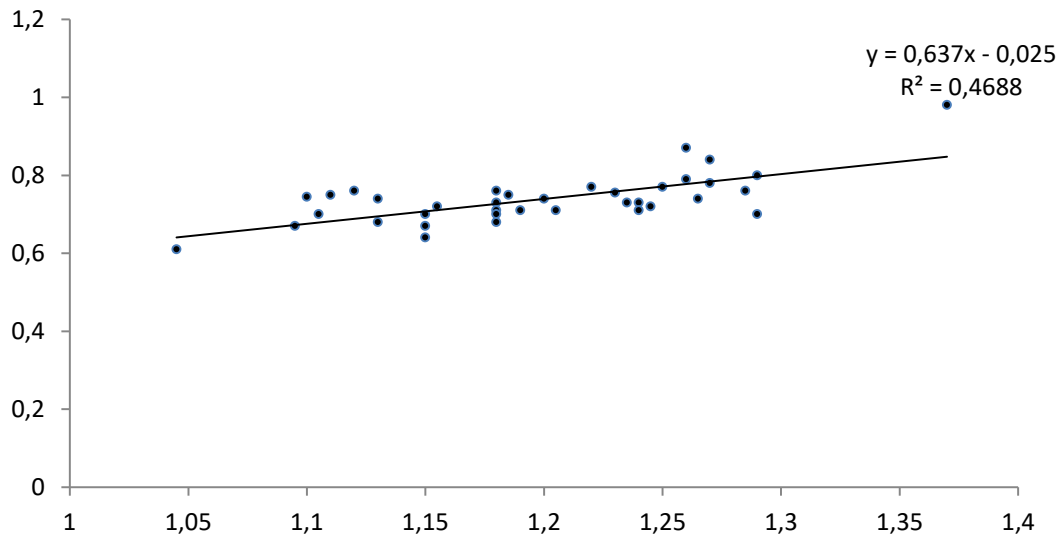
Abondance	low	intermediate	high	very high
Calcul	88	177	265	353
Arrondi	90	180	270	360

Annexe IV. Longueur, Circonférence et calcul de la force de trainée

1. Données de terrain et calculs

Girth	length	diam	section	lambda	Cx	F (J)	F(Kcal)
0.68	0.75	0.216481	0.036802	3.464515	0.034185	10.41368	0.002489
0.98	1.37	0.311987	0.076437	4.391213	0.062357	39.45433	0.00943
0.87	1.26	0.276968	0.06024	4.549266	0.070488	35.14885	0.008401
0.76	1.12	0.241949	0.04597	4.629078	0.074963	28.52508	0.006817
0.75	1.10	0.237174	0.044174	4.637954	0.075476	27.59774	0.006596
0.75	1.11	0.238765	0.044768	4.648917	0.076113	28.20572	0.006741
0.84	1.27	0.267417	0.056158	4.749135	0.082159	38.19144	0.009128
0.74	1.13	0.235582	0.043583	4.796636	0.08516	30.72233	0.007343
0.76	1.18	0.241949	0.04597	4.877064	0.090442	34.41524	0.008225
0.70	1.11	0.222848	0.038998	4.958545	0.096049	31.0057	0.00741
0.75	1.19	0.238765	0.044768	4.963033	0.096365	35.71048	0.008535
0.77	1.22	0.245132	0.047188	4.976903	0.097347	38.02419	0.009088
0.79	1.26	0.251499	0.049671	5.009951	0.099718	41.00001	0.009799
0.72	1.16	0.229215	0.041259	5.038944	0.101833	34.7784	0.008312
0.8	1.29	0.254683	0.050937	5.065121	0.103771	43.75323	0.010457
0.73	1.18	0.232398	0.042413	5.077492	0.104696	36.75612	0.008785
0.74	1.2	0.235582	0.043583	5.093773	0.105922	38.21246	0.009133
0.77	1.25	0.245132	0.047188	5.099286	0.10634	41.53667	0.009927
0.78	1.27	0.248316	0.048422	5.114453	0.107495	43.08546	0.010297
0.76	1.23	0.240357	0.045367	5.117386	0.107719	40.45211	0.009668
0.67	1.10	0.213297	0.035727	5.133687	0.108972	32.22698	0.007702
0.70	1.15	0.222848	0.038998	5.160477	0.111054	35.84962	0.008568
0.68	1.13	0.216481	0.036802	5.219869	0.115768	35.26649	0.008429
0.71	1.18	0.226031	0.040121	5.220519	0.115821	38.46428	0.009193
0.71	1.19	0.226031	0.040121	5.264761	0.119423	39.66048	0.009479
0.70	1.18	0.222848	0.038998	5.295098	0.121936	39.36263	0.009408
0.76	1.29	0.241949	0.04597	5.31104	0.123272	46.90782	0.011211
0.73	1.24	0.232398	0.042413	5.314154	0.123534	43.36963	0.010365
0.71	1.21	0.226031	0.040121	5.331124	0.124968	41.50208	0.009919
0.73	1.24	0.232398	0.042413	5.335669	0.125354	44.00869	0.010518
0.74	1.27	0.235582	0.043583	5.369686	0.128269	46.27416	0.01106
0.61	1.05	0.194196	0.029615	5.381168	0.129263	31.68744	0.007573
0.67	1.15	0.213297	0.035727	5.391543	0.130165	38.49453	0.0092
0.72	1.25	0.229215	0.041259	5.431589	0.133688	45.65748	0.010912
0.68	1.18	0.216481	0.036802	5.450836	0.135403	41.24788	0.009858
0.71	1.24	0.226031	0.040121	5.48597	0.138571	46.01981	0.010999
0.64	1.15	0.203746	0.032599	5.644272	0.15344	41.40508	0.009896
0.70	1.29	0.222848	0.038998	5.788709	0.167855	54.18573	0.01295

Girth



2. Données utilisées dans le simulateur issues d'une régression linéaire

<i>Length(m)</i>	diam	section	lambda	Cx	Fa(N ou J/m)	Fa(Kcal)	
0.7	0.4209	0.133977	0.014098	5.224792	0.116165	3.772018626	0.000902
0.75	0.45275	0.144115	0.016312	5.204184	0.11451	4.302294807	0.001028
0.8	0.4846	0.154253	0.018688	5.186286	0.113086	4.867594878	0.001163
0.85	0.51645	0.164391	0.021225	5.170595	0.111847	5.46791884	0.001307
0.9	0.5483	0.174529	0.023924	5.156727	0.110761	6.103266693	0.001459
0.95	0.58015	0.184667	0.026784	5.144382	0.1098	6.773638436	0.001619
1	0.612	0.194806	0.029805	5.133321	0.108944	7.479034071	0.001787
1.05	0.64385	0.204944	0.032988	5.123355	0.108177	8.219453596	0.001964
1.1	0.6757	0.215082	0.036333	5.114329	0.107485	8.994897013	0.00215
1.15	0.70755	0.22522	0.039839	5.106115	0.106859	9.80536432	0.002343
1.2	0.7394	0.235358	0.043506	5.098609	0.106288	10.65085552	0.002546
1.25	0.77125	0.245496	0.047335	5.091722	0.105767	11.53137061	0.002756
1.3	0.8031	0.255635	0.051325	5.085382	0.105289	12.44690959	0.002975
1.35	0.83495	0.265773	0.055477	5.079526	0.104849	13.39747246	0.003202
1.4	0.8668	0.275911	0.05979	5.0741	0.104442	14.38305922	0.003438
1.45	0.89865	0.286049	0.064265	5.069058	0.104065	15.40366987	0.003681

Annexe V. Recréer des fichiers NetCDF

```

#include <iostream>
#include <time.h>
#include <stdio.h>
#include <string.h>
#include <stdlib.h>
#include <netcdf.h>
#include <cmath>
#include <ctgmath>

/* We are reading 2D data. */
#define NX 359
#define NY 839

/* Handle errors by printing an error message and exiting with a non-zero status. */
#define ERRCODE 2
#define ERR(e) {printf("Error: %s\n", nc_strerror(e)); exit(ERRCODE);}
using namespace std;
int main()
{
    // loop pour parcourir les fichiers netcdf
    time_t base = 1262304061; // number of seconds since 1970
    for(int i = 0; i < 1; ++i) {
        struct tm* tm = localtime(&base);
        tm->tm_mday += i;
        time_t next = mktime(tm);
        char day[2];
        sprintf(day, "%d", tm->tm_mday);
        char month[2];
        sprintf(month, "%d", tm->tm_mon+1);

        if(tm->tm_mday < 10) sprintf(day, "%s%d", "0", tm->tm_mday);
        if((tm->tm_mon+1) < 10) sprintf(month, "%s%d", "0", tm->tm_mon+1);

        char name[83];
        sprintf(name, "%s%d%s%s%s", "/home/lauriane/Documents/FurSeal/MTLPB/ker_mercator_catsat_008x
1d_", tm->tm_year+1900, month, day, "_MTLPB.nc");

        // reading the map
        int file_id, var_id, var_id1, lat_id, lon_id, ret_val, x, y;
        float data_in_epi[NX][NY];
        float data_in_bathy[NX][NY];
        float data_in_mesos[NX][NY];
        float night[NX][NY];
        float lat[NX];
        float lon[NY];
        // Opening the .nc file (given as argv[1])
        if ((ret_val = nc_open(name, NC_NOWRITE, &file_id)) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "epi_mnk_pb", &var_id)) ERR(ret_val);

        // Cloning the map data into the array
        if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, var_id, &data_in_epi[0][0])) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "hmbathy_mnk_pb", &var_id)) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, var_id, &data_in_bathy[0][0])) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "mmeso_mnk_pb", &var_id)) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, var_id, &data_in_mesos[0][0])) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "latitude", &lat_id)) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, lat_id, &lat[0])) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "longitude", &lon_id)) ERR(ret_val);
        if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, lon_id, &lon[0])) ERR(ret_val);

```

Annexes

```
float epi, meso, bathy;
for (x = 0; x < NX; x++)
    for (y = 0; y < NY; y++)
    {
        // Forcing NAN to 0 in all the matrices
        if(data_in_epi[x][y] > 50) data_in_epi[x][y] = 0.0;
        if(data_in_bathy[x][y] > 50) data_in_bathy[x][y] = 0.0;
        if(data_in_meso[x][y] > 50) data_in_meso[x][y] = 0.0;

        // Summation for all matrices
        night[x][y] = data_in_epi[x][y] + data_in_bathy[x][y] + data_in_meso[x][y];
    }

if ((ret_val = nc_close(file_id))) ERR(ret_val);

// creating the new netcdf file
char name_new[86];
sprintf(name_new, "%s%d%s%s%s", "/home/lauriane/Documents/FurSeal/Maps/ker_mercator_catsat_0
08x1d_DN_", tm->tm_year+1900, month, day, "_MTLPB.nc");

int x_dimid, y_dimid;
int dimids[2];

if ((ret_val = nc_create(name_new, NC_CLOBBER, &file_id)) ERR(ret_val);
if ((ret_val = nc_def_dim(file_id, "latitude", NX, &x_dimid))) ERR(ret_val);
if ((ret_val = nc_def_dim(file_id, "longitude", NY, &y_dimid))) ERR(ret_val);

dimids[0] = x_dimid;
dimids[1] = y_dimid;

// writing night file
if ((ret_val = nc_def_var(file_id, "Night_epi_mmeso_hmbathy", NC_FLOAT, 2, dimids, &var_id)))
ERR(ret_val);
if ((ret_val = nc_def_var(file_id, "Day_epi", NC_FLOAT, 2, dimids, &var_id1)))
ERR(ret_val);
if ((ret_val = nc_def_var(file_id, "latitude", NC_FLOAT, 1, &dimids[0], &lat_id)))
ERR(ret_val);
if ((ret_val = nc_def_var(file_id, "longitude", NC_FLOAT, 1, &dimids[1], &lon_id)))
ERR(ret_val);
if ((ret_val = nc_enddef(file_id))) ERR(ret_val);

// writing night var
if ((ret_val = nc_put_var_float(file_id, var_id, &night[0][0])) ERR(ret_val);

// writing day var
if ((ret_val = nc_put_var_float(file_id, var_id1, &data_in_epi[0][0])) ERR(ret_val);

// writing latitude var
if ((ret_val = nc_put_var_float(file_id, lat_id, &lat[0])) ERR(ret_val);

// writing longitude var
if ((ret_val = nc_put_var_float(file_id, lon_id, &lon[0])) ERR(ret_val);

if ((ret_val = nc_close(file_id))) ERR(ret_val);
}
return 0;
}
```

Annexe VI : Lire et enregistrer des fichiers netCDF

```

/*****
 \fn void read_lons_lats(void)
 \brief This code is to read the latitude and longitude matrix from the real netcdf file.
 \see Parameters: file_id, var_id, retval, lat_varid, lon_varid, valid_min, valid_max
 *****/
void read_lons_lats(void){

    int file_id, var_id, retval, lat_varid, lon_varid;
    float Lats[359], Lons[839];

    // Opening the .nc file (given as argv[1])
    if((retval=nc_open("/home/user/Documents/FurSeal/Maps_mtlpb_mercator_008x1d/ker_mercator_cls_008x1d_
DN_20100101_MTLPB.nc", NC_NOWRITE, &file_id)))
        ERR(retval);
    if ((retval = nc_inq_varid(file_id, "Day_epi", &var_id))) ERR(retval);

    // Cloning the map data into the array
    if ((retval = nc_inq_varid(file_id, "latitude", &lat_varid))) ERR(retval);
    if ((retval = nc_inq_varid(file_id, "longitude", &lon_varid))) ERR(retval);

    /* Read the coordinate variable data. */
    if ((retval = nc_get_var_float(file_id, lat_varid, &Lats[0]))) ERR(retval);
    if ((retval = nc_get_var_float(file_id, lon_varid, &Lons[0]))) ERR(retval);
    if ((retval = nc_close(file_id))) ERR(retval);

    int i;
    for (i = 0; i < NX; i++) lats[i] = Lats[i];
    for (i = 0; i < NY; i++) lons[i] = Lons[i];

}/* Fin de la fonction read_lons_lats */
/*****

 \fn void read_netcdf_map(void)
 \brief Fonction qui permet de lire une carte netcdf MTLPB
 \see Parameters: map_id, ret_val, lat_id, long_id, var_id, valid_max;
 *****/
void read_netcdf_map (void)
{
    int i=0;
    int j=0;
    int k=0;

    char cyear[4];
    char cmonth[2];
    char cday[2];

    static int annee[2][13]={0,31,28,31,30,31,30,31,31,30,31,30,31},
                {0,31,29,31,30,31,30,31,31,30,31,30,31};

    time_t base = date + Elapsed_time_real*3600; // number of seconds since 1970
    struct tm* tm = localtime(&base);
    tm->tm_mday += i;
    char day2[2];
    sprintf(day2, "%d", tm->tm_mday);
    char month2[2];
    sprintf(month2, "%d", tm->tm_mon+1);

    if(tm->tm_mday < 10) sprintf(day2, "%s%d", "0", tm->tm_mday);
    if((tm->tm_mon+1) < 10) sprintf(month2, "%s%d", "0", tm->tm_mon+1);

```

Annexes

```
char name[100];

    sprintf(name,"%s%d%s%s","/home/user/Documents/FurSeal/Maps_mtlpb_mercator_008x1d/ker_mercator_cls_008x1d_DN_", tm->tm_year+1900,month2, day2 , "_MTPB.nc");
    sprintf(date_carte,"%s%d%s%s", "ker_mercator_cls_008x1d_DN_", tm->tm_year+1900,month2, day2 , "_MTPB.txt");
    sprintf(date_map, "%d%s", tm->tm_year+1900,month2,day2);

//element qui permettront de créer le fichier des trajectoires
//pour SeapodymView avec annee decimale
year=tm->tm_year+1900;
month=atoi(month2);
day=atoi(day2);
int bis; int dec=0;
bis=year%4 ==0 && year%100 !=0 || year%400==0;
for (k=1; k<month; k++){
    dec=dec+annee[bis][k];
}
dec=dec+day;
annee_dec=year+(dec/365.);

int map_id, ret_val, var_id;
if ((ret_val = nc_open(name, NC_NOWRITE, &map_id)) ERR(ret_val));
if ((ret_val = nc_inq_varid(map_id, "Night_epi_mmeso_hmbathy", &var_id)) ERR(ret_val));

float data[NX][NY];

if ((ret_val = nc_get_var_float(map_id, var_id, &data)) ERR(ret_val));

for(i = 0; i < NX; i++)
    for (j = 0; j < NY; j++)
        Matrice[i][j] = data[i][j];

if ((ret_val = nc_close(map_id)) ERR(ret_val));

}/* Fin de la fonction read_netcdf_map */
/*-----*/

/*****
 \fn void read_netcdf_map(void)
 \brief Fonction qui permet de lire une carte netcdf PHYS
 \see Parameters: map_id, ret_val, lat_id, long_id, var_id, valid_max;
 *****/
void read_netcdf_currents (void)
{
    int i=0;
    int j=0;

    time_t base = date + Elapsed_time_real*3600; // number of seconds since 1970
    struct tm*tm = localtime(&base);
    tm->tm_mday += i;
    char day[2];
    sprintf(day, "%d",tm->tm_mday);
    char month[2];
    sprintf(month, "%d",tm->tm_mon+1);

    if(tm->tm_mday < 10) sprintf(day, "%s%d", "0", tm->tm_mday);
    if((tm->tm_mon+1) < 10) sprintf(month, "%s%d", "0", tm->tm_mon+1);
    char name[96];

    sprintf(name,"%s%d%s%s","/home/user/Documents/FurSeal/Maps_phys_mercator_008x1d/ker_mercator_cls_008x1d_", tm->tm_year+1900,month, day , "_PHYS.nc");
```

Annexes

```
int file_id, u_varid, v_varid, sst_varid, ret_val, d, t;

// Opening the .nc file (given as argv[1])
if ((ret_val = nc_open(name, NC_NOWRITE, &file_id)) ERR(ret_val));
if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "u", &u_varid)) ERR(ret_val));
if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "v", &v_varid)) ERR(ret_val));
if ((ret_val = nc_inq_varid(file_id, "sst", &sst_varid)) ERR(ret_val));

float data_in_u[NTIME][NDEP][NX][NY];
float data_in_v[NTIME][NDEP][NX][NY];
float data_in_sst[NTIME][NX][NY];

// Cloning the map data into the array
if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, u_varid, &data_in_u[0][0][0][0])) ERR(ret_val));
if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, v_varid, &data_in_v[0][0][0][0])) ERR(ret_val));
if ((ret_val = nc_get_var_float(file_id, sst_varid, &data_in_sst[0][0][0])) ERR(ret_val));

for (t = 0; t < NTIME; t++){
    for (d = 0; d < NDEP; d++){
        for (i = 0; i < NX; i++){
            for (j = 0; j < NY; j++){
                u[t][d][i][j] = data_in_u[t][d][i][j];
                v[t][d][i][j] = data_in_v[t][d][i][j];
            }
        }
    }
}
for (t = 0; t < NTIME; t++){
    for (i = 0; i < NX; i++){
        for (j = 0; j < NY; j++){
            sstemp[t][i][j] = data_in_sst[t][i][j];
        }
    }
}

if ((ret_val = nc_close(file_id)){ ERR(ret_val); }
}/* Fin de la fonction read_netcdf_map */
//*/-----*/
```

Annexe VII : Contourner l'île

```

/*****
 \fn position_return_circle(FurS *pp)
 \brief fonction qui permet de contourner l'île au retour
 \param FurS *pp :
 \see Parameters:pointeur pp, u et v aux coordonnées de la femelle
 *****/
void cap_return_circle(FurS *pp)
{
    static float lat_new, lon_new,d, capopp,cap;
    static float dist, cap_new, lat_arr, lon_arr, cap_arr;

    capopp=get_cap(lat_col, lon_col, lat_centre, lon_centre);
    pp->dist.dist_isl_center = 84.;
    cap = get_cap(lat_centre,lon_centre,pp->lat, pp->lon);

    lat_new = get_latitude(lat_centre, pp->dist.dist_isl_center, cap);
    lon_new = get_longitude(lon_centre, lat_centre, lat_new, pp->dist.dist_isl_center, cap);

    dist= distance_km(lat_centre, lon_centre, lat_new, lon_new);
    cap_new=get_cap(lat_centre, lon_centre, lat_new, lon_new);

    if ((lat_new < latopp) || ((lat_new > latopp) && (lat_new < lat_col) && (lon_new > lon_centre))){
        cap_arr = cap_new-5.18294;
        if (cap_arr<0.) cap_arr=cap_arr+360;
        if (cap_arr>360.) cap_arr=cap_arr-360.;
        lat_arr=get_latitude(lat_centre, 84., cap_arr );
        lon_arr = get_longitude(lon_centre, lat_centre, lat_arr, 84., cap_arr);
        pp->lat = lat_arr;
        pp->lon = lon_arr;
        pp->case_x = (int) ((pp->lat-lats[0])/taille_cellule);
        pp->case_y = (int) ((pp->lon-lons[0])/taille_cellule);

    }else{
        cap_arr = cap_new+5.18294;
        if (cap_arr<0.) cap_arr=cap_arr+360;
        if (cap_arr>360.) cap_arr=cap_arr-360.;
        lat_arr = get_latitude(lat_centre, 84., cap_arr);
        lon_arr = get_longitude(lon_centre, lat_centre, lat_arr, 84., cap_arr);
        pp->lat = lat_arr;
        pp->lon = lon_arr;
        pp->case_x = (int) ((pp->lat-lats[0])/taille_cellule);
        pp->case_y = (int) ((pp->lon-lons[0])/taille_cellule);

    }
    pp->fcap.cap=cap_arr;
    modulo_360(pp);
}

/*****
 \fn return_at_sea_circle(FurS *pp)
 \brief fonction qui permet de contourner l'île lorsque la femelle part de l'île et que le point memoriser impose de
 contourner l'île
 \param FurS *pp :
 \see Parameters:pointeur pp, u et v aux coordonnées de la femelle
 *****/
void cap_return_at_sea_circle(FurS *pp)
{
    static float dist, cap_centre, lat_new, lon_new, cap, cap_arr, lat_arr, lon_arr, dist2, cap_new;

    dist = distance_km(pp->lat_mem, pp->lon_mem, lat_centre, lon_centre);
    dist = dist-84.;
    cap_centre= get_cap(pp->lat_mem, pp->lon_mem, lat_centre, lon_centre);

```


Annexes

```
lat_new= get_latitude(pp->lat_mem, dist, cap_centre);
lon_new=get_longitude(pp->lon_mem, pp->lat_mem, lat_new, dist, cap_centre);

cap = get_cap(lat_centre, lon_centre, pp->lat, pp->lon);

if ((lat_new < latopp) || ((lat_new > latopp) && (lat_new < lat_col) && (lon_new > lon_centre))){
    cap_arr=cap+5.18294;
    if (cap_arr<0.) cap_arr=cap_arr+360;
    if (cap_arr>360.) cap_arr=cap_arr-360.;
    pp->fcap.cap=cap_arr;

    lat_arr = get_latitude(lat_centre, 84., cap_arr);
    lon_arr = get_longitude(lon_centre, lat_centre, lat_arr, 84., cap_arr);
    pp->lat = lat_arr;
    pp->lon = lon_arr;
    pp->case_x = (int) ((pp->lat-lats[0])/taille_cellule);
    pp->case_y = (int) ((pp->lon-lons[0])/taille_cellule);
    dist2=distance_km(pp->lat, pp->lon, lat_new, lon_new);
    if (dist2<=7.5){
        cap_new=get_cap(pp->lat, pp->lon, pp->lat_mem, pp->lon_mem);
        if (cap_new<0.) cap_new=cap_new+360;
        if (cap_new>360.) cap_new=cap_new-360.;
        pp->fcap.cap=mem_island(cap_new,pp);
        pp->justgo=0;
    }
}
else{
    cap_arr=cap-5.18294;
    if (cap_arr<0.) cap_arr=cap_arr+360;
    if (cap_arr>360.) cap_arr=cap_arr-360.;
    pp->fcap.cap=cap_arr;
    lat_arr = get_latitude(lat_centre, 84., cap_arr);
    lon_arr = get_longitude(lon_centre, lat_centre, lat_arr, 84., cap_arr);
    pp->lat = lat_arr;
    pp->lon = lon_arr;
    pp->case_x = (int) ((pp->lat-lats[0])/taille_cellule);
    pp->case_y = (int) ((pp->lon-lons[0])/taille_cellule);
    dist2=distance_km(pp->lat, pp->lon, lat_new, lon_new);
    if (dist2<=10){
        cap_new=get_cap(pp->lat, pp->lon, pp->lat_mem, pp->lon_mem);
        if (cap_new<0.) cap_new=cap_new+360;
        if (cap_new>360.) cap_new=cap_new-360.;
        pp->fcap.cap=mem_island(cap_new,pp);
        pp->justgo=0;
    }
}
modulo_360(pp);
}
```

Annexe VIII : La composante courant

```

/*****
  \fn def_current(FurS *pp)
  \brief calculer la norme du vecteur courant : somme de u et v
  \param FurS *pp :
  \return norme_current
  \see Parameters:pointeur pp, u et v aux coordonnées de la femelle
*****/
float def_current(FurS *pp)
{
  int a = pp->case_x;
  int b = pp->case_y;

  pp->norme_current=sqrt(pow(u[a][b],2)+pow(v[a][b],2));
  return pp->norme_current;
}

/*****
  \fn deter_seal_speed(FurS *pp)
  \brief calculer la vitesse de nage
  \param FurS *pp :
  \return norme_current
  \see Parameters:pointeur pp, u et v aux coordonnées de la femelle
*****/
float deter_seal_speep(FurS *pp)
{
  static float oa, ob, cost, wprim;

  /**premiere etape calculer les coordonnees de la femelle */
  if((u[pp->case_x][pp->case_y]==0.0)&&(v[pp->case_x][pp->case_y]==0.0)){
    return pp->en.seal_speed=fem_speed;
  }
  else if (0.0 < pp->fcap.cap <= 90.0){
    oa = fem_speed*cos(pp->fcap.cap*(ctpisur180));
    ob = -(fem_speed*cos((M_PI_2)-(pp->fcap.cap*(ctpisur180))));
  }
  else if(90.0<pp->fcap.cap<=180.0){
    oa =-(fem_speed*cos(M_PI-(pp->fcap.cap*(ctpisur180))));
    ob = -(fem_speed*cos((pp->fcap.cap*(ctpisur180))-(M_PI_2)));
  }
  else if(180.0<pp->fcap.cap<=270.0){
    oa =-(fem_speed*cos((pp->fcap.cap*(ctpisur180))-M_PI));
    ob = (fem_speed*cos((ct3pisur2)-(pp->fcap.cap*(ctpisur180))));
  }
  else{
    oa = fem_speed*cos((ct2pi)-(pp->fcap.cap*(ctpisur180)));
    ob = (fem_speed*cos((pp->fcap.cap*(ctpisur180))-(ct3pisur2)));
  }

  /** 2eme etape: calculer l'angle entre la direction de la femelle et le courant */
  cost = (oa * u[pp->case_x][pp->case_y] + ob * v[pp->case_x][pp->case_y]) / ((fem_speed) * pp->norme_current);
  wprim = pp->norme_current * cost; /** calcul de la projection */

  pp->en.seal_speed=fem_speed-wprim;
  return pp->en.seal_speed;
}

/*****
  \fn void calcul_trainee (FurS *pp)
  \brief calcul de la trainee
  T= 0.5 * d * S * Cx * v^2

```

Annexes

- d est la masse volumique de l'eau de mer
- S est la section en m calculée à partir du calcul du diamètre $S=(\pi*\text{diametre}^2)/4$
- le diamètre en m est calculé à partir du calcul de la circonférence $\text{diametre}=\text{circonference}/\pi$
- la circonférence en m est calculé à partir d'une régression obtenue sur des données observées $R^2=0.42$
régression linéaire : $\text{circonference} = 0.637*\text{length}-0.025$
- le Cx est calculé à partir d'une régression à partir du $\lambda=\text{length}/\text{diametre}$
regression linéaire : $\text{cx} = 0.0224-0.122\lambda + 0.0194*\lambda^2$
- v est la vitesse en m/s

La valeur de la force de trainée obtenue est en Newton mais cette force représente la trainée d'une otarie par metre et par seconde, cependant notre pas de temps est celui de l'heure

en 1 heure une otarie parcour en moyenne 2.11m/s soit 7200m/h puis convertit en MJ d'ou le $*1/1000000$

le fichier utilise pour lire les valeurs qui composent le calcul de la trainee calcTrainee_matrice incluent l'operation
 $0.5*d*S*Cx *7200*0.000001$

```
\param FurS *pp : pointeur pp
*****/
float calcul_trainee (FurS *pp)
{
    int indicetrainee;
    indicetrainee=(int)(pp->length-80)*0.2;

    pp->en.valtrainee=(calcTrainee_matrice[indicetrainee][1])*(pp->en.seal_speed*pp->en.seal_speed);

    return pp->en.valtrainee;
} /* Fin de la fonction calcul_trainee */
/*-----*/
```

Annexe IX : Downscaling

```

library(RandomFields)
library(fields)
library(ncdf4)
library(chron)

# This dataset happens to be the control experiment
setwd("C:/Users/Proprietaire/Desktop/Maps_phys_interim_ipsl_1x30d")
year=2000

for(a in seq(0,1224,1)){
  month=1
  for (b in seq(1,12,1)){
    if(month>=10){
      name=paste("ker_interim_ipsl_1x30d_",year,month,"15_PHYS.nc",sep="")
    }else{
      name=paste("ker_interim_ipsl_1x30d_",year,"0",month,"15_PHYS.nc",sep="")
    }
    control = nc_open(name, write=FALSE, readunlim=FALSE)
    cat(paste(control$filename,"has",control$nvars,"variables"), fill=TRUE)

    lonmat = ncvr_get(nc=control,varid="longitude") # reads entire matrix
    latmat = ncvr_get(nc=control,varid="latitude") # ditto
    bouf= ncvr_get(nc=control,varid="Night_epi_mmeso_hmbathy")

    model <- "stable"

    variance <- 0.25
    nugget <- 0
    scale <- 3
    alpha <- 1.3

    x=seq(1,12,1)
    y=seq(1,12,1)

    finalMat=matrix(0.0, dim(lonmat)*12, dim(latmat)*12)

    for(i in seq(0, 45, 1)){
      for(j in seq(0, 25, 1)){
        mean=bouf[i+1,j+1]
        f <- GaussRF(x=x, y=y, model=model, grid=TRUE,param=c(mean, variance, nugget, scale, alpha))
        for (k in seq(1,12,1)){
          for (l in seq(1,12,1)){
            if(f[k,l]<0){
              finalMat[i*12+k, j*12+l]=0.0}
            else {
              finalMat[i*12+k, j*12+l]= f[k,l]}
          }
        }
      }
    }

    lon<-
as.array(c(39.5,39.58334,39.66667,39.75,39.83334,39.91667,40,40.08334,40.16667,40.25,40.33335,40.41667,40.5,40.5833
4,40.66667,40.75,40.83334,40.91667,41,41.08334,41.16667,41.25,41.33335,41.41667,41.5,41.58334,41.66667,41.75,41.83
334,41.91667,42,42.08334,42.16667,42.25,42.33335,42.41667,42.5,42.58334,42.66667,42.75,42.83334,42.91667,43,43.08
334,43.16667,43.25,43.33335,43.41667,43.5,43.58334,43.66667,43.75,43.83334,43.91667,44,44.08334,44.16667,44.25,44.
33335,44.41667,44.5,44.58334,44.66667,44.75,44.83334,44.91667,45,45.08334,45.16667,45.25,45.33335,45.41667,45.5,4
5.58334,45.66667,45.75,45.83334,45.91667,46,46.08334,46.16667,46.25,46.33335,46.41667,46.5,46.58334,46.66667,46.7
5,46.83334,46.91667,47,47.08334,47.16667,47.25,47.33335,47.41667,47.5,47.58334,47.66667,47.75,47.83334,47.91667,4
8,48.08334,48.16667,48.25,48.33335,48.41667,48.5,48.58334,48.66667,48.75,48.83334,48.91667,49,49.08334,49.16667,4
9.25,49.33335,49.41667,49.5,49.58334,49.66667,49.75,49.83334,49.91667,50,50.08334,50.16667,50.25,50.33335,50.4166
7,50.5,50.58334,50.66667,50.75,50.83334,50.91667,51,51.08334,51.16667,51.25,51.33335,51.41667,51.5,51.58334,51.666
67,51.75,51.83334,51.91667,52,52.08334,52.16667,52.25,52.33335,52.41667,52.5,52.58334,52.66667,52.75,52.83334,52.9
1667,53,53.08334,53.16667,53.25,53.33335,53.41667,53.5,53.58334,53.66667,53.75,53.83334,53.91667,54,54.08334,54.1

```

Annexes

6667,54.25,54.33335,54.41667,54.5,54.58334,54.66667,54.75,54.83334,54.91667,55,55.08334,55.16667,55.25,55.33335,55.41667,55.5,55.58334,55.66667,55.75,55.83334,55.91667,56,56.08334,56.16667,56.25,56.33335,56.41667,56.5,56.58334,56.66667,56.75,56.83334,56.91667,57,57.08334,57.16667,57.25,57.33335,57.41667,57.5,57.58334,57.66667,57.75,57.83334,57.91667,58,58.08334,58.16667,58.25,58.33335,58.41667,58.5,58.58334,58.66667,58.75,58.83334,58.91667,59,59.08334,59.16667,59.25,59.33335,59.41667,59.5,59.58334,59.66667,59.75,59.83334,59.91667,60,60.08334,60.16667,60.25,60.33335,60.41667,60.5,60.58334,60.66667,60.75,60.83334,60.91667,61,61.08334,61.16667,61.25,61.33335,61.41667,61.5,61.58334,61.66667,61.75,61.83334,61.91667,62,62.08334,62.16667,62.25,62.33335,62.41667,62.5,62.58334,62.66667,62.75,62.83334,62.91667,63,63.08334,63.16667,63.25,63.33335,63.41667,63.5,63.58334,63.66667,63.75,63.83334,63.91667,64,64.08334,64.16667,64.25,64.33335,64.41667,64.5,64.58334,64.66667,64.75,64.83334,64.91667,65,65.08334,65.16667,65.25,65.33335,65.41667,65.5,65.58334,65.66667,65.75,65.83334,65.91667,66,66.08334,66.16667,66.25,66.33335,66.41667,66.5,66.58334,66.66667,66.75,66.83334,66.91667,67,67.08334,67.16667,67.25,67.33335,67.41667,67.5,67.58334,67.66667,67.75,67.83334,67.91667,68,68.08334,68.16667,68.25,68.33335,68.41667,68.5,68.58334,68.66667,68.75,68.83334,68.91667,69,69.08334,69.16667,69.25,69.33335,69.41667,69.5,69.58334,69.66667,69.75,69.83334,69.91667,70,70.08334,70.16667,70.25,70.33335,70.41667,70.5,70.58334,70.66667,70.75,70.83334,70.91667,71,71.08334,71.16667,71.25,71.33335,71.41667,71.5,71.58334,71.66667,71.75,71.83334,71.91667,72,72.08334,72.16667,72.25,72.33335,72.41667,72.5,72.58334,72.66667,72.75,72.83334,72.91667,73,73.08334,73.16667,73.25,73.33335,73.41667,73.5,73.58334,73.66667,73.75,73.83334,73.91667,74,74.08334,74.16667,74.25,74.33335,74.41667,74.5,74.58334,74.66667,74.75,74.83334,74.91667,75,75.08334,75.16667,75.25,75.33335,75.41667,75.5,75.58334,75.66667,75.75,75.83334,75.91667,76,76.08334,76.16667,76.25,76.33335,76.41667,76.5,76.58334,76.66667,76.75,76.83334,76.91667,77,77.08334,77.16667,77.25,77.33335,77.41667,77.5,77.58334,77.66667,77.75,77.83334,77.91667,78,78.08334,78.16667,78.25,78.33335,78.41667,78.5,78.58334,78.66667,78.75,78.83334,78.91667,79,79.08334,79.16667,79.25,79.33335,79.41667,79.5,79.58334,79.66667,79.75,79.83334,79.91667,80,80.08334,80.16667,80.25,80.33335,80.41667,80.5,80.58334,80.66667,80.75,80.83334,80.91667,81,81.08334,81.16667,81.25,81.33335,81.41667,81.5,81.58334,81.66667,81.75,81.83334,81.91667,82,82.08334,82.16667,82.25,82.33335,82.41667,82.5,82.58334,82.66667,82.75,82.83334,82.91667,83,83.08334,83.16667,83.25,83.33335,83.41667,83.5,83.58334,83.66667,83.75,83.83334,83.91667,84,84.08334,84.16667,84.25,84.33335,84.41667,84.5,84.58334,84.66667,84.75,84.83334,84.91667,85,85.08334,85.16667,85.25,85.33335,85.41667))

```
lat<-as.array(c(-66.5,-66.41667,-66.33335,-66.25,-66.16667,-66.08334,-66,-65.91667,-65.83334,-65.75,-65.66667,-65.58334,-65.5,-65.41667,-65.33335,-65.25,-65.16667,-65.08334,-65,-64.91667,-64.83334,-64.75,-64.66667,-64.58334,-64.5,-64.41667,-64.33335,-64.25,-64.16667,-64.08334,-64,-63.91667,-63.83334,-63.75,-63.66667,-63.58334,-63.5,-63.41667,-63.33335,-63.25,-63.16667,-63.08334,-63,-62.91667,-62.83334,-62.75,-62.66667,-62.58334,-62.5,-62.41667,-62.33335,-62.25,-62.16667,-62.08334,-62,-61.91667,-61.83334,-61.75,-61.66667,-61.58334,-61.5,-61.41667,-61.33335,-61.25,-61.16667,-61.08334,-61,-60.91667,-60.83334,-60.75,-60.66667,-60.58334,-60.5,-60.41667,-60.33335,-60.25,-60.16667,-60.08334,-60,-59.91667,-59.83334,-59.75,-59.66667,-59.58334,-59.5,-59.41667,-59.33335,-59.25,-59.16667,-59.08334,-59,-58.91667,-58.83334,-58.75,-58.66667,-58.58334,-58.5,-58.41667,-58.33335,-58.25,-58.16667,-58.08334,-58,-57.91667,-57.83334,-57.75,-57.66667,-57.58334,-57.5,-57.41667,-57.33335,-57.25,-57.16667,-57.08334,-57,-56.91667,-56.83334,-56.75,-56.66667,-56.58334,-56.5,-56.41667,-56.33335,-56.25,-56.16667,-56.08334,-56,-55.91667,-55.83334,-55.75,-55.66667,-55.58334,-55.5,-55.41667,-55.33335,-55.25,-55.16667,-55.08334,-55,-54.91667,-54.83334,-54.75,-54.66667,-54.58334,-54.5,-54.41667,-54.33335,-54.25,-54.16667,-54.08334,-54,-53.91667,-53.83334,-53.75,-53.66667,-53.58334,-53.5,-53.41667,-53.33335,-53.25,-53.16667,-53.08334,-53,-52.91667,-52.83334,-52.75,-52.66667,-52.58334,-52.5,-52.41667,-52.33335,-52.25,-52.16667,-52.08334,-52,-51.91667,-51.83334,-51.75,-51.66667,-51.58334,-51.5,-51.41667,-51.33335,-51.25,-51.16667,-51.08334,-51,-50.91667,-50.83334,-50.75,-50.66667,-50.58334,-50.5,-50.41667,-50.33335,-50.25,-50.16667,-50.08334,-50,-49.91667,-49.83334,-49.75,-49.66667,-49.58334,-49.5,-49.41667,-49.33335,-49.25,-49.16667,-49.08334,-49,-48.91667,-48.83334,-48.75,-48.66667,-48.58334,-48.5,-48.41667,-48.33335,-48.25,-48.16667,-48.08334,-48,-47.91667,-47.83334,-47.75,-47.66667,-47.58334,-47.5,-47.41667,-47.33335,-47.25,-47.16667,-47.08334,-47,-46.91667,-46.83334,-46.75,-46.66667,-46.58334,-46.5,-46.41667,-46.33335,-46.25,-46.16667,-46.08334,-46,-45.91667,-45.83334,-45.75,-45.66667,-45.58334,-45.5,-45.41667,-45.33335,-45.25,-45.16667,-45.08334,-45,-44.91667,-44.83334,-44.75,-44.66667,-44.58334,-44.5,-44.41667,-44.33335,-44.25,-44.16667,-44.08334,-44,-43.91667,-43.83334,-43.75,-43.66667,-43.58334,-43.5,-43.41667,-43.33335,-43.25,-43.16667,-43.08334,-43,-42.91667,-42.83334,-42.75,-42.66667,-42.58334,-42.5,-42.41667,-42.33335,-42.25,-42.16667,-42.08334,-42,-41.91667,-41.83334,-41.75,-41.66667,-41.58334,-41.5,-41.41667,-41.33335,-41.25,-41.16667,-41.08334,-41,-40.91667,-40.83334,-40.75,-40.66667,-40.58334))
```

```
dimlat=ncdim_def("latitude","",lat)
dimlon=ncdim_def("longitude","",lon)
```

```
varf<-ncvar_def("Night_epi_mmeso_hmbathy","", dim=list(dimlon,dimlat))
```

```
vars<-list(varf)
if(month>=10){
```

```
namefile=paste("ker_interim_ipsl_1x30d_DN_",year,month,"15_MTLPB_downscaling.nc",sep="")
}else{
```

Annexes

```
namefile=paste("ker_interim_ipsl_1x30d_DN_",year,"0",month,"15_MTLPB_downscaling.nc",sep="")
}
filefinal<-nc_create(namefile, vars)

ncvar_put(filefinal,varf,finalMat)
nc_close(filefinal)
month=month+1
}
year=year+1
}
```