Structuration acoustique du micronecton de l'écosystème océanique du sud-ouest de l'océan Indien

Nolwenn Béhagle

▶ **To cite this version:**

Nolwenn Béhagle. Structuration acoustique du micronecton de l'écosystème océanique du sud-ouest de l'océan Indien. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2015. Français. NNT : 2015LAROS039 . tel-01661434

HAL Id: tel-01661434
https://theses.hal.science/tel-01661434

Submitted on 12 Dec 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 de l'Université de La Rochelle
Ecole Doctorale Gay Lussac

STRUCTURATION ACOUSTIQUE DU MICRONECTON DE L'ECOSYTEME OCEANIQUE DU SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN

Présentée par **Nolwenn BEHAGLE**
Pour obtenir le grade de **Docteur en Ecologie Marine**

Soutenance publique prévue le 23 novembre 2015
Devant le jury composé de :

M. Paco BUSTAMANTE	Président du Jury
M. Jean GUILLARD	Rapporteur
M. Patrick LEHODEY	Rapporteur
M. Arnaud BERTRAND	Examinateur
M. Francesco D'OVIDIO	Examinateur
M. Yves CHEREL	Directeur de thèse

Je dédie ce travail à M. Jean-Paul Moisan, parti injustement et beaucoup trop tôt.

Le 18 juin 2012

« Nolwenn,

[…]

Je suis franchement TRES content que tu fasses une thèse car sincèrement avec la passion que tu as pour tes bestioles marines, tu vas devenir une grande scientifique. Je suis sûr qu'un jour, on te verra à la télé faire des émissions qui feront rêver mes petits enfants (enfin, si Armelle en fait !).

Bon, mais le jour où tu es nommée prof, je veux être de la fête !

Bonne chance à toi Nolwenn, tu iras loin.

JPM »

Merci Jean-Paul. Et promis, d'une façon ou d'une autre, je ferai rêver tes petits enfants !

Remerciements

Il existe un proverbe wolof qui dit « Si tu maîtrises bien le commencement, la fin ne t'inquiétera point »… Donc, si j'écris de chouettes remerciements, la fin de ma thèse ne condamnera pas ma rate au court-bouillon… ça vaut le coup d'essayer… !

Dans un premier temps, il me semble indispensable de remercier toutes celles et ceux qui ont rendu cette aventure (et je pèse mes mots !) possible, j'ai nommé : mes directeurs de thèse, **Yves** et **Erwan** et la **magique équipe acoustique de l'IRD de Brest** !

En premier lieu, je tiens donc à remercier mes deux directeurs. Merci à **Erwan Josse** d'avoir pris le pari de me faire confiance dès le début et de m'avoir ouvert les portes de ce mystérieux et complexe monde de l'acoustique active ! Merci de m'avoir transmis ta passion et ton intégrité, personnelle et scientifique ; une qualité qui, j'en suis sûre, me poursuivra encore très longtemps. Merci pour l'humanité et la patience dont tu as fait preuve à mon égard tout au long de ce travail de thèse et merci de m'avoir encadré, tout simplement, depuis le M2 jusqu'à la fin de ce travail. Merci également à **Yves Cherel** d'avoir accepté de diriger cette thèse et d'avoir su reprendre le flambeau chaque fois que nécessaire (c'est-à-dire très souvent !). Merci pour ton écoute, ta patience et tes conseils avisés. Je ne sais pas si j'arriverai un jour à être aussi organisée que toi mais je progresse ! Merci de t'être toujours rendu disponible et de m'avoir donné les moyens, scientifiques et matériels de boucler cette thèse. Merci à mon co-encadrant **Patrice Brehmer** d'avoir toujours veillé au grain, même de loin ! Merci à l'**ED 523 Gay Lussac** d'avoir accepté d'héberger cette thèse peu conventionnelle. Enfin, un grand merci à **Francesco d'Ovidio** et **Yves Cherel** de s'être démenés de pied en cap pour dégoter les financements de cette thèse.

A présent, je tiens à formuler un remerciement très spécial pour **Gildas Roudaut**. Je crois pouvoir dire, tout simplement et sans esbroufe, que sans toi, je n'en serais pas là ! Merci pour ta porte et ton esprit toujours ouverts, ta clairvoyance, ton écoute, tes conseils avisés, ton humanité, ta gentillesse, ton humour et ta curiosité inaltérable ! Tu as, depuis mon stage de M2 et jusqu'au bout de cette thèse, toujours réussi à trouver du temps pour me sortir la tête du guidon, m'aider à relativiser et me proposer de nouvelles idées. Tu m'as de plus initié aux techniques de l'acoustique et au monde merveilleux du code… ! J'y ai perdu quelques cheveux (voire une perruque) mais ton calme et ton enthousiasme les ont sauvés ! J'espère

sincèrement que j'aurais la chance de travailler de nouveau à tes côtés à l'avenir. Sincèrement merci.

Merci à **Anne Lebourges-Dhaussy** d'avoir embarqué clandestinement dans cette aventure ! Merci pour toutes ces discussions enrichissantes, pour ta bienveillance, ta disponibilité et ton rire, irremplaçable dans les couloirs de l'IRD ! Merci aussi pour ton attention maternelle et réconfortante dans les moments plus délicats, merci d'avoir été là... !

Je remercie à présent tous les autres membres de cette fantastique équipe acoustique de Brest, IRDiens et IFREMERiens confondus, qui, par leurs travaux, leurs conversations et leurs conseils, ont permis la construction et l'aboutissement de ce travail de thèse : **Naig Lebouffant**, **Jérémie Habasque**, **Laurent Berger** et **Yannick Perrot**.

Hors-Brest, parce que non, nous les bretons, nous ne sommes pas (que) chauvins, je tenais à remercier tous les « jeunes » de la communauté acoustique qui ont participé à ce travail, de près ou de loin et même parfois sans le savoir (!!) : **Valérie Samedy**, **Aurélie Daroux**, **Barbara Rémond**, **Louis Dubuisson**, **Ainhoa Lezama-Ochoa** et **Daniel Grados**.
Merci aussi à mes collègues australiens **Tim Ryan**, **Ryan Downie** et **Rudy Kloser** pour leur patience et leur aide précieuse sur la mise en forme des données. Merci aussi à **Sophie Fielding** pour sa gentillesse, son intérêt et sa curiosité.

Ce travail est pour moi, le résultat d'une équipe complémentaire, solidaire et curieuse au sein de laquelle j'ai eu un grand plaisir à travailler. C'est aussi le résultat de collaborations internationales très enrichissantes au sein d'une communauté simple et chaleureuse que j'ai plaisir à retrouver à chaque colloque.

Hors-acoustique à présent, je souhaite remercier tout particulièrement **Olivier Gauthier**. Merci pour ta disponibilité et ton sourire. Avec toi, le monde impénétrable des statistiques parait accueillant et laisse-moi te dire que c'est une performance en soi ! Tes conseils toujours pertinents, ton humanité, ta gentillesse et ton humour ont eu raison de mes doutes quant à ma capacité à comprendre les méthodes statistiques que tu me suggérais. J'espère sincèrement avoir l'occasion de te rendre la pareille un jour.

Un grand-grand merci aussi à **Cédric Cotté**. Merci d'avoir assuré le rôle de directeur de thèse intérim', d'avoir pris du temps (beaucoup de temps !) pour relire et me donner un point de vue critique de mon travail, et enfin d'avoir partagé mon bureau une semaine sur deux (ou presque) ! Merci aussi de m'avoir aidé à relativiser pendant ces derniers mois… Ce n'était pas gagné ! Bref, merci beaucoup.

Tous mes remerciements aux rapporteurs, **Jean Guillard** et **Patrick Lehodey** qui, malgré leurs nombreuses responsabilités et sollicitations, ont accepté d'évaluer ce travail de thèse. Par ailleurs, je suis ravie qu'**Arnaud Bertrand** et **Francesco D'Ovidio** aient accepté de prendre part à mon jury de thèse, je vous en remercie vivement !

Je remercie également, et du fond du cœur, « l'équipe du midi » : **Gildas Roudaut**, **Denis Diverres**, **Sandrine Hillion**, **Fabrice Roubaud**, **Jérémie Habasque**, **Dominique Lopes**, **François Baurand**, **Jacques Grelet** et **Daniel Corre**, pour tous ces déjeuners passés ensemble… J'ai rarement appris autant de choses sur la mer, la pêche, la navigation, les relations hommes-femmes, les femmes tout court, le jardinage, les enfants, les animaux (non, ils ne font pas partie de la même catégorie… !), ou encore les plus jolis coins de Bretagne qu'à vos côtés. Je vous remercie sincèrement pour tous ces très bons moments partagés, ce travail vous revient aussi car vous avez très largement contribué à la survie de mon moral ! J'en profite pour attribuer une mention spéciale à la « sous-équipe des Benneurs » : **Denis Diverres**, **Sandrine Hillion** et **Dominique Lopes**. Merci beaucoup, beaucoup, BEAUCOUP, pour votre bonne humeur, votre amitié, votre soutien et votre écoute dans les bons comme les moins bons moments de cette thèse… Merci, merci, merci !

Merci aussi à **Christelle Guenneguez**. Je ne sais pas où je serais rendue sans toi ! Je te remercie sincèrement pour ta patience, pour tes réponses à touuuuutes mes questions d'ordre administratif (mais pas que !) qui m'ont permis de me dépêtrer de toutes sortes de situations !

Et que serait cette thèse sans le *Marion* ?? Malgré le fait qu'il s'agisse indéniablement de l'endroit où j'ai le moins dormi de ma vie (la faute aux quarts acoustiques, mais pas que… !), je garde un souvenir inoubliable de mes campagnes en mer à bord du *Marion Dufresne II*. Je tiens donc à remercier tout spécialement les différents commandants et équipages que j'ai eu la chance de rencontrer et de côtoyer au cours des quatre missions auxquelles j'ai eu le privilège de participer. Merci aussi aux « IPEViens », **Pierre Sangiardi**, **Hélène Leau**, **Sacha Fouchard**, **Arnaud Le Ridant**, **Anne Royer**, **Xavier Morin** et **Alain Jaouen**, pour les bons moments partagés, à terre ou en mer, pour votre écoute, votre patience face à nos exigences acousticiennes et votre efficacité ! Je vous promets, l'acoustique, c'est fantastique !! J'en profite aussi pour remercier mes « copains de missions » de Cro, de Ker ou d'Ams : **Alex**, **Kermitt**, **Guillaume**, **Dorian**, **Max**, **Franck**, **Mathieu**, **Sylvia**, **Renaud**, **Philippe**, **Alice**, **Nicolas**, **Brice**, **Antoine**, **Tim**, **Agnès**, **Françoise**, **Eric**, **Wil**, **Joffrey**, **Sarah**, **Pablo**, **Tibault**, **Christophe**… et j'en passe ! Merci à tous (y compris ceux que j'oublie… !) pour votre compagnie, votre bonne humeur, vos histoires d'aventures qui m'ont

tant fait voyager et pour les soirées « shogoun' » à bord du MarDuf !! Merci aussi aux grands scientifiques rencontrés à bord, je pense notamment à **Philippe Koubbi** et **Guy Duhamel** pour avoir partagé vos connaissances avec nous les « p'tits jeunes », pour votre générosité et votre accessibilité. Malgré tout, je dois vous faire une confidence : je ne peux plus regarder la lune sans penser à toi, **Guy** (no comment… !) et je ne peux plus attendre que mes vies se recharge sur *Candy Crush* sans penser à toi, **Philippe**… Tu m'as corrompue et j'avoue, je change le fuseau horaire… !!

En parlant d'amis… Merci aux amies du boulot et d'un peu plus que ça : **Julie Meilland**, **Anna Conchon** et **Margaux Chauvin**. Merci pour votre bonne humeur, votre gentillesse, votre humour et votre soutien dans les moins bons moments de cette thèse… A nous le monde des bisounours, des licornes et des paillettes ! Et NON, nous ne sommes pas obligées de d'être moches pour être scientifiques !! *Nota Bene* : j'ai appris à mettre du vernis, j'ai grave progressé, vous seriez épatées… !

Merci à la « dream-team » orientale : **Fanny**, **Saloua** et **Alicia**. Merci pour tous ces cours, restos, soirées et autres moments partagés. Merci pour tous vos supers conseils de « vraies » filles, pour tous ces fous rires libérateurs et pour tous mes chameaux ratés… ! Bouger son popotin, il n'y a que ça de vrai pour se sentir libérée !!

Merci aussi aux « jeunes », **Pauline**, **Margaux**, **Marc**, **Kévin**, **Leslie**, **Gabin** et toute la clique, pour m'avoir acceptée malgré mon « grand âge », pour ces soirées partagées où j'ai vraiment beaucoup rigolé, pour votre soutien et pour votre… innocence ! Ce n'est pas péjoratif, bien au contraire : vos débuts dans la recherche m'ont permis de relativiser mes déboires… ! Alors continuez les cocos, vous irez loin !

Un grand merci « vieux » et fidèles : **Elo**, **Tom**, **Chacha**, **Loulou**, **Coco**, **Marjo**, **Quentin**, **Juju**, **Bichon**, **Mline**, **Pierrot**… Avec vous, pas besoin de se voir tous les quatre matins, vous êtes là tout simplement. Toujours là. Merci pour votre soutien psychologique, même à distance, pour vos oreilles patientes qui ne râlent jamais au sujet de ma légère tendance au bavardage (!!) et pour vos conseils toujours plein de tendresse. Bref, merci pour votre amitié inconditionnelle…

Enfin, en parlant d'amitié inconditionnelle, je tenais à remercier tout particulièrement et du fond du cœur, mes deux « bouées » : **Pauline Chauvet** et **Armelle Moisan**. Sans vous, j'aurais coulé. Littéralement. Je ne pourrais jamais assez vous remercier pour vos sourires, votre bonne humeur contagieuse, nos crises de rire, votre patience (même quand je parle ou pleure pendant très très TRÈS longtemps !), votre écoute, vos conseils, votre soutien pour ne

jamais lâcher et toujours y croire qu'il pleuve, qu'il vente ou qu'il neige ! **Popo**, merci pour ton soutien infaillible de ces derniers mois (quoi, plus que 12, ça fait un an ??), pour les larmes partagées et tous les déjeuners pris en charge ! Je suis bien contente qu'on est surmonté tout ça… !! **Mémelle** (oui, là, tu vas me détester mais que veux-tu mon petit hibiscus, tu resteras toujours ma Mémelle à moi !), merci pour ton humour que j'adore, pour ton courage que j'admire et pour tes lumières qui me sont indispensables quand je suis perdue dans le noir…

Pour finir cette logorrhée sentimentale susceptible de donner des nausées à certains (mais que voulez-vous on ne se refait pas…), je tenais à remercier ma famille.

Merci à mon tonton brestois, **Bruno Sauton**, pour les sessions coutures, les petits plats mijotés à se damner, nos discussions enrichissantes, tes conseils avisés pour me guider dans cette vie « d'adulte » et les nombreuses séances psy gratos… ! A quand notre session catamaran ?? Merci à ma Mamie, **Georgette Sauton**, pour son amour sans limite, son caractère (héréditaire… !), sa générosité et sa bienveillance. Merci aussi, non sans un pincement au cœur, à mon Papi, **Michel Sauton**, parti malheureusement un poil trop tôt pour me voir arriver là… Merci à toi pour avoir toujours su éveiller et aiguiser ma curiosité, et ce depuis mon plus jeune âge… !

Merci à mes frères, **Mael** et **Treveur Béhagle** : mes héros ! Qu'il est bon de sentir que quoi qu'il arrive, je peux toujours compter sur vous… ! Vous êtes irremplaçables les gars et je suis super fière d'être votre sœur ! Aussi, je ne pourrais jamais assez remercier mes parents, **Pascale** et **Dominique Béhagle** pour leur soutien infaillible dans tous mes projets, même les plus farfelus… ! A travers votre amour absolument inconditionnel et votre bienveillance, vous avez su me (nous) donner de solides racines et surtout de très grandes ailes… ! Bref, merci à vous quatre, c'est grâce à vous que j'ai réussi à en arriver là…

Enfin, merci du fond du cœur à **David Maquaire** : tu es arrivé par hasard dans ma vie brisée, tu as su me réparer et me donner la force d'avancer. Et d'espérer... !

Ce qui m'a sauvé, c'est d'avoir été si bien entourée. MERCI.

Avant-propos

En 2010, ayant eu envie de quelque chose d'original, en deuxième année de master (M2) sciences biologiques marines (à Plouzané), j'ai postulé sur une offre de stage en acoustique portant sur l'organisation spatiale des organismes micronectoniques dans le canal du Mozambique en relation avec la présence de structures océaniques tourbillonnaires. Je n'avais de notions ni en acoustique, ni en programmation, ni en statistiques, ni même trop en physique… Mais Erwan Josse a décidé de me faire confiance ! Fou ou visionnaire ?? Toujours est-il qu'un contrat en amenant un autre, je me suis retrouvée en 2011 au bon endroit au bon moment quand le stimulant projet ANR MyctO-3D-MAP a été accepté. **Ce projet a pour but d'étudier la distribution en trois dimensions des myctophidés de l'océan Austral, ainsi que les caractéristiques physiques et biologiques de leurs habitats à différentes échelles spatiotemporelles**. Après avoir goûté aux analyses acoustiques appliquées au micronecton dans un contexte océanique dynamique dans le cadre de mon stage de M2, je n'avais qu'une envie : recommencer. **C'est dans le cadre de ce projet ANR qu'a été financé un contrat à durée déterminée**, de septembre 2012 à décembre 2014 dans un premier temps, puis jusqu'à septembre 2015 par la suite (merci Francesco !) **et que j'ai eu l'opportunité de réaliser les travaux présentés dans ce manuscrit de thèse**. Dès le départ, je mesurais la chance que j'avais de faire partie d'un tel projet, basé sur une approche innovante n'ayant que peu d'équivalent aux niveaux national et international, mais je ne m'attendais pas à ce que ce travail apporte autant de rencontres et de collaborations enrichissantes. Cette section s'attache à préciser brièvement le contexte scientifique dans lequel j'ai évolué pendant ces trois années.

L'équipe de recherche du projet MyctO-3D-MAP associe de nombreux experts dans plusieurs domaines : la biologie et l'écologie marines, l'océanographie, la modélisation et les statistiques. Le projet est organisé en cinq groupes de travail, dont un entièrement dédié à la gestion et à la coordination du projet. Pour les quatre autres, **le jeu était de collaborer afin de fournir, à terme, une réponse intégrée à l'étude de la distribution en trois dimensions des myctophidés** (voir diagramme ci-dessous).

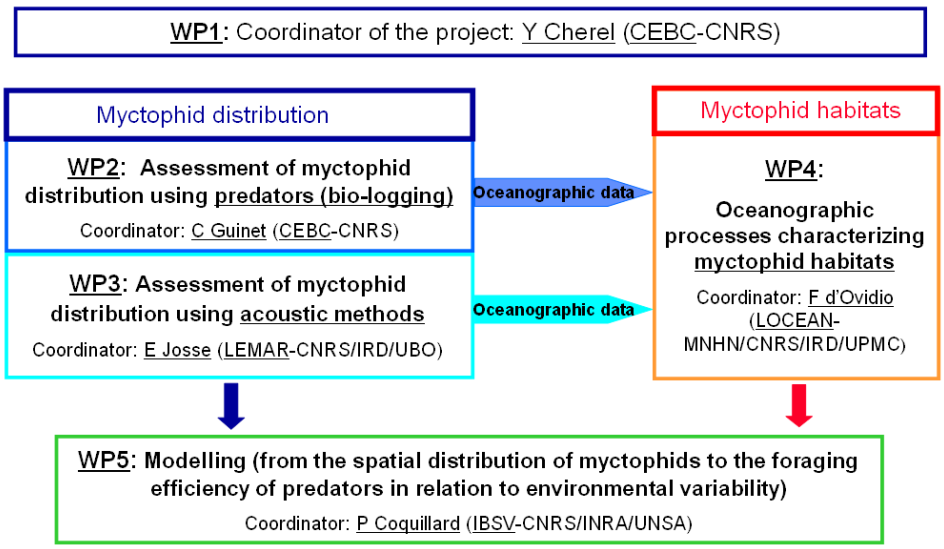

Diagramme organisationnel et liens fonctionnels du programme ANR MyctO-3D-MAP.

Les objectifs initiaux étaient (*i*) **descriptifs** avec la détermination de la distribution horizontale et verticale des myctophidés, (*ii*) **explicatifs**, avec la définition de leurs habitats préférentiels et (*iii*) **prédictifs** avec la modélisation de leurs réactions face aux variations environnementales et les conséquences que cela pourrait engendrer sur leurs prédateurs. Ainsi, tout au long du projet, les tâches des différents groupes de travail de l'ANR se sont réparties entre les différents membres de l'équipe. Des réunions thématiques, organisées régulièrement pour faire le point sur les avancées de chacun, ont permis de créer un environnement scientifique riche et stimulant. **Par chance, le groupe de travail dans lequel s'insère mon contrat** (WP3, Work Package 3) **occupe une place centrale dans ce projet**. En effet, l'acquisition et l'analyse des données acoustiques fournissant une partie des données de terrain, **j'ai été amenée à beaucoup interagir** avec (*i*) le WP4, responsable de la caractérisation océanographique de l'habitat des myctophidés, et plus particulièrement, **Cédric Cotté** et **Francesco D'Ovidio**, dans le but de mettre en relation les distribution observées par acoustique et les paramètres environnementaux ; (*ii*) le WP5, responsable de la modélisation de la distribution des organismes micronectoniques constituant l'échelon trophique intermédiaire dont font partie les myctophidés, plus particulièrement avec **Anna Conchon**, dans le but de calibrer le modèle « SEAPODYM Mid Trophic Level » à partir des données acoustiques enregistrées ; et (*iii*) le WP2, responsable de l'étude de la distribution des myctophidés à partir des données de bio-logging acquises par les prédateurs supérieurs, plus particulièrement avec **Charles-André Bost** et **Eugénie Tessier**, afin de confronter deux modes d'échantillonnage en comparant les distributions observées par acoustique d'une part

et par les prédateurs marins d'autre part. Par ailleurs, au sein même du WP3, j'ai énormément travaillé avec **Gildas Roudaut** pour développer les outils méthodologiques manquants à l'analyse acoustique, tels que l'outil de filtrage ou l'algorithme bi-fréquence. **Ce travail de thèse a également conduit à la mise en place de collaborations internationales dans le cadre de partage et stockage de données**. Une collaboration australienne avec le CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation), et plus particulièrement **Tim Ryan** et **Rudy Kloser**, a été mise en place afin de pouvoir utiliser les données acoustiques disponibles via le système IMOS-BASOOP. Cette collaboration a aboutit à la rédaction d'un article présenté dans ce manuscrit (*voir section 3.II.4*). Une collaboration anglaise avec le BAS (British Antarctic Survey), et plus particulièrement **Sophie Fielding**, a également été mise en place dans le but de pouvoir à terme, partager les données acoustiques et les rendre disponibles à la communauté scientifique antarctique à travers le projet SONA.

Enfin, **ce travail de thèse m'a offert l'opportunité de vivre la réalité du terrain**. En effet, si les campagnes menées dans le canal du Mozambique dans le cadre du projet MESOBIO ont été réalisées en amont de cette thèse (*voir section 2.IV.1*), j'ai eu la chance de participer à quatre des cinq campagnes en mer réalisées dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP (LOGIPEV193 et 197, OP2-2013 et 2014 ; *voir section 2.IV.1)*. A bord du *Marion Dufresne II*, j'assurais les quarts acoustiques en continu et en équipe avec un ou deux autres collègues, à savoir, dans l'ordre des missions, **Erwan Josse**, **Yves Cherel**, **Gildas Roudaut**, **Anna Conchon**, **Margaux Chauvin** (stagiaire M2 que j'ai co-encadré de janvier à juin 2014) et **Pablo Escobar-Flores**. Lors de la cinquième campagne en mer du projet MyctO-3D-MAP, les quarts acoustiques ont été assurés par **Gildas Roudaut** et **Patrick Lehodey**. J'ai ainsi eu la chance de partager de mémorables expériences scientifiques et de comprendre parfaitement la réalité du terrain et ce que cela peut engendrer sur la quantité et la qualité des données acoustiques collectées. De plus, le traitement, l'analyse et la valorisation de ces données m'ont permis d'apprendre à mener une étude, de la collecte des données à la publication des résultats.

Les intérêts majeurs de cette thèse étaient de pouvoir (*i*) décrire la distribution des organismes micronectoniques le long d'une large échelle spatio-temporelle et (*ii*) discriminer les différents types d'organismes composant le micronecton afin d'isoler les myctophidés, et ce, à partir des données acoustiques.

Même si un certain nombre de questions restent en suspend à la fin de ce travail de thèse, il demeure la satisfaction d'avoir pu répondre à certaines d'entre elles et d'en voir naître de nouvelles, prometteuses.

Communications et articles

Articles présentés dans ce manuscrit de thèse

Béhagle, N., du Buisson, L., Josse, E., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Ménard, F., 2014. Mesoscale features and micronekton in the Mozambique Channel: an acoustic approach. Deep-Sea Res. II 100, 164-173.

Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T. E., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., Cherel, Y., soumis. Acoustic micronektonic distribution structured by macroscale oceanography processes across 20-50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean. Deep-Sea Res. I.

Béhagle, N., Cotté, C., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Duhamel, G., Brehmer, P., Josse, E., Cherel, Y., soumis. Acoustic discrimination of pelagic organisms using a bifrequency analysis: the study case of Eastern Kerguelen oceanic waters. Prog Oceanogr.

Article en préparation

Béhagle, N., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., Cherel, Y. Acoustic characterization of micronecton across 20-50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean.

Conchon, A., Titaud, O., **Béhagle, N.**, Lehodey, P., 2015. Predicting average micronektonic layer depths in the global ocean. ICES J. Mar. Sci., submitted.

Communications

Béhagle, N., 2015. Spatial structure of micronekton closely related to oceanographic fronts in the South-West Indian Ocean. Oral presentation – Young NHM conference, 4-5 February 2015, Paris, France.

Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T. E., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., Cherel, Y., 2015. Spatial structure of micronekton is related to oceanic water masses in the southwestern Indian Ocean. Poster presentation – Some Acoustics conference, 25-28 May 2015, Nantes, France.

Lebourges-Dhaussy, A., Ménard, F., Perrot, Y., Du Buisson, L., **Béhagle, N.**, Menkès, C., Ternon, J.-F., Roudaut, G., Potier, M., Allain, V., 2015. The distribution and behavior of mesopelagic organisms in tropical waters: A comparative approach between Indian and South Pacific Oceans, from acoustic measurements at 38 kHz. Poster presentation – Some Acoustics conference, 25-28 May 2015, Nantes, France.

Thomas, J., Fielding, S., Tate, A., Kloser, R., Ryan, T., Brehmer, P., **Béhagle, N.**, Skaret, G., Korneliussen, R., O'Driscoll, R., Dunford, A., Reiss, C., Cossio, A., Cox, M., 2015. A circumpolar database of mid-trophic organisms in the Southern Ocean ? The Southern Ocean Network of Acoustics. Poster presentation – Some Acoustics conference, 25-28 May 2015, Nantes, France.

Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T., Gauthier, O., Roudaut, G., Josse, E., Cherel, Y., Brehmer, P., 2015. Spatial structure of micronekton is related to oceanic water masses in the southwestern Indian Ocean. Poster presentation – Rio Acoustics conference, 29-31 July 2015, Rio de Janeiro, Brasil.

Béhagle, N., Cotté, C., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Duhamel, G., Cherel, Y., Josse, E., Brehmer, P., 2015. A bifrequency algorithm Δ120-38 kHz to discriminate “gas-inclusion” from “fluid-like” organisms: application on spatial distribution of King Penguin prey in Southern Indian Ocean. Poster presentation – Rio Acoustics conference, 29-31 July 2015, Rio de Janeiro, Brasil.

Sommaire

Remerciements **1**

Avant-propos **6**

Communications et articles **10**

Chapitre 1 : Contexte écologique **16**

1.I. Qu'est-ce qu'un écosystème océanique ? *16*

1.I.1. Définition d'un écosystème 16

1.I.2. La province océanique 18

1.II. Caractéristiques géographiques, hydrologiques et géopolitiques du sud-ouest de l'océan Indien *19*

1.II.1. Histoire et géographie de l'océan Indien 19

1.II.2. Caractéristiques hydrologiques de l'océan Indien 21

1.II.3. Caractéristiques hydrologiques du sud-ouest de l'océan Indien 23

1.II.4. Géopolitique du sud-ouest de l'océan Indien 25

1.III. Biologie et écologie de la faune océanique épi- et mésopélagique du sud-ouest de l'océan Indien *28*

1.III.1. Richesse océanique épi- et mésopélagique 28

1.III.2. Les organismes micronectoniques 30

1.III.3. Moyens d'étude conventionnels du micronecton 32

1.IV. Problématique écologique et objectifs de la thèse *34*

Chapitre 2 : L'acoustique active comme outil d'étude écosystémique **36**

2.I. Origine de l'acoustique active *36*

2.II. Propriétés théoriques de l'acoustique active *39*

2.II.1. Les ondes acoustiques 39

2.II.2. L'échosondeur mono-faisceau. 41

2.III. L'acoustique appliquée à l'écologie *44*

2.IV. Collecte des données acoustiques *46*

2.IV.1. Campagnes en mer 46

2.IV.2. Bases de données acoustiques 49

2.V. Problématique méthodologique 51

Chapitre 3 : Densité et distribution des cibles acoustiques à différentes échelles spatio-temporelles dans le sud-ouest de l'océan Indien 54

3.I. Densité et distribution méso-échelle du micronecton : l'exemple du canal du Mozambique. 54

3.I.1. Contexte et objectifs de cette étude 54

3.I.2. Apport des données satellite 55

3.I.3. Mesoscale features and micronekton in the Mozambique Channel: an acoustic approach 56

3.I.4. Conclusion et perspectives 66

3.II. Densité et distribution large-échelle du micronecton le long du gradient latitudinal (20-50°S). 67

3.II.1. Contexte et objectifs de cette étude 67

3.II.2. Apport des données satellite 68

3.II.3. Développement d'un outil de filtrage des données acoustiques 69

3.II.4. Acoustic micronektonic distribution structured by macroscale oceanography processes across 20-50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean 70

3.II.5. Conclusions et perspectives 95

3.III. Discussion et perspectives de ce chapitre. 96

Chapitre 4 : Discrimination et distribution des cibles acoustiques à l'est des îles Kerguelen 99

4.I. Détections acoustiques, groupes fonctionnels et taxonomiques 99

4.I.1. Contexte et objectifs de cette étude 99

4.I.2. Développement d'un algorithme bifréquence 100

4.I.3. Acoustic discrimination of micronektonic organisms using a bi-frequency analysis: the case study of Eastern Kerguelen oceanic waters 102

4.I.4. Conclusion et perspectives 127

4.II. Comparaison de deux modes d'échantillonnage : acquisition acoustique vs. manchot royal 128

4.II.1. Contexte et objectifs de cette étude 128

4.II.2. Données utilisées et résultats obtenus 130

4.II.3. Conclusions et perspectives 133

4.III. Discussion et perspectives de ce chapitre 134

Chapitre 5 : Discussion générale et perspectives **136**

5.I. Synthèse des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse *136*

5.II. Classification acoustique des organismes micronectoniques du sud-ouest de l'océan Indien. *138*

5.II.1. Classification acoustique à large-échelle 139

5.II.2. Une classification acoustique améliorée pour une meilleure identification taxonomique 141

5.II.3. Identification taxonomique et biomasse absolue 142

5.III. Influence des structures océaniques sur la distribution des organismes pélagiques *144*

Liste des figures **150**

Liste des tables **152**

Références bibliographiques **153**

Résumé **168**

Abstract **169**

Chapitre 1 : Contexte écologique

La connaissance est une navigation dans un océan d'incertitudes
à travers des archipels de certitudes. [Edgar Morin]

1.I. Qu'est-ce qu'un écosystème océanique ?

1.I.1. Définition d'un écosystème

L'écologie est une discipline scientifique dont l'objectif est d'étudier les interactions des êtres vivants avec leur environnement ainsi qu'avec les autres êtres vivants. Le terme écologie, introduit en 1866 par Ernst Haeckel, vient du grec *oikos* (maison, habitat) et *logos* (science) : c'est la science de l'habitat, l'étude scientifique des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des organismes vivants (Duvigneau, 1980). Ce terme ne doit pas être confondu avec l'écologisme ! L'écologisme, ou environnementalisme, est un courant de pensée visant le respect, la protection, la préservation ou la restauration des ressources naturelles et de l'environnement.

L'écologie est une science qui étudie deux grands ensembles : la biocénose et le biotope, le tout formant l'écosystème. La biocénose, littéralement « vie en commun », représente l'ensemble des organismes vivant dans un biotope donné. Le biotope, littéralement « lieu de vie », regroupe l'ensemble des conditions physico-chimiques d'un milieu (lumière, température, nature et structure du substrat, disponibilité en eau ou en nutriments). Enfin, l'écosystème, terme introduit en 1935 par Arthur Tansley, rassemble les interactions des espèces d'une biocénose entre elles et avec leur biotope. Ainsi, l'écologie peut être définie de façon plus concrète comme étant la science des écosystèmes.

L'écosystème est une organisation dynamique naturelle qui tend à évoluer vers un état théorique d'équilibre : à chaque niveau écosystémique, la biomasse (masse totale de matière vivante en un lieu donné) est stabilisée grâce aux interactions avec les autres niveaux. Dans un écosystème, les liens qui unissent les différents niveaux sont le plus souvent d'ordre trophique. On distingue schématiquement trois catégories de niveaux écosystémiques (Fig. 1) : (*i*) les producteurs, végétaux chlorophylliens autotrophes qui consomment de la matière minérale et produisent de la matière organique ; (*ii*) les consommateurs, animaux hétérotrophes qui peuvent être de premier ordre (phytophage), de deuxième ordre ou plus (les

carnivores) ; et (*iii*) les décomposeurs, bactéries ou champignons qui dégradent les matières organiques de toutes les catégories et restituent au milieu les éléments minéraux. Ces relations forment des séquences, où chaque individu mange le précédent et est mangé par celui qui le suit, on parle de réseau trophique. Dans un réseau trophique, on observe que le passage d'un niveau trophique au niveau supérieur est associé à une diminution de la quantité de masse organique, ou du nombre d'êtres vivants (Fig. 1). Ainsi, aidés au départ par l'énergie du soleil, ces différents niveaux développent un réseau d'échange d'énergie et de matière permettant le maintien et le développement de la vie.

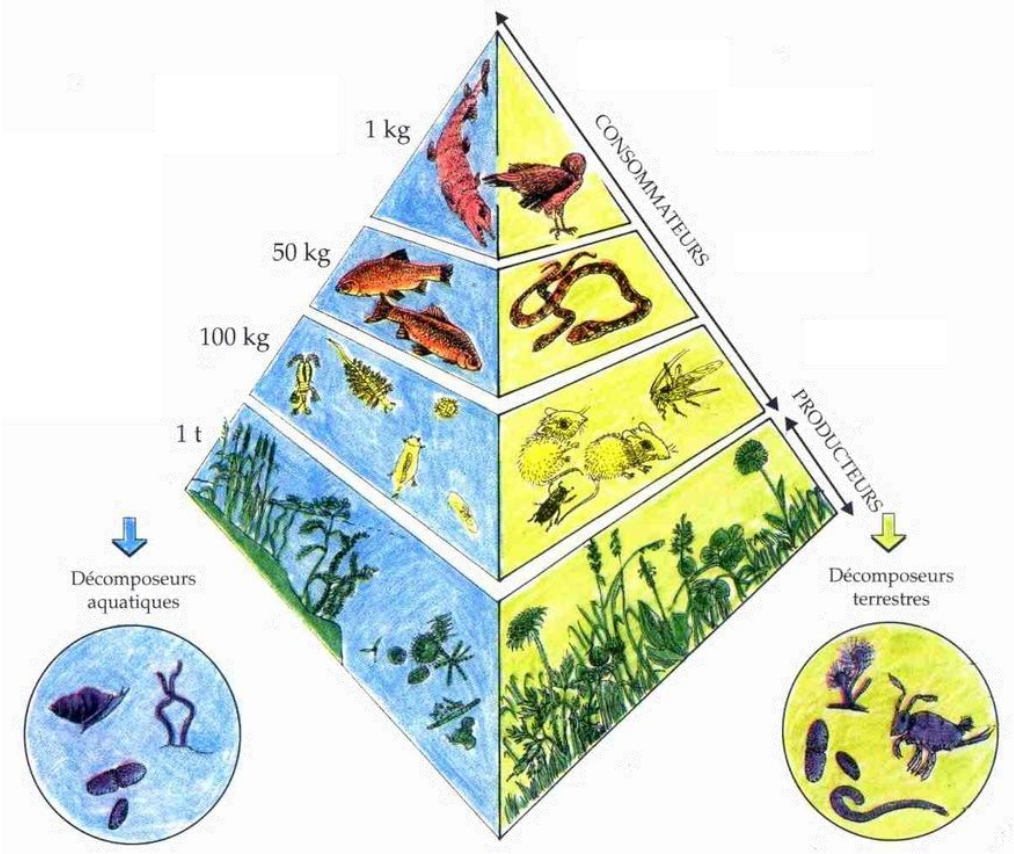

Figure 1 : Représentation schématique des principaux niveaux trophiques (producteurs, consommateurs et décomposeurs) d'un écosystème aquatique, à gauche en bleu, et d'un écosystème terrestre, à droite en jaune. Les pertes d'énergie entre deux niveaux trophiques, se traduisant par une réduction progressive de la masse organique, son également représentées.

Les écosystèmes sont souvent classés par référence aux biotopes concernés. On parlera (*i*) d'écosystèmes continentaux (ou terrestres), tels que les écosystèmes forestiers (forêts), les écosystèmes prairiaux (prairies, steppes, savanes), les agro-écosystèmes (systèmes agricoles) ; (*ii*) d'écosystèmes des eaux continentales, pour les écosystèmes lentiques (lacs, étangs) ou

écosystèmes lotiques (rivières, fleuves) ; et (*iii*) d'écosystèmes océaniques (les mers, les océans).

1.I.2. La province océanique

Les mers et les océans constituent un écosystème continu pour lequel la zonation ne peut être qu'arbitraire. La province océanique s'étend au-delà de la province néritique, c'est-à-dire au-delà du plateau continental, à partir du talus continental (Fig. 2). Cette province, nettement plus pauvre en nutriments organiques que la province néritique, comprend comme cette dernière, un domaine benthique et un domaine pélagique (Fig. 2). Le domaine benthique, ou benthos, comprend l'ensemble des organismes vivant à proximité et sur le fond. Par opposition, le domaine pélagique, ou pélagos, désigne l'ensemble des organismes vivant dans la colonne d'eau, du fond à la surface.

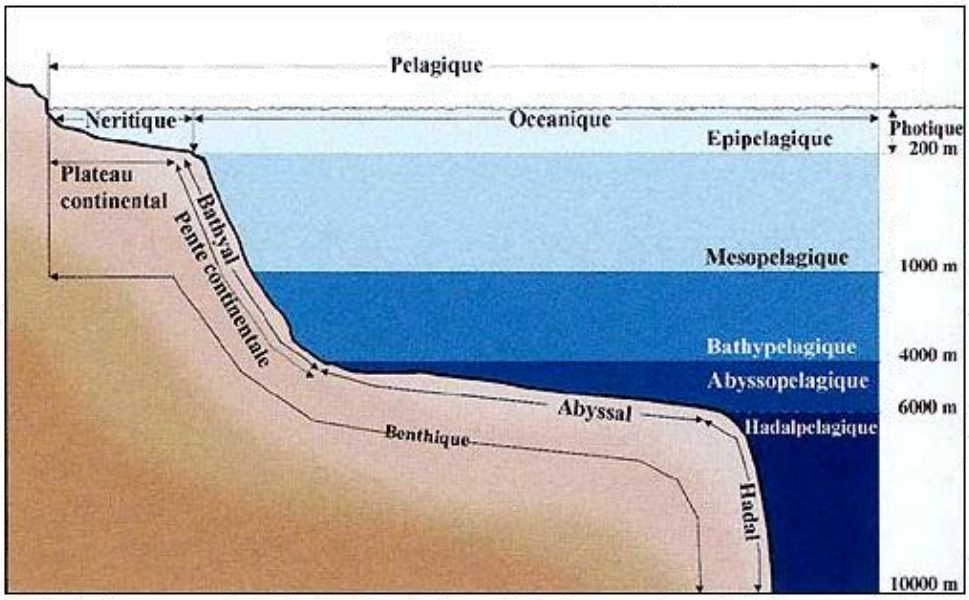

Figure 2 : Représentation schématique des provinces, des domaines et des étages de profondeur des océans. Source : FAO, Service des ressources marines, Division des ressources halieutiques (www.fao.org)

Le domaine pélagique est lui-même divisé en plusieurs étages de profondeur, de l'épipélagique en surface jusqu'à l'hadalpélagique en grandes profondeurs (Fig. 2) **Dans ce travail de thèse, le pélagos est prospecté jusqu'à une profondeur maximale de 800 m** (*voir section 3.II.4*). **Notre zone d'étude est donc associée à ce que l'on appelle les domaines océaniques épi- et mésopélagiques**. Le domaine épipélagique s'étend

conventionnellement de la surface jusqu'à 200 m de profondeur mais, en pratique, cette zone est limitée par la lumière et dépend de la zone euphotique. Tant que la lumière pénètre dans les eaux et permet la photosynthèse, la zone appartient au domaine euphotique (et épipélagique). Par convention, lorsque la luminosité devient inférieure à 1 % de la lumière incidente (en provenance de la surface), on quitte la zone euphotique (et donc épipélagique) pour pénétrer dans la zone aphotique. La profondeur de la zone épipélagique dépend donc de la pénétration de la lumière solaire et par corollaire de la turbidité des eaux. Lieu de production primaire, cette zone océanique est l'une des plus riches biologiquement parlant. La zone mésopélagique, quant à elle, est située dans la zone aphotique entre 200 et 1000 m de profondeur et est caractérisée par une pression hydrostatique croissante, une luminosité décroissante (trop faible pour permettre la photosynthèse), une forte concentration en nutriments inorganiques et un approvisionnement trophique plus faible. Cet espace est hétérogène et comprend de forts gradients environnementaux (température, salinité…) qui influencent la distribution et la dynamique des organismes biologiques vivant dans cette couche (*voir section 1.III*).

Malgré son importance écologique cruciale pour les cycles des éléments globaux, le domaine mésopélagique reste moins étudié que le domaine épipélagique, en particulier dans les régions difficiles d'accès ou éloignées de toute terre émergée, comme **la zone d'étude de ce travail, située dans le sud-ouest de l'océan Indien**.

1.II. Caractéristiques géographiques, hydrologiques et géopolitiques du sud-ouest de l'océan Indien

1.II.1. Histoire et géographie de l'océan Indien

Né il y a 170 millions d'années de l'écartèlement du continent Gondwana, l'océan Indien est le seul qui n'atteigne pas la zone froide boréale. Représenté pour la première fois par Ptolémée 200 ans avant J-C, sa frontière sud est dans un premier temps limitée par le 25ème parallèle (Fig. 3).

Figure 3 : Datée de 1482, cette reproduction de la carte du monde établie par Claude Ptolémée 200 ans avant J-C, et appelée Géographie, *a longtemps servi de guide aux explorateurs du XV et XVI siècles.*

En effet, dans l'Antiquité, les navigations se limitaient aux reconnaissances côtières et l'image de l'océan Indien était restreinte à la théorie de Ptolémée qui relatait que l'Afrique allait en s'élargissant dans la direction du sud et qu'elle se réunissait à l'Asie orientale, faisant de l'océan Indien une sorte de grand lac maritime (Fig. 3). Il faut attendre l'Âge des Découvertes, période historique qui s'étend du début du XVe siècle au début du XVIIe siècle, et ses explorations intensives de la Terre pour avoir une cartographie océanique plus conforme à la réalité. L'imprimerie contribue à répandre les récits d'exploration et les cartes de terres lointaines et alimente ainsi la montée de l'humanisme et du questionnement scientifique et intellectuel. Ainsi, à la fin du XVIIIe siècle naissent des explorateurs au service de la science et non plus seulement du commerce. Dans les traces de James Cook, plusieurs missions d'explorations à but scientifique ont commencé à se mettre en place. L'exploration commerciale et scientifique, à but géographique, des océans continuera jusqu'au XXe siècle, date à laquelle on estime que la totalité des terres émergées est cartographiée.

L'océan Indien s'étend sur une surface de 75 000 000 km². Troisième océan du globe par sa taille (après le Pacifique et l'Atlantique), il est limité au nord par l'Inde, le Pakistan et l'Iran ; à l'est par la Birmanie, la Thaïlande, la Malaisie, l'Indonésie et l'Australie ; au sud par l'océan Austral ; et à l'ouest par l'Afrique et la péninsule Arabique (Hérodote, 2012). Par

convention, l'océan Indien est séparé de l'océan Atlantique par la longitude du cap des Aiguilles (20° E), de l'océan Pacifique par la longitude de l'île de Tasmanie (147° E) et de l'océan Austral par le 60ème parallèle sud (Traité sur l'Antarctique, Washington, 1er décembre 1959).

Malgré son importance économique, tant comme lieu d'exploitation des ressources marines que comme voie de communication entre l'Atlantique et l'Orient, ce « demi-océan » reste un des derniers océans étudiés par les océanographes et les connaissances sur les phénomènes qui le caractérisent sont relativement éparses.

1.II.2. Caractéristiques hydrologiques de l'océan Indien

Le comportement des eaux de l'océan Indien est complexe et est caractérisé par trois grands systèmes de circulation : (*i*) le gyre océanique des moussons, (*ii*) le gyre subtropical et (*iii*) le courant circumpolaire antarctique (Wyrtki, 1973) (Fig. 4).

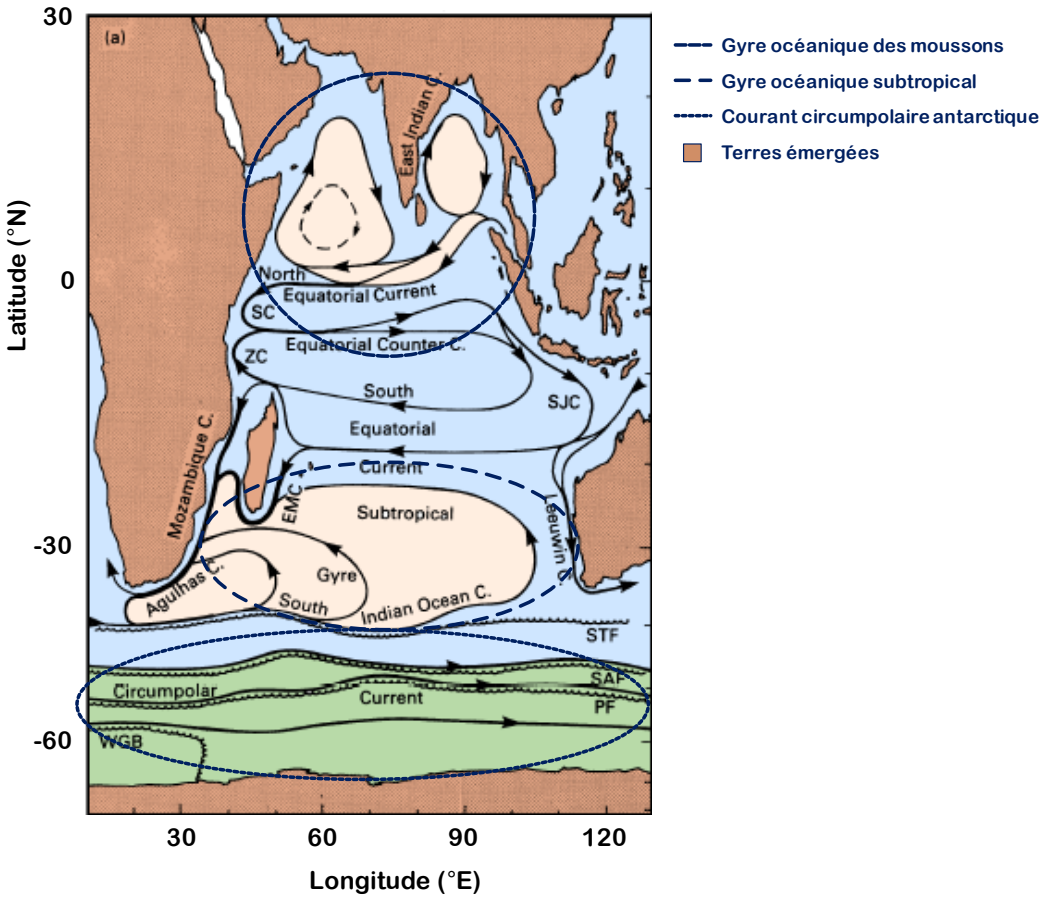

Figure 4 : Représentation schématique des grands courants contrôlant la dynamique océanique de surface de l'océan Indien. Source : Tomczak and Godfrey, 1994.

Le système « moussonique », ou gyre océanique des moussons, situé au nord de 10° de latitude sud, est défini par un renversement saisonnier des vents (Dietrich, 1973). La vitesse des vents et des courants, les températures de l'air et de l'eau, et la salinité présentent de grandes variations avec une amplitude croissante vers le continent asiatique. En hiver, l'alizé soufflant du nord-est vers la convergence intertropicale crée une circulation superficielle comparable à celles des autres océans : le mouvement à composante occidentale (courant dit de la mousson du nord-est ou courant de Somalie) est associé à un retour vers l'équateur (contre-courant équatorial ou courant de Java). En été, les vents chauds, humides et instables (cyclones) attirés par les basses pressions asiatiques provoquent un réchauffement et une dessalure partielle des eaux, ainsi qu'une accélération des courants qui portent en prédominance vers l'équateur (courant de la mousson de sud-ouest), sauf en bordure de l'Indonésie (au niveau du courant de Java).

Le système subtropical, ou gyre subtropical, au sud de 10° de latitude sud, est caractérisé par la distribution régulièrement zonale des vents, des températures (de l'air et de l'eau), de la salinité et des courants superficiels (Schott et al., 2009). Commandés par les anticyclones mobiles allongés entre le 20ème et le 30ème parallèle sud, les vents, généralement forts, créent une circulation à rotation contra-horaire. Le circuit est composé par les courants (*i*) ouest-australien qui s'écoule vers le nord, (*ii*) sud-équatorial qui s'écoule vers l'ouest, (*iii*) du Mozambique qui s'écoule vers le sud, (*iv*) des Aiguilles qui forme un tourbillon anticyclonique entre le cap de Bonne Espérance et Madagascar, et (*v*) subtropical qui s'écoule vers l'est, juste au nord du front subtropical. Ce gyre est réputé comme le plus important de l'océan Indien et influence toute la circulation océanique entre 20 et 40°S (Tomczak and Godfrey, 1994).

Le courant circumpolaire antarctique se situe au sud du front subtropical, situé environ à 40°S formant une véritable frontière entre les eaux subtropicales chaudes et les eaux subantarctiques plus froides. Les conditions océanographiques de ce courant sont directement associées aux forts vents d'ouest caractéristiques de l'océan Austral. Les principaux courants de surface, s'écoulant d'ouest en est, sont très puissants et sont composés de plusieurs « jets » étroits délimités par des fronts océaniques (Povinec et al., 2011). En effet, la présence de nombreux plateaux (tels que Crozet, Kerguelen) entre les 45ème et 50ème parallèles favorise la formation de zones à forts gradients physico-chimiques (température, salinité, oxygène) appelés communément fronts océaniques (Park et al., 1993).

La présence et la force de ces courants font que l'océan Indien est perçu comme la région la plus dynamique du monde océanique (Povinec et al., 2011). Cet océan reste donc le plus

petit en terme de superficie mais révèle toute son importance quand il s'agit de dynamique océanique et joue un rôle primordial dans la compréhension des processus océaniques et du climat à l'échelle mondiale (Rahmstorf, 2002 ; Key et al., 2004).

1.II.3. Caractéristiques hydrologiques du sud-ouest de l'océan Indien

Le sud-ouest de l'océan Indien est une région géopolitique à la définition floue regroupant traditionnellement les îles de l'océan Indien situées au large de l'Afrique de l'est et de l'Afrique australe, c'est-à-dire celles qui relèvent de l'archipel des Comores, des Mascareignes, des Seychelles, de Madagascar mais aussi de toutes celles qui relèvent des archipels australs tels que Crozet, Kerguelen ou l'archipel du Prince Edouard. Les différentes entités géographiques associées se situent à cheval entre deux systèmes de circulation océanique : le gyre subtropical et le courant circumpolaire antarctique (*voir section 1.II.2*).

La zone d'étude de ce travail de thèse s'étend de 10°S à 60°S et de 35°E à 90°E. En termes de décisions géopolitiques, cette zone appartient entièrement au sud-ouest de l'océan Indien (Organisation Hydrographique Internationale, 2000) mais si l'on s'en tient aux mesures océanographiques, cette zone d'étude se trouve entre le sud-ouest de l'océan Indien et la partie ouest-indienne de l'océan Austral (Orsi et al., 1995) **Dans ce travail, pour simplifier le texte, le terme général de « sud-ouest de l'océan Indien » sera utilisé pour parler de notre zone d'étude**.

Au niveau océanographique, cette région de l'océan Indien est caractérisée par de puissants courants, en surface et en profondeur (Fig. 5).

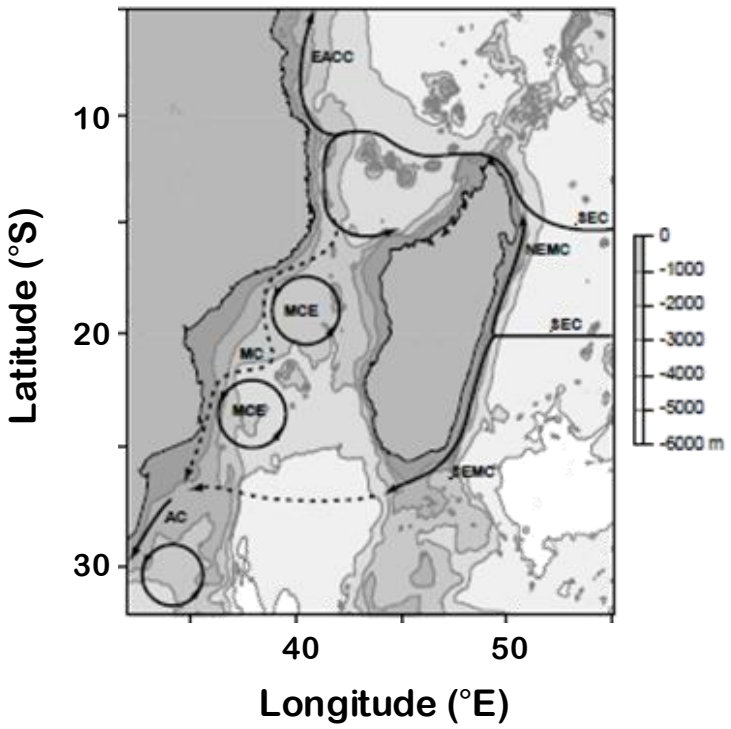

Figure 5 : Représentation schématique des principaux courants contrôlant la dynamique océanique du canal du Mozambique. La bathymétrie est indiquée en nuances de gris. Source : Schouten et al., 2003.

A l'ouest, le courant sud-équatorial (SEC) du système subtropical, qui s'écoule vers l'ouest, se sépare en deux en arrivant le long de la côte est-malgache (Fig. 5). La branche nord, le Courant Nord-Est Malgache (NEMC), passe le cap d'Ambre (pointe nord de l'île), et se brise de nouveau en deux en arrivant sur la côte est-africaine. Alors qu'une branche se dirige vers le nord et forme le courant côtier est-africain (EACC) le long des côtes de la Somalie, l'autre branche se dirige vers le sud dans le canal du Mozambique pour former le courant du Mozambique (MC), lequel se décompose en grands et profonds tourbillons anticycloniques et cycloniques (MCE, Mozambique Channel Eddies). La branche sud issue du SEC forme le Courant Sud-Est Malgache (SEMC) qui se propage le long de Madagascar. Une fois arrivé au sud de l'île, le SEMC bifurque vers l'ouest rejoignant ainsi le courant des Aiguilles (AC) (Fig. 5). Des tourbillons cycloniques sont formés au sud de l'île lors du passage du SEMC et remontent le long de la côte sud-ouest-malgache (De Ruijter et al., 2004). Ainsi, tout au long de l'année, des tourbillons cycloniques et anticycloniques cohabitent et se succèdent dans le canal du Mozambique (Fig. 5). Plus au sud, le front subtropical, limite nord du courant circumpolaire antarctique, sépare les eaux subtropicales chaudes des eaux subantarctiques plus froides. Au sud de ce front, de 45°S (nord de l'archipel

des îles Crozet) à 60°S, il existe une zone très dynamique caractérisée par cinq fronts océaniques principaux : le front subtropical nord (NSTF), le front des aiguilles (AF), le front subtropical sud (SSTF), le front subantarctique (SAF) et le front polaire (PF) (Fig. 6). Dans cette zone sud-ouest de l'océan Indien, ces fronts se retrouvent très proches les uns des autres (sur 100 à 200 km du nord au sud) avec souvent des changements importants des paramètres physico-chimiques (Park et al., 2002). Par exemple, en terme de température de surface, une différence de plus de 15°C est observée entre le front subtropical nord et le front polaire à hauteur longitudinale du plateau de Crozet (Kostianov et al., 2004). Les structures hydrologiques complexes et très dynamiques de cette région sont susceptibles d'impliquer une organisation biologique remarquable.

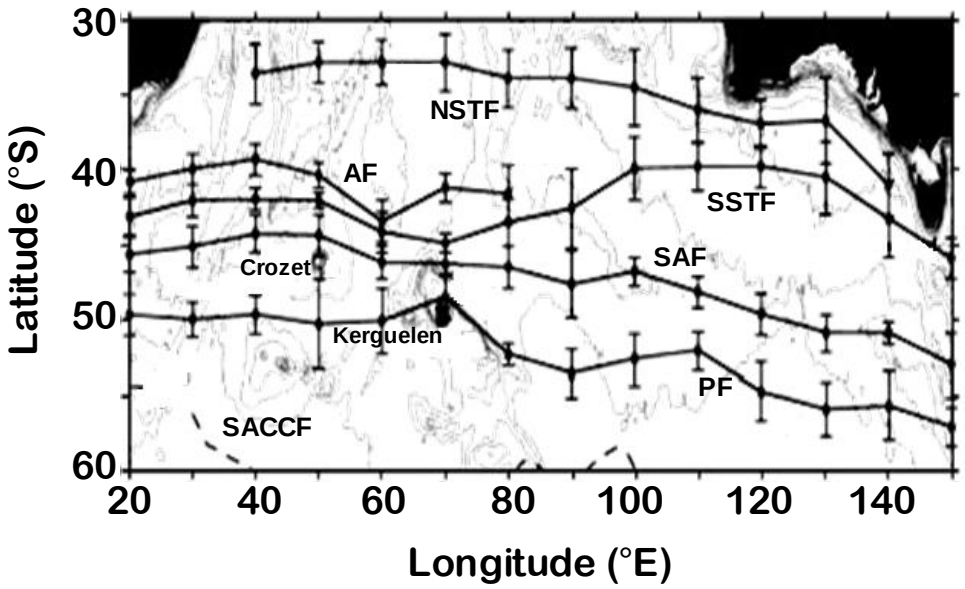

Figure 6 : Représentation schématique des fronts océaniques du sud-ouest de l'océan Indien entre 20 et 150°E. Les fronts subtropicaux nord et sud (NSTF et SSTF respectivement), le front des Aiguilles (AF), le front subantarctique (SAF) et le front polaire (PF) y sont représentés. Source : Kostianoy et al., 2004.

1.II.4. Géopolitique du sud-ouest de l'océan Indien

La dispersion géographique du sud-ouest de l'océan Indien le long d'un gradient latitudinal exceptionnel qui va des tropiques au cœur du 6ème continent et son occupation très limitée par l'homme confèrent à cette région des enjeux environnementaux de première importance. Six États distincts exercent leur souveraineté sur cette zone : Madagascar, Maurice, les Seychelles, l'union des Comores, l'Afrique du Sud et la France. En effet, avec La

Réunion, Mayotte et les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), la France occupe une place centrale dans la zone sud-ouest de l'océan Indien et y incarne la plus forte présence européenne. Des eaux équatoriales aux eaux subantarctiques, cette région couvre 22 millions de km² parmi lesquels la France possède 2,8 millions de km² de zones économiques exclusives (ZEE) (Fig. 7), soit un quart de la superficie totale de la ZEE française (espace maritime français total de 11 millions de km²), autour des 10 000 km² de terres émergées. Les possessions françaises, terrestres et maritimes, concentrées dans le sud-ouest de l'océan Indien ne sont donc négligeables ni à l'échelle de la France, ni à celle de l'océan Indien (Bezamat-Mantes, 2014).

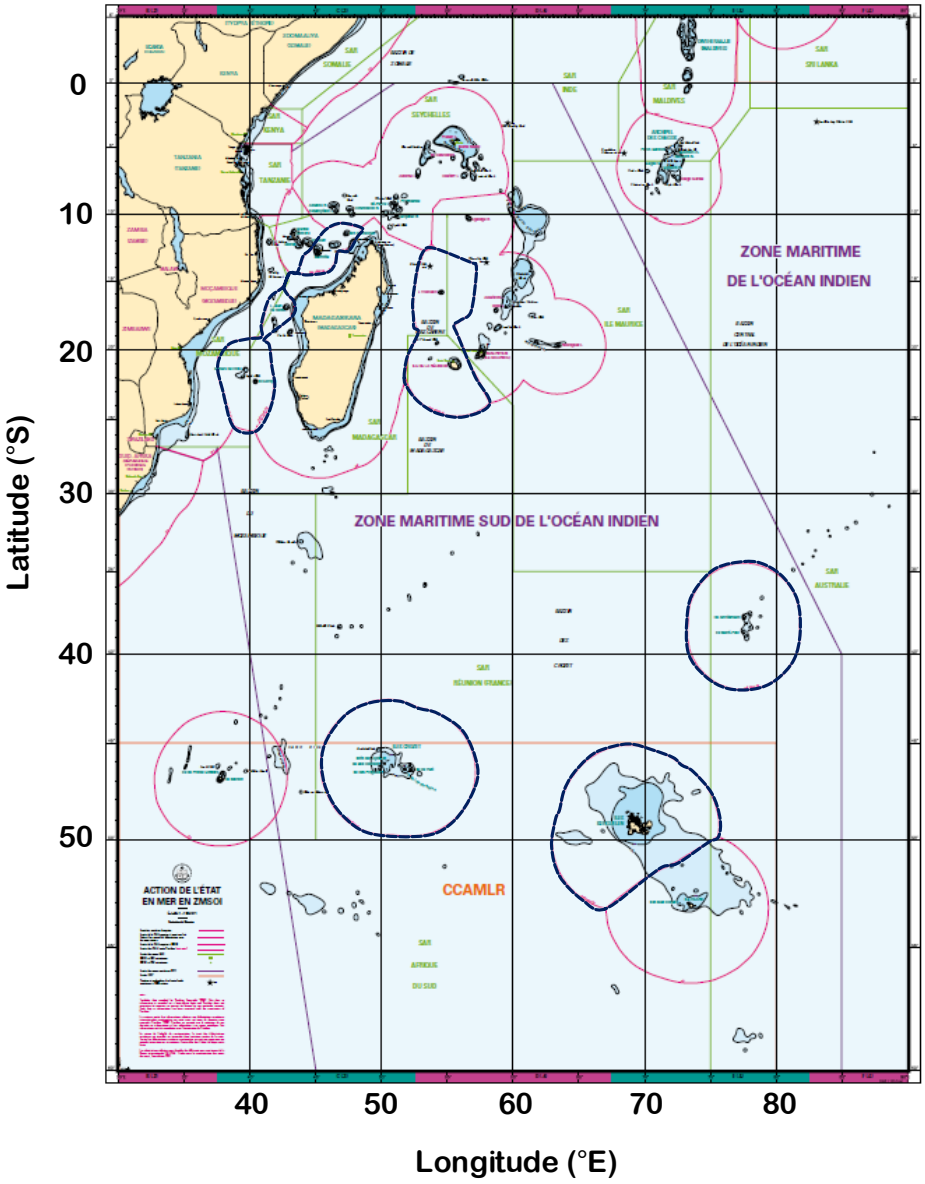

Figure 7 : Espace maritime français dans le sud-ouest de l'océan Indien Les zones économiques exclusives (ZEE) françaises sont délimitées par les lignes pointillées bleu foncé.

Source : Livre bleu sud océan Indien, 2011

Parmi les îles françaises tropicales, La Réunion et Mayotte sont peuplées de manière permanente. La pêche y tient un rôle économique important. Selon la zone géographique et la ressource halieutique exploitée, trois types de pêche sont à distinguer : (*i*) la pêche vivrière à Mayotte : elle s'exerce essentiellement à l'intérieur du lagon sur des pirogues traditionnelles ; (*ii*) la petite pêche côtière artisanale : pratiquée à proximité des côtes (dans les 20 milles nautiques) notamment autour des dispositifs de concentration de poissons (DCP) pour approvisionner le marché local, tant à Mayotte qu'à La Réunion et (*iii*) la pêche palangrière et à la senne dans les ZEE de La Réunion et de Madagascar et dans les eaux internationales pour approvisionner les marchés locaux et européens en espadons et thonidés. Ces îles offrent donc d'importantes richesses d'un point de vue économique mais également environnemental, avec des écosystèmes côtiers et hauturiers exceptionnels. En effet, par ses Outres-mers, la France est présente sur cinq des trente-quatre points chauds de biodiversité définis à l'échelle mondiale (Mittermeier and Robles, 2004). Un « point chaud de biodiversité » est une zone biogéographique (terrestre ou marine) possédant une grande richesse de biodiversité et un taux d'endémisme élevé, particulièrement menacée par l'activité humaine (Livre bleu sud océan Indien, 2011).

Les îles inhabitées quant à elles (les îles Eparses, les archipels de Crozet et Kerguelen, les îles St Paul et Amsterdam) se répartissent sur une étendue beaucoup plus large, de la zone tropicale à la zone subantarctique. L'isolement de ces terres nécessite pour leur administration une chaîne logistique complexe, assurée par l'administration des TAAF, indissociable de l'affirmation de la présence française. Cette collectivité *sui generis*, sans population permanente (scientifiques, militaires et gendarmes habitent certaines îles), offre à la France 2,3 millions de km² de ZEE soit 85 % des ZEE françaises de l'océan Indien (Plan d'action biodiversité des TAAF, 2008). Ces îles, bien qu'inhabitées, jouent elles aussi, un rôle primordial, tant économique qu'écologique, dans le secteur de la pêche. La pêche australe, gérée par l'administration des TAAF, exploite les eaux australes et antarctiques françaises en ciblant la légine (*Dissostichus eleginoides*) et la langouste (*Jasus paulensis*), espèces soumises à quotas, et écoulées en produits congelés à forte valeur ajoutée sur un marché essentiellement international (Japon, États-Unis). Cette pêche australe est soumise à gestion contrôlée afin de préserver la biodiversité des espèces endémiques de ces îles.

Cette situation confère à la France une responsabilité particulière en matière de sauvegarde du patrimoine naturel marin. De nombreux usages et activités de la mer et des côtes dépendent et découlent de « l'état de santé » de ces espaces et écosystèmes. Leur

préservation et leur gestion sont essentielles afin de garantir la pérennité des aménagements réalisés et des secteurs économiques associés (Livre bleu sud océan Indien, 2011). Depuis octobre 2006, l'ensemble des Terres australes françaises a été classé en réserve naturelle nationale, à ce jour la plus grande de France, comptant environ 2 200 000 hectares. Ce classement permet à la France de répondre à ses engagements internationaux en matière de protection des sites et devrait contribuer grandement au maintien de la diversité biologique tant au niveau terrestre que marin.

1.III. Biologie et écologie de la faune océanique épi- et mésopélagique du sud-ouest de l'océan Indien

1.III.1. Richesse océanique épi- et mésopélagique

La richesse et la diversité de la flore et de la faune du sud-ouest de l'océan Indien en font un sanctuaire de biodiversité ayant peu d'équivalents à l'échelle planétaire. Dans le domaine océanique, les organismes pélagiques ont tendance à se disperser sur de grandes étendues (Miya and Nishida, 1997) et occupent généralement une large gamme d'échelles spatiales et temporelles (Haury et al., 1978). De nombreux paramètres physiques et biologiques contrôlent leur distribution, notamment la température, la turbulence et l'épaisseur de la couche de mélange, la bathymétrie, la disponibilité en ressources alimentaires et la densité de prédateurs. Les interactions entre les organismes d'un même écosystème sont déterminantes dans la distribution et l'abondance des espèces indigènes (Jones et al., 1996, *voir section 1.I.1*).

La distribution de la production primaire est directement limitée par les propriétés hydrologiques des masses d'eau traversées. La luminosité, la température et la concentration en nutriments (principalement nitrates, acide silicilique et fer) contrôlent la croissance des organismes phytoplanctoniques (Thomalla et al., 2011 ; Gandhi et al., 2012) associés à la production primaire. Dans les eaux océaniques du sud-ouest de l'océan Indien, la concentration en production primaire varie du nord vers le sud (Thomalla et al., 2011 ; Visser et al., 2015) : les eaux situées au nord du front subtropical-sud (SSTF) sont caractérisées par une faible production primaire, composée principalement de pico- et nano-phytoplancton. Le développement du micro-zooplancton reste très limité dans cette région à cause des très

faibles remontées en nutriments dans la zone euphotique, bloquées par la présence d'une forte thermocline saisonnière provoquant une stratification verticale et des gradients physiques difficiles à franchir (Thomalla et al., 2011). Un peu plus au sud, entre les fronts subtropical-sud et subantarctique, l'apparition d'une couche de mélange turbulente fragilise la stratification verticale et autorise les remontées de nutriments en sub-surface, et par conséquent le développement de la production primaire. Dans cette zone, les organismes pico- et nano-phytoplanctoniques restent dominants mais la concentration en micro-phytoplancton devient supérieure à celle observée plus au nord (Thomalla et al., 2011). Enfin, les fortes concentrations en oxygène et en éléments nutritifs rendent les eaux polaires à priori très fertiles. Néanmoins, la production primaire des eaux superficielles reste limitée. Ce paradoxe haute fertilité/basse productivité s'expliquerait par l'effet conjugué de deux paramètres limitatifs du développement phytoplanctonique : la faible température et la faible luminosité liée à l'instabilité des couches de sub-surface (couche de mélange turbulente) limitant les possibilité de photosynthèse et donc de développement de la production primaire (Jaques et Tréguer, 1986 ; Visser et al., 2015).

Le phytoplancton sert de nourriture aux organismes zooplanctoniques herbivores, eux-mêmes mangés par de plus grandes espèces de zooplancton, constituant à leur tour la principale alimentation des petits poissons pélagiques, proies principales des prédateurs supérieurs. Ainsi, par contrôle « bottom-up », la distribution de la production primaire va renseigner sur la distribution des échelons trophiques supérieurs (Frederiksen et al., 2006).

Au niveau zooplanctonique, les crustacés copépodes constituent sans nul doute le groupe le plus abondant de notre zone d'étude. Dans le sud de l'océan Indien, les copépodes représentent plus de 70% de l'abondance zooplanctonique (Atkinson and Sinclair, 2000 ; Pakhomov et al., 2000). Les chaetognates, les hypériides et les tuniciers et les euphausiacés présentent également une abondance notable (Duhamel et al., 2005).

Au niveau ichtyologique, il existe un fort endémisme des petits poissons mésopélagiques. Les eaux épipélagiques de notre zone d'étude sont globalement pauvres et le terme de « poissons mésopélagiques » est conventionnellement utilisé pour décrire l'ichtyofaune de cette région de la surface à 1000 m de profondeur, même si dans les faits, le domaine mésopélagique ne concerne pas les eaux de surface (*voir section 1.I.2*). Ainsi, l'ichtyofaune mésopélagique du sud-ouest de l'océan Indien est largement dominées par les myctophidés et les gonostomatidés qui représentent 60 à 90% des biomasses micronectoniques (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980). Ces petits poissons pélagiques se nourrissent d'organismes méso- et

macro-zooplanctoniques, principalement des copépodes et des euphausiacés et en plus faible quantité des amphipodes hypériens et des ptéropodes (Pakhomov et al., 1996).

Les prédateurs supérieurs, quant à eux, usent tous d'une stratégie alimentaire similaire optimisant l'acquisition de leurs proies en maximisant le ratio « apport énergétique de l'alimentation *vs.* coût énergétique du déplacement alimentaire ». Ainsi, (*i*) la qualité alimentaire de l'habitat et (*ii*) pour les prédateurs basés à terre, la distance, horizontale et verticale, séparant la zone d'alimentation la plus profitable de la colonie ou de la terre la plus proche, influence la stratégie d'alimentation, et donc la distribution, des prédateurs supérieurs (Mannocci et al., 2014). Dans le sud-ouest de l'océan Indien, de nombreux prédateurs se nourrissent de petits poissons mésopélagiques tels que les grands pélagiques ciblés par les pêcheries commerciales (thonidés, istiophoridés, carangidés ; Ménard et al., 2007 ; Potier et al., 2007), les céphalopodes océaniques (Rodhouse and Nigmatullin, 1996 ; Ménard et al., 2013), ou des espèces charismatiques et menacées comme les oiseaux marins (principalement des plongeurs) et les mammifères marins (phoques et otaries, petits et grands cétacés) (Robertson et Chivers, 1997 ; Potier et al 2007 ; Spear et al 2007). Pour ces prédateurs supérieurs, la distribution et l'abondance de leurs proies représentent leur principale pression écologique, le risque de prédation les concernant étant généralement faible (Pimm et al., 1991).

Mais malgré l'importance écologique des organismes constituants l'échelon trophique intermédiaire, peu d'informations sont disponibles sur leur distribution et leur biologie de base comparativement aux nombreuses études ciblant la production primaire (phytoplancton) ou les prédateurs supérieurs (Handegard et al., 2013). Ainsi, **pour enrichir les connaissances sur les organismes pélagiques de l'échelon trophique intermédiaire du sud-ouest de l'océan Indien, ce travail de thèse s'est concentré sur la distribution et la composition des organismes micronectoniques de cette région**.

1.III.2. Les organismes micronectoniques

Par définition, le micronecton est composé d'organismes relativement petits dont la taille varie entre 1 et 20 cm de long (Kloser et al., 2009 ; Ménard et al., 2007) et qui ont la capacité de nager librement sans être trop affectés par les courants (Brodeur et al., 2005). Le micronecton est taxonomiquement divers. Il se compose principalement de petits poissons pélagiques, de céphalopodes, de crustacés et de petits organismes gélatineux (Fig. 8). **Dans ce manuscrit, notre définition du micronecton englobe tout à la fois les organismes**

micronectoniques « classiques » (poissons de type myctophidés) que d'autres qui sont parfois catégorisés comme macrozooplankton (euphausiacés, hyperidés). La plupart des organismes micronectoniques vivent dans les eaux du monde entier, et plus particulièrement dans les eaux océaniques mésopélagiques où ils tiennent un rôle écologique essentiel (Brodeur et al., 2005).

Figure 8 : Échantillon de micronecton collecté par chalutage au cours de la campagne dédiée au projet MyctO-3D-MAP, en l'occurrence un poisson myctophidé (au centre) entouré de très nombreux amphipodes hypériens Themisto gaudichaudii *et de quelques euphausiacés* Euphausia triacantha.

D'une part, le micronecton contribue à ce que l'on appelle la « pompe biologique » en exportant le carbone de la surface vers les profondeurs mésopélagiques. L'océan joue un rôle clé dans le cycle mondial du carbone en emprisonnant environ 30-50% du dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique (Sarmiento, 1993 ; Sabine et al., 2004 ; Denman et al., 2007). La pompe biologique est la principale voie de transport vertical du carbone océanique (Ducklow et al., 2001 ; Fasham, 2003) : le carbone inorganique est dans un premier temps fixé en surface par la production primaire (photosynthèse) puis est exporté en profondeur par les consommateurs sous forme de carbone organique. Au cours du transport, le carbone organique est libéré par la respiration (Longhurst et al., 1990), l'excrétion (Steinberg et al., 2000), la défécation (Turner, 2002) ou encore la mortalité (Zhang et Dam, 1997) de ces consommateurs. Le comportement impliquant ce type de transport est connu sous le terme de « migration nycthémérale ». Ce

processus se déroule quotidiennement dans tous les océans et est réalisé par une grande variété d'espèces micronectoniques (Tucker, 1951 ; Roe, 1974 ; Pearre, 2003) qui résident dans les eaux plus sombres du domaine mésopélagique le jour pour se protéger de la prédation et remontent en surface la nuit pour se nourrir (Benoit-Bird, 2009). Se faisant, le micronecton exporte plus de 50% du flux de carbone quotidien mesuré à 150 m de profondeur (Ariza et al., 2015). D'autre part, le micronecton joue un rôle pivot très important au sein des réseaux trophiques océaniques en constituant le lien intermédiaire essentiel entre les organismes de niveau trophique inférieur (zooplancton) et les prédateurs supérieurs (*voir section 1.III.1*).

Il est donc indispensable d'étudier la distribution et l'abondance des organismes de ce maillon trophique intermédiaire pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes océaniques. Seulement, de part (*i*) l'éloignement de leur habitat, (*ii*) les difficultés rencontrées pour échantillonner ce type d'organismes, à la fois trop mobiles pour être capturés par les filets à plancton classique et trop petits pour être retenus par les grandes mailles des chaluts de pêche commerciale (Brodeur et al., 2005), et (*iii*) le coût des missions océanographiques, l'étude de la distribution des organismes micronectoniques demeure restreinte et incomplète (Ariza et al., 2015).

1.III.3. Moyens d'étude conventionnels du micronecton

Comprendre le fonctionnement et estimer la diversité biotique de la zone mésopélagique est largement entravé par les contraintes logistiques limitant l'accès à cet espace. Le chalutage pélagique est la méthode traditionnellement utilisée pour recueillir des échantillons scientifiques de micronecton. Cette méthode permet à la fois l'identification taxonomique, l'estimation de la taille des individus capturés ainsi que l'estimation de la biomasse absolue. Toutefois, le chalutage induit deux biais principaux : (*i*) de part les phénomènes d'évitement bien connus (Kaartvedt et al., 2012), l'échantillonnage par chalutage peut largement sous-estimer la biomasse micronectonique, d'un ordre de grandeur ou plus pour les petits poissons pélagiques (Kloser et al., 2009 ; Pakhomov and Yamamura, 2010 ; Kaartvedt et al., 2012) et (*ii*) les opérations de chalutage sont longues et généralement limitées dans le temps et l'espace. De nombreuses captures au filet à différentes profondeurs de jour et de nuit sont nécessaires pour fournir une description précise de la répartition des organismes micronectoniques (Tab. 1).

Tableau 1 : Comparaison des avantages et inconvénients de deux méthodes d'échantillonnage micronectonique, les opérations de chalutage vs. *l'acoustique active.*

	Chalutage		Acoustique active
Coût du matériel	moyen	=	moyen
Durée de vie des équipements	moyenne	<	elevée
Facilité de mise en œuvre	faible	<	élevée
Résolution spatio-temporelle	faible	<	élevée
Neutralité sur le comportement des organismes	faible	<	élevée
Identification spécifique des organismes	élevée	>	faible
Quantification des organismes	élevée	>	moyenne
Biomasse absolue échantillonnée	mesurée		estimée

L'acoustique active est une méthode plus récemment utilisée pour étudier la distribution du micronecton en raison de (*i*) l'enregistrement simultané de la structure horizontale et verticale le long de larges échelles spatio-temporelles, et (*ii*) les effets comportementaux qui restent limités sur les organismes sondés. Les méthodes acoustiques ne permettent pas d'identifier spécifiquement les organismes sondés mais la colonne d'eau dans son ensemble, dans un temps et un coût moyen efficace (*voir chapitre 2*) (Tab. 1). De plus, l'enregistrement acoustique simultané à plusieurs fréquences, permet, grâce à un traitement différé, de différencier les organismes sondés en fonction de leur réponse fréquentielle relative et ainsi de les identifier en terme de famille, voire même de genre et d'espèce dans certains milieux confinés et spécifiquement homogènes. En revanche, sans détermination spécifique des organismes sondés, l'acoustique active ne peut pas fournir la biomasse absolue détectée. L'échantillonnage acoustique peut, par contre, fournir des informations spatiales et temporelles importantes permettant de mieux comprendre l'organisation des différents niveaux trophiques d'un écosystème. En termes de coût, les deux méthodes se valent même si sur le long terme, l'acoustique active reste plus avantageuse. Enfin, une fois les appareils installés, la mise en œuvre des sondeurs acoustiques est moins contraignante que la mise à l'eau des filets.

Ces deux méthodes s'avèrent être très complémentaires. Le choix de l'une et/ou de l'autre dépend directement de l'objectif de l'étude : un travail localisé visant une analyse spécifique d'un milieu favorisera les opérations de chalutage tandis qu'un travail visant des observations globales sur de grandes échelles spatio-temporelles favorisera l'utilisation de l'acoustique active. L'idéal reste l'utilisation combinée de ces deux méthodes (O'Driscoll et al., 2002) afin

d'assurer une évaluation optimale de la distribution et de l'abondance des organismes micronectoniques, et ce à haute résolution spatio-temporelle.

1.IV. Problématique écologique et objectifs de la thèse

D'un point de vue écologique, la problématique de ce travail de thèse se résume à la question suivante : **Comment se répartissent, horizontalement et verticalement les différents organismes micronectoniques dans les eaux océaniques du sud-ouest de l'océan Indien et quels facteurs, biotiques ou abiotiques, sont susceptibles de contrôler leur distribution et leur abondance ?** Ce travail est donc **une étape descriptive** essentielle pour ensuite développer plus en avant l'étude du micronecton en terme d'habitats, de relations prédateurs-proies et de flux de matière et d'énergie.

Pour tenter de répondre à cette problématique, différentes échelles spatiales ont, dans un premier temps, été explorées le long d'un très large gradient latitudinal (10-60°S). L'attention s'est d'abord portée sur l'abondance et la distribution méso-échelle des organismes micronectoniques dans un milieu restreint et très dynamique à l'ouest de l'océan Indien, le canal du Mozambique (*voir section 3.I*). La distribution et l'abondance du micronecton ont ensuite été étudiées dans les masses d'eaux délimitées par les fronts océaniques (*voir section 1.II.3*) du sud-ouest de l'océan Indien, des eaux tropicales aux eaux polaires (20-50°S, 50-80°E) (*voir section 3.II*). **Ces deux approches ont permis de comparer la distribution horizontale et verticale des organismes micronectoniques à méso- et large-échelle.**

Dans un second temps, ce travail de thèse s'est concentré sur une zone océanique plus restreinte mais tout aussi dynamique, les eaux océaniques orientales de Kerguelen, afin d'**étudier les différents groupes biologiques composant le micronecton** (*voir section 4.I*) dans le but d'apporter une identité spécifique aux organismes micronectoniques et de comparer la distribution et l'abondance des différents niveaux trophiques intermédiaires dans les 300 premiers mètres des eaux océaniques.

Pour l'ensemble de ce travail de thèse, **les organismes micronectoniques ont été localisés à l'aide de l'outil acoustique** (*voir chapitre 2*). Dans un premier temps, **seule la fréquence 38kHz** a été utilisée pour détecter le micronecton (*voir chapitre 3*). Puis, dans un second temps, l'utilisation combinée des différences de réponses acoustiques des organismes entre **deux fréquences, 38 et 120 kHz,** et des contenus biologiques de plusieurs opérations de chalutages a permis de discriminer différents types d'organismes (*voir chapitre 4*).

Ce travail de thèse ayant fait l'objet d'**articles publié** (1) **et soumis** (2), ceux-ci sont **directement intégrés au texte de ce manuscrit**. Certains résultats d'articles en préparation

(*voir section « Communication et Articles »*) sont également décrits dans le texte. Pour plus de lisibilité et moins de redondances, les figures et tableaux des deux articles soumis ont été repositionnés de façon adaptée dans l'article et la bibliographie retirée afin de la jumeler avec la bibliographie globale de cette thèse. L'article publié a, quant à lui, été inséré tel qu'il apparait dans la revue scientifique et contient donc sa propre bibliographie.

Les méthodes et outils développés spécifiquement pour ces études sont présentés en amont des articles correspondant, dans la même section (*voir chapitres 3 et 4*). En effet, même si le *chapitre 2* supporte des considérations méthodologiques, celles-ci ne concernent que l'outil acoustique à proprement parler et ne traitent absolument pas des méthodes d'analyses développées par ailleurs. Enfin, **la dernière partie de ce manuscrit intègre et interprète l'ensemble des résultats obtenus au cours de cette thèse** (*voir chapitre 5*).

Chapitre 2 : L'acoustique active comme outil d'étude écosystémique

Sans franchir la porte,
on peut connaitre le monde [Lao Tseu]

2.I. Origine de l'acoustique active

Depuis toujours, la propagation du son dans l'eau est un phénomène largement utilisé par la faune aquatique pour repérer, localiser ou encore étourdir congénères, proies et prédateurs. Chez les humains, il semble que la première exploitation pratique des effets de la propagation du son dans l'eau fut réalisée en 1490 par Léonard de Vinci. A cette époque il écrivit : « Si vous arrêtez votre navire, plongez une extrémité d'un long tube dans l'eau et mettez l'autre extrémité à votre oreille, vous pourrez entendre des navires situés à une grande distance de vous ». En 1870, Jules Vernes dans « Vingt milles lieues sous les mers » décrivit cette capacité par : « Les moindres bruits se transmettaient avec une vitesse à laquelle l'oreille n'est pas habituée sur la terre. En effet, l'eau est pour le son un meilleur véhicule que l'air, et il s'y propage avec une rapidité quadruple ». Mais il fallut attendre le début du 20ème siècle, le naufrage du Titanic et la première guerre mondiale pour voir se développer les premiers prototypes de sondeur acoustique avec notamment le prototype de R. A. Fessenden breveté en 1913. Un progrès majeur fut réalisé en 1917 par Paul Langevin qui eut l'idée de construire une source sonore faite d'un sandwich de matériaux piézo-électriques (quartz) entre deux plaques de métal. La grande puissance de cette source sonore permettait une portée de 8 km et a permis pour la première fois en 1918 de détecter l'écho d'un sous-marin distant de 1500 m. Le principe du transducteur piézo-électrique, dispositif convertissant une grandeur physique en une autre, sera universellement repris dans les développements ultérieurs de l'acoustique (Lurton, 1998). Le premier véritable sondeur, destiné à mesurer la profondeur des océans, fut commercialisé en 1925 en Angleterre et aux États-Unis (Fig. 9).

Figure 9 : Illustration du Fathometer, le premier sondeur, commercialisé en 1925 en Angleterre et aux États-Unis, destiné à mesurer la profondeur des océans. (NOAA Photo Library)

L'année suivante, Raymond Rallier du Baty fut sans doute le premier à rapporter l'utilisation d'un sondeur pour la pêche à la morue sur les bancs de Terre Neuve. Au début des années 30, le capitaine anglais R. Balls a utilisé un « échomètre » pour détecter les bancs de harengs en Mer du Nord et le norvégien Oscar Sund publia un article dans Nature « Echo Sounding in Fisheries Research » en 1935 dans lequel il montre des échogrammes de morues concentrées dans une couche de 10 mètres au dessus du fond (Sund, 1935 ; Fig. 10).

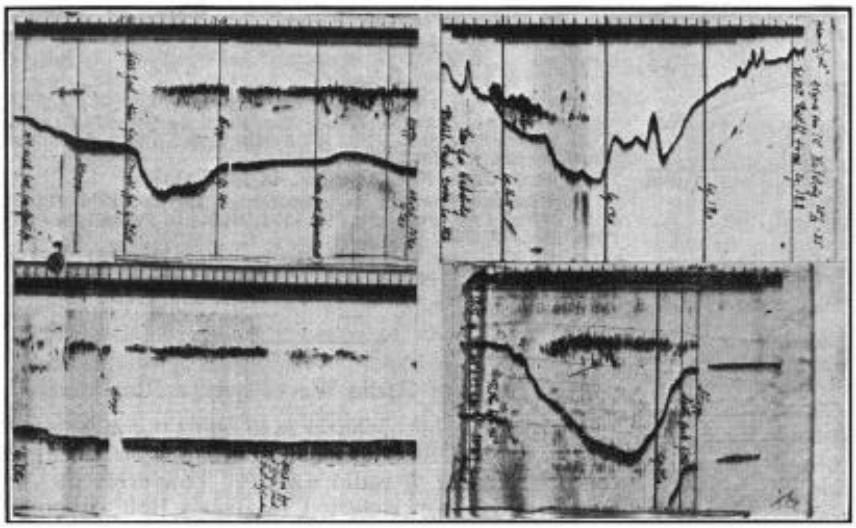

Figure 10 : Premiers échogrammes publiés montrant des échos de morues en période de ponte à Lofoten (d'après Nature, 8 juin 1935).

Oscar Sund fut sans doute le premier à établir des cartes d'abondance de la morue et à informer les pêcheurs sur les zones et profondeurs où la morue était la plus abondante. Ainsi, un sondeur permettait de détecter des poissons grâce à leurs échos. La méthode de quantification de ces échos, c'est-à-dire l'estimation de la quantité de poissons présente sous le sondeur, apparu après la seconde guerre mondiale, une vingtaine d'années plus tard. Dans les années 60, plusieurs appareils de comptage automatique d'écho couplés à un sondeur furent proposés : le compteur d'impulsions (Mitson et Wood, 1961), le compteur de cycles (Dowd, 1967), et il fallut attendre 1965 pour que Dragsund et Olsen inventent l'écho-intégrateur qui met à profit la relation entre la densité de poissons et le carré du voltage de leur écho. Cette technique d'écho-intégration fut par la suite très largement utilisée pour les évaluations de biomasses et l'est toujours à notre époque.

Dans les années 80, les données des sondeurs devinrent numériques et la transition entre intégrateurs analogiques et numériques devint irréversible. Les efforts portent alors sur le traitement du signal, notamment par le développement de systèmes numériques, et sur la mise au point de techniques permettant de mesurer *in-situ* la réponse acoustique de poissons individuels (Ehrenberg, 1979).

La décennie suivante vit progresser les techniques et méthodes d'analyse des signaux acoustiques. Les techniques de statistiques spatiales développées pour les besoins miniers furent adaptées aux besoins de l'acoustique pour préciser les intervalles de confiance des estimations en prenant en compte les effets de distribution spatiale des biomasses et pour étudier le comportement des populations.

Enfin, des années 2000 à aujourd'hui, les processus d'analyse s'affinent et s'automatisent de plus en plus pour répondre un besoin croissant de classification et d'identification des réflecteurs acoustiques. Différentes approches sont développées à partir de l'observation et de l'analyse des mesures acoustiques faites par des sondeurs opérant simultanément à différentes fréquences (l'analyse multi-fréquentielle). De nouveaux outils, tels que les sondeurs « large bande » utilisant une onde acoustique balayant une grande gamme de fréquences, offrent également l'opportunité de mieux identifier les détections.

Que ce soit dans le domaine halieutique ou celui de la recherche, aujourd'hui, l'acoustique active est largement utilisée pour la détection d'organismes marins, l'étude de la distribution et de la structure des communautés, ainsi que l'étude des relations proies-prédateurs ; en résumé, pour l'étude intégrée des écosystèmes (Marchal et al., 1996 ; Fernandes et al., 2002 ; Simmonds and MacLennan, 2005).

2.II. Propriétés théoriques de l'acoustique active

L'acoustique sous-marine s'appuie sur les propriétés physiques des ondes sonores pour lesquelles l'eau est un bien meilleur véhicule que l'air. Tout appareil utilisant le son pour détecter ou observer des objets dans l'eau est appelé « Sonar » (SOund, NAvigation and Ranging). L'échosondeur est un cas particulier de sonar, celui dont le faisceau acoustique est dirigé verticalement. Dans le cadre de cette thèse, seuls des échosondeurs ont été utilisés et seront décrits par la suite. De la même façon, seules les notions nécessaires à la compréhension de cette étude seront abordées et décrites dans cette section à partir de l'ouvrage de Simmonds et MacLennan (2005) et du rapport de Lévénez et al. (2006).

2.II.1. Les ondes acoustiques

Dans l'océan, la propagation des ondes acoustiques générées par les échosondeurs, est influencée par les caractéristiques physiques de l'eau et des objets qui s'y trouvent. Le principe de cette méthode reste simple : une impulsion sonore est émise dans l'eau, provoque une perturbation des particules du milieu environnant, se propage sous forme d'ondes, se réfléchit sur un objet (fond, poisson, plancton…), et revient en partie vers l'émetteur. Le temps écoulé entre l'émission et la réception du signal permet de calculer la distance à laquelle se situe le réflecteur. La manière la plus simple de produire une onde acoustique est de faire vibrer une surface alternativement d'avant en arrière (frapper sur gong par exemple). La surface se met en vibration, les particules du milieu environnant se mettent en mouvement à son contact et transfèrent ce mouvement aux particules voisines. Une onde acoustique est alors créée. Cette onde est caractérisée par une certaine fréquence (f, en Hertz, Hz) correspondant au nombre d'oscillations par seconde. En acoustique halieutique, la gamme des fréquences utilisées s'étend de 10 à 500 kHz. L'onde se déplace à une certaine célérité (c en $m \cdot s^{-1}$) qui ne dépend ni de l'amplitude du signal ni de sa fréquence mais uniquement des caractéristiques mécaniques du milieu, en particulier de sa densité et de son module d'élasticité (inverse de la compressibilité). À titre d'illustration, la célérité du son dans l'air est d'environ 340 $m \cdot s^{-1}$, alors qu'elle est d'environ 1500 $m \cdot s^{-1}$ dans l'eau de mer, et jusqu'à 6000 $m \cdot s^{-1}$ dans l'acier. La densité d'un milieu n'étant pas constante mais variant entre autre avec la température, on peut en déduire que la célérité du son dépend aussi de ce paramètre. Ainsi pour de l'eau de mer dont la densité dépend à la fois de la concentration en sels, de la pression et de la température,

une relation simplifiée permet de calculer la célérité en prenant en tenant compte ces paramètres :

$$c = 1449{,}2 + 4{,}6t - 0{,}055t^2 + 0{,}00029t^3 + (1{,}34 - 0{,}01t) * (S - 35) + 0{,}016z \quad (2.1)$$

où t est la température en °C, S, la salinité et z, la profondeur en m. A partir de cette célérité, la distance entre deux états identiques de l'onde acoustique (la longueur d'onde, λ, en m) peut être calculée :

$$\lambda = c/f \quad (2.2)$$

où f est la fréquence de l'onde en Hz.

Le déplacement d'une onde sonore va créer des variations locales de pression dans le milieu, correspondant à un flux d'énergie par unité de temps et déterminant l'intensité de l'onde. Dans les études acoustiques, c'est cette intensité (I, en dB) qui est mesurée. Elle s'exprime comme le ratio entre l'intensité incidente I_1 et l'intensité réfléchie par une cible I_2. Et comme en acoustique, la dynamique (écart entre les plus faibles et les plus fortes valeurs) est de très grande amplitude, le décibel (dB, du nom de Graham Bell) est l'unité utilisée par convention pour éviter de travailler avec de très faibles valeurs. Cette unité logarithmique permet d'exprimer, sur une gamme de valeurs réduite, des changements d'intensité qui couvrent plusieurs ordres de grandeur dans l'échelle arithmétique.

$$[\text{dB}] = 10 \times \log_{10}(I_2/I_1) \quad (2.3)$$

Par ailleurs, lorsqu'une onde sonore est produite, elle se propage théoriquement dans toutes les directions autour de la source et forme une vague sphérique de variation de pression acoustique. Au cours du temps, la pression acoustique se répartit sur une surface de plus en plus grande (surface d'une sphère) et ainsi, à chaque instant cette pression décroît proportionnellement à la distance parcourue par l'onde sonore. On parle d'atténuation de la pression par dispersion géométrique.

$$P_i = P_0/4\pi R^2 \quad (2.4)$$

où P_i est la pression acoustique mesurée en un point i, P_0 la pression acoustique initiale et R le rayon de la sphère de propagation au point i.

De plus, les milieux transmetteurs n'étant jamais acoustiquement parfaits, les ondes sonores doivent aussi faire face à l'absorption moléculaire (α). Cette absorption relève de plusieurs effets dont ceux de la viscosité et de la conduction thermique. Pour simplifier, il suffit de se rappeler que cette absorption moléculaire est d'autant plus grande que la densité

de l'eau et la fréquence acoustique sont élevées. Par conséquent, plus la fréquence acoustique utilisée est élevée, moins la portée sera grande (Fig. 11).

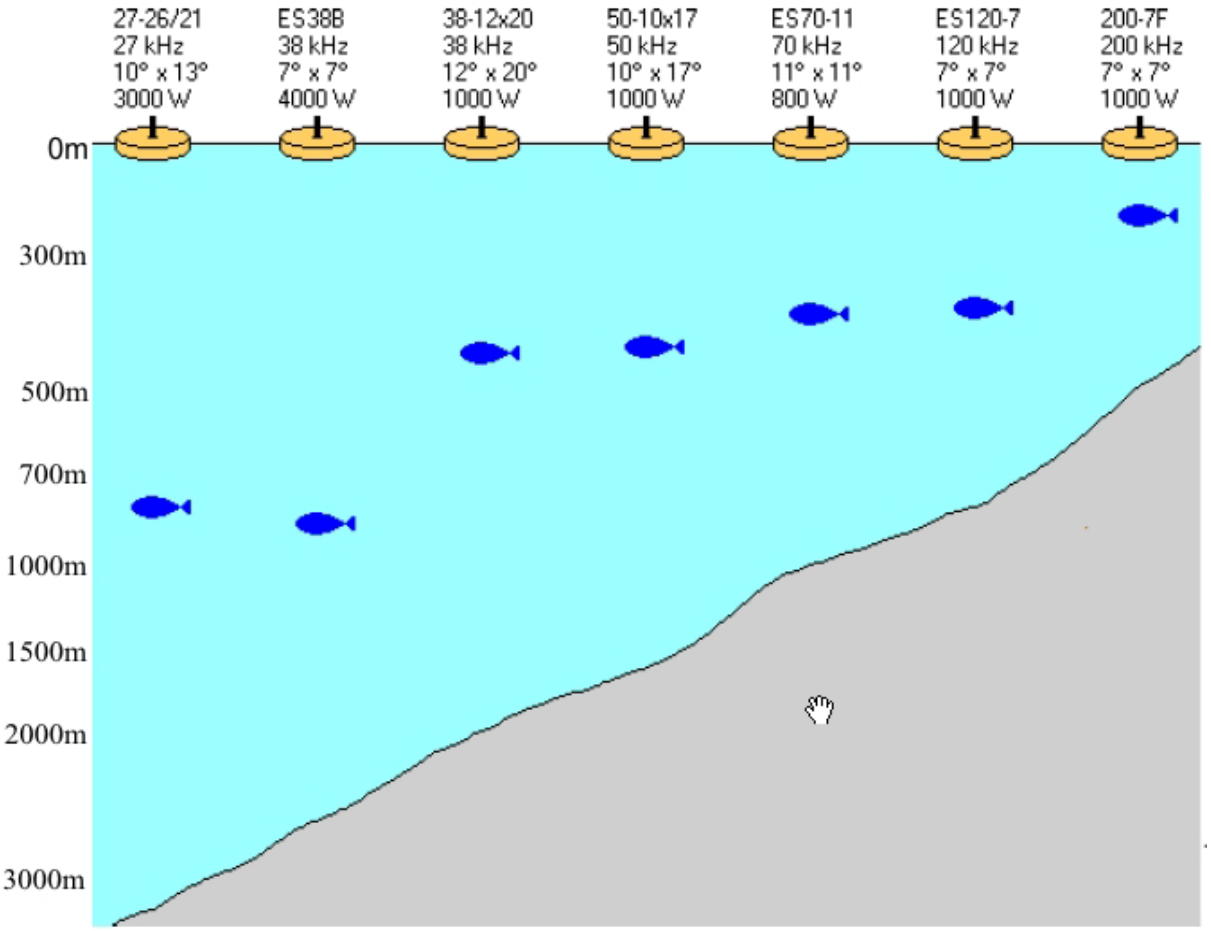

*Figure 11 : Illustration des portées maximales de détection des poissons et du fond pour différents types d'échosondeurs, de 27 à 200 kHz (*Simrad, 2008*).*

2.II.2. L'échosondeur mono-faisceau.

Schématiquement, un échosondeur est composé d'un étage d'émission, d'un étage de réception, d'une horloge qui synchronise les deux, d'un transducteur et d'un dispositif de restitution des échosondages (écran de visualisation et dispositif d'enregistrement des informations). L'étage d'émission a deux rôles principaux qui sont la mise en forme d'un signal électrique (fréquence, durée d'impulsion, forme de l'enveloppe) et son amplification. Ce signal est envoyé vers le transducteur dont le rôle est de transformer ce signal électrique en signal acoustique, transmis dans le milieu. Le signal acoustique possède la même fréquence, la même forme et la même durée que le signal électrique généré dans l'étage d'émission. Simultanément, l'horloge déclenche l'étage de réception. Le transducteur transforme alors les

échos acoustiques provenant du milieu en un signal électrique (volts) de même caractéristiques (fréquence et forme de l'enveloppe) destiné à l'étage de réception. Cet étage filtre le signal électrique, converti le voltage en intensité, et lui applique différents types d'amplification avant de l'envoyer sur un écran de visualisation et éventuellement sur un système de stockage de l'information.

Les transducteurs utilisés en acoustique sous-marine sont directionnels. Ils sont conçus pour concentrer le maximum d'énergie selon un axe déterminé avec pour corolaire une meilleure capacité à discriminer les sons réfléchis par des cibles situées aléatoirement dans le faisceau et ainsi améliorer le rapport signal-bruit. Les ondes émises par l'échosondeur se propagent donc dans des directions privilégiées, perpendiculairement au plan du transducteur, en formant un faisceau acoustique (Fig. 12). L'ouverture de ce faisceau dépend de la taille du transducteur et de la fréquence utilisée : (*i*) à fréquence égale, plus le transducteur est grand, plus le faisceau est étroit et concentre l'énergie ; et (*ii*) à taille de transducteur égale, plus la fréquence diminue, plus l'ouverture du faisceau est grande et plus l'énergie est dispersée dans le faisceau. L'intensité acoustique émise est maximale dans le lobe principal de ce faisceau (autour de l'axe central) et le reste de l'énergie acoustique forme les lobes secondaires répartis en couronne autour du lobe principal et dans lesquels l'énergie est de plus en plus faible au fur et à mesure de leur éloignement du lobe principal. La répartition de l'énergie acoustique autour du transducteur est représentée par un diagramme de directivité (Eckhart, 1968 ; Fig. 12).

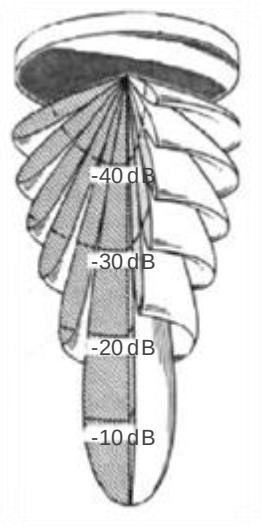

Figure 12 : Exemple de représentation tridimensionnel du diagramme de directivité (Eckhart, 1968). Le lobe principal, au centre, concentre plus d'énergie acoustique que les lobes secondaires disposés autour.

Lors de la propagation de l'onde acoustique dans l'espace et dans le temps, la forme conique du faisceau principal induit une augmentation du volume échantillonné et une diminution de l'intensité acoustique propagée par dispersion géométrique (*voir section 2.II.1*). Cette perte d'intensité du signal acoustique est compensée par l'application d'un gain proportionnel à la distance de la cible détectée par le transducteur (Time Variable Gain, TVG). Ce gain compense également la perte d'intensité liée à l'absorption moléculaire (*voir section 2.II.1*).

Dans la zone qui se situe immédiatement après le transducteur, c'est-à-dire le champ proche ou zone de Fresnel, l'énergie acoustique se distribue de manière hétérogène. Ce phénomène est lié au fait que les fronts d'onde, produits par les différents éléments du transducteur, ne sont pas parallèles, et cela altère leur relation de phase. La zone de Fresnel correspond à une zone "aveugle" de l'échosondage dans laquelle les données acoustiques ne sont pas exploitables. A titre d'exemple, à 38kHz dans l'eau de mer, la zone de Fresnel s'étend jusqu'à 1,89 m. Ce n'est que dans le champ lointain, ou zone de Fraunhofer, où les fronts d'onde sont presque parallèles, que l'on considère que le faisceau est formé. L'intensité acoustique reçue à la suite de chaque impulsion sonore est représentée sur un échogramme bidimensionnel (Fig. 13) le long d'une certaine distance, en abscisse, et d'une certaine profondeur, en ordonné.

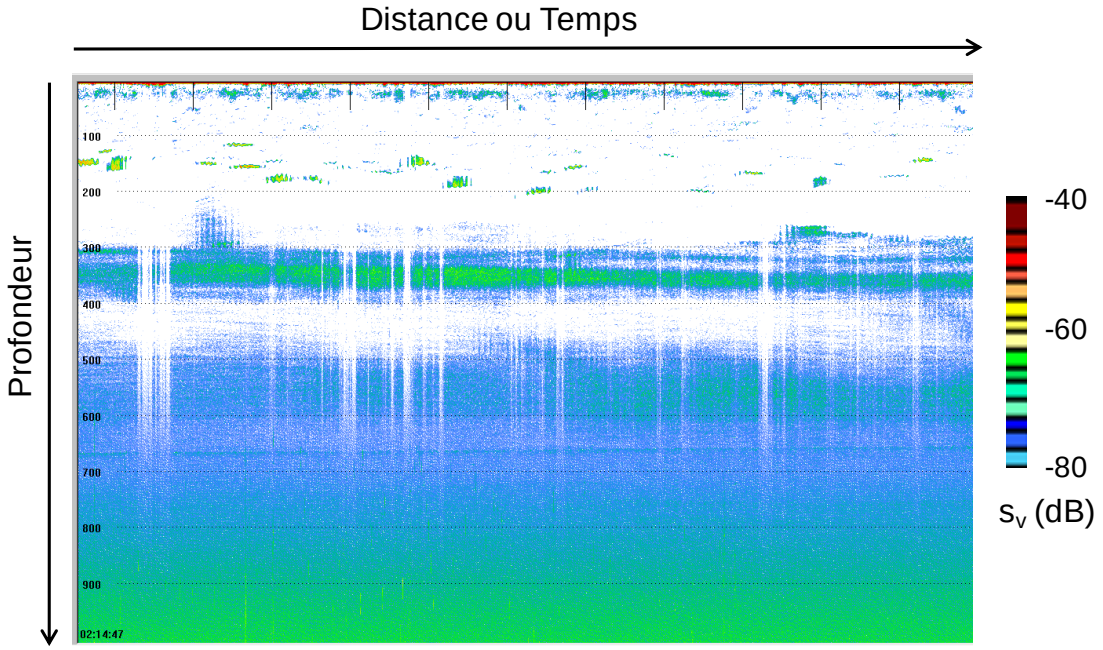

Figure 13 : Exemple d'un échogramme brut (non filtré) représentant en couleur l'intensité acoustique par unité de volume (s_v, voir section 2.III) détectée le long d'une certaine distance (en abscisse) et d'une certaine profondeur (en ordonné).

Ainsi, à partir des intensités acoustiques mesurées sur de grandes séries d'émission-réception, des variations de densité et d'abondance des organismes sondés peuvent être analysées dans le temps et dans l'espace, et ainsi fournir des informations sur les habitudes écologiques des organismes détectés par acoustique.

2.III. L'acoustique appliquée à l'écologie

Selon la fréquence utilisée et sa portée associée (Fig. 11), les techniques acoustiques permettent d'échantillonner la quasi-totalité des couches épi- et mésopélagiques et d'acquérir, à haute résolution, des données quantitatives robustes sur la localisation, la répartition spatio-temporelle, la densité et les déplacements des cibles détectés. Non « invasives » et relativement « rapides » en termes de mise en place et d'acquisition des données, ces techniques permettent d'étudier les différents niveaux d'un écosystème sur de grandes étendues géographiques à travers une approche non destructrice et standardisée. En effet, les ondes sonores émises sont réfléchies par toutes sortes de cibles rencontrées (*voir section 2.II.1*). Le terme de « cible » désigne n'importe quel objet réfléchissant le signal acoustique émis : la surface, le fond, les végétaux, le plancton ou encore les poissons. Si la taille de la cible est très faible par rapport à la longueur d'onde, la cible est entièrement insonifiée et la rétrodiffusion (réflexion de l'onde) s'effectue dans une multitude de directions, limitant sa détection. Si la taille de la cible est nettement supérieure à celle de la longueur d'onde, seule la portion de l'objet présente dans le volume insonifié réfléchit le signal, dans une direction privilégiée. Ainsi, la taille et la densité, mais aussi l'orientation, de la cible insonifiée vont influencer la forme et l'intensité de l'écho reçu au niveau du transducteur. Cela suggère aussi que la fréquence d'acquisition doit être choisie en fonction du type et de la taille des organismes recherchés. **Par exemple, la fréquence 38 kHz est souvent utilisée pour décrire la distribution et l'abondance des organismes de l'échelon trophique intermédiaire.** En effet, en supposant que la composition des détections acoustiques est homogène, la densité acoustique mesuré à 38kHz s'avère être un bon indicateur de l'abondance micronectonique (Bertrand et al., 1999; McClatchie and Dunford, 2003; Kloser et al., 2009).

L'écho-intégration permet d'intégrer cette énergie rétrodiffusée dans ce que l'on appelle une « cellule d'intégration ». Concrètement, cette méthode permet d'homogénéiser horizontalement et verticalement les valeurs d'énergie acoustique reçues. Ainsi, l'écho-intégration permet d'obtenir une valeur quantitative proportionnelle à la densité acoustique moyenne par unité de distance ou de temps (Burczynski, 1982). L'écho-intégration est bornée

par des seuils haut et bas, choisis par l'utilisateur, pour déterminer la densité d'organismes à quantifier. Les dimensions horizontale et verticale des cellules d'intégration sont également fixées par l'utilisateur, en fonction des possibilités offertes par le logiciel de traitement (Doray, 2006). Dans le cas d'études quantitatives, pour lesquelles l'objectif n'est pas d'isoler les cibles détectées mais plutôt de les quantifier dans l'espace et/ou dans le temps, deux types d'intensités acoustiques peuvent êtres calculés à partir de la surface réfléchissante de chaque cellule d'intégration, ou « backscattering cross-section » (σ_{bs}, en m², éq. 2.5) : (*i*) l'intensité acoustique par unité de volume, ou « volume backscattering coefficient » (s_v, en m^{-1}, éq. 2.6) correspondant à la somme des rétrodiffusions de toutes les cibles contenues dans le volume V et (*ii*) l'intensité acoustique par unité de surface ou « area backscattering coefficient » (s_a, en $m^2 \cdot m^{-2}$, éq. 2.7) correspondant à l'intégrale des valeurs de s_v par rapport à une gamme de profondeurs donnée (MacLennan et al., 2002).

$$\sigma_{bs} = r^2 \, I_2 / I_1 \qquad (2.5)$$

$$s_v = \sum \sigma_{bs}/V \qquad (2.6)$$

$$s_a = \int_{z1}^{z2} s_v \, dz \qquad (2.7)$$

où I_1 et I_2 sont les intensités incidentes et rétrodiffusées, respectivement, *r* la distance à laquelle se trouve la cible, V le volume insonifié et *z* la profondeur définie de la cellule d'intégration. Ainsi, même si à partir de ces indices d'intensité (s_v et s_a), les cibles ne peuvent plus être distinguées individuellement, ces équations montrent que l'intensité acoustique calculée dans le faisceau reste proportionnelle au nombre de cibles détectées et à leur indice de rétrodiffusion, ce qui offre la possibilité, par principe de linéarité, de quantifier la densité acoustique des organismes insonifiés.

Ainsi, l'outil acoustique peut être appliqué à l'écologie et la densité estimée des organismes peut être utilisée pour l'évaluation des ressources par exemple, pour les études comportementales (phénomène d'évitement) ou encore pour les études écosystémiques visant à étudier le fonctionnement des migrations nycthémérales, les interactions trophiques, ou la distribution des organismes à différentes échelles spatio-temporelles. **Dans le cas de ce travail de thèse, l'acoustique active est utilisée comme outil d'étude écosystémique**.

2.IV. Collecte des données acoustiques

Les données acoustiques utilisées dans ce travail de thèse ont été collectées directement en mer dans le cadre de deux programmes distincts : (*i*) le projet français « Influence des tourbillons méso-échelle sur les écosystèmes du canal du Mozambique » (MESOBIO) et (*ii*) le projet français « Distribution et habitats en trois dimensions des myctophidés : utilisation conjointe de données fournies par leurs prédateurs, l'écho-integration et la modélisation » (MyctO-3D-MAP). Pour compléter et enrichir ce jeu de données, les données acoustiques stockées dans le système australien d'intégration des observations marines bio-acoustiques à partir de navires d'opportunité (IMOS-BASOOP), une base de donnée librement accessible et mise à jour régulièrement par nos collègues australiens du Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), ont également été utilisées. Enfin, dans l'optique de créer une seule et même base de données acoustiques ciblant le niveau trophique intermédiaire des eaux subantarctiques et antarctiques à l'échelle internationale, un projet anglais Southern Ocean Network of Acoustics (SONA) a été initié en 2013. Les données collectées dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP ont été enregistrées et traitées de façon à pouvoir intégrer cette base de données internationale.

2.IV.1. Campagnes en mer

Programme MESOBIO

Le programme pluridisciplinaire MESOBIO initié en juillet 2009 fédérait les compétences d'écologistes, d'océanographes et de modélisateurs dans le but d'évaluer l'influence des structures tourbillonnaires sur la productivité biologique à différents niveaux trophiques, depuis le phytoplancton jusqu'aux prédateurs supérieurs, dans le canal du Mozambique. Pour cela, deux campagnes ont été réalisées à bord du navire océanographique *RV Antea* : la première dans le sud-ouest du Canal (23-26°S, 35-39°E) du 28 octobre au 24 novembre 2009 et la seconde au centre et à l'est du Canal (14-23°S, 39-43°E) du 7 avril au 8 mai 2010. Des mesures ont été menées pour caractériser le milieu (paramètres physiques, chimiques et biogéochimiques) mais aussi identifier et quantifier le phytoplancton, le zooplancton et le micronecton. L'échosondage, combiné à des opérations de chalutage, a été utilisée au cours de ces deux campagnes pour localiser les organismes micronectoniques à partir de la fréquence d'acquisition 38kHz. Par ailleurs, les données acoustiques (38kHz) d'une troisième campagne norvégienne associée au projet MESOBIO et réalisée en 2008 à bord du navire *RV*

Dr Fridtjof Nansen dans le sud-ouest de l'océan Indien (13-23°S, 35-43°E pour la prospection dans le canal du Mozambique) ont été intégrées à cette analyse.

Les données acoustiques collectées au cours des ces trois campagnes en mer ont été utilisées pour étudier la distribution spatio-temporelle du micronecton dans le canal du Mozambique en relation avec l'environnement et, plus particulièrement, la position géographique des structures tourbillonnaires à méso-échelle (*voir section 3.I*)

Programme MyctO-3D-MAP

Le projet interdisciplinaire MyctO-3D-MAP (ANR blanc SVSE 7, coordinateur : Yves Cherel, CNRS-CEBC) a débuté en 2012 et fédère les compétences d'écologistes, d'océanographes et de modélisateurs pour étudier la distribution en trois dimensions des espèces dominantes de myctophidés de l'océan Indien austral, ainsi que les caractéristiques physiques et biologiques de leurs habitats à différentes échelles spatiotemporelles. Les objectifs de ce projet sont multiples : (*i*) décrire et déterminer la distribution horizontale et verticale des myctophidés, (*ii*) définir et expliquer leurs habitats préférentiels et enfin, (*iii*) comprendre et prédire leur réaction aux variations environnementales et les conséquences que cela peut induire pour leurs prédateurs. Quatre approches méthodologiques complémentaires sont combinées : (*i*) le « bio-logging » par l'utilisation de deux prédateurs de myctophidés (le manchot royal et l'éléphant de mer austral) comme plateformes océanographiques enregistrant les paramètres physiques et biologiques de l'environnement. Les animaux ont été équipés de capteurs électroniques permettant de mesurer leurs prises alimentaires instantanées et les caractéristiques des milieux prospectés en plongée (température, salinité, O_2, Chl_a, bioluminescence) ; (*ii*) L'échosondage au cours de cinq campagnes océanographiques réalisées à bord du navire polyvalent *Marion Dufresne II*, complété par des opérations de chalutage au cours d'une de ces campagnes, dédiée au projet, dans le but d'étudier la distribution et la biomasse de myctophidés ; (*iii*) Les mesures océanographiques par l'utilisation combinée des données fournies par les prédateurs, les satellites et les XCTD lancées pendant la campagne en mer dédiée, afin de caractériser les habitats des myctophidés ; et (*iv*) la modélisation pour reconstruire la distribution en 3D des myctophidés à partir des données biologiques et physiques et prédire les changements d'habitats et de biomasses des myctophidés en réponse aux changements environnementaux.

A l'occasion de ce projet, un échosondeur SIMRAD EK60 composé de deux transducteurs (un ES38B et un ES120-7C) a été installé en août 2012 sur la coque du *Marion Dufresne II*.

La campagne dédiée au projet a eu lieu dans le cadre d'une mission océanographique estivale LOGIPEV, gérée par l'Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV), en janvier/février 2014 (LOGIPEV197). Cette campagne a permis (*i*) de **valoriser les données acoustiques acquises le long du trajet régulier du *Marion Dufresne II* entre La Réunion et La Réunion** en passant par Kerguelen (Fig. 14a) et (*ii*) de **réaliser des opérations de chalutages au large de Kerguelen dans le but de discriminer biologiquement les organismes micronectoniques détectées par acoustique** à deux fréquences, 38 et 120 kHz (*voir section 4.I*).

Par ailleurs, quatre campagnes de valorisation de transit, réalisées dans le cadre des missions océanographiques LOGIPEV, en janvier/février 2013 et 2015 (LOGIPEV193 et LOGIPEV200) et dans le cadre des rotations hivernales de ravitaillement des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) en août/septembre 2013 et 2014 (OP2-2013 et OP2-2014), ont permis la valorisation des données acoustiques enregistrées le long du transit La Réunion-La Réunion (Fig. 14a). Au total, dans ce travail, **8 transits ont été définis à partir des cinq campagnes de valorisation** : de La Réunion à Kerguelen et de Kerguelen à La Réunion pour chacune des campagnes estivales ; et seulement de La Réunion à Kerguelen pour les deux campagnes hivernales, les données de retour étant inexploitables à cause des mauvaises conditions climatiques rencontrées. **Ces données d'opportunité ont été utilisées pour étudier la distribution spatio-temporelle du micronecton dans le sud-ouest de l'océan Indien en relation avec l'environnement et, plus particulièrement, la position géographique des masses d'eaux délimitées par les fronts océaniques** (*voir section 3.II*).

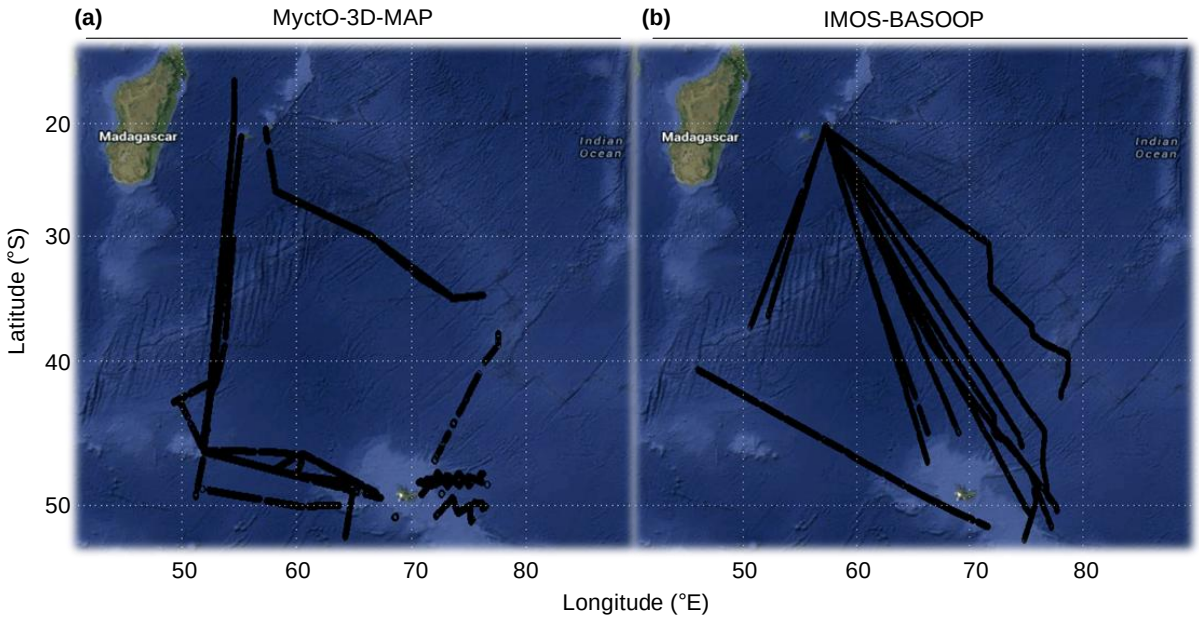

Figure 14 : Données acoustiques collectées dans le cadre (a) du projet ANR français « Distribution et habitats en trois dimensions des myctophidés : utilisation conjointe de données fournies par leurs prédateurs, l'écho-intégration et la modélisation » (MyctO-3D-MAP) et (b) du système australien d'intégration des observations marines bioacoustiques à partir de navires d'opportunité (IMOS-BASOOP).

2.IV.2. Bases de données acoustiques

Programme IMOS-BASOOP

Le programme IMOS-BASOOP a débuté le 1er Juillet 2010 dans le but de collecter des données acoustiques d'opportunité pendant les transits des navires de pêche et des navires scientifiques afin de les valoriser et de les rendre disponible à la communauté scientifique à travers une plateforme informatique. Au niveau spatial et temporel, l'avantage de ce système réside dans la régularité des transits, de pêche notamment. En effet, ces transits répétés et reproductibles, dans l'espace et dans le temps, fournissent un ensemble de données homogène permettant une approche scientifique robuste. De plus, pour des raisons logistiques et pécuniaires, la récurrence des campagnes à la mer scientifiques est faible, en particulier dans les zones éloignées des terres ou difficiles d'accès. Ce système de valorisation des données d'opportunité permet donc de compléter les données « scientifiques » généralement acquises plus ponctuellement.

A l'heure actuelle, parmi les neuf navires participant à ce système, six sont des navires de pêche commerciale (FV) équipés d'un échosondeur de coque à faisceau scindé composé d'un seul transducteur (et donc d'une seule fréquence) et les trois autres sont des navires de recherche scientifique (RV) également équipés d'un échosondeur de coque à faisceau scindé mais composé cette fois d'un ou plusieurs transducteurs (Tab. 2). Un protocole d'acquisition permettant d'optimiser l'intérêt et la qualité des données acoustiques a été mis au point et transmis aux navires participants (Ryan, 2011). **Dans le cadre de ce travail de thèse, seules les données collectées dans notre zone d'étude ont été utilisées** ; elles correspondent aux données enregistrées par les navires de pêche commerciale *FV Will Watch*, *FV Southern Champion* et *FV Austral Leader* de janvier 2010 à février 2013. Ces trois navires sont équipés d'un transducteur ES38B permettant des enregistrements à la fréquence 38 kHz (Tab. 2).

Tableau 2 : Navires participant au programme IMOS-BASOOP avec leur équipement acoustique, leur société de rattachement et la localisation de leurs voyages. Source : (Ryan, 2011)

Nom du navire	Transducteur acoustique Simrad	Fréquence d'aquisition (kHz)	Institut/Société	Transits fréquents
RV Aurora Australis	EK60 - ES38B	38	Australian Antarctic Division	Hobart-Antarctique
	EK60 - ES120-7	120		
	EK60 - EDO323HP	12		
	EK60 - ES200-7	200		
RV Southern Surveyor	EK60 - ES38B	38	Marine National Facility	ZEE australienne, Pacifique
	EK60 - ES120-7C	120		
	EK60 - 12-16/60	12		
RV L'Astrolabe	ES60 - ES38B	38	Institut Paul Emile Victor (IPEV)	Hobart-Antarctique
FV Rehua	ES60 - ES38B	38	Sealord NZ	Australie - Nouvelle Zélande, ZEE Néo-Zélandaise
FV Janas	ES60 - ES38B	38	Sealord NZ	Nouvelle Zélande – Mer de Ross
FV Antarctic Chiefton	ES60 - ES38B	38	Sealord NZ	Maurice - Heard - McDonald
FV Will Watch	ES60 - ES38B	38	Sealord NZ	Maurice - Heard - McDonald
FV Southern Champion	ES60 - ES38B	38	Austral Fisheries Pty Ltd	Maurice - Heard - McDonald
FV Austral Leader II	ES60 - ES38B	38	Austral Fisheries Pty Ltd	Maurice - Heard - McDonald
FV Saxon Onward	ES60 - ES38B	38	Onward fishing Pty Ltd	Sud-est de l'Australie

Au total, dans ce travail, 12 transits d'opportunité ont été utilisés (Fig. 14b) **pour étudier la distribution spatio-temporelle du micronecton dans le sud-ouest de l'océan Indien en relation avec l'environnement** et, plus particulièrement, la position géographique des masses d'eaux délimitées par les fronts océaniques (*voir section 3.II*).

Programme SONA

Le projet SONA s'appuie sur une coopération internationale de la communauté scientifique Antarctique afin de (*i*) générer une base de données commune regroupant le maximum d'observations acoustiques des organismes composant le niveau trophique intermédiaire des eaux subantarctiques et antarctiques et (*ii*) mettre en place un observatoire autonome, basé sur la coopération internationale des communautés scientifiques d'observation et de modélisation, pour étudier, à long terme, ces organismes pivots constituants le niveau trophique intermédiaire.

A l'heure actuelle, cinq pays sont impliqués dans ce projet : L'Angleterre (BAS, Bristish Antarctic Survey), l'Australie (CSIRO, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, et AAD, Australian Antarctic Division), les Etats-Unis (NOAA, National Oceanic and Atmospheric Administration), la Norvège (IMR, Institute of Marine Research) et

la France (IRD, Institut de Recherche pour le Développement). L'accès à cette base de données sera libre et permettra, par combinaison avec d'autres réseaux de recherche antarctiques tels que le système d'observation de l'océan Austral (Southern Ocean Observing System, SOOS), le comité scientifique de recherche sur le réseau d'informations de biodiversité marine en Antarctique (Scientific Committee on Antarctic Research Marine Biodiversity Information Network, SCARMarBIN), la commission pour la conservation des ressources marines vivante en Antarctique (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, CCAMLR) ou le réseau global d'intégration des dynamiques climatiques et écosystémiques (Integrating Climate and Ecosystem Dynamics, ICED), **d'intégrer les différents niveaux écosystémiques de cette région, de faire le lien avec les paramètres environnementaux à grande échelle, et ainsi, d'avoir les clés pour mieux comprendre la dynamique des écosystèmes subantarctique et antarctique** et prendre des décisions politiques adaptées en terme de gestion ou de conservation des ressources antarctiques.

2.V. Problématique méthodologique

En 2010, la réunion annuelle du groupe de travail du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) sur la science et la technologie de l'hydroacoustique (WG FAST) à San Diego, aux États-Unis, a recommandé la formation d'un groupe de discussion composé d'experts acousticiens (groupe TG-AcMeta) pour définir un format commun de métadonnées associées aux données acoustiques collectées, qu'elles soient enregistrées à partir des navires de recherche ou des navires d'opportunité (navires marchands, de pêche commerciale ou encore mouillages ou AUV – robot sous-marin autonome ou « Autonomous Underwater Vehicle » –). Ainsi, toutes les informations relatives à l'acquisition, le traitement, le contrôle de la qualité et le format des données acoustiques, sont accessibles grâce à un protocole de lecture standardisé. L'objectif d'un tel projet réside dans la possibilité d'appliquer en routine des méthodes communes de post-traitement et ainsi de pouvoir comparer les résultats obtenus à partir d'un éventail de plateformes acoustiques à l'aide de méthodes statistiques robustes.

Dans ce travail de thèse, nous avons décidé de nous ajuster au format de données acoustiques international définit par la convention de standardisation des métadonnées mise en place grâce au groupe TG-AcMeta et officialisée en 2014 (ICES, 2014).

En effet, si les données issues du système IMOS-BASOOP suivent cette convention, les données acquises dans le cadre des projets MESOBIO et MyctO-3D-MAP restent brutes et

accessibles uniquement au laboratoire porteur du projet. Pour des raisons chronologiques, seules les données acoustiques collectées pendant les campagnes MyctO-3D-MAP ont été directement converties au format international, les données collectées dans le cadre du projet MESOBIO étant déjà traitées et publiées lors de la mise en œuvre de cette convention. N'ayant pas accès aux outils nécessaires à la standardisation des données collectés dans le cadre de ce travail de thèse, nous nous retrouvions fasse à un vide méthodologique. Pour combler ce vide, de nouveaux outils ont du être développés dans nos laboratoires.

Après l'acquisition, la première étape du traitement consiste à filtrer les données, c'est-à-dire différencier les pings de bonne qualité des pings inexploitables. Un « ping » correspond à l'unité regroupant l'ensemble des échantillons acoustiques verticaux reçus suite à une impulsion sonore. La cadence d'émission (ou cadence d'impulsion sonore) dépend de la portée souhaitée, elle-même dépendante de la fréquence acoustique utilisée (*voir chapitre 2*) et de la résolution horizontale souhaitée. A vitesse constante, plus la cadence d'émission sera rapide, plus la résolution horizontale sera élevée. Mais pour les basses fréquences, si la cadence d'émission devient trop rapide (*i*) les réflexions acoustiques peuvent se chevaucher et former ce que l'on appelle des doubles échos, susceptibles de biaiser la réponse acoustique détectée et (*ii*) la portée s'en trouve réduite. Le choix de la cadence d'émission, et donc de la résolution horizontale, résulte d'un compromis défini par l'opérateur et la vitesse du navire.

Les pings sont considérées comme inexploitables lorsqu'ils sont parasitées par du « bruit ». Deux principaux types de bruit existent : (*i*) le bruit de fond, continu et d'intensité homogène sur une série de pings ; et (*ii*) le bruit intermittent, discontinu et d'intensité variable d'un ping à l'autre. Les bruits identifiés comme parasites des pings sont filtrés afin d'extraire des données de bonne qualité en conservant un maximum de pings non-parasités. La qualité des données (longue série de pings) est ensuite estimée par l'opérateur à l'aide du ratio

$$nP_{filt} / nP_{tot} \qquad (2.8)$$

avec nP_{filt} le nombre de pings conservés après le filtrage et nP_{tot} le nombre total de pings à l'acquisition. **Dans ce travail de thèse, le ratio devait être supérieur à 0,3 pour considérer les données comme exploitables.** Le système IMOS-BASOOP fait appel à un filtre semi-automatique opérant sous le logiciel Echoview® pour filtrer les données acquises en mer par les navires d'opportunité. Cet outil de traitement filtre quatre types de bruits : (*i*) les interférences ponctuelles, (*ii*) les pings sous-estimés, (*iii*) les pings surestimés et (*iv*) le bruit de fond et est décrit dans le document de Ryan (2011). **N'ayant pas accès au logiciel Echoview® dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP, un outil de filtrage similaire a été développé avec Matlab®** (MATLAB 7.11.0.584, Release 2010b) et **Movies3D**

(développement Ifremer) (*voir section 3.II.3*) pour pouvoir comparer les données collectées dans le cadre du programme MyctO-3D-MAP et celles disponibles à travers le système IMOS-BASOOP.

Par ailleurs, aucun outil de discrimination acoustique bifréquence n'existe pour distinguer les organismes pélagiques du sud-ouest de l'océan Indien. Ainsi, à partir des résultats des chalutages et des enregistrements acoustiques bifréquence, **une méthode de classification acoustique a été adaptée à cette région spécifique et aux organismes qui l'habitent** (*voir section 4.I.2*).

De plus, dans l'optique de partager les données acoustiques acquises dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP sur le portail informatique en construction du projet SONA (*voir section 2.IV.2*) et ainsi participer à l'effort international de mise à disposition des données, **un outil de conversion des données acoustiques au format NetCDF a été développé sous le logiciel Python®**. Le format NetCDF (Network Common Data Form) est un format de données « auto-documenté », c'est-à-dire qu'il existe un en-tête qui décrit la disposition des données dans le reste du fichier. Indépendant de l'architecture matérielle, ce format permet la création, l'accès et le partage de données scientifiques stockées sous la forme de tableaux. Ce format est couramment utilisé dans des applications de climatologie, de météorologie et plus récemment d'océanographie. Au niveau international, ce format a été défini comme format d'échange des données acoustiques (ICES, 2014). Le principal avantage de l'outil développé dans le cadre de cette thèse est qu'il fonctionne sous un logiciel gratuit. Il peut ainsi être réutilisé dans le cadre d'autres projets.

En résumé, la partie écologique de la thèse s'est doublée d'une partie méthodologique dont l'importance n'a fait que croître au cours de son déroulement. Il faut noter que la mise au point des outils informatiques d'analyse s'est avérée particulièrement complexe et chronophage. De fait, la majeure partie des travaux réalisés est d'ordre méthodologique et ce n'est que grâce à cet intense travail méthodologique que les résultats obtenus ont pu être replacés dans un contexte écologique.

Chapitre 3 : Densité et distribution des cibles acoustiques à différentes échelles spatio-temporelles dans le sud-ouest de l'océan Indien

Celui qui rame dans le sens du courant
fait rire les crocodiles [Proverbe africain]

3.I. Densité et distribution méso-échelle du micronecton : l'exemple du canal du Mozambique.

3.I.1. Contexte et objectifs de cette étude

Le canal du Mozambique, situé dans le sud-ouest de l'océan Indien entre la côte est-africaine et la côte ouest de Madagascar, est caractérisé par une importante dynamique hydrologique méso-échelle (De Ruijter et al., 2002). En effet, dans cette région, la circulation océanique est dominée par des tourbillons cycloniques et anticycloniques se propageant vers le sud le long de la bordure ouest du canal (Schouten et al., 2003; Quartly and Srokosz, 2004). Les tourbillons sont des structures océaniques connues pour jouer un rôle clé dans les processus biologiques des écosystèmes hauturiers, souvent moins productifs que les écosystèmes côtiers, en convertissant l'énergie physique en énergie trophique (Bakun, 2006 ; Godo et al., 2012). En effet, en fonction de son sens de rotation, un tourbillon peut générer un « upwelling » (pour les tourbillons cycloniques de l'hémisphère sud) ou un « downwelling » (pour les tourbillons anticycloniques de l'hémisphère sud) entrainant une restructuration de la biomasse locale. Plusieurs études ont analysé les liens fonctionnels entre les tourbillons et le méso-zooplancton (Bakun, 2006 ; Mühling et al., 2007) et les prédateurs supérieurs, à savoir, les thons (Bertrand et al., 1999 ; Young et al., 2001 ; Tew-Kai and Marsac, 2010), l'espadon (Seki et al., 2002), les tortues (Polovina et al., 2004 ; Lambardi et al., 2008), les oiseaux de mer (Nel et al., 2001 ; Weimerskirch et al., 2004 ; Hyrenbach et al., 2006), et les mammifères marins (Bailleul et al., 2010). Dans ces études, la présence de structures océaniques méso-échelle semble structurer la dynamique spatiale des modèles biologiques étudiés.

Cependant, peu d'études se sont intéressées au le lien entre la présence de structures océaniques méso-échelle et l'organisation du niveau trophique intermédiaire, autrement dit la distribution des organismes micronectoniques, proies essentielles des prédateurs supérieurs.

Ainsi, à partir des données acoustiques collectées au cours de trois campagnes en mer menées dans le canal du Mozambique en 2008, 2009 et 2010, dans le cadre du programme MESOBIO (Ternon et al., 2013), cette étude a cherché à évaluer le lien entre la présence de structures océaniques méso-échelle et la distribution horizontale et verticale des organismes micronectoniques dans le canal du Mozambique.

L'objectif de ce travail était de (*i*) décrire les processus migratoires journaliers du micronecton à partir des données acoustiques collectées à la fréquence 38 kHz, (*ii*) tester l'effet structurant des caractéristiques océaniques méso-échelle sur la distribution et l'abondance du micronecton dans le canal du Mozambique et (*iii*) essayer de prédire la structure méso-échelle dans laquelle on se trouve à partir des réponses acoustiques enregistrées aux fréquences 38, 120 et 200 kHz.

3.I.2. Apport des données satellite

Les structures océaniques méso-échelle ont été localisées à partir de mesures satellites. L'activité méso-échelle nécessite un échantillonnage ayant une résolution spatio-temporelle relativement élevée pour pouvoir observer, jour après jour, des structures physiques larges d'une centaine de kilomètres. Dans cette optique, trois produits altimétriques, mesurés au tiers de degré, ont été combinés dans ce travail pour catégoriser les structures méso-échelles observées dans le canal du Mozambique : (*i*) la mesure satellite de la bathymétrie océanique, obtenue sur la base de données ETOPO1 Global Topography (http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html), (*ii*) la mesure satellite de l'anomalie du niveau de la mer, calculée à partir de produits AVISO (http://www.aviso.oceanobs.com) et (*iii*) l'estimation satellite de la vitesse du courant géostrophique, également calculée à partir de produits AVISO. En se basant sur ces trois variables satellite, une fonction discriminante a permis de différencier quatre types de structures méso-échelle : tourbillon anticyclonique (A), tourbillon cyclonique (C), zone de divergence (D), zone frontale (F).

Ainsi, les structures océaniques méso-échelle localisées et identifiées par l'analyse combinée de ces trois produits altimétriques ont pu être réparties dans les cellules d'intégration (*voir section 2.III*) correspondantes afin d'évaluer le lien entre cette structure et la distribution des organismes micronectoniques.

3.I.3. Mesoscale features and micronekton in the Mozambique Channel: an acoustic approach

Article publié en février 2014 dans le journal *Deep-Sea Research, part II*, vol. 100.

Mesoscale features and micronekton in the Mozambique Channel: An acoustic approach

Nolwenn Béhagle[a,1], Louis du Buisson[a,b,c,n,1], Erwan Josse[a], Anne Lebourges-Dhaussy[a], Gildas Roudaut[a], Frédéric Ménard[b]

[a] Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR LEMAR 195 (UBO/CNRS/IRD), Campus Ifremer, BP 70, 29280 Plouzané, France
[b] Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR 212 EME (IRD/IFREMER/UM2), Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète cedex, France
[c] Department of Biological Sciences and Marine Research Institute, University of Cape Town, Private Bag X3, Rondebosch 7701, Cape Town, South Africa

article info

Available online 6 November 2013

Keywords:
Acoustics
Mesoscale eddies
Micronekton
Mozambique Channel
Satellite altimetry

abstract

The oceanic circulation in the Mozambique Channel (MZC) is dominated by mesoscale cyclonic and anticyclonic eddies that are known to play a key role in biological processes of less-productive deep-sea ecosystems by converting physical energy into trophic energy and by restructuring and concentrating biomass across the eddy field. In this study, hydroacoustics was used to investigate the spatial distribution of micronekton according to four classes of mesoscale features and assess whether cyclonic eddies, anticyclonic eddies or eddy edges (divergence and frontal regions) impact the density of micronekton. Acoustic data were collected continuously with a Simrad EK60 split-beam echosounder during three surveys carried out in the MZC within the framework of the MESOBIO programme. First, micronekton ascents and descents during the crepuscular periods (dusk and dawn, respectively) were similar to the well-known process of diel vertical migration, with the largest changes in the shallow layer, much smaller in the deep layer, and almost non-existent in the intermediate layer. Additionally, the acoustic densities for the total water column were greater at night than during the day, suggesting that organisms migrate from layers deeper than the water column that was sampled (740 m). Second, there was evidence of differences in the acoustic responses of micronekton to mesoscale features During two of the three surveys, cyclonic eddies exhibited greater micronekton density than anticyclonic eddies for day and night. In contrast, during the last survey, the greatest micronekton density was observed in anticyclonic eddies. To explain this discrepancy, several hypotheses are proposed, including the eddy generation site and trajectory throughout the life of the eddy, eddy-eddy interactions, seasonality and difference in monsoon wind regime, the depth of influence of eddies and a low dependence of movements of larger micronektonic organisms on the mesoscale gradients. Furthermore, this study demonstrated that mesoscale features could be predicted using acoustic responses at several acoustic frequencies.

& 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The Mozambique Channel (MZC) is located in the southwestern Indian Ocean between the east coast of Africa and the west coast of Madagascar and is characterised by important mesoscale activity (De Ruijter et al., 2002). The circulation in this area is dominated by mesoscale cyclonic and anticyclonic eddies that propagate southwards along the western edge of the channel (Schouten et al., 2003; Quartly and Srokosz, 2004). Mesoscale eddies can be characterised using different but complementary attributes such as rotational sense, dimension, intensity (e.g., sea surface height, geostrophic and rotational velocities), longevity, origin, trajectory, and propagation distance (Bakun, 2006; Chelton et al., 2011). In the MZC these mesoscale features have an average diameter of 300 km and may have a physical effect extending 1000–2000 m below the surface, but impact mainly the top 300 m of the water column (De Ruijter et al., 2004; Schouten et al., 2003; Ternon et al., 2013b).

Eddies play a key role in biological processes of less-productive deep-sea ecosystems by transferring physical energy of the ocean system into trophic energy by restructuring and concentrating biomass compared to the surrounding less-productive water (Bakun, 2006; Godø et al., 2012). Eddies can cause upwelling or downwelling in the centre and near the edges, depending on the rotational sense (clockwise and counter-clockwise respectively for

[n] Corresponding author at: Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR LEMAR 195 (UBO/CNRS/IRD), Campus Ifremer, BP 70, 29280 Plouzané, France.
E-mail address: louis.dubuisson@ird.fr (L. du Buisson).
[1] These authors contributed equally to this work.

0967-0645/$ - see front matter & 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.
http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.10.024

cyclonic and anticyclonic eddies in the southern hemisphere). Cyclonic eddies are generally associated with divergent surface flows, leading to upwelling of nutrient-rich cold waters into the eddy centre (McGillicuddy et al., 1998; Bakun, 2006), causing an increase in local primary production (Mizobata et al., 2002; Benitez-Nelson et al., 2007; Tew-Kai and Marsac, 2009; Kolasinski et al., 2012). Anticyclonic eddies are generally associated with convergent horizontal surface movements, from the edges towards the centre of the eddy, which allow downwelling of organisms towards deeper layers in the centre (Bakun, 2006). Moreover, phytoplankton enrichment has also been associated with the upward movement of nutrient rich waters near the edges of either anticyclonic or cyclonic eddies (Mizobata et al., 2002; Quartly and Srokosz, 2004). A recent study of the MZC (Ternon et al., 2013b) supports these various aspects of the eddy dynamics. Several studies have analysed the links between mesoscale eddies and mesozooplankton or fish larvae (Bakun, 2006; Muhling et al., 2007), tunas (Bertrand et al., 1999; Young et al., 2001; Tew-Kai and Marsac, 2010), swordfish (Seki et al., 2002), turtles (Polovina et al., 2004; Lambardi et al., 2008), seabirds (Nel et al., 2001; Weimerskirch et al., 2004; Hyrenbach et al., 2006), and marine mammals (Bailleul et al., 2010). However, few studies have investigated the effect of mesoscale features on intermediate trophic levels, i.e. micronektonic organisms. Drazen et al. (2011) recently showed that eddies may aggregate micronekton, which probably feed on the enhanced secondary productivity associated with these eddies. Additionally, mesoscale features can shape the distribution and the aggregation patterns of micronekton through bottom-up processes (Sabarros et al., 2009).

In this study, hydroacoustic data was collected during three surveys carried out in the MZC in 2008, 2009 and 2010, within the framework of the MESOBIO programme (Ternon et al., 2013a). Hydroacoustics is a non-destructive and efficient method for continuously monitoring micronekton at large scales (Bertrand et al., 2003; Kloser et al., 2009). It is used in this study to (1) investigate the diel vertical migration pattern of micronekton, (2) test the influence of mesoscale features on micronekton density, and (3) predict mesoscale features using multi-frequency acoustic responses.

2. Methods

2.1. Acoustic data collection

Three oceanographic surveys were carried out in the MZC on board two research vessels. First, between 13–23°S and 35–43°E on the RV Dr Fridtjof Nansen (IMR, Norway) from 28 November–17 December 2008 (referred to here as MC08A). Second, between 23–26°S and 35–39°E on the RV Antéa (IRD, France) from 27 October–23 November 2009 (MC09B). Third, between 14–23°S and 39–43°E on the RV Antéa from 12 April to 6 May 2010 (MC10A) (Fig. 1).

In situ acoustic data was recorded continuously (day and night) at four frequencies (18, 38, 120, 200 kHz during MC08A; 38, 70, 120, 200 kHz during MC09B and MC10A) with a Simrad EK60 split-beam echosounder (Table 1). The depths of the hull-mounted acoustic transducers on the RV Dr Fridtjof Nansen and RV Antéa were approximately 5 and 3 m below the surface respectively. Acoustic data was processed with an offset of 10 m below the surface to account for the depths of the transducers and the acoustic interference from surface turbulence. The transducers were calibrated following standard procedures (Foote et al., 1987).

The water column was sampled vertically from the surface to a depth of 1000 m (MC08A) and 750 m (MC09B, MC10A). Data was recorded with the ER60 software (Simrad, 2008) ('*.raw' files) and converted into '*.hac' format for post-processing using 'Movies+' software (Weill et al., 1993). Settings used during data acquisition were basically the same for the three surveys, with only minor differences during the MC08A survey (Table 1) that, according to Korneliussen et al. (2008), do not impact the results. During the acquisition and processing of acoustic data, thresholds were applied to obtain the best signal/noise ratio, and transects were selected for processing according to several criteria, i.e. the optimal vessel speed, the nature of eddy crossed, the distance from the

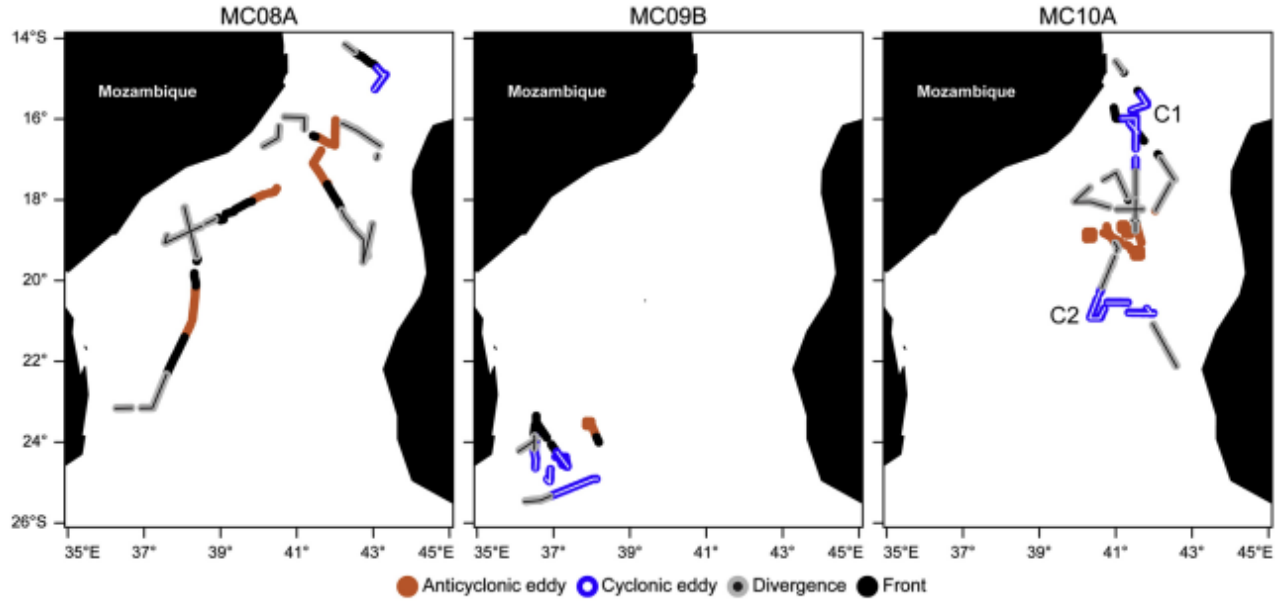

Fig. 1. Survey tracks (lines of dots) for cruises MC08A, MC09B and MC10A in the Mozambique Channel, with one dot per elementary sampling unit (ESDU): 1060 ESDUs for MC08A (28 November–17 December 2008), 491 ESDUs for MC09B (27 October–23 November 2009) and 1036 ESDUs for MC10A (12 April–6 May 2010). Dot colours indicate classes of mesoscale features. The locations of the stronger (C1) and weaker (C2) cyclones during MC10A are shown. (For interpretation of the references to colour in this figure caption, the reader is referred to the web version of this article.)

Table 1
Acoustic settings used with the Simrad EK60 split-beam echosounder during the three acoustics surveys (MC08A, MC09B, MC10A).

Survey	Frequency (kHz)	Ping rate (s^{-1})	Pulse length (s)	Power (kW)
MC08A	18	3–5	1.024A 10^{-2}	2.00
	38	3–5	1.024A 10^{-2}	2.00
	120	3–5	1.024A 10^{-2}	0.25
	200	3–5	1.024A 10^{-2}	012
MC09B and MC10A	38	1	5120A 10^{-4}	1.00
	70	1	5120A 10^{-4}	0.70
	120	1	5120A 10^{-4}	0.20
	200	1	5120A 10^{-4}	0.09

shore and the linearity of these transects. Although this implies that parts of the survey tracks were discarded, data processing and analyses were standardised across all three surveys.

2.2. Data analysis

2.2.1. Acoustic data processing

Movies þ was used for visual data control prior to processing, to assess the data quality and to remove noisy pings and bubble dropouts. During this inspection a minimal number of shoals and aggregations were observed, and therefore, echo-integration by layers (Simmonds and MacLennan, 2005) was applied during this study. Echo-integration by layers allows the quantification of the micronekton acoustic density of an area from the cumulative acoustic energy reverberated by all the targets in the zone sampled (Lurton, 2002). The minimum acquisition and echo-integration thresholds were respectively set at À 80 and À 75 decibels (dB). Following previous studies (e.g. Lebourges-Dhaussy et al., 2000; Ménard and Marchal, 2003; Sabarros et al., 2009), the elementary sampling distance unit (ESDU) was fixed at 1 nautical mile (nmi, 1 nmi ¼ 1852 m) in order to detect small-scale differences in acoustic responses across mesoscale features. The spatial autocorrelation in the acoustic data (i.e., spatial dependence between successive observations recorded along transects) was assessed and considered negligible, such as in Domokos (2009) and Sabarros et al. (2009). The water column was echo-integrated within 37 layers of 20 m depth, to a maximum depth of 740 m. These depth settings were used because the Movies þ software is limited to a maximum of 37 layers, the acoustic acquisition was limited to 750 m during the MC09B and MC10A surveys, and the micronekton acoustic intensity reduces considerably below 700 m. The Nautical Area Scattering Coefficient (NASC, s_A, $m^2\,nmi^{-2}$) (MacLennan et al., 2002) was used to determine the micronekton acoustic density. Assuming that the composition of the scattering layers and the resulting scattering properties of micronekton are relatively homogeneous, NASC can be used as a proxy of relative biomass of micronekton (e.g. Simmonds and MacLennan, 2005; Lawson et al., 2008), and NASC calculated from the 38 kHz acoustic frequency is representative of micronekton abundance (Bertrand et al., 1999).

To assess diel variation, diurnal and nocturnal periods were processed separately, and the crepuscular periods (dawn and dusk) corresponding to micronekton ascents and descents (Lebourges-Dhaussy et al., 2000; Benoit-Bird, 2009) were excluded from the analyses through visual analysis of the echograms. The times at which diel vertical migrations occurred varied considerably during dawn and dusk for MC08A (ranging between 23:10 and 05:30, and 12:00 and 17:50, respectively), MC09B (ranging between 01:00 and 03:45, and 14:00 and 18:10, respectively) and MC10A (ranging between 01:50 and 04:15, and 13:00 and 16:15, respectively). An initial analysis of the echograms indicated that organisms were organised vertically into three main layers. The water column was therefore separated into three layers: 10–200 m (surface layer, L_{200}, corresponding NASC s_{A1}), 200–400 m (intermediate layer, L_{400}, s_{A2}) and 400–740 m (deep layer, L_{740}, s_{A3}). Given the separation of the data into day/night surveys and into three vertical layers, and the vertical range limits of the transducers, micronekton density was analysed within six classes for 18 and 38 kHz, four for 70 kHz and two for 120 and 200 kHz frequencies. When investigating the global vertical distribution pattern, the 38 kHz frequency was used because it had the greatest vertical range limit of the frequencies common to all three surveys. The cruise path of each survey was divided into several linear transects according to time class (day versus night) and acoustic data quality (data without a large amount of acoustic interference). Transects close to the western continental shelf of the MZC (bathymetry less than 1500 m) were removed from the analyses because mesoscale features that interacted with the shelf had a significant impact on water mass properties (Lamont et al., 2013) and the acoustic responses.

2.2.2. Environmental data

Satellite altimetry allows identification of mesoscale features (e.g., Chelton et al., 2007). One mesoscale feature among four classes (A: anticyclone, C: cyclone, D: divergence, F: fronts) was assigned to each ESDU. The classification of each ESDU was processed using three explanatory variables (sea surface height anomaly, geostrophic current speed and bathymetry) and a discriminant function estimated from an extra training dataset (Lamont et al., 2013). Ocean bathymetry was extracted from ETOPO1 Global Topography (data access: ⟨http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html⟩). Sea level anomaly and the corresponding geostrophic speed were extracted from AVISO products "DT-MSLA Ref" (Delayed Time, DT; Reference, Ref) with 0.33 Â 0.33 1 spatial resolution on a Mercator grid. The predictions from the linear discriminant analysis were estimated for each ESDU using the values taken by the three explanatory variables at the corresponding temporal and spatial positions. In general, cyclonic features were associated with large negative sea surface height anomalies (SSHA) and slower geostrophic current speeds (GC) compared to anticyclonic features that had large positive SSHA and slightly faster GC. Divergence features typically had small SSHA and slow GC, while frontal stations had small SSHA and fast GC. Fig. 2 depicts the differences in the SSHA and GC assigned to the ESDUs of the three surveys.

2.2.3. Statistical analysis

Links between acoustic density estimates (s_A) representing the vertical distribution of micronekton, period of the day, depth layers (L_{200}, L_{400}, and L_{740}), and mesoscale features, were investigated using multivariate analysis of variance (MANOVA), non-parametric Kruskal–Wallis (KW) tests and pairwise Wilcoxon rank sum tests.

Multinomial models (from the Generalized Linear Model family) were applied to quantify the link between classes of mesoscale features and acoustic responses for each survey. The vector of predicted class of mesoscale feature (Y_i, $i \in [1, N]$, with N ¼ total number of ESDUs) was assumed to be a realisation of a random variable Y. Y takes its values in the set E ¼ {A, C, D, F} of four categories. The model was designed in terms of the probability function of Y, conditional to the acoustic responses in the three layers: $(s_{A1}^{f})_i$ for the common frequencies f ¼ 38, 120 and 200 kHz in the surface layer, and $(s_{A2}^{38kHz})_i$ and $(s_{A3}^{38kHz})_i$ in the intermediate and deep layers respectively. The number of covariates assessed per model was dependent on the maximum depth range of each acoustic frequency (38 kHz: s_{A1}, s_{A2} and s_{A3}; 120 and

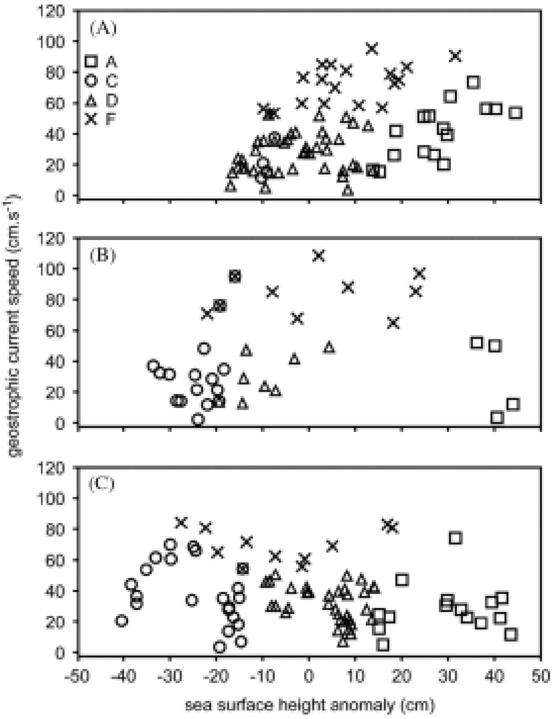

Fig. 2. Geostrophic current speed (GC) versus sea surface height anomalies (SSHA) associated with elementary sampling units (ESDUs) along the tracks of the three surveys (see text): (A) MC08A, (B) MC09B, (C) MC10A; and corresponding mesoscale classes (A, anticyclone; C, cyclone; D, divergence; F, front).

200 kHz: s_{A1}). The surface layer of the 200 kHz frequency refers to 10–140 m due to the sound absorption at the chosen echo-integration threshold. For $j \in E$, the probability distribution (Pr) is written:

$$\Pr(\gamma = j \mid s_{A1}^{38kHz} = x_1^{38kHz}, s_{A1}^{120kHz} = x_1^{120kHz}, s_{A1}^{200kHz} = x_1^{200kHz}, s_{A2}^{38kHz} = x_2, s_{A3}^{38kHz} = x_3) = g\left(\lambda_j + \sum_f \beta_1^f x_1^f + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3\right) \quad (1)$$

where g is the logistic function and λ_j, β_1^f, β_2, β_3 are the eight unknown parameters to be estimated. Day and night datasets were investigated separately. The Akaike Information Criterion (AIC) was used to select the covariates s_{A1}^f, s_{A2}^{38kHz} and/or s_{A3}^{38kHz} of the most parsimonious models. Reference models including SSHA and GC as covariates were also fitted and matched to the selected model based on acoustic responses only. In addition, estimated probabilities from eq. (1) permitted the prediction of the most likely mesoscale feature class from the acoustic responses. Predicted classes were then matched with the originally assigned mesoscale feature classes, and a global score of correct classification was computed for each model. Statistical analyses were conducted with R (R Development Core Team, 2007) using the multinom function in the MASS package (Venables and Ripley, 2002).

3. Results

A total of 2587 ESDUs combining data from the three surveys (Table 2) were processed following three steps. Firstly, a preliminary analysis examined the altimetry characteristics of the sampled features. Then, differences in the vertical distribution of micronekton between day and night, and among surveys, were investigated.

Table 2
Number of elementary sampling units (ESDUs, 1 nautical mile) for the three surveys (MC08A, MC09B, MC10A), the time period (day and night) and the mesoscale features (A, anticyclonic; C, cyclonic; D, divergence; F, front).

Survey	Total	Time period		Eddy class			
		Day	Night	A	C	D	F
MC08A	1060	531	529	237	45	543	235
MC09B	491	292	199	154	179	56	102
MC10A	1036	500	536	252	272	447	65
Total	2587	1323	1264	643	496	1046	402

Finally, the effect of mesoscale features on micronekton density was explored.

3.1. SSHA and GC characteristics of the mesoscale features

The sampling of each feature was not balanced (Table 2). The SSHA and GC varied among the three surveys (Fig. 2). The mean ± s.d. SSHA of anticyclones sampled during MC08A and MC10A (28 ± 8 cm and 29 ± 11 cm respectively) were of a similar magnitude but significantly weaker than during MC09B (39 ± 2 cm, pairwise Wilcoxon rank sum tests, $p < 0.05$). The GC of anticyclones sampled during MC09B and MC10A (29 ± 23 cm s^{-1} and 28 ± 16 cm s^{-1} respectively) were significantly slower than during MC08A (41 ± 16 cm s^{-1}, pairwise Wilcoxon rank sum tests, $p < 0.05$). The cyclone sampled during MC08A (SSHA: −9 ± 1 cm; GC: 21 ± 7 cm s^{-1}) was weaker than those sampled during MC09B (SSHA: −24 ± 5 cm; GC: 34 ± 26 cm s^{-1}) and MC10A (SSHA: −25 ± 9 cm; GC: 36 ± 17 cm s^{-1}) (both significant pairwise Wilcoxon rank sum tests, $p < 0.05$). However, the MC10A survey sampled two contrasting cyclones: the cyclone at the MZC narrows (C1, ≈16°S, Fig. 1) had the greatest SSHA and GC values of all three surveys, whereas the southern cyclone (C2, ≈20–21.5°S, Fig. 1) had intermediate values between the cyclone sampled during MC08A and the cyclones sampled during MC09B. The GC ranged from 2 cm s^{-1} in the centre of the eddies to 108 cm s^{-1} in the frontal regions between the eddies.

3.2. Diel vertical distribution of micronekton

Micronekton vertical distribution varied between day and night according to the diel vertical migration patterns. KW tests and pairwise Wilcoxon rank sum test comparisons between layers (L_{200}, L_{400}, L_{740}) performed on day and night data showed that acoustic responses of the 38 kHz frequency differed significantly between the three layers ($p < 0.001$ each). Based on the 38 kHz frequency, the acoustic densities in the deep layer during the day (≈70% of the water column) and the surface layer during the night (≈60% of the water column) were similar (Fig. 3). However, acoustic densities in the deep layer during the night remained relatively high (half that recorded in the surface layer), and the acoustic densities of the total water column were more than 20% greater during the night than during the day. Acoustic density increased by an average 79% between day and night in the shallow layer and decreased by 46% in the deep layer. Day and night acoustic densities in the intermediate layer were less than 7% of the total water column and increased by 20% (MC08A and MC09B) or decreased by 30% (MC10A) between day and night. Furthermore, there were differences in the global micronekton densities among surveys (Fig. 3). Day and night acoustic densities estimated during MC08A were greater than the other two surveys (from 20% to 31% depending on the time period and survey), while MC09B and MC10A exhibited acoustic densities of a similar magnitude (day difference of 10%, night difference of 4%).

3.3. Link between mesoscale features and micronekton density

MANOVA tests performed by survey and by time period (day and night) for the 18, 38 and 70 kHz frequencies (i.e. frequencies allowing characterisation of several layers) showed that the overall acoustic densities of the three depth layers differed significantly among mesoscale features (p< 0.001 each). KW tests were applied to each layer to test for differences in acoustic densities among mesoscale features during day/night periods, at each acoustic frequency (Table 3). Most of the tests were significant, except for the day-time shallow layer (L_{200}) of MC08A at 18 kHz, the day-time deep layer (L_{740}) and night-time intermediate layer (L_{400}) of MC08A at 38 kHz, the day-time intermediate layer (L_{400}) of MC10A at 38 kHz, and the day-time shallow layer (L_{200}) of MC10A at 120 kHz. However, as previously shown, the proportion of acoustic density recorded in the intermediate layers was small relative to the overall acoustic density during both day and night (Fig. 3). Therefore, mainly the dominant layers were considered henceforward, i.e. the deep layer (L_{740}) during the day and the surface layer (L_{200}) during the night, and for the frequencies common to all surveys (38, 120 and 200 kHz) only.

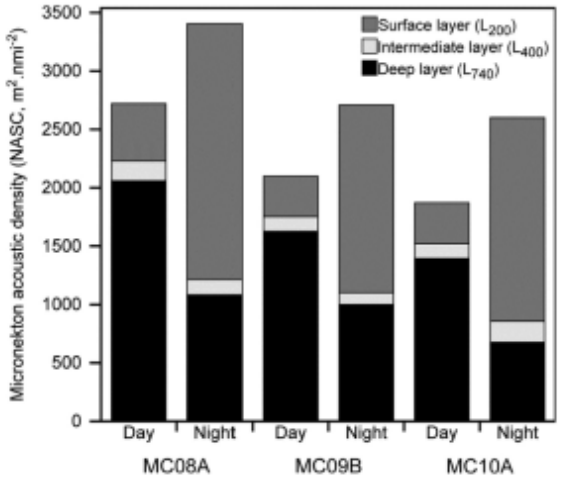

Fig. 3. Micronekton acoustic density estimates (Nautical Area Scattering Coefficient, 38 kHz echosounder frequency) during the day and night, for the three surveys (MC08A, MC09B, MC10A), and contribution by depth layer (L_{200}, the surface layer, 10–200 m; L_{400}, the intermediate layer, 200–400 m; and L_{740}, the deep layer, 400–740 m).

During the day, at the 38 kHz frequency, cyclonic eddies sampled during the MC08A and MC09B surveys exhibited greater average acoustic density in the deep layer (L_{740}) than anticyclones (mean ± s.d. = 422 527 364 ± 193 337 166 m^2 nmi^{-2} for MC08A; 198 07 486 ± 138 27 59 m^2 nmi^{-2} for MC09B) (Fig. 4A). However, the acoustic densities of the MC08A survey were not significantly different during the day, while for MC09B, the acoustic densities were significantly different between cyclonic and anticyclonic eddies (Fig. 4A). Moreover, anticyclones did not differ from fronts, and cyclones did not differ from divergences during MC09B. The MC10A survey exhibited a different pattern during the day (Fig. 4A), with anticyclones not significantly different from divergences, and both classes exhibiting greater acoustic densities on average (161 77 262 and 152 07 497 m^2 nmi^{-2} respectively) than cyclones (113 87 333 m^2 nmi^{-2}) and fronts (106 67 696 m^2 nmi^{-2}). In addition, acoustic density did not differ significantly between cyclones and fronts on the one hand, and between fronts and divergences on the other hand.

A similar trend was observed during the night in the surface layer (L_{200}) for the MC08A and MC09B surveys. Anticyclones exhibited lower average acoustic densities (170 27 431 and 126 47 223 m^2 nmi^{-2} respectively) than cyclones (254 17 535 and 198 37 680 m^2 nmi^{-2} respectively), divergences (235 07 825 and 175 47 459 m^2 nmi^{-2} respectively) and fronts (214 57 734 and 171 77 436 m^2 nmi^{-2} respectively), which did not differ significantly from each other (Fig. 4B). MC10A exhibited a different pattern again, with mean acoustic densities of anticyclones (173 57 464 m^2 nmi^{-2}) significantly greater than cyclones (127 37 539 m^2 nmi^{-2}) and fronts (136 67 662 m^2 nmi^{-2}), and significantly lower than divergences (205 97 677 m^2 nmi^{-2}) (Fig. 4B).

Table 3
Kruskal–Wallis (KW) comparison tests of the micronekton densities (s_A, m^2 nmi^{-2}) between the mesoscale feature classes, by depth layers (L_{200}, surface layer, 10–200 m; L_{400}, the intermediate layer, 200–400 m; L_{740}, the deep layer, 400–740 m), by time period (day and night), and for the three surveys (MC08A, MC09B, MC10A). Statistical tests are presented as Chi-squared ($\chi^2_{df=2}$) and p-values.

Frequency (kHz)	Period	Survey	MC08A		MC09B		MC10A	
		Depth layer	$\chi^2_{df=2}$	p-value	$\chi^2_{df=2}$	p-value	$\chi^2_{df=2}$	p-value
18	Day	L_{200}	3.180	0.365	-	-	-	-
		L_{400}	80.900	< 0.001	-	-	-	-
		L_{740}	32.459	< 0.001	-	-	-	-
	Night	L_{200}	84.047	< 0.001	-	-	-	-
		L_{400}	24.561	< 0.001	-	-	-	-
		L_{740}	40.343	< 0.001	-	-	-	-
38	Day	L_{200}	8.161	0.043	101.102	< 0.001	50.855	< 0.001
		L_{400}	84.872	< 0.001	79.033	< 0.001	6.949	0.074
		L_{740}	5.667	0.129	76.797	< 0.001	117.214	< 0.001
	Night	L_{200}	92.534	< 0.001	96.924	< 0.001	132.537	< 0.001
		L_{400}	1.964	0.580	53.965	< 0.001	76.219	< 0.001
		L_{740}	30.774	< 0.001	61.289	< 0.001	87.857	< 0.001
70	Day	L_{200}	-	-	21.688	< 0.001	17.164	0.001
		L_{400}	-	-	130.560	< 0.001	33.444	< 0.001
	Night	L_{200}	-	-	75.782	< 0.001	161.071	< 0.001
		L_{400}	-	-	87.397	< 0.001	78.542	< 0.001
120	Day	L_{200}	33.698	< 0.001	117.188	< 0.001	5.052	0.168
	Night	L_{200}	129.986	< 0.001	117.973	< 0.001	118.119	< 0.001
200	Day	L_{200}	58.839	< 0.001	150.454	< 0.001	47.785	< 0.001
	Night	L_{200}	203.711	< 0.001	115.293	< 0.001	101.137	< 0.001

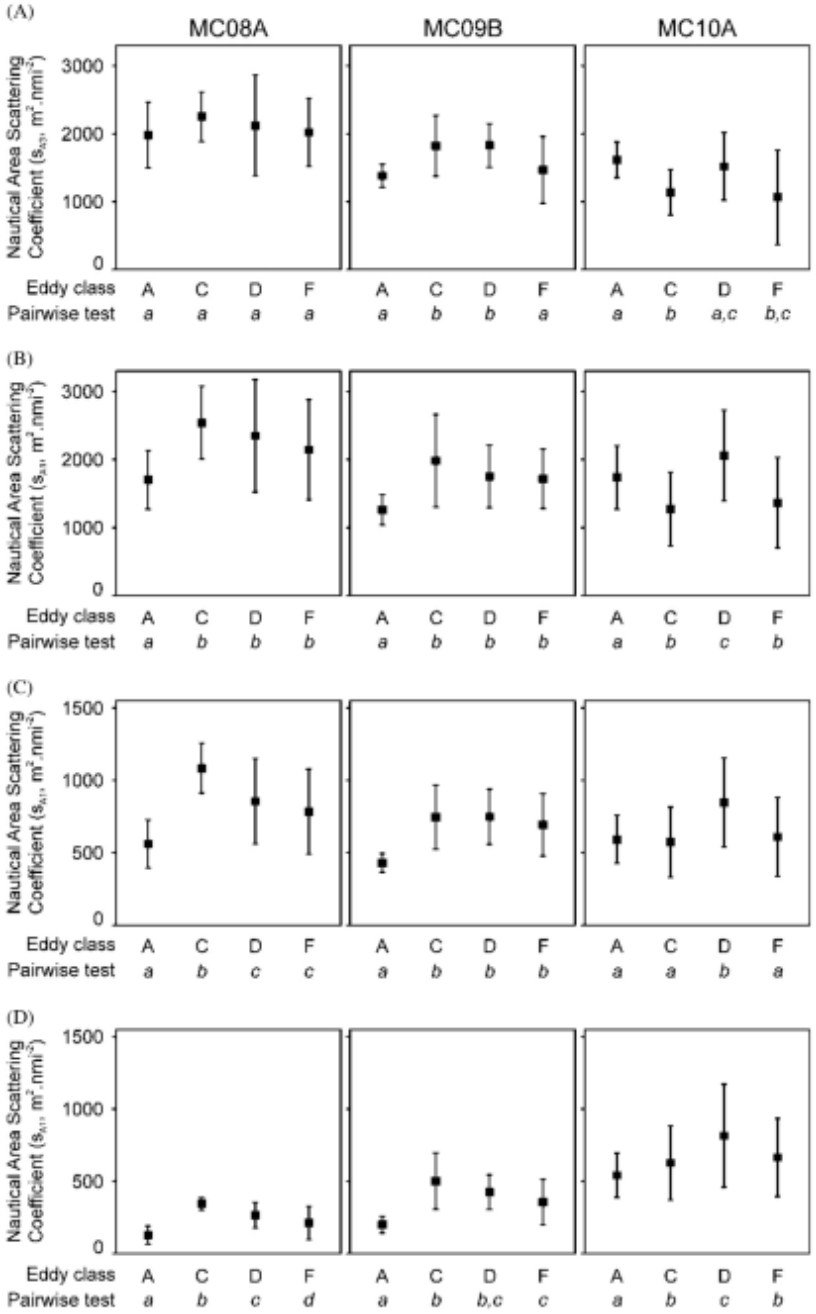

Fig. 4. Mean (points) and standard deviation (error bars) of acoustic densities of micronekton (Nautical Area Scattering Coefficient) according to mesoscale class (A, anticyclone; C, cyclone; D, divergence; F, front) in (A) the deep layer L_{740} (400–740 m) for day data at 38 kHz, (B) the surface layer L_{200} (10–200 m) for night data at 38 kHz, (C) the surface layer L_{200} (10–200 m) for night data at 120 kHz, and (D) the surface layer L_{200} (10–140 m) for night data at 200 kHz, for the three surveys (MC08A, MC09B, MC10A). Note that the y-axis scales of (C) and (D) are half those of (A) and (B). Lowercase lettering indicates mesoscale features that were not significantly different according to pairwise Wilcoxon rank sum tests (Pairwise test).

The results obtained with the 120 and 200 kHz frequencies in the shallow layer (L_{200}) during the night showed the same overall pattern as the 38 kHz frequency for the MC08A and MC09B surveys (Fig. 4). Differences among the mesoscale features were generally more distinct and significantly different for the 120 and 200 kHz (Table 3), although acoustic densities were 8–49% of those detected at 38 kHz. However, during the MC10A survey, mean acoustic densities of anticyclones did not differ from cyclones and fronts for the 120 kHz, while anticyclones were significantly lower than the other features for the 200 kHz (Fig. 4). For both frequencies, divergences displayed the highest significant acoustic densities once more. Although not presented here, the results obtained with the 18 kHz (L_{200}, night and L_{740}, day for MC08A) and 70 kHz (L_{200}, night for MC09B and MC10A) frequencies showed the same patterns as the 120 kHz frequency. However, at the 18 kHz frequency, acoustic densities in the night-time shallow

Table 4
Multinomial models with (1) sea surface height anomaly (SSHA) and geostrophic current speed (GC) and (2) micronekton densities (Nautical Area Scattering Coefficient, m^2 $nmi^{\Delta 2}$) of the surface layer (10–200 m depth, s_{A1}), intermediate layer (200–400 m depth, s_{A2}) and deep layer (400–740 m depth, s_{A3}) at the 38 kHz frequency, and of the surface layer at the 120 and 200 kHz frequencies, as covariates. Due to the depth limits of the transducers, the surface layer at the 200 kHz frequency refers to 10–140 m depth. Results are given in terms of Akaike Information Criterion (AIC) and scores of correct classification of mesoscale eddy classes (%).

	Covariates	MC08A	MC09B	MC10A
Day	SSHA, GC	158 (96%)	34 (99%)	18 (100%)
	38 kHz, 120 kHz, 200 kHz	1107 (57%)	361 (80%)	701 (74%)
Night	SSHA, GC	203 (95%)	70 (93%)	30 (100%)
	38 kHz, 120 kHz, 200 kHz	573 (83%)	317 (75%)	929 (70%)

layer were one to two times greater than at 38 kHz, and there was no significant difference between anticyclones and cyclones in the day-time deep layer.

All multinomial model configurations selected the five acoustic responses, s_{A1}^{38kHz}; s_{A2}^{38kHz}; s_{A3}^{38kHz}; s_{A1}^{120kHz}; s_{A1}^{200kHz}, as covariates of the final models. Results are given in terms of Akaike Information Criterion (AIC) and scores of correct classification (%) of mesoscale feature classes (Table 4). Reference models, using SSHA and GC, obtained considerably lower AIC values than models based on acoustic responses, and reference models logically obtained outstanding classification scores. Conversely, models based on acoustic responses displayed varying scores. The night-time MC08A survey exhibited the highest classification score of 83% based mainly on correct classifications of anticydones and divergences. However, the day-time MC08A survey exhibited the lowest score of 57% based mainly on correct classifications of divergences and fronts, and with no correct classifications of cyclones. The day- and night-time scores of MC09B (80% and 75% respectively) were greater than the MC10A scores (74%and 70% respectively).

4. Discussion

This study demonstrated that the vertical and horizontal distribution of micronekton in the MZC is influenced by the circadian rhythm (Fig. 3) and mesoscale dynamics (Fig. 4) respectively. We also demonstrated that mesoscale features can be predicted using acoustic responses of micronekton recorded at several frequencies. However, the links between mesoscale features (anticyclones, cyclones, divergences and fronts) and acoustic responses of micronekton, measured as Nautical Area Scattering Coefficient (s_A, m^2 $nmi^{\Delta 2}$) and referred to here as acoustic densities, were not consistent from one survey to another. Although the combination of remote sensing and acoustic technologies lead to the detection of differences in micronekton acoustic densities at the mesoscale, further investigation and additional data is required to distinguish more robust patterns and to provide information about the underlying ecological processes that generate our observations. Hypotheses are proposed below to support the results, taking into account the sampling methods and the special nature of the data used in this study.

4.1. Diel vertical distribution of micronekton

The majority of the acoustic responses detected during this study are attributed to migratory micronekton that typically occur in the upper 200 m of the water column at night and migrate below 400 m during the day (Fig. 3). Although the MZC is a relatively narrow channel highly influenced by topography, island effects and highly variable mesoscale eddy features, micronekton ascents and descents during the crepuscular periods (dusk and dawn respectively) in this investigation were similar to the well-known process of diel vertical migration (e.g., Lebourges-Dhaussy et al., 2000; Benoit-Bird, 2009; Domokos, 2009; Godø et al., 2009; Drazen et al., 2011; Godø et al., 2012), with the largest changes in the shallow layer, much smaller changes in the deep layer, and almost non-existent changes in the intermediate layer. Additionally, the acoustic densities for the total water column were greater at night than during the day, suggesting that organisms migrate from layers deeper than 740 m (beyond the range of the 38 kHz transducer), as observed previously in the tropical Pacific Ocean (e.g. Roger and Grandperrin, 1976; Domokos, 2009) and in the North Atlantic Ocean (Godø et al., 2009; Godø et al., 2012). Furthermore, some organisms may not ascend during dusk but reside in the same habitat during the night, as already described for pelagic fishes (Watanabe et al., 1999), squids (Watanabe et al., 2006) and micronekton (Domokos, 2009). Indeed, resident and migrant strategies can co-exist in some populations, and the factors affecting migration can be multifaceted and plastic responses (Olsson et al., 2006; Mehner and Kasprzak, 2011). Multi-frequency acoustic analyses based on several transducers processed at finer ESDU sizes than the present study could provide information on these complex patterns, especially for investigating the migration processes during the crepuscular periods.

4.2. ESDU classification and spatial resolution

Mesoscale features were assigned to acoustic ESDUs using data extracted from satellite altimetry and a discriminant function analysis (Lamont et al., 2013). The ESDU was fixed at 1 nmi, while the satellite data (SSHA and the corresponding GC) were merged datasets and model outputs produced by AVISO, with a larger spatial resolution of about 0.331, corresponding to approximately 40 km (Chelton et al., 2011). SSHA fields from satellite altimetry reveal mesoscale features, but the resolution of altimetry data is too large to match an accurate tracking of the processes recorded by acoustics at small spatial scales. The mesoscale feature classification approach was used to discriminate between anticyclone, cyclone, divergence and frontal areas. As described by Lamont et al. (2013), divergences and fronts were characterised by slow and fast GCs, respectively, and by small SSHAs (Fig. 2). The separation between divergence and frontal areas can be blurred, and additional information would allow for further investigation. Nevertheless, this approach was a suitable compromise permitting an objective assignment of mesoscale feature class, using an efficient way of identifying mesoscale features in the field.

4.3. Link between mesoscale features and micronekton density

The nature of eddies, especially cyclonic and/or anticyclonic eddies, has been suggested to impact the distribution of marine organisms through bottom-up effects (e.g., Seki et al., 2002; Muhling et al., 2007; Domokos et al., 2007; Sabarros et al., 2009; Bailleul et al., 2010; Gruber et al., 2011; Godø et al., 2012). Cyclonic eddies are generally characterised by nutrient-rich water in the euphotic zone that triggers primary production (McGillicuddy and Robinson, 1997; Bakun, 2006; Muhling et al., 2007). Low primary production is usually associated with anticyclones but enrichments have been reported at their periphery (Franks et al., 1986; Mizobata et al., 2002). In addition, contra-rotating eddy pairs, referred to as dipoles, generate important energetic fronts, causing the accumulation of biological material with the formation of filaments (Tew-Kai and Marsac, 2009). Cydonic eddies sampled during MC08A and MC09B showed greater micronekton acoustic densities than anticyclonic eddies during the day and night

(Fig. 4). All tests were significantly different except for the deep layer of the day dataset of MC08A (Table 3). Contrary to initial expectation, acoustic densities were greater in anticyclonic than cyclonic eddies during the MC10A survey. Similar contrasts were observed with a Tracor acoustic profiling sensor (TAPS) used to acoustically investigate the influences of mesoscale features on zooplankton (Lebourges-Dhaussy et al., 2013); the biovolume integrated over 0–200 m of the largest size-class analysed (1–3 mm) was greater in cyclonic than anticydonic eddies during MC09B, and vice versa during MC10A. This particular finding, from different acoustic records of the MC10A survey only, contradicts the overall paradigm that biological production is greater in cyclonic eddies compared to anticydonic eddies (e.g. Zimmerman and Biggs, 1999; Goldthwait and Steinberg, 2008; Landry et al., 2008; Huggett, 2013). But biological responses can become more complex due to several interacting factors, such as the location where eddies began spinning up, the interactions between them and the distance from the shelf. For instance, anticyclonic eddies can develop higher phytoplankton biomass inside the eddy as upwelling outside the eddy can increase phytoplankton concentrations that can then be advected into the eddy (Kim et al., 2011). Such influence on the transport and distribution of nutrients obviously impacts the spatial structure of the base of the food web, and also affects the distribution of upper trophic level organisms (e.g. Strzeledki et al., 2007). The contrasting biological responses between micronekton acoustic densities in cyclones and anticyclones in the present study may be related to specific environmental conditions, which are described below.

4.3.1. Wind stress

Wind-forcing can lead to anomalously higher chlorophyll concentrations inside anticyclonic eddies compared to those expected from classic eddy pumping (Siegel et al., 2011) and can amplify the phytoplankton biomass in mode-water eddies and reduce upwelling in cydonic eddies (McGillicuddy et al., 2007). The expected eddy dynamics of the MZC may therefore be influenced by the monsoon wind regime of the western Indian Ocean (Schott and McCreary, 2001). However, the monsoonal winds influence mainly the northern MZC (Ramage, 1969; Bigg, 1992). In addition, the variability in sample locations of the present study and the high variability in wind speed and direction on daily timescales (Ternon et al., 2013b) blur the differences in wind patterns among the three surveys. Therefore, although it can play a key role, wind-forcing cannot be considered as the main process leading to greater micronekton acoustic densities in anticyclones compared to cyclones.

4.3.2. Eddy life history and interactions

The age of eddies, the location where eddies began spinning up, their trajectory, and eddy-eddy interactions appears to have a major influence on the biological responses of the eddy fields in the MZC (Bakun, 2006; Chelton et al., 2011; Halo et al., 2013; José et al., 2013; Lamont et al., 2013; Malauene et al., 2013; Ternon et al., 2013b). Indeed, the three surveys did not sample the same pattern of eddies. In 2009 (MC09B), a stable and mature anticyclonic/cyclonic dipole, which formed two months prior to the survey (Ternon et al., 2013b), was sampled near to the Mozambique coast in the south-western MZC. In contrast, in 2008 (MC08A) and 2010 (MC10A) the suites of eddies sampled throughout the Channel were in their early stages and unstable, respectively. In addition, the eddy field of the MC10A survey differed due to (1) a large cyclonic eddy at the narrows of the MZC (C1, 16°S, Fig. 1) with dynamical characteristics (amplitude, edge velocity and vertical structure) comparable to anticyclones usually formed at this location, and (2) a less structured eddy field in the south of the Channel (Ternon et al., 2013b). Although the atypical C1 was the strongest cydone (greatest SSHA and GC values) sampled during all three surveys, the micronekton densities in the dominant layers (day-time deep and night-time surface layers) were 40% less than the weak MC10A southern cyclone (C2, Fig. 1) and the least out of all cydones sampled during the two other surveys. Surprisingly, the micronekton densities recorded in the day-time surface layer of C1 contributed strongly to the total acoustic density, suggesting that the surface layers of C1 may have consisted of a greater proportion of smaller, non-migratory organisms than in the other cyclones. This hypothesis is supported by TAPS observations that show a relatively higher proportion of smaller organisms in the upper 25 m than in the deeper layers of C1 (Lebourges-Dhaussy et al., 2013). The lower than expected micronekton densities within the atypical C1, combined with the relatively weak C2, may explain the unexpected greater acoustic density detected in anticyclones compared to cyclones in MC10A.

4.3.3. Hydrological context

MC10A exhibited different hydrological properties compared to the two previous surveys, with lower mean temperatures at 100 m, shallower nitradine depths in frontal regions and lower salinity in divergence regions (Lamont et al., 2013). During MC10A the frontal zone of the energetic cyclone C1 interacted with the continental shelf, causing intensified currents and upwelling of colder water near the narrows, whereas during MC08A and MC09B, similar interaction occurred with anticydonic eddies near the narrows and southwestern MZC respectively. The proximity of an eddy to the shelf can lead to entrainment of nutrients into the eddy (Tew-Kai and Marsac, 2009; José et al., 2013; Roberts et al., 2013; Lamont et al., 2013). Intense upwelling and nutrient entrainment on the western edge of the atypical cydone C1 during MC10A may have led to the divergences exhibiting the greatest micronekton densities in the surface layer. Additionally, elevated levels of phyto- and zooplankton biomass may also have been advected into anticyclonic eddies through convergence. Therefore, the greater micronekton densities in anticydonic compared to cyclonic eddies during MC10A may possibly be attributed to proximity to the continental shelf.

4.3.4. Mobility of organisms

The influence of eddies may be blurred by the mobility of micronekton during diel vertical migrations. The effects of mesoscale features are more intense in the upper 300 m (De Ruijter et al., 2004; Schouten et al., 2003), while the effects of currents are evident to depths of 500 m in anticyclones and 100 m in cydones (Ternon et al., 2013b). Micronekton organisms that migrate below 400 m at dawn may be located half of the time in water masses weakly impacted by eddies. Assuming that eddies may impact mainly surface waters only, we examined the day-time shallow layer (L_{200}) again and compared the acoustic densities of the non-migratory organisms among cyclones and anticydones. Cydones remained acoustically richer than anticyclones for MC08A and MC09B, as did cyclonic eddies during MC10A that exhibited, on average, 30% greater acoustic densities than anticyclonic eddies. Migration strategy, however, dominates in the micronekton community compared with resident behaviour that can be related to peculiar species composition and/or size distributions more influenced by mesoscale dynamics. In addition, Ménard et al. (2013) and Potier et al. (2013) suggest that micronekton may not necessarily be trapped within particular features because they have the ability to swim across eddies in the MZC. The unexpected high micronekton densities in anticydones of MC10A may therefore

be related to larger, more mobile organisms, which are less influenced by mesoscale features.

5. Conclusion

Biogeochemical and biological responses to mesoscale features of the components of the food web up to mid-trophic micronekton may be quite variable and the underlying mechanisms are complex to understand. Despite these complex interactions, this study improves the understanding of the impact of circadian rhythm and mesoscale eddies on the distribution of this important mid-trophic component, and illustrates that investigating factors that shape the distribution of micronekton is an important step towards understanding the relationship between physical oceanography and biological compartments in pelagic ecosystems. Acoustic techniques (including multi-frequency approaches) that allow direct monitoring of ecosystems at different spatiotemporal scales, are efficient tools that should lead to considerable progress in our knowledge of ecosystem functioning.

Acknowledgments

This work was mainly supported by the MESOBIO project that was funded by WIOMSA (MASMA grant 2009-2011). IRD (France), Department of Environment Affairs (South Africa), ASCLME and SWIOFP also funded this work. The research was supported by ANR project number 09-CEPL-0003 MACROES. LDB was financially supported by the South African National Research Foundation (NRF), the University of Cape Town, and the IRD through the International Centre for Education, Marine and Atmospheric Sciences over Africa (ICEMASA). The authors thank IRD colleagues Patrice Brehmer, Dominique Dagorne, Hervé Demarcq, Jean-François Ternon and Pascal Cotel for support and suggestions. We finally thank the referees for their contribution to the improvement of the manuscript.

References

Bailleul, F., Cotté, C., Guinet, C., 2010. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. Mar. Ecol. Prog. Ser. 408, 251–264.
Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. Sci. Mar. 70S2, 105–122.
Benitez-Nelson, C.R., Bidigare, R.R., Dickey, T.D., Landry, M.R., Leonard, C.L., Brown, S.L., Nencioli, F., Rii, Y.M., Maiti, K., Becker, J.W., Bibby, T.S., Black, W., Cai, W.J., Carlson, C A., Chen, F., Kuwahara, V.S., Mahaffey, C.M., McAndrew, P.M., Quay, P.D., Rappé, M.S., Selph, K.E., Simmons, M.P., Yang, E.J., 2007. Mesoscale eddies drive increased silica export in the subtropical Pacific Ocean. Science 136, 1017–1021.
Benoit-Bird, K.J., 2009. Dynamic 3-dimensional structure of thin zooplankton layers is impacted by foraging fish. Mar. Ecol. Prog. Ser. 396, 31–76.
Bertrand, A., Le Borgne, R., Josse, E., 1999. Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 191, 127–140.
Bertrand, A., Josse, E., Bach, P., Dagorn, L., 2003. Acoustics for ecosystem research: lessons and perspectives from a scientific programme focusing on tuna environment relationships. Aquat. Living Resour. 16, 197–203.
Bigg, G.R., 1992. Validation of trends in the surface wind field over the Mozambique Channel. Int. J. Climatol. 12, 829–838.
Chelton, D.B., Schlax, M.C., Samelson, R.M., De Szoeke, R.A., 2007. Global observations of large oceanic eddies. Geophys. Res. Lett. 34, 1–5.
Chelton, D., Schlax, M., Samelson, R., 2011. Global observations of nonlinear mesoscale eddies. Prog. Oceanogr. 91, 167–216.
De Ruijter, W., Ridderinkhof, H., Lutjeharms, J., Schouten, M., Veth, C., 2002. Observations of the flow in the Mozambique Channel. Geophys. Res. Lett. 29, 1502.
De Ruijter, W., Van Aken, H., Beier, E., Lutjeharms, J., Matano, R., Schouten, M., 2004. Eddies and dipoles around South Madagascar: formation, pathways and large-scale impact. Deep-Sea Res. I 51, 383–400.
Domokos, R., 2009. Environmental effects on forage and longline fishery performance for albacore (Thunnus alalunga) in the American Samoa Exclusive Economic Zone. Fish. Ocean 18, 419–438.
Domokos, R., Seki, M.P., Polovina, J.J., Hawn, D.R., 2007. Oceanographic investigation of the American Samoa albacore (Thunnus alalunga) habitat and longline fishing grounds. Fish. Ocean 16, 555–572.
Drazen, J.C., De Forest, L.G., Domokos, R., 2011. Micronekton biomass and biomass in Hawaiian waters as influenced by seamounts, eddies, and the moon. Deep-Sea Res. II 58, 557–566.
Foote, K.G., Knudsen, H.P., Vestnes, G., MacLennan, D.N., Simmonds, E.J., 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. ICES J. Mar. Sci. 144, 1–69.
Franks, P.J.S., Wroblewski, J.S., Flierl, G.R., 1986. Prediction of phytoplankton growth in response to the frictional decay of a warm-core ring. J. Geophys. Res. 91, 7603–7610.
Godø, O.R., Patel, R., Pedersen, G., 2009. Diel migration and swimbladder resonance of small fish: some implications for analyses of multifrequency echo data. ICES J. Mar. Sci. 66, 1143–1148.
Godø, O.R., Samuelsen, A., Macaulay, G.J., Patel, R., Hjøllo, S.S., et al., 2012. Mesoscale Eddies Are Oases for Higher Trophic Marine Life. PLoS ONE 7 (1), e30161, http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0030161.
Goldthwait, S.A., Steinberg, D.K., 2008. Elevated biomass of mesozooplankton and enhanced fecal pellet flux in cyclonic and mode-water eddies in the Sargasso Sea. Deep-Sea Res. II 55, 1360–1377.
Gruber, N., Lachkar1, Z., Frenzel, H., Marchesiello, P., Münnich1, M., McWilliams, J.C., Nagai, T., Plattner, G., 2011. Eddy-induced reduction of biological production in eastern boundary upwelling systems. Nat. Geosci. 4, 787–792.
Halo, I., Backeberg, B., Penven, P., Ansorge, I., Reason, C., Ulgren, J., 2013. Eddy properties in the Mozambique Channel: a comparison between observations and two numerical ocean circulation models. Deep-Sea Res. II.
Huggett, J., 2013. Mesoscale distribution and community composition of zooplankton in the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II.
Hyrenbach, K.D., Veit, R.R., Weimerskirch, H., Hunt, G.L., 2006. Seabird associations with mesoscale eddies: the subtropical Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 324, 271–279.
José, Y.S., Aumont, O., Machu, E., Penven, P., Moloney, C.L., Maury, O., 2013. Influence of mesoscale eddies on biological production in the Mozambique Channel: several contrasted examples from a coupled ocean-biogeochemistry model. Deep-Sea Res. II.
Kim, D., Yang, E.J., Kim, K.H., Shin, C-W., Park, J., Yoo, S., Hyun, J-H., 2011. Impact of an anticyclonic eddy on the summer nutrient and chlorophyll a distributions in the Ulleung Basin, East Sea (Japan Sea). ICES J. Mar. Sci. 69, 23–29.
Kloser, R.J., Ryan, T.E., Young, J.W., 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.
Kolasinski, J., Kaehler, S., Jaquemet, S., 2012. Distribution and sources of particulate organic matter in a mesoscale eddy dipole in the Mozambique Channel (south-western Indian Ocean): Insight from C and N stable isotopes. ICES J. Mar. Sci. 96–97, 121–131.
Korneliussen, R.J., Diner, N., Ona, E., Berger, L., Fernandes, P.G., 2008. Proposals for the collection of multifrequency acoustic data. ICES J. Mar. Sci. 65, 982–994.
Lambardi, P., Lutjeharms, J.R.E., Mencacci, R., Hays, G.C., Luschi, P., 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles in the Southwest Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 353, 289–301.
Lamont, T., Barlow, R., Morris, T., Van den Berg, M., 2013. Characterisation of mesoscale features and phytoplankton variability in the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II.
Landry, M.R., Decima, M., Simmons, M., Hannides, C.C.S., Daniels, E., 2008. Mesozooplankton biomass and grazing responses to Cyclone Opal, a subtropical mesoscale eddy. Deep-Sea Res. II 55, 1378–1388.
Lawson, G.L., Wiebe, P.H., Stanton, T.K., Ashjian, C.J., 2008. Euphausiid distribution along the Western Antarctic Peninsula - Part A: development of robust multi-frequency acoustic techniques to identify euphausiid aggregations and quantify euphausiid size, abundance, and biomass. Deep-Sea Res. II 55, 412–431.
Lebourges-Dhaussy, A., Huggett, J., Ockhuis, S., Roudaut, G., Josse, E., Verheye, H., 2013. Zooplankton size and distribution within mesoscale structures in the Mozambique Channel: a comparative approach using the TAPS acoustic profiler, a multiple net sampler and ZooScan image analysis. Deep-Sea Res. II.
Lebourges-Dhaussy, A., Marchal, E., Menkès, C., Champalbert, G., Biessy, B., 2000. Vinciguerria nimbaria (micronekton), environment and tuna: their relationships in the Eastern Tropical Atlantic. Oceanol. Acta 23, 515–528.
Lurton, X., 2002. An Introduction to Underwater Acoustics: Principles and Applications. © Praxis, Chichester, UK.
MacLennan, D.N., Fernandes, P.G., Dalen, J., 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. ICES J. Mar. Sci. 59, 365–369.
Malauene, B.S., Shillington, F.A., Roberts, M.J., Moloney, C.L., 2013. Cool, elevated-chlorophyll a waters off northern Mozambique. Deep-Sea Res. II.
McGillicuddy Jr., D.J., Anderson, L.A., Bates, N.R., Bibby, T., Buesseler, K.E., Carlson, C.A., Davis, C.S., Ewart, C., Falkowski, P.G., Goldthwait, S.A., Hansell, D.A., Jenkins, W.J., Johnson, R., Kosnyrev, V.K., Ledwell, J.R., Li, Q.P., Siegel, D.A., Steinberg, D.K., 2007. Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. Science 316, 1021–1026.
McGillicuddy Jr., D.J., Robinson, A.R., 1997. Eddy-induced nutrient supply and new production in the Sargasso Sea. Deep-Sea Res. I 44, 1427–1450.
McGillicuddy Jr., D.J., Robinson, A.R., Siegel, D.A., Jannasch, H.W., Johnson, R., Dickey, T.D., McNeil, J., Michaels, A.F., Knap, A.H., 1998. Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. Nature 394, 263–266.
Mehner, T., Kasprzak, P., 2011. Partial diel vertical migrations in pelagic fish. J. Anim. Ecol. 80, 761–770.

Ménard, F., Benivary, H.D., Bodin, N., Coffineau, N., Le Loc'h, F., Misona, T., Richard, P., Potier, M., 2013. Stable isotope patterns in micronekton from the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II.
Ménard, F., Marchal, E., 2003. Foraging behaviour of tuna feeding on small schooling Vinciguerria nimbaria in the surface layer of the equatorial Atlantic Ocean. Aquat. Living Resour. 16, 231–238.
Mizobata, K., Saitoh, S.I., Shiomoto, A., Miyamura, T., Shiga, N., Imai, K., Toratani, M., Kajiwara, Y., Sasaoka, K., 2002. Bering Sea cyclonic and anticyclonic eddies observed during summer 2000 and 2001. Prog. Oceanogr. 55, 65–75.
Muhling, B.A., Beckley, L.E., Olivar, M.P., 2007. Ichthyoplankton assemblage structure in two meso-scale Leeuwin Current eddies, eastern Indian Ocean. Deep-Sea Res. II 54, 1113–1128.
Nel, D.C., Lutjeharms, J.R.E., Pakhomov, E.A., Ansorge, I.J., Ryan, P.G., Klages, N.T.W., 2001. Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross Thalassarche chrysostoma in the southern Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 217, 15–26.
Olsson, I.C., Greenberg, L.A., Bergman, E., Wysujack, K., 2006. Environmentally induced migration: the importance of food. Ecol. Let. 9, 645–651.
Polovina, J.J., Balazs, G.S., Howell, E.A., Parker, D.M., Seki, M.P., Dutton, P.H., 2004. Forage and migration habitat of loggerhead (Caretta caretta) and olive ridley (Lepidochelys olivacea) sea turtles in the central North Pacific Ocean. Fish. Ocean 13, 36–51.
Potier, M., Bach, P., Ménard, F., Marsac, F., 2013. Influence of mesoscale features on micronekton and large pelagic fish communities in the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II.
Quartly, G.D., Srokosz, M.A., 2004. Eddies in the southern Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II 51, 69–83.
Ramage, C.S., 1969. Indian Ocean surface meteorology. Oceanogr. Mar. Biol. 7, 11–30.
R Development Core Team, 2007. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
Roberts, M.J., Ternon, J-F., Morris, T., 2013. Interaction of (dipole) eddies with the western continental slope of the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II.
Roger, C., Grandperrin, R., 1976. Pelagic food webs in the tropical Pacific. Limnol. Oceanogr. 21, 731–735.
Sabarros, P.S., Ménard, F., Levénez, J.J., Tew-Kai, E., Ternon, J-F., 2009. Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. Mar. Ecol. Prog. Ser. 395, 101–107.
Schott, F.A., McCreary Jr., J.P., 2001. The monsoon circulation of the Indian Ocean. Prog. Oceanogr. 51, 1–123.
Schouten, M., De Ruijter, W., Van Leeuwena, P.J., Ridderinkhof, H., 2003. Eddies and variability in the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II 50, 1987–2003.
Seki, M.P., Polovina, J.J., Kobayashi, D.R., Bidigare, R.R., Mitchum, G.T., 2002. An oceanographic characterization of swordfish (Xiphias gladius) longline fishing grounds in the springtime subtropical North Pacific. Fish. Ocean 11, 251–266.
Siegel, D.A., Peterson, P., McGillicuddy Jr., D.J., Maritorena, S., Nelson, N.B., 2011. Bio-optical footprints created by mesoscale eddies in the Sargasso Sea. Geophys. Res. Lett. 38, 1–6.
Simmonds, J., MacLennan, D., 2005. Fisheries Acoustics: Theory and Practice, second ed. Blackwell Science, Oxford.
Simrad, 2008. Simrad ER60, Scientific echo sounder. Reference Manual, Release 2.2.0., Kongsberg Maritime AS, Kongsberg, Norway.
Strzelecki, J., Koslow, J.A., Waite, A., 2007. Comparison of mesozooplankton communities from a pair of warm- and cold-core eddies off the coast of Western Australia. Deep-Sea Res. II 54, 1103–1112.
Ternon, J-F., Bach, P., Barlow, R., Huggett, J., Jaquemet, S., Marsac, F., Ménard, F., Penven, P., Potier, M., Roberts, M., 2013a. The Mozambique Channel: from physics to upper trophic levels. Deep-Sea Res. II.
Ternon, J-F., Roberts, M.J., Morris, T., Hancke, L., Backeberg, B., 2013b. In situ measured current structures of the eddy field in the Mozambique Channel. Deep-sea Res. II.
Tew-Kai, E., Marsac, F., 2009. Patterns of variability of sea surface chlorophyll in the Mozambique Channel: a quantitative approach. J. Mar. Syst. 77, 77–88.
Tew-Kai, E., Marsac, F., 2010. Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators' communities in the Mozambique Channel. Prog. Oceanogr. 86, 214–223.
Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Modern Applied Statistics with S, fourth ed. Springer-Verlag, New York.
Watanabe, H., Kubodera, T., Moku, M., Kawaguchi, K., 2006. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold water masses in the transition region of the western North Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 315, 187–197.
Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K., Ohno, A., 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. Fish. Oceanogr. 8, 115–127.
Weill, A., Scalabrin, C., Diner, N., 1993. MOVIES-B: an acoustic detection description software. Application to shoal species' classification. Aquat. Living Resour. 6, 255–267.
Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., Potier, M., Marsac, F., 2004. Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. Mar. Ecol.. Prog. Ser. 275, 297–308.
Young, J.W., Bradford, R., Lamb, T.D., Clementson, L.A., Kloser, R., Galea, H., 2001. Yellowfin tuna (Thunnus albacares) aggregations along the shelf break off south-eastern Australia: links between inshore and offshore processes. Mar. Freshw. Res. 52 (4), 463–474.
Zimmerman, R.A., Biggs, D.C., 1999. Patterns of distribution of sound-scattering zooplankton in warm- and cold-core eddies in the Gulf of Mexico, from a narrowband acoustic Doppler current profiler survey. J. Geophys. Res. 104, 5251–5262.

3.I.4. Conclusion et perspectives

Les données acoustiques collectées au cours des trois campagnes MESOBIO dans le canal du Mozambique ont permis de démontrer que la distribution verticale et horizontale des organismes micronectoniques était dépendante du rythme circadien et de la dynamique océanique méso-échelle. En effet, dans un premier temps, **cette étude a mis en évidence une corrélation forte entre la période du jour** (jour *vs.* nuit) **et la distribution verticale des organismes micronectoniques à travers une structuration des densités acoustiques en trois couches principales** (de surface, 10-200 m, intermédiaire, 200-400 m et profonde, 400-740 m). De nuit, les densités acoustiques les plus fortes étaient localisées en surface alors que de jour, la majorité des densités acoustiques étaient concentrées dans la couche profonde. **Ces variations correspondent au phénomène bien connu des migrations nycthémérales** (Lebourges-Dhaussy et al., 2000 ; Benoit-Bird, 2009). Mais des différences significatives de densités acoustiques ont également été mises en évidence entre les différents types de structure méso-échelle considérés. Pour les campagnes menées en 2008 et 2009, les tourbillons cycloniques se sont avérés plus riches en terme de densité acoustique que les tourbillons anticycloniques, de jour comme de nuit. En revanche, pour la campagne menée en 2010, une tendance inverse a été observée. Même si les résultats obtenus ne sont pas uniformes au cours des campagnes, **cette étude confirme l'existence d'un lien entre la présence de structures tourbillonnaires et la distribution des organismes micronectoniques**. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer cette différence observée entre 2008-2009 et 2010 (effet saisonnier, histoire de vie du tourbillon, distance à la côte, taille des organismes micronectoniques) et un modèle de prédiction a pu être développé. **A partir des données acoustiques enregistrées aux fréquences 38, 120 et 200 kHz, le type de structure méso-échelle a pu être correctement retrouvé dans plus de 57% des cas de jour et plus de 70% des cas de nuit**.

Cette étude montre que les facteurs qui façonnent la distribution du micronecton à méso-échelle dans le canal du Mozambique sont complexes et elle constitue une étape importante vers une meilleure compréhension de la relation entre océanographie physique et compartiments biologiques dans les écosystèmes océaniques. Des données acoustiques supplémentaires dans cette région permettraient de (*i*) confirmer le lien observé entre les tourbillons et la distribution du micronecton, (*ii*) de renforcer le modèle de prédiction développé dans ce travail et (*iii*) de mieux comprendre les processus sous-jacents qui

contrôlent la distribution des organismes du niveau trophique intermédiaire du canal du Mozambique.

3.II. Densité et distribution large-échelle du micronecton le long du gradient latitudinal (20-50°S).

3.II.1. Contexte et objectifs de cette étude

D'après la FAO (2012), en 2009, 57% des stocks de poissons commerciaux étaient pleinement exploités, c'est-à-dire à leur niveau de production maximale, sans possibilité d'accroissement et exigeant une gestion efficace pour ne pas décliner. Sur les stocks restants, 30% étaient d'ores et déjà surexploités, avec des rendements inférieurs à leur production biologique et écologique potentielle. Le déclin des ressources marines de ces dernières décennies encourage les pêcheries à se diversifier et à explorer de nouvelles possibilités de ressources halieutiques. Parmi les ressources disponibles, les organismes micronectoniques occupent une place centrale en vue d'une future exploitation (Balu and Menon, 2006 ; Valinassab et al., 2007 ; Shaviklo and Rafipour, 2013) à la fois pour la consommation humaine directe et indirecte (Menon, 2004; Catul et al., 2011;. Nicol et al., 2012). Bien que ces organismes ne soient pas encore pêchés commercialement à grande échelle, ils constituent une importante biomasse (379 millions de tonnes de krill antarctique dans les eaux antarctiques, et ~ 10 000 millions de tonnes de petits poissons pélagiques dans le monde entier; Atkinson et al., 2009 ; Irigoien et al., 2014) couplée à une haute qualité nutritive (Shaviklo and Rafipour, 2013 ; Koizumi et al., 2014). Dans le sud-ouest de l'océan Indien, l'importance du micronecton s'illustre par la présence de populations conséquentes d'oiseaux de mer et de pinnipèdes subantarctiques se nourrissant principalement d'organismes micronectoniques (myctophidés, d'euphausiacés, amphipodes hypériens ; Cooper and Brown, 1990 ; Woehler and Green, 1992 ; Guinet et al., 1996 ; Bocher et al., 2001). Cependant, à notre connaissance, la caractérisation acoustique du micronecton dans la zone est limitée à quelques études menées dans autour des îles subantarctiques Prince-Edouard (Miller, 1982 ; Perissinotto and McQuaid 1992 ; Pakhomov and Froneman, 1999) et de l'île Heard (Bedford et al., 2015) et à méso-échelle plus au nord-ouest, dans le Canal du Mozambique (Sabarros et al., 2009 ; Béhagle et al., 2014). Les structures océaniques méso-échelle sont connues pour

influencer les réponses biologiques (Sabarros et al., 2009 ; Godo et al., 2012), mais peu d'études ont cherché à explorer le lien entre les structures océaniques à plus large échelle et les réponses biologiques (O'Driscoll et al., 2011 ; Fielding et al., 2012).

Ainsi, à partir des données acoustiques enregistrées à la fréquence 38kHz par des navires de recherche et des navires de pêche, cette étude s'est intéressée au lien entre les structures océaniques large-échelle et la distribution horizontale et verticale des organismes micronectoniques dans le sud-ouest de l'océan Indien, le long d'un large gradient latitudinal s'étendant des tropiques aux eaux polaires (20-50 ° S, 50-80 ° E). Dans cette vaste région, d'importants fronts océaniques (Park and Gamberoni, 1995 ; Stramma and Lutjeharms, 1997 ; Pollard and Read, 2001) constituent de véritables barrières biogéographiques délimitant des zones océaniques relativement homogènes (Pakhomov and McQuaid, 1996 ; Koubbi et al., 2011 ; Commins et al., 2014). L'objectif était donc de tester l'effet structurant des caractéristiques océaniques large-échelle sur la distribution et l'abondance du micronecton le long du large gradient latitudinal 20-50°S.

3.II.2. Apport des données satellite

Pour localiser les structures océaniques large-échelle, des mesures satellites ont été analysées. La dynamique des zones frontales à l'échelle d'un bassin océanique étant relativement stable (Kostianoy et al., 2004), la résolution spatio-temporelle des données satellites n'avait pas nécessairement besoin d'être très élevée. Ainsi les mesures satellites utilisées ont été moyennées mensuellement pour chaque trajet acoustique analysé. De plus, le climat du sud-ouest de l'océan Indien étant souvent accompagné de nuages, les images satellites quotidiennes disponibles dans le visible s'avèrent bien souvent insuffisantes. Dans l'océan Austral, la couverture nuageuse est telle que même des images composites (images moyennes de l'ensemble des images disponibles pour une période donnée) journalières ou hebdomadaires restent très incomplètes. Des images composites mensuelles sont cependant souvent suffisantes et dans le cas contraire, il est toujours possible de compléter ces images satellites par des mesures altimétriques afin de pallier ces obstacles climatiques.

Pour cette étude, deux mesures d'origine satellitaire ont été combinées : (*i*) la température de surface de la mer (Sea Surface Temprature, SST) basée sur l'utilisation des canaux infrarouges pour mesurer la température en surface et (*ii*) la topographie dynamique (Absolute Dynamic Topography, ADT) basée sur l'utilisation des ondes radar pour mesurer la hauteur instantanée du niveau de la mer. Les mesures de SST ont été acquise par le satellite MODIS

(Moderate resolution Imaging Spectroradiometer ; http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni) et elles offraient une résolution spatiale composée de mailles de 9 km. Les produits ADT ont été mesurés par le satellite JASON-1 et mis à disposition par AVISO (http://www.aviso.oceanobs.com). Ces produits offraient une résolution au tiers de degré.

Ainsi, l'analyse combinée des gradients de température et des gradients de contours ADT a permis de localiser les fronts océaniques de surfaces et donc de délimiter les principales masses d'eau du sud-ouest de l'océan Indien.

3.II.3. Développement d'un outil de filtrage des données acoustiques

N'ayant pas accès au module de filtrage du logiciel Echoview® dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP, un outil de filtrage similaire a été développé sous Matlab (MATLAB 7.11.0.584, Release 2010b) et Movies3D (Développement Ifremer). Selon les mêmes principes (*voir section 2.V*), cet outil filtre quatre types de bruits : (*i*) les interférences ADCP, (*ii*) le bruit de fond et (*iii*) les pings sous-estimées et surestimés (*voir section 3.II.4, Fig. 2*).

Les interférences ADCP correspondent aux bruits intermittents que peuvent provoquer d'autres appareils acoustiques, tels que les ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler), lorsqu'ils fonctionnent en même temps que l'échosondeur. Ce type d'interférence se caractérise par une forte intensité acoustique ponctuelle, localisée sur quelques mètres de profondeur seulement et n'apparaissant que sur un ping à la fois, jamais sur plusieurs pings successifs. Lorsqu'elles sont identifiées, ces interférences sont remplacées par l'intensité moyenne des échantillons verticaux des pings adjacents.

Le bruit de fond est ensuite filtré à partir d'enregistrements acoustiques réalisés en mode passif, mode pendant lequel l'échosondeur n'émet plus aucun signal. Ainsi, seul le bruit environnant est enregistré qu'il soit d'origine électrique ou physique (par exemple l'état de la mer ou la vitesse du navire). Pendant les campagnes réalisées dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP, un enregistrement passif était réalisé toutes les quatre heures afin d'obtenir une estimation optimale du bruit de fond. Concrètement, ce niveau de bruit est filtré par simple soustraction des mesures enregistrées en mode passif.

Enfin, les pings sous-estimés et surestimés correspondent aux bruits intermittents que peuvent provoquer de mauvaises conditions météorologiques pendant l'acquisition. En effet, par mauvais temps, l'interaction entre la houle et le navire génère des bulles qui vont perturber la transmission du signal acoustique. Si des bulles passent dans le faisceau à

l'émission ou à la réception, une partie du signal acoustique sera absorbée. Les mesures acoustiques obtenues auront donc une intensité atténuée, c'est ce que l'on appelle les pings sous-estimés. Simultanément, par le bruit ambiant que provoquent ces bulles, le rapport signal/bruit est réduit et par corollaire, la portée s'en trouve limitée. Un pic d'énergie acoustique indésirable est alors observé en profondeur sur plusieurs pings, c'est ce que l'on appelle les pings surestimés (*voir section 3.II.4, Fig. 2*). Les bulles pouvant apparaitre fréquemment sous la coque, il n'est pas rare d'observer consécutivement plusieurs pings sous-estimés ou surestimés. Par ailleurs, bien que fortement liés, ces deux types de bruits peuvent apparaitre de façon décalée dans le temps, c'est pour cela qu'il faut les filtrer séparément. Lorsqu'ils sont identifiés, ces pings sont supprimés des données originales.

Cet outil de filtrage a été appliqué à l'ensemble des données acoustiques MyctO-3D-MAP afin d'améliorer la qualité de l'information extraite des données acquises et de pouvoir comparer ces données avec celles disponibles via le système IMOS-BASOOP. Cet outil développé dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP peut être facilement adapté à d'autres données.

3.II.4. Acoustic micronektonic distribution structured by macroscale oceanography processes across 20-50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean

Article soumis en juin 2015 dans le journal *Deep-Sea Research, part I*.

Nolwenn Béhagle[a,b]*, Cédric Cotté[c], Tim E. Ryan[d], Olivier Gauthier[e], Gildas Roudaut[a], Patrice Brehmer[f], Erwan Josse[a], Yves Cherel[g]

[a]IRD, UMR LEMAR 6539 (CNRS-IRD-IFREMER-UBO), BP70, 29280 Plouzané, France

[b]CNRS, UMR LOCEAN 7159 (CNRS-IRD-MNHN-UPMC), 4 place Jussieu, 75005 Paris, France

[c]MNHN, UMR LOCEAN 7159 (CNRS-IRD-MNHN-UPMC), 4 place Jussieu, 75005 Paris, France

[d]CSIRO, Wealth Oceans Flagship, Marine & Atmospheric Research, GPO Box 1538, Hobart, Tas 7001, Australia

[e]UBO, UMR LEMAR 6539 (CNRS-IRD-IFREMER-UBO), 29280 Plouzané, France

[f]IRD, UMR LEMAR 195 (CNRS-IRD-IFREMER-UBO), Centre de Recherche ISRA de Hann (PRH-CRODT), Dakar, Senegal
[g]CNRS, UMR CEBC 7372 (CNRS-Université de La Rochelle), 79360 Villiers-en-Bois, France

*Corresponding author. E-mail address: nolwenn.behagle@ird.fr

Abstract

Micronekton represents the largest pristine marine biomass worldwide. It is one of the most conspicuous and ecologically important components of the still poorly known mesopelagic organisms. Acoustic data were collected from two different sources (fishing and research trips) during 18 linear transects totaling 47 682 km to investigate the large-scale distribution of micronekton over a large latitudinal gradient (20-50°S) and two different seasons (summer and winter) in the South-Western Indian Ocean. Acoustic backscatter at 38 kHz was used as a proxy of mid-water organisms' abundance down to 800 m depth. Two consistent features were diel vertical migration of backscatters and vertical distribution of micronekton in three distinct layers, namely the surface (SL), intermediate (IL) and deep (DL) layers. Using satellite remote sensing data to define oceanic fronts, and hence water masses, from the tropical to low Antarctic zones, a key finding was the strong correlation between observed abundance and distribution of acoustic backscatter and physical oceanography. Total backscatter peaked in the subtropical zone, with low abundance occurring in the colder Polar Frontal Zone (lowest value in the Antarctic Zone). The high overall abundance in subtropical waters resulted mainly from high backscatters in the IL and DL that contrasted with low SL values, especially during the day (2-11%). The warmer the waters, the higher SL backscatter was, with the highest absolute and relative (38-51% of the total abundance) values observed at night in the Tropical Zone and the lowest abundance in the Antarctic Zone. No major seasonal trend was found, except that SL backscatters were very low in winter compared to summer in the Polar Frontal Zone. Moreover, the Northern winter shift of the fronts induced a Northern latitudinal shift of the peak in abundance from summer to winter. This study highlights the usefulness of building acoustic databases collected from both research and fishing vessels. The method provides unique opportunities to gather basic information on micronekton and is an essential step to describe oceanic zones of relevant biological interest in terms of trophic ecology.

Keywords: Mesopelagic, Acoustics, Mid-water organisms, Water masses, Southern Ocean

1. Introduction

Overall catches of coastal and offshore fisheries have decreased over the last decades, with 32% of stocks being overexploited, depleted or recovering from depletion and a further 53% being fully exploited (FAO, 2010). Among barely harvested marine biomass resources, micronekton organisms are receiving special attention for exploitation in the near future for both direct and indirect human consumption (*e.g.*, Menon, 2004; Catul et al., 2011; Nicol et al. 2012). Micronekton are relatively small organisms, ~2-20 cm in length (Kloser et al., 2009), that occur worldwide and include small pelagic fishes, cephalopods, crustaceans and gelatinous animals. Although not yet commercially fished at large scales, micronekton constitutes a substantial biomass (*e.g.* 379 million tons of Antarctic krill in Antarctic waters, and ~10 000 tons of fish worldwide; Atkinson et al., 2009; Irigoien et al., 2014) with high nutritional value (Shaviklo and Rafipour, 2013; Koizumi et al., 2014). Most micronektonic species occur in oceanic waters, where it is one of the most conspicuous and ecologically important components of the vast and still poorly-known mesopelagic zone (200-1000 m depth). Indeed, micronekton particularly contributes to the export of carbon from the surface to mesopelagic depths (the biological pump) through its extensive daily vertical migrations to feed on near-surface organisms at night (Bianchi et al., 2013). It plays a prominent role in oceanic food webs by providing a critical intermediate link between lower-trophic level organisms and top predators, including commercially targeted fish species and oceanic squids, together with charismatic and endangered species, such as marine mammals and seabirds (Rodhouse and Nigmatullin, 1996; Robertson and Chivers, 1997; Potier et al. 2007; Spear et al. 2007).

Despite their ecological importance, relatively scant attention has been paid to mid-trophic level organisms compared to phytoplankton and top consumers (Handegard et al., 2013). Pelagic trawling is the traditional method to scientifically collect micronekton, with the main advantages of allowing both taxonomic identification and size estimation of captured individuals. However, trawling induces two main biases. First, trawl sampling may grossly underestimate micronekton biomasses. Biases in estimated abundances due to avoidance and escape from pelagic trawls may be of an order of magnitude or more for mid-water fish species (Kloser et al., 2009; Pakhomov and Yamamura, 2010; Kaartvedt et al., 2012). Second, trawling operations are time consuming and generally limited in time and space. Numerous

net catches at various depths and sampling at both day and night are necessary to provide an accurate description of micronektonic organisms' distribution. In contrast, fisheries acoustics (hereafter acoustics) provide a suitable tool for monitoring micronekton due to (*i*) the simultaneous record of its horizontal and vertical structure at fine spatial scales, and (*ii*) limited behavioural effects on the targeted animals. While acoustics may not readily provide micronekton taxonomic composition, it can sample the water column in a time and cost-efficient way. The method is fruitful when used over large spatial and temporal scales with both dedicated research vessels and the opportunistic use of fishing vessels (Karp, 2007; Kloser et al., 2009).

In the South-Western Indian Ocean, the importance of micronekton is illustrated by the huge populations of Sub-Antarctic seabirds and pinnipeds that primarily prey on schooling myctophids and on swarming euphausiids and hyperiids (Cooper and Brown, 1990; Woehler and Green, 1992; Guinet et al., 1996; Bocher et al., 2001). However, to our knowledge, acoustic characterization of micronekton in the area is limited to surveys conducted in the vicinity of subantarctic Prince Edward Islands (Miller, 1982; Perissinotto and McQuaid 1992; Pakhomov and Froneman, 1999), Heard Island (Bedford et al., 2015) and mesoscale investigations in the tropical Mozambique Channel (Sabarros et al., 2009; Béhagle et al., 2014). Mesoscale oceanographic features are well-known to influence biological responses (Sabarros et al., 2009; Godø et al., 2012), but few investigations were conducted at larger spatial scales (O'Driscoll et al., 2011; Fielding et al. 2012). Macroscale oceanography of the South-Western Indian Ocean has been detailed (Park and Gamberoni, 1995; Stramma and Lutjeharms, 1997; Pollard and Read, 2001), with oceanic fronts constituting biogeographical boundaries that delimit relatively homogenous oceanic zones (Pakhomov and McQuaid, 1996; Koubbi et al., 2011; Commins et al., 2014).

The main goal of the present work was to use acoustic data collected from both research and fishing vessels to investigate the large-scale patterns of micronekton in the poorly covered South-Western Indian Ocean. Here, micronekton distribution was characterized at various spatio-temporal scales using acoustic backscatter at 38 kHz as a proxy of its abundance (Escobar-Flores et al., 2013; Béhagle et al. 2014). Our aims were three-fold. First, micronekton distribution within the top 800 m of the water column was analyzed to verify whether pelagic organisms were vertically structured in distinct depth layers and undergo daily vertical migration (Benoit-Bird et al., 2009; Escobar-Flores et al., 2013; Béhagle et al., 2014). Second, and more importantly, the structuring effect of latitudes and then of macroscale oceanography on micronekton distribution and abundance was

investigated over a large latitudinal gradient from the tropics to Antarctic waters (20-50°S, 50-80°E). Third, since the latitudinal position of fronts vary with seasons (Kim and Orsi, 2014) and seasonality varies with latitudes, horizontal and vertical structures of mid-water organisms were compared between two contrasted seasons (summer and winter), to test the hypothesis that seasonal differences should be more marked at higher than lower latitudes (Moore and Abbott, 2000; Hunt and Hosie, 2006; Flores et al., 2014).

2. Materials and methods

Two different sources of acoustic data were collected in the South-Western Indian Ocean (20-60°S, 50-80°E). First, fishing trips carried out from 2010 to 2013 within the framework of the IMOS-BASOOP program (Australian integrated marine observing system, bio-acoustic ship of opportunity). The program was initiated in 2010 with the main goal of collecting opportunistic acoustic data while commercial or research vessels are transiting ocean basins. Second, research surveys carried out from 2013 to 2014 under the umbrella of the MyctO-3D-MAP program (Myctophid assessment in relation to oceanographic conditions: a three dimension density distribution approach combining modelling-, acoustic- and predators' data). MyctO-3D-MAP aims to gather information on the distribution and habitat of mesopelagic fish using various non-conventional (bio-logging and predators as samplers of marine ecosystems) and conventional methods, including acoustics. IMOS and MyctO-3D-MAP data complement each other and lead to a larger database with detailed spatiotemporal coverage of the study area (Fig. 1, Table 1).

In all cases, acoustic data were collected using split-beam echo sounders operating one (38 kHz) or two (38 and 120 kHz) frequencies (Table 2). Since acoustic low frequencies have greater detection ranges than higher frequencies (MacLennan and Simmonds, 1992), the 38 kHz frequency allowed collecting data on a vertical range from 10 to 800 m depth. The cruise path during each survey was divided into several linear transects (Table 1) according to several criteria: (*i*) data quality (based on the amount of acoustic interference), (*ii*) cruise latitudinal range, with the longest transects favored, (*iii*) optimal vessel speed (between 6 and 16 knots), (*iv*) bottom depth (≥ 1000 m; hence, in the oceanic domain), and (*v*) linearity of the transects *i.e.* linear transects were favored and redundant data were removed.

Our overall dataset totaled 47 682 km of acoustic recording in oceanic waters from 18 transects conducted during the IMOS-BASOOP (n = 12; 31 290 km) and MyctO-3D-MAP (n

= 6; 16 392 km) programs. The dataset included both summer (n = 11; 27 805 km) and winter (n = 7; 19 877 km) transects from tropical to low Antarctic waters (Fig. 1, Table 1).

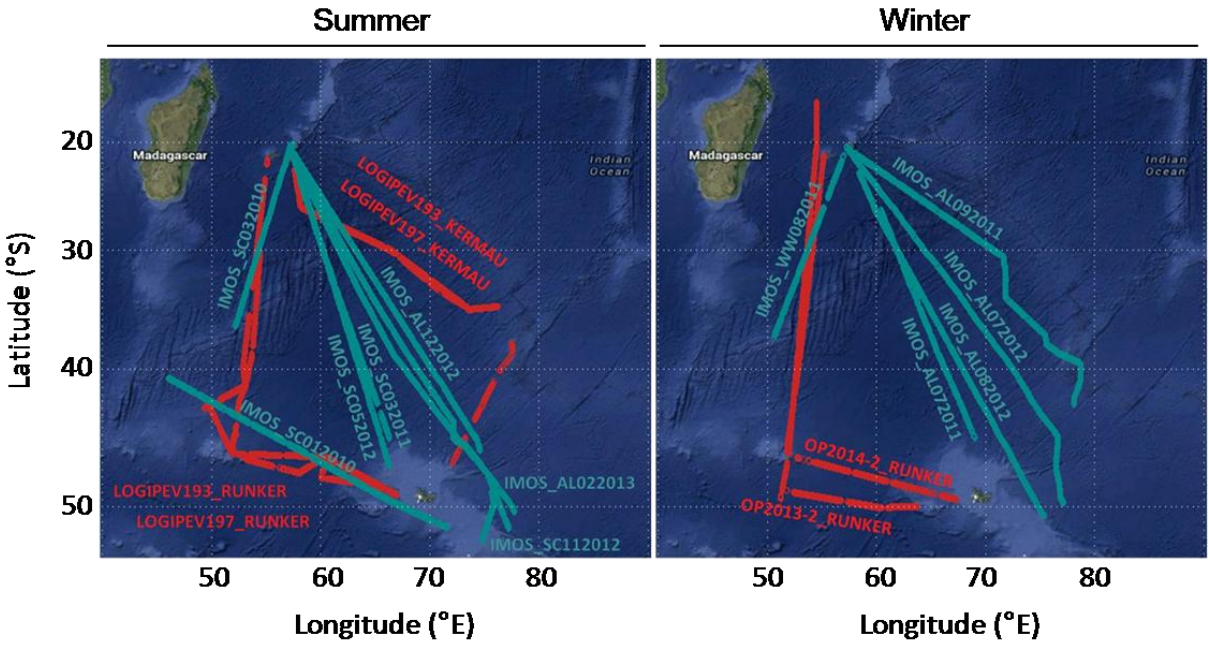

Figure 1: Map of survey area showing acoustic transects from the IMOS (blue) and MyctO-3D-MAP (red) databases, in summer (left) and winter (right).

2.1. IMOS-BASOOP acoustic data collection and processing

Using commercial fishing vessels as research vessels (Godø et al., 2014), twelve transects from the IMOS dataset were analyzed (Table 1, Fig. 1). Data collection, management and processing procedures are detailed in Ryan (2011). Data were recorded continuously (both day and night) using a Simrad ES60 or ES70 split-beam echo sounder at 38 kHz. The depth of the hull-mounted acoustic transducer was 6 or 7 m below the sea surface, depending on the vessels. Hence, an offset of 10 m below the surface was applied to account for the depth of the transducer and the acoustic interference from surface turbulence. The echosounder systems were calibrated following the procedures recommended in Foote et al. (1987). Settings that were used during data acquisition are summarized in Table 2. Data processing was the same across all transects (Ryan, 2011) and made publically available from the IMOS repository (https://imos.aodn.org.au/imos123/). The minimum acquisition threshold was set at -120 decibels (dB) and the echo-integration cell was fixed at 1 000 m horizontal for a depth of 10 m. A full metadata record was included with each transect following the international council for the exploration of the sea (ICES) metadata convention (ICES, 2014)

Table 1: Details of IMOS and MyctO-3D-MAP acoustic transects, including cruise names, seasons (summer or winter), starting and ending locations (latitude, longitude), starting and ending times (date, time GMT) and the run distances (km).

Database	Cruise	Season	Starting location	Starting time	End location	Ending time	Distance (km)
IMOS	SC012010	Summer	51.31°S, 71.57°E	01/19/2010 15:14	40.66°S, 45.98°E	01/24/2010 09:13	2 019
	SC032010	Summer	36.52°S, 52.15°E	02/27/2010 02:25	20.27°S, 57.21°E	03/03/2010 03:15	1 652
	SC032011	Summer	23.59°S, 58.09°E	03/16/2011 08:41	45.26°S, 66.31°E	03/21/2011 13:29	2 143
	AL072011	Winter	26.39°S, 60.38°E	07/07/2011 07:21	45.21°S, 69.00°E	07/12/2011 06:16	1 935
	WW082011	Winter	21.23°S, 56.96°E	07/30/2011 16:01	37.39°S, 50.59°E	08/03/2011 21:27	1 609
	AL092011	Winter	42.64°S, 78.06°E	09/04/2011 00:31	20.61°S, 57.40°E	09/11/2011 20:39	2 998
	AL052012	Summer	20.15°S, 57.49°E	04/29/2012 08:09	47.17°S, 66.24°E	05/06/2012 01:37	2 740
	AL072012	Winter	49.88°S, 77.20°E	07/23/2012 10:36	20.38°S, 57.27°E	07/31/2012 10:23	3 346
	AL082012	Winter	22.84°S, 58.37°E	08/09/2012 06:17	50.53°S, 75.29°E	08/17/2012 07:46	3 002
	SC112012	Summer	52.13°S, 74.79°E	11/07/2012 20:04	20.68°S, 57.30°E	11/16/2012 21:24	3 229
	AL122012	Summer	22.67°S, 58.19°E	12/15/2012 02:16	51.34°S, 77.20°E	12/22/2012 19:07	3 267
	AL022013	Summer	50.32°S, 77.68°E	02/04/2013 03:57	20.83°S, 57.42°E	02/13/2013 08:43	3 350
MyctO-3D-MAP	LOGIPEV193_RUNKER	Summer	30.12°S, 54.44°E	02/09/2013 06:07	49.17°S, 66.95°E	02/17/2013 17:48	2 752
	LOGIPEV193_KERMAU	Summer	46.96°S, 72.04°E	02/26/2013 04:24	22.62°S, 57.57°E	03/10/2013 23:26	2 012
	OP2013-2_RUNKER	Winter	21.18°S, 55.13°E	08/30/2013 07:48	49.95°S, 60.68°E	09/10/2013 22:48	3 310
	LOGIPEV197_RUNKER	Summer	21.56°S, 55.09°E	01/06/2014 21:15	49.16°S, 66.98°E	01/17/2014 22:43	2 596
	LOGIPEV197_KERMAU	Summer	47.20°S, 71.95°E	02/06/2014 03:55	20.54°S, 57.26°E	02/18/2014 00:21	2 045
	OP2014-2_RUNKER	Winter	15.99°S, 54.51°E	08/24/2014 10:10	49.47°S, 67.27°E	09/04/2014 06:47	3 677

2.2. MyctO-3D-MAP acoustic data collection and processing

Six summer and winter transects from four acoustic surveys were carried out in 2013 and 2014 on board the R/V Marion Dufresne II (Table 1, Fig. 1). In situ acoustic data were recorded continuously (both day and night) using a Simrad EK60 split-beam echosounder at 38 and 120 kHz. Only the 38 kHz was analyzed in the present work. The depth of the hull-mounted acoustic transducer was 6 m below the surface. As for the IMOS-BASOOP dataset, the acoustic MyctO-3D-MAP data were processed with an offset of 10 m below the sea surface. The echosounder systems were calibrated following the procedures recommended in Foote et al. (1987). Data were recorded in HAC format (McQuinn et al., 2005) using ER60 software (Simrad, 2008). Data acquisition settings at 38 kHz were similar to those used during the IMOS-BASOOP cruises (Table 2).

Data processing was the same across all transects. Firstly, Movies+ software (Ifremer development) was used for visually assessing the quality of the data prior further analyses. Secondly, an in-house tool has been developed using Matlab (MATLAB 7.11.0.584, Release 2010b), and Movies3D software (Ifremer development) to filter the data, improve their quality and compare them more easily to the IMOS-BASOOP data. The tool filters four types of noises: (*i*) ADCP interference, (*ii*) background noise, and (*iii*) both attenuated- and elevated-signals (Fig. 2). Echo sounder and ADCP transmissions were synchronized, but residual ADCP interferences were detected on a ping by ping basis. Identified samples with interference were replaced by the means of backscattering values one ping prior and subsequent to the interference. Background noise was subtracted from the original data using a passive recording. Passive records were made every four hours during each survey. This allowed for an optimal estimation of the background noise that varies according to weather conditions and ship speed. Attenuated- and over elevated-signals are pings with significant lower and higher backscattering values. To remove them, a sliding median (window of 150 pings long) of backscattering values was calculated in two different continuous and homogenous layers for attenuated- and elevated-signals, respectively. For each ping, backscattering values in layers were compared to the sliding median values. If difference was over a threshold (from +3 to +6 dB over median values for elevated signal and from -3 to -6 dB under median values for attenuated signal, depending on data quality) the ping was removed. Finally, clean data was used for echo-integration by layers to quantify acoustic density of micronekton (Simmonds and MacLennan, 2005). The minimum acquisition and echo-integration thresholds were set at -120 and -80 dB, respectively. Echo-integration cell

Table 2: Simrad EK60 and ES60 echo sounder parameter settings onboard four different vessels.

Setting 38 kHz	Vessels			
	RV *Marion Dufresne II*	FV *Austral Leader II*	FV *Southern Champion*	FV *Will Watch*
Transducer type	ES38-B	ES38-B	ES38-B	ES38-B
Transducer depth (m)	6	7	7	6
Max. power (W)	1000	2000	2000	2000
Pulse duration (ms)	1.024	2.048	1.024	2.048
Ping interval (s)	1.5	2	2	2
Target Strenght (TS) gain (dB)	24.65	24.9	25.27	26.22
Area backscattering coefficient (Sa) correction	-0.03	-0.49	-0.65	-1.124
Sample length (m)	0.195	0.384	0.195	0.384

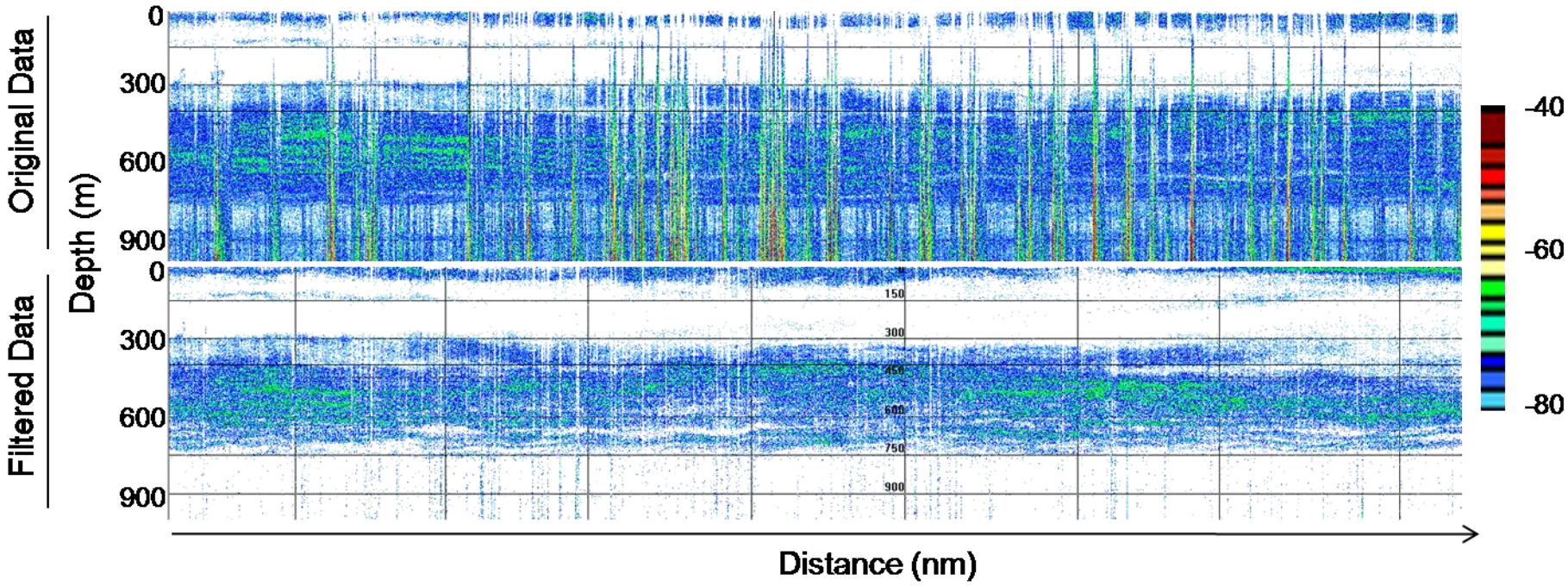

Figure 2: None filtered (upper panel) and filtered (lower panel) echograms illustrating the filtering tool that was developed in this work. The two echograms correspond to the same part of the OP2014-2_RUNKER transect with a horizontal shift on the filtered panel causes by the removing of bad data.

was fixed at 1 km per 10 m depth in order to detect small-scale differences in acoustic responses across large-scale features (ICES, 2014).

2.3. Environmental data

Oceanographic data during the study periods were obtained from satellite measurements, namely (*i*) sea surface temperature (SST) gridded products at 9 km resolution obtained from the MODIS satellite (http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni), and (*ii*) altimetric absolute dynamic topography (ADT) gridded products at one-third degree resolution (AVISO, http://www.aviso.oceanobs.com). Average monthly maps corresponding to each transect were computed to avoid cloud interferences and because this temporal resolution is relevant for studying large-scale features such as basin-scale frontal areas (Kostianoy et al., 2004). Isotherms and ADT contours together with SST and ADT gradients were used as surface proxies of (sub-) surface fronts to delineate the main water masses occurring in the South-Western Indian Ocean from 20 to 50°S. ADT gradients work well to detect fronts within the Southern Ocean, while SST gradients are a better indicator in warmer Northern waters (Sokolov and Rintoul, 2002; Graham et al., 2012). Steep ADT gradients (≥ 25 cm/100 km) consistently correspond to nearly constant values of ADT contours and are indicative of fronts in the Southern Ocean (Sokolov and Rintoul 2007, 2009). SST gradients steeper than 2°C/100 km and surface isotherms taken together allow for the identification of the following fronts (Anilkumar et al., 2007), from North to South: the Northern Subtropical Front (NSTF) at 21-22°C, the Agulhas return Front (AF) at 17-19°C, the Southern Subtropical Front (SSTF) at 11-17°C, the Subantarctic Front (SAF) at 9-11°C and the Polar Front (PF) at 4-5°C. Satellite SST has already been used to study the dynamic of these fronts (Lutjeharms and Valentine, 1984; Kostianoy et al., 2004), which showed a Southward shift in summer. The fronts delineated six oceanic zones, namely from North to South, the tropical zone (North of the NSTF), and the North subtropical, South subtropical, subantarctic, polar frontal and Antarctic (South of the PF) zones (Fig. 3). The Antarctic zone here corresponds to the Northern part of the permanently open ocean zone (POOZ) (Tréguer and Jacques, 1992). Each echo-integration cell from each acoustic survey was assigned to a given oceanic zone after extracting SST and ADT and their gradient for each transect.

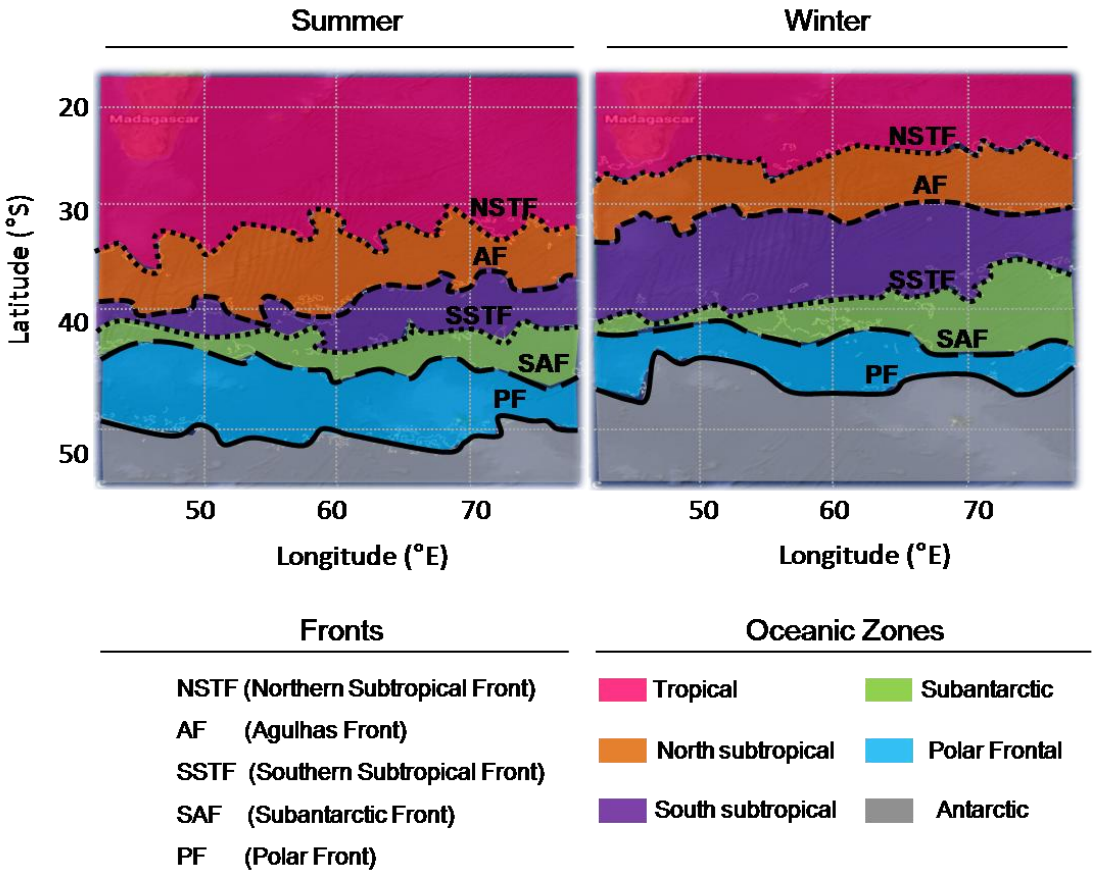

Figure 3: Macroscale oceanographic maps of the study area in summer (left) and winter (right). Fronts were characterized from satellite data (sea surface temperature and altimetry, see text) to define the main oceanic (inter-frontal) zones of the South-Western Indian Ocean.

2.4. Data post-processing and statistical analysis

Data from both MyctO-3D-MAP and IMOS-BASOOP datasets were pooled and analyzed statistically together. Acoustic density of micronekton was estimated by calculating the Nautical Area Scattering Coefficient (NASC, SA, m^2 nmi^{-2}; MacLennan et al., 2002). NASC can be used as a proxy of micronekton abundance, assuming that the composition of the scattering layers and the resulting scattering properties of micronekton are homogeneous over the entire sampling region (*e.g.* Simmonds and MacLennan, 2005; Lawson et al., 2008). NASC calculated from the 38 kHz acoustic frequency may be a good proxy of micronekton abundance (Bertrand et al., 1999; McClatchie and Dunford, 2003; Kloser et al., 2009). Diel vertical variation of micronekton was assessed by separately analyzing acoustic data collected during the nighttime and daylight hours. The crepuscular period (45 minutes before and after sunrise and sunset) during which micronekton ascends and descends (Lebourges-Dhaussy et

al., 2000; Benoit-Bird et al., 2009) were excluded from the analyses. An initial analysis of the echograms indicated that organisms were vertically structured in three main layers over the whole latitudinal range (20-50°S), as was recently described for the tropical Indian Ocean (Béhagle et al., 2014). The water column was therefore split into three layers and a backscattering (NASC) tool was developed to characterize the surface (SL), intermediate (IL) and deep (DL) layers (Fig. 4). The lower depth boundary of the SL corresponds to 95% of the backscatter from the surface (10 m) to a depth ≤ 200 m (200 m being the lower depth limit of the epipelagic component). In the same way, the upper limit of the DL corresponds to 5% of the backscatter from an arbitrary mesopelagic limit value of 500 m to the depth limit of 800 m of our 38 kHz analysis. Finally, the IL corresponds to the part of the water column between the SL and the DL.

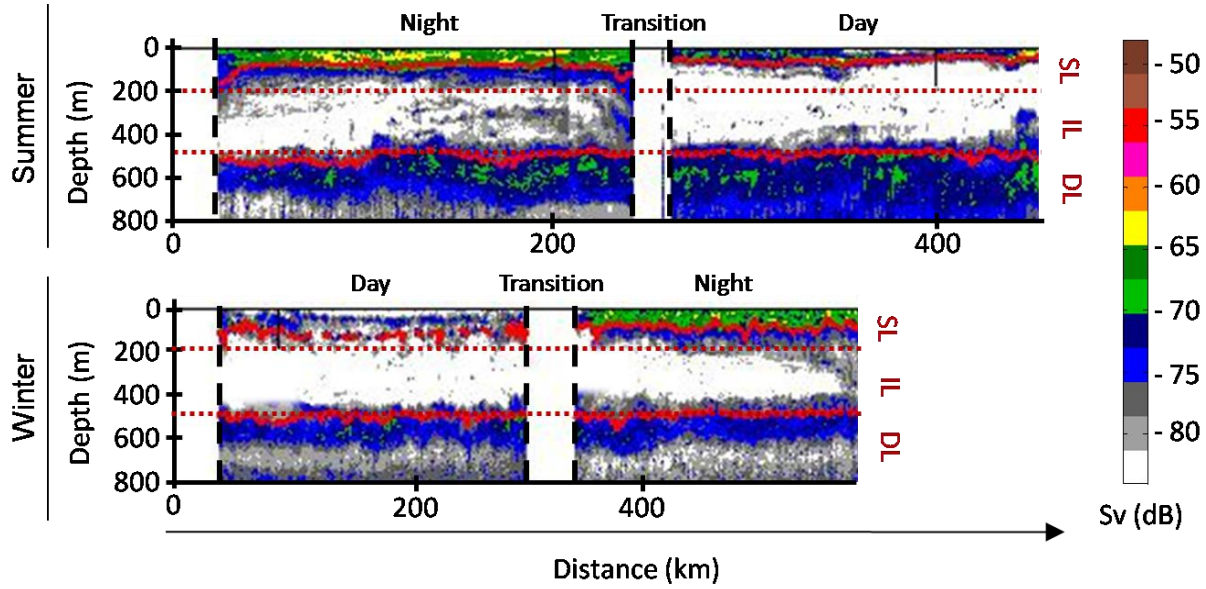

Figure 4: Summer (upper panel) and winter (lower panel) echograms illustrating vertical micronektonic abundance distribution during one complete day-night cycle. The figure shows (i) the diel migration of micronekton during the transition period (blanked spaces), (ii) the three main depth layers (in solid red lines) that structure vertically the micronektonic abundance in the South-Western Indian Ocean, and (iii) the in-house tool limits used to define these main depth layers (in dashed red lines). Abbreviations: DL, deep layer, IL, intermediate layer, SL, surface layer.

All statistical analyses were performed within the R environment (R Core Team, 2014). The vegan (Oksanen et al. 2013) and const.clust (Legendre, 2012) packages were used for multivariate analyses. RgoogleMaps (Loecher and Ropkins, 2015) package was used for maps backgrounds. First, horizontal spatial autocorrelation in the acoustic data (*i.e.* spatial dependence between successive observations recorded along transects) was assessed using a

Mantel correlogram. Data were first transformed using the Chord distance that is well suited to data that are supposed to be dependent (Legendre and Legendre, 2012). Linear trends in the linear acoustic transects were removed using linear models to avoid interference in autocorrelation response. Second, non-hierarchical k-means clustering was used to explore spatial variation in vertical acoustic structure. Third, spatially constrained hierarchical clustering, *i.e.* in which spatial contiguity is forced on the members of each cluster, was used to obtain spatially homogeneous clusters. The spatially constrained clustering, based on a Ward's agglomerative method, created hierarchical groups that took into account the geographical position of objects. For both clustering approaches, an optimal and objective number of groups was defined, using respectively the Calinski criterion in the k-means method and the Akaike information criterion in the constrained clustering method (Legendre and Legendre, 2012). Finally, potential relationships between clusters from each clustering methods and the main oceanic (inter-frontal) zones (macroscale oceanography, see above) were investigated using a correlation test based on the Chi-square method.

3. Results

3.1. Horizontal acoustic distribution of micronekton

NASC values (10-800 m depth) were calculated for each echo-integration cell of each transect. The resulting NASC distribution showed both latitudinal and seasonal changes (Fig. 5). In both seasons, NASC values peaked (> 5 000 m2 nm-2) at mid-latitudes with lower values in the northernmost and southernmost waters. The mid-latitude abundance peak shifted towards the north in the wintertime (30-47°S and 27-43°S in summer and winter, respectively). Longitudinal differences were observed in the southern area. NASCs located over Crozet and Kerguelen shelves were low compared to higher values reported in open waters between the two shelves.

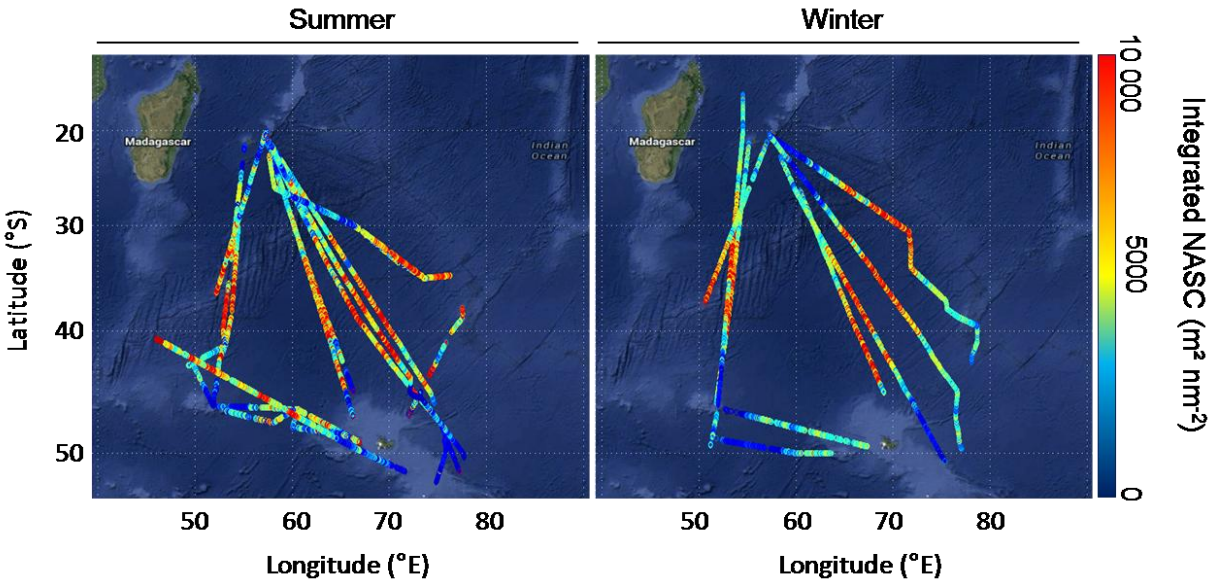

Figure 5: Latitudinal and NASC values (in m² nmi^{-2}) integrated from 10 to 800 m depth (a proxy of the overall micronektonic abundance distribution) during the 18 IMOS and MyctO-3D-MAP summer and winter transects.

3.2. Vertical acoustic distribution of micronekton

Total (10-800 m depth) and layer-integrated NASC values showed daily and seasonal changes. In summer, integrated NASC value varied little with the day-night cycle (Fig. 6). In contrast, in winter, micronektonic abundance had a contrasted day-night cycle with the highest total NASC value occurring at night during that season. Regardless of the daily cycle and season, the vertical structuring of micronekton always followed the same pattern, with an increasing abundance from the SL to the DL: SL (7-23% of the total NASC values) < IL (28-35%) < DL (47-61%) (Fig. 6). However, SL NASC values increased at night, with concomitant decreases in both IL and DL values. Two-sample t-tests performed on NASC values emphasized significant summer and winter day/night differences ($t = -4.89$, $p < 0.001$) in SL, but not in IL and DL ($t = 0.58$ and 0.79 respectively, $p > 0.05$ for both).

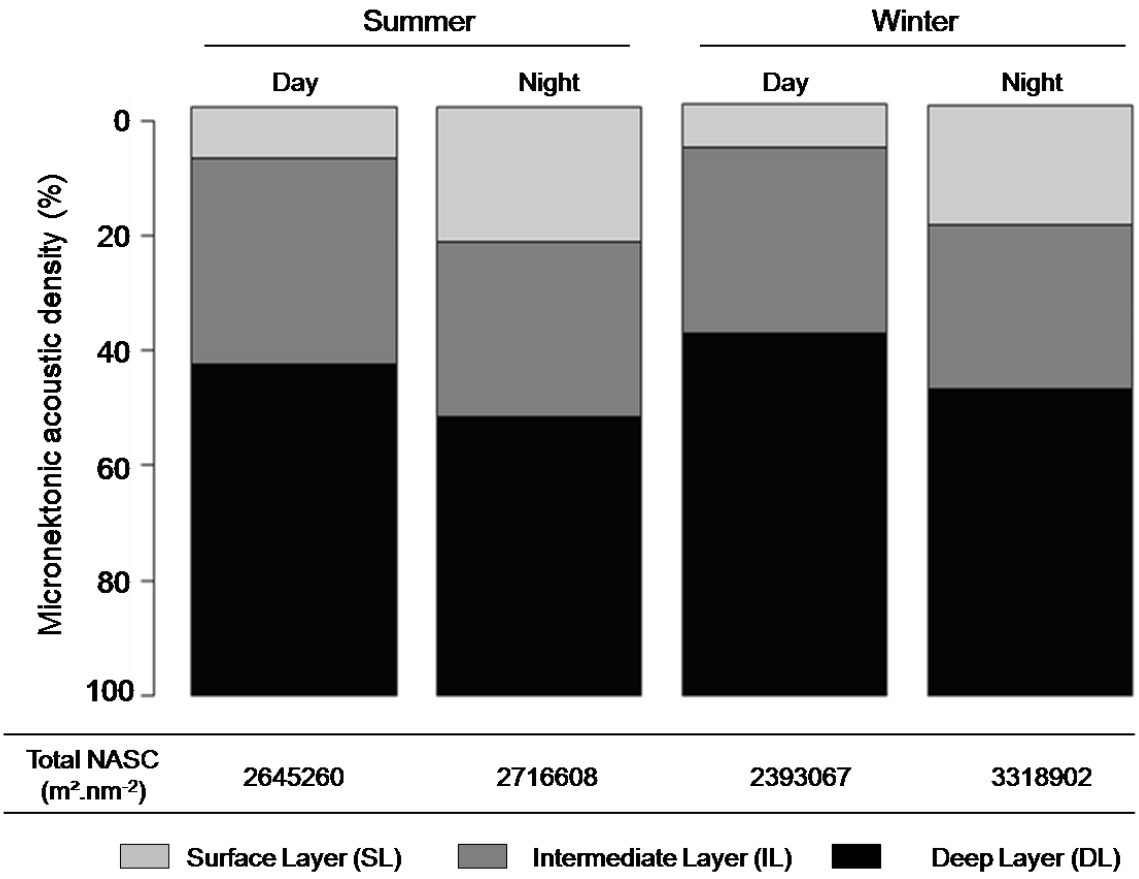

Figure 6: Overall temporal (diel and seasonal) changes of total (10-800 m) and layer-integrated NASC values (in m² nmi^{-2}) during the 18 IMOS and MyctO-3D-MAP summer and winter transects.

3.3. Vertical acoustic distribution of micronekton across latitudes

Spatial variation in the vertical acoustic structure of micronekton was first investigated using unconstrained k-means clustering for each transects. The Calinski criterion indicated three to five optimal number of clusters, depending on transects and the diel cycle. For example, for the transects illustrated in Fig. 7a, four and three distinct clusters were found for the day and night, respectively. The clusters were geographically dispersed and their vertical NASC profiles were significantly different ($F > 2.61\ 1027$, $F > 1.50\ 1031$ for day and night respectively, $p < 0.001$). Secondly, for spatially constrained clustering, the Akaike information criterion also indicated that the optimal number of clusters was between three and five, depending on transects and diel cycle (Table 3). A strong latitudinal (20-50°S) structuring of the clusters was illustrated by the analysis (Fig. 7b), with, again, the vertical NASC profiles of the clusters being significantly different ($F > 2.67\ 1029$, $F > 6.23\ 1028$ for day and night respectively, $p < 0.001$).

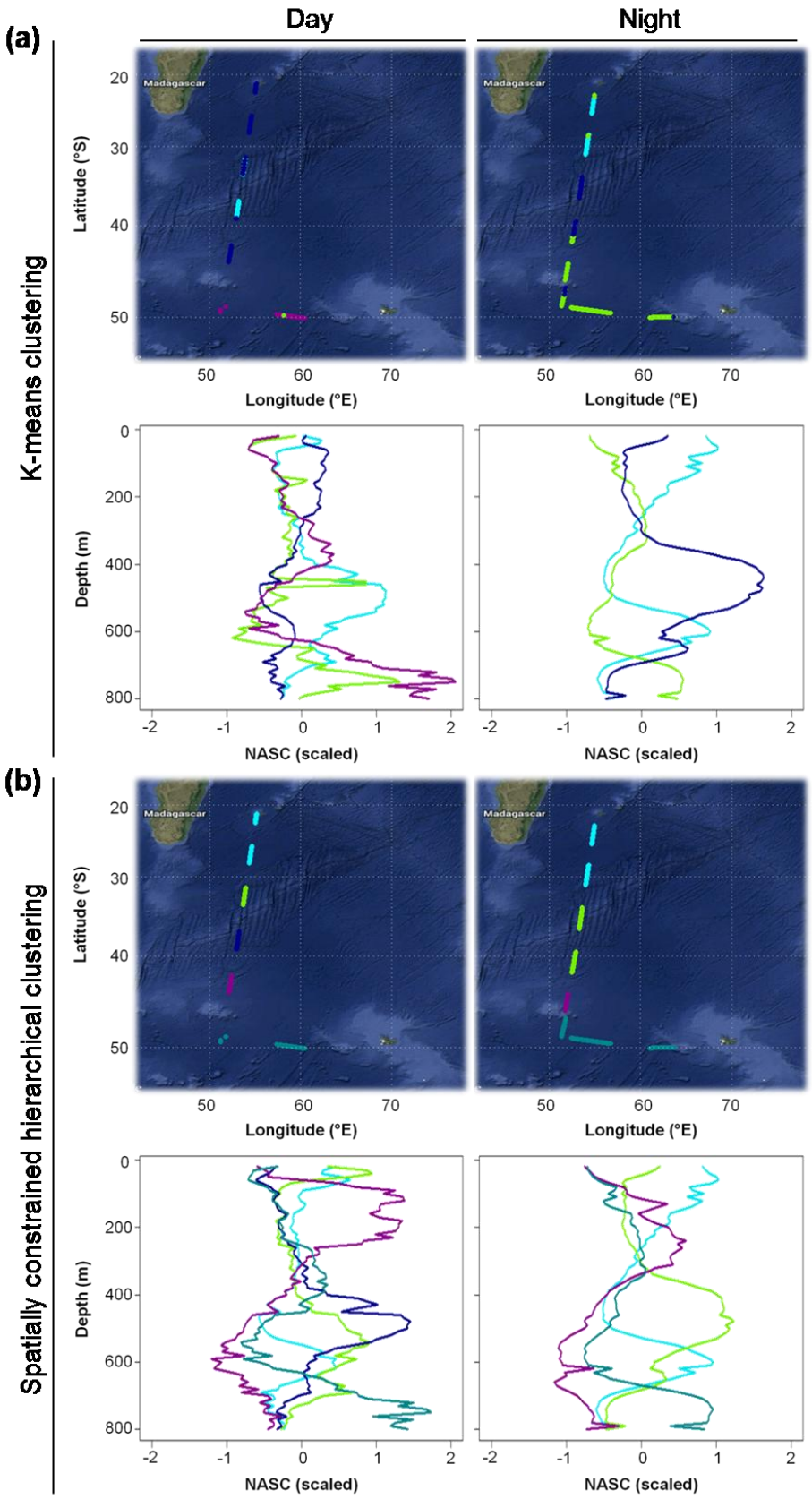

Figure 7: Example of mean NASC profiles (in m² nmi^{-2}) of micronekton abundance across latitudes according to both k-means (a) and spatially-constrained hierarchical (b) clustering methods for the OP2013-2_RUNKER transect.

Table 3: Results of the Chi-squared tests showing the relationship between spatially-constrained clusters (vertical structure of the micronekton abundance) and the main oceanic zones (macroscale oceanography) for each transect and during the diel cycle. All p-values were lower than 0.001.

Database	Cruise	Day		Night	
		Optimal number of cluster	χ^2	Optimal number of cluster	χ^2
IMOS	SC012010	4	928	5	1660
	SC032010	4	887	3	124
	SC032011	3	1917	3	1049
	AL072011	5	1056	4	2053
	WW082011	5	1292	4	1926
	AL092011	3	2936	3	2981
	AL052012	3	1013	5	3577
	AL072012	5	3275	5	5056
	AL082012	5	4200	5	5297
	SC112012	3	695	3	2255
	AL122012	3	1865	5	6206
	AL022013	3	1443	5	3204
MyctO-3D-MAP	LOGIPEV193_RUNKER	4	2764	5	2796
	LOGIPEV193_KERMAU	5	699	5	1195
	OP2013-2_RUNKER	5	4075	4	5940
	LOGIPEV197_RUNKER	3	2738	4	2782
	LOGIPEV197_KERMAU	5	1826	4	1760
	OP2014-2_RUNKER	5	5764	4	5625

3.4. Vertical acoustic distribution of micronekton and macroscale oceanography

To investigate potential relationships between spatially-constrained clusters and the main oceanic (inter-frontal) zones, a correlation test was performed for each transect, taking into account both seasonality and the diel cycle because micronekton underwent daily vertical migration (Fig. 4) and the position of oceanic fronts varied with seasons (Fig. 8a). For example the NSTF was located ~5° further North in the wintertime, while there was almost no seasonal change in the latitudinal position of the PF. All tests were highly significant (Table 3), showing that there was a strong link between the location of the constrained clusters and the main oceanic zones. The same test was then performed on k-means clusters to confirm the relationships observed between clusters obtained from acoustic data and the main oceanic zones; all tests were significant. In other words, the vertical acoustic structure of the

micronekton varied according to macroscale oceanography, whether clustering was spatially constrained or not.

A mean vertical backscattering (NASC) profile was then calculated for each oceanic zone (Fig. 8b) to depict spatial (horizontal and vertical) and temporal (seasonal and daily) variations in micronektonic distribution. Overall, total NASC values (10-800 m) varied 14-fold, from 3 843 (SSTZ during the day in summer) to 284 m2 nm-2 (AZ at night in summer), and, depending on depth, from 2 079 (DL in SSTZ during the day in winter) to 29 m2 nm-2 (SL in AZ at night in summer) (Table 4). Several features were notable: (*i*) as already underlined (*see section 3.2.* above), in most cases the vertical structure of the micronekton followed the same pattern of abundance increasing with depth (SL < IL < DL) and there was an obvious diel cycle, with more micronekton abundance in the SL at night than during the day; (*ii*) overall, total NASC values (10-800 m) peaked in the subtropics (*e.g.* SSTZ) and low abundance occurred consistently in the PFZ (lowest value in the AZ). Hence, the seasonal shift in the latitudinal position of fronts (Fig. 8a) induced a Northern latitudinal shift of the peak in abundance from summer to winter (*see section 3.1.* above); (*iii*) the warmer the waters, the higher SL NASC values generally were, with the highest absolute and relative (38-51% of the total abundance) values occurring at night in the TZ and the lowest abundance at night in the AZ; (*iv*) the high overall abundance in subtropical waters (NSTZ and SSTZ) were mainly due to high NASC values in the IL and the DL that contrasted with low surface values (SL), especially during the day (2-11%); (*v*) in contrast to the three Northern zones, the IL and DL NASC values were almost similar further South in the SAZ, PFZ and AZ; (*vi*) no major seasonal trend was found, except that both absolute and relative SL NASC values were very low in winter in the PFZ, including at night (5-10%) (Table 4, Fig. 8b).

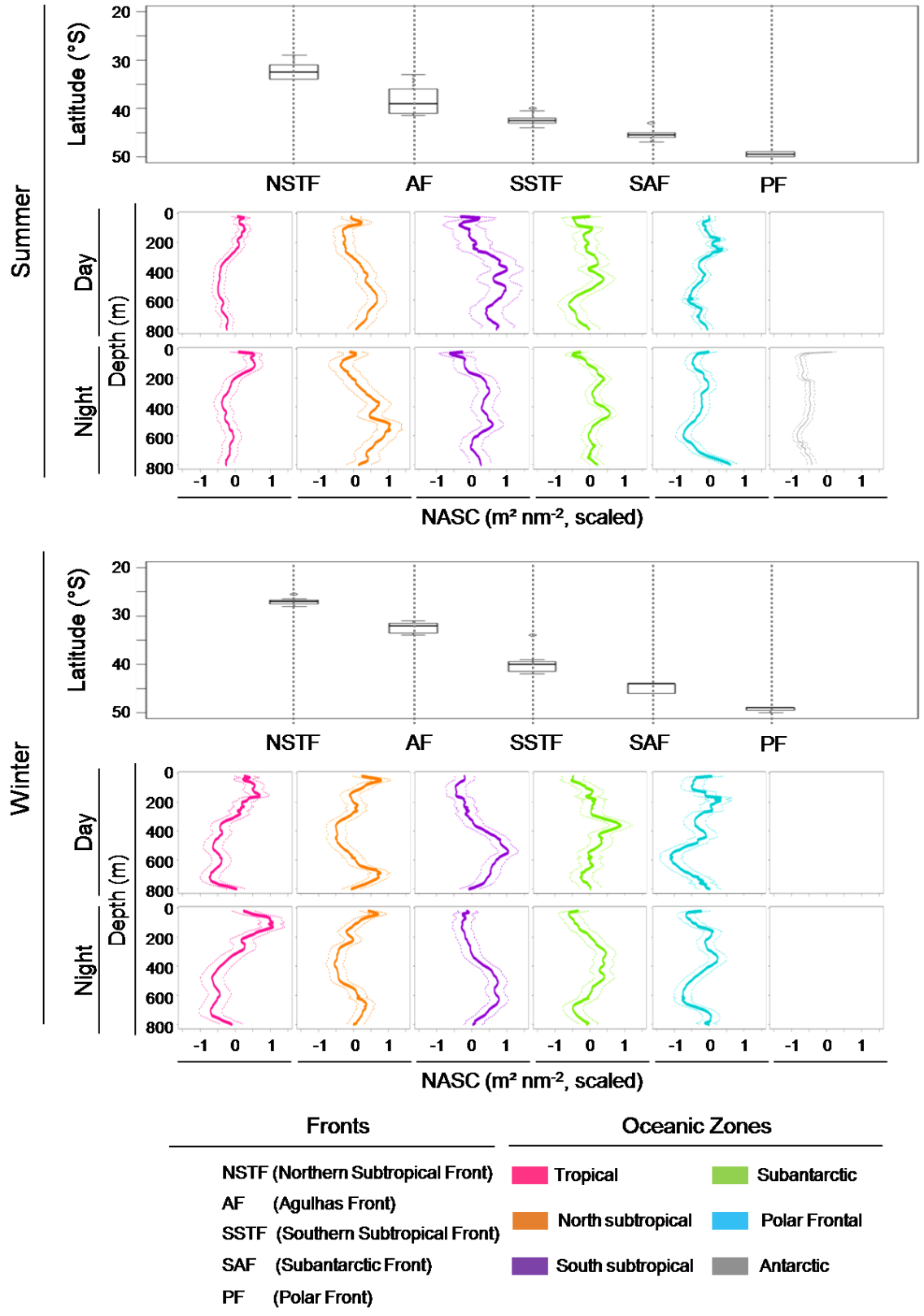

Figure 8: (a) Average latitudinal position of oceanic fronts during the IMOS and MyctO-3D-MAP transects; the fronts delimit the main oceanic zones crossed during transects. (b) Mean NASC scaled profiles (in m² nmi^{-2}) of micronekton abundance according to (i) oceanic zones, (ii) seasons (summer and winter) and (iii) the diel cycle (day and night).

Table 4: Mean NASC values (m^2 nmi^{-2}) in the water column (10-800 m) according to (i) oceanographic zones, (ii) depth layers, (iii) seasons and (iv) the diel cycle. Values are means ± SD with n in parentheses.

Oceanic zones		Summer		Winter	
		Day	Night	Day	Night
Tropical (TZ)	Surface layer	(11) 249±116	(11) 827±324	(6) 273±113	(6) 925±181
	Intermediate layer	(11) 351±118	(11) 545±370	(6) 335±186	(6) 356±215
	Deep layer	(11) 986±373	(11) 817±342	(6) 861±222	(6) 531±210
	Total	**1586**	**2189**	**1469**	**1812**
North Subtropical (NSTZ)	Surface layer	(11) 214±122	(11) 403±160	(6) 250±117	(7) 575±256
	Intermediate layer	(11) 1172±745	(11) 967±428	(6) 344±215	(7) 317±278
	Deep layer	(11) 1822±820	(11) 1577±858	(6) 1635±438	(7) 1232±365
	Total	**3209**	**2947**	**2229**	**2124**
South Subtropical (SSTZ)	Surface layer	(7) 126±116	(8) 286±194	(6) 68±73	(7) 310±193
	Intermediate layer	(7) 1680±1545	(8) 948±593	(6) 1119±490	(7) 853±524
	Deep layer	(7) 2037±995	(8) 1281±534	(6) 2079±569	(7) 1817±693
	Total	**3843**	**2514**	**3266**	**2980**
Subantarctic (SAZ)	Surface layer	(5) 83±118	(6) 271±65	(4) 139±243	(5) 139±48
	Intermediate layer	(5) 943±787	(6) 771±404	(4) 1006±665	(5) 935±611
	Deep layer	(5) 950±911	(6) 831±534	(4) 1063±628	(5) 996±646
	Total	**1976**	**1873**	**2208**	**2070**
Polar Frontal (PFZ)	Surface layer	(9) 104±57	(7) 170±88	(4) 46±16	(4) 97±45
	Intermediate layer	(9) 464±124	(7) 333±85	(4) 396±212	(4) 437±160
	Deep layer	(9) 662±357	(7) 414±278	(4) 535±499	(4) 483±228
	Total	**1230**	**918**	**976**	**1016**
Antarctic (AZ)	Surface layer	-	(3) 29±16	-	-
	Intermediate layer	-	(3) 135±35	-	-
	Deep layer	-	(3) 120±43	-	-
	Total	**-**	**284**	**-**	**-**

4. Discussion

The key finding of this study is the strong correlation between the horizontal and vertical distribution of acoustic backscatter and physical oceanography (water masses) in the South-Western Indian Ocean. The structuring effect of oceanographic features on marine organisms has long been recognized at various scales and using different methods (*e.g.* Chelton et al., 2011; Lévy et al., 2012; Commins et al., 2013). To the best of our knowledge,

however, no previous acoustic transects were conducted over such a large spatial range (20-50°S, 50-80°E) that encompassed five major oceanic fronts delineating six different water masses. The circumpolar annular structure of fronts and water masses around the Antarctic Continent within the Southern Hemisphere (Deacon, 1982; Comiso et al., 1993) suggests that the structuring effect of successive latitudinal water masses on micronekton can be generalized to the Southern Atlantic and Pacific Oceans. The hypothesis of a similar large-scale circumpolar pattern of acoustic micronekton abundance merits further investigation, and does not preclude significant variations at a more regional scale (*e.g.* higher Antarctic krill abundance reaching lower latitudes in the South-Western Atlantic Ocean than elsewhere; Atkinson et al., 2008).

4.1. Methodological considerations

Acoustic sampling of micronekton contains its own uncertainties and potential sources of bias. First, the low 38 kHz frequency offers the advantages of depth-penetration and low backscattering from non-target organisms, but suffers the disadvantages of fish swimbladder resonance and the virtual exclusion of aquatic organisms without gas-filled swimbladder due to their low target strength (Davison et al., 2015). Second, while micronektonic organisms are diverse and include crustaceans, cephalopods and fish, acoustics do not allow direct taxonomic identification of individuals contributing to the acoustic backscatter. Consequently, converting NASC values to micronekton biomass was not performed in the present study because it requires knowledge of taxonomic composition together with information about the acoustic properties of the detected species (Davison et al., 2015). Third, species-specific acoustic properties also limit the use of NASC as a proxy of micronektonic biomass, because species composition varies in time and space according to many variables, including depth, daily vertical migration and water masses. However, biases were minimized here by using 38 kHz, the most appropriate frequency for micronekton, together with the relevant threshold of -80 dB to avoid backscatter from plankton and other smaller organisms while keeping a good signal/noise ratio (Kloser et al., 2009; Davison et al., 2015). These limitations are not expected to hinder the main conclusions of this study, namely the horizontal and vertical structures of the micronekton over large spatial and temporal scales.

Echograms at 38 kHz showed that micronektonic organisms were structured in three main layers within the sampled depth (10-800 m). Basically, there were two main layers with high concentrations of backscatter: one between the surface (10 m) and 100-200 m and

another in the 350-700 m range. Lower NASC values were observed between these dense layers. A similar vertical structure of micronekton abundance was recently described in the tropical Indian Ocean (Béhagle et al., 2014) and it also occurs in the Pacific Ocean (Escobar-Flores et al. 2013). For analytical purposes, and because depth limits of the layers varied in time and space (Fig. 4 and 8), limits of the three layers were assessed using the total backscatter from the surface (10 m) to a depth ≤ 200 m (limit of the epipelagic zone) and the total backscatter from an arbitrary mesopelagic limit value of 500 m to the depth limit of 800 m of our 38 kHz analysis. Consequently, in this work, the layer-integrated NASC values (Table 4) corresponded to the distribution of well-defined micronektonic layers.

Finally, oceanic fronts that limit water masses were delineated using a combination of SST and ADT fields. These satellite-derived data had a larger spatial resolution (~9 and 36 km, respectively) than acoustic data (~1 km) collected during the surveys. This resolution mismatch has no major negative consequence on the analyses, because our main goal was not to relate NASC distribution with the fronts themselves, but, instead, to investigate at a larger spatial scale the breaking zones from physical and acoustic data and to assess the correlation of these breaks between the two datasets.

4.2. Diel vertical distribution of micronekton

A relevant part of the acoustic responses detected during this study was attributed to micronekton that typically migrate from deeper layers (IL and DL) to epipelagic waters (SL) at night and return to mesopelagic layers during the day (Fig. 4 and 6). Consequently, SL NASC values increased at night, with concomitant decreases in both IL and DL values, which is in agreement with the well-known diel vertical migration of most micronektonic organisms (*e.g.* Lebourges-Dhaussy et al., 2000; Benoit-Bird et al., 2009; Godø et al., 2009; Drazen et al., 2011). Diurnal changes were more pronounced within the SL than the IL and DL. These changes likely result from: (*i*) the vertical migration of some organisms while others are semi-migrants or non-migrants, and thus remain in deeper layers all day long (Watanabe et al., 1999, 2006), and (*ii*) the upward migration of some micronektonic species from depths beyond the range of the 38 kHz transducer (> 800 m). Indeed, total NASC values (10-800 m) were greater at night than during the day, especially in winter (Fig. 6), indicating an upward migration of deep-dwelling organisms at sunset, as already observed in the Atlantic and Pacific Oceans (Domokos, 2009; Godø et al., 2012; Escobar-Flores et al., 2013; Béhagle et al., 2014). Another consistent feature of the vertical micronekton distribution in the present

work is that NASC values overall increased in the order SL < IL < DL regardless of the spatial and temporal scales. Higher relative abundance in the DL compared to the SL (Table 4, Fig. 6) is a general feature during daytime. Interestingly, contrasted results are observed at night, in relation to the intensity of daily vertical migration of the ensonified organisms (Domokos, 2009; Escobar-Flores et al., 2013; Béhagle et al., 2014).

4.4. Micronekton and macroscale oceanography

Combination of active acoustics with remote sensing underlines the driving effect of macroscale oceanography on the distribution and abundance of micronekton in the South-Western Indian Ocean. Oceanic fronts are known to concentrate marine organisms and their predators, including air-breathing vertebrates (van Franeker et al., 2002; Bost et al., 2009), but few investigations have focused on oceanic zones themselves. Our study allowed defining a mean backscattering vertical profile of micronekton associated to each oceanic zone, from the warm tropics to the cold waters of the low Antarctic zone (Fig. 8). Hence, fronts constitute true biogeographical boundaries delimiting relatively homogenous oceanic zones likely corresponding to the habitat and ecological optimum of organisms living within (Pakhomov and McQuaid, 1996; Koubbi et al., 2011; Commins et al., 2014). A first main result of this study is the peak in total NASC values (10-800 m) in the subtropics (*e.g.* SSTZ) with lower abundance occurring in the Northern TZ and Southern SAZ and PFZ, and the lowest value in the AZ (Table 4). Few comparable data are available in the scientific literature, but an acoustic transect from New Zealand to Antarctica clearly showed similar high total NASC values (0-1000 m) in the North and much lower backscatter in the AZ (O'Driscoll et al., 2011). Higher micronektonic standing stocks in the subtropics fit well with enhanced surface chlorophyll concentrations and primary production in the subtropical zone of the Southern Hemisphere, especially in the African sector (~20-70°E) where high value corresponds to the Antarctic circumpolar current and lower values are found further South (Moore and Abbott, 2000). It is in agreement with the overall positive correlation between mid-water organisms and phytoplankton, with the putative underlying process being food availability (Domokos, 2009; Escobar-Flores et al., 2013; Irigoien et al., 2014).

A second main result is that the vertical structure of both absolute (m2 nm-2) and relative (%) micronekton abundance varied according to water masses (Table 4, Fig. 8). For example, the high overall abundance in subtropical waters were mainly due to high NASC values at greater depths (IL and DL) that contrasted with low surface values (SL), while

tropical waters are characterized by the highest NASC values in the SL, especially at night. The latter finding is in agreement with the acoustic SL being the dominant layer at night in the Central Pacific and the Mozambique Channel, but previous studies did not extent beyond tropical waters (Domokos, 2009; Béhagle et al., 2014). In contrast to our subtropical NASC data, the abundance at night was higher in the SL than in deeper layers in the Pacific Ocean (Escobar-Flores et al., 2013), but this study was mainly conducted on a longitudinal, rather than a latitudinal, basis. Finally, the low surface abundance in the AZ fit well with a poorly detailed investigation showing low surface backscatter at night South of the PF (Fig. 2 in O'Driscoll et al., 2011). Unfortunately, the almost lack of acoustic transects for oceanic waters at large horizontal and vertical scale precludes further accurate comparisons with previous similar investigations (Irigoien et al., 2014).

A last main result is that, despite very low absolute and relative SL backscatters in the wintertime in the PFZ, no major seasonal differences in SL, IL and DL NASC values were found. An increasing seasonality with increasing latitudes is an obvious physical and biological feature with seasonality being at its maximum in high-Arctic and high-Antarctic waters (*e.g.* Moore and Abbott, 2000). Lower SL micronektonic abundance in winter in the PFZ corresponds to the presumed deepening of mid-water fish (Kozlov et al., 1995) and is associated to low surface chlorophyll concentrations and primary production at that time (Moore and Abbott, 2000). Higher seasonal changes including very low biomasses in SL can be expected further South, but a recent work challenged this view with significant biomasses occurring in the very top of SL in ice-covered waters in winter (Flores et al. 2014). Finally, the Northern shift in total NASC values (Fig. 5) is well-explained by the concomitant northern shift of oceanic fronts (Fig. 8; Kim and Orsi, 2014), and hence of water masses with their associated backscatter structure in winter in the Southern Indian Ocean.

The present study highlights the usefulness of building large databases resulting from pooling of comparable acoustic records collected from both research and fishing vessels during many regular transects across years and seasons. The approach provides unique opportunities to gather basic information about the poorly known micronekton worldwide, and is a first preliminary and useful step to describe oceanic zones of relevant biological interest in terms of trophic ecology. Over the long-term, it will allow a better understanding of the variations of micronektonic structure and abundance and how they can be related to environmental changes. Clearly, however, the acoustic method described here has to be complemented in several ways, mainly during research cruises. First, the acoustic backscatter needs to be partitioned to taxa and species (Handegard et al., 2013). The use of split-beam

echosounders at multiple frequencies and the concomitant development of analytical frequency-differencing techniques will aid in partitioning the ensonified organisms in taxonomic groups (*e.g.* Madureira et al., 1993; Korneliussen and Ona, 2003). Second, combined acoustic/trawl surveys are needed to assess species community composition in these areas (selected "focal areas"; Handegard et al., 2013). More specifically, a frequency response library can be made by repeated trawl samplings on discrete and identifiable acoustic layers (Gauthier et al., 2014). Third, converting species backscatter to biomass is another key issue requiring the quantification of acoustic properties of the targeted organisms (Davison et al., 2015). Finally, remote sensing provides accurate horizontal oceanographic information, but the accuracy of oceanic feature detections would increase if they were completed by vertical sampling to relate backscatter distribution at depth with the physical and chemical properties (*e.g.* temperature, salinity, oxygen, fluorescence; Bertrand et al., 2010; Lezama-Ochoa et al., 2014) of the water column.

Acknowledgements

The authors thank A. Lebourges-Dhaussy for helpful comments on the manuscript and F. D'Ovidio for complementary funding. The present work was supported financially and logistically by the Agence Nationale de La Recherche (ANR MyctO-3D-MAP, Programme Blanc SVSE 7 2011, Y. Cherel), the Institut Polaire Français Paul Emile Victor, and the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

3.II.5. Conclusions et perspectives

Les données acoustiques collectées par les navires de recherche et de pêche le long de 18 trajets linéaires dans le sud-ouest de l'océan Indien ont permis d'étudier la distribution à grande échelle du micronecton le long d'un large gradient latitudinal (20-50 ° S) et de deux saisons différentes (été et hiver). La réponse acoustique mesurée à 38 kHz a été utilisée comme indicateur de l'abondance des organismes micronectoniques composant l'échelon trophique intermédiaire entre 10 et 800 m de profondeur. **Les résultats obtenus ont permis de confirmer le comportement migratoire jour/nuit (migrations nycthémérales) des organismes micronectoniques et leur distribution verticale organisée en trois couches distinctes** (de surface, SL, intermédiaire, IL et profonde, DL ; Béhagle et al., 2014). Par ailleurs, grâce à l'utilisation des données satellite (*voir section 3.II.2*), **une forte corrélation**

entre l'abondance et la distribution du micronecton d'une part et le type de masse d'eau traversée d'autre part a pu être mise en évidence. L'abondance micronectonique totale la plus élevée a été mesurée dans la zone subtropicale tandis que l'abondance la plus faible a été mesurée dans les eaux Antarctiques. Cette forte abondance révélée dans les eaux subtropicales provient principalement des fortes réponses acoustiques mesurées dans les couches intermédiaire et profonde. Aucune tendance saisonnière notable n'a été mise en évidence, mis à part le déplacement latitudinal connu des tendances observées vers le nord en hiver causé par le déplacement latitudinal saisonnier des fronts.

Cette étude met en évidence l'importance de construire de grandes bases de données acoustiques grâce à l'acquisition de données comparables, qu'elles soient collectées par des navires de recherche ou de pêche, le long de plusieurs trajets réguliers à travers les années et les saisons. Cette étude offre une occasion unique de recueillir des informations sur la biologie et l'écologie des organismes micronectoniques et est une étape préliminaire pour décrire les zones océaniques de cette région. Sur le long terme, ce travail permettra d'acquérir une meilleure compréhension des variations de l'abondance et de la distribution du micronecton et leurs liens avec les changements environnementaux.

Il est clair, cependant, que l'analyse menée dans ce travail pourrait être complétée par plusieurs approches nécessitant de nouvelles campagnes scientifiques en mer : (*i*) l'utilisation d'un échosondeur à faisceau scindé composé de plusieurs fréquences permettrait de différencier acoustiquement les organismes sondés, (*ii*) des opérations de chalutage combinées à l'acquisition acoustique permettraient d'identifier taxonomiquement les organismes micronectoniques de cette région ; et (*iii*) la quantification des organismes sondés et identifiés offrirait l'opportunité de convertir l'abondance estimée en biomasse absolue. Par ailleurs, la mesure *in-situ* des propriétés hydrologiques des masses d'eau traversées permettrait de mieux caractériser les distributions préférentielles et donc les habitats des organismes micronectoniques.

3.III. Discussion et perspectives de ce chapitre.

Ces deux études ont confirmé l'existence d'un lien entre l'environnement abiotique et l'organisation des éléments biotiques et démontré qu'à large- et méso-échelles, les conditions océaniques du sud-ouest de l'océan Indien structurent la distribution des organismes constituant l'échelon trophique intermédiaire.

A partir des données acoustiques enregistrées à 38 kHz, l'abondance et la distribution du micronecton ont pu être décrites. Cette fréquence n'a pas été choisie au hasard mais pour sa capacité à détecter les organismes micronectoniques dans les couches épi- et mésopélagiques (*voir section 2.III*). L'analyse de l'abondance et de la distribution du micronecton a révélé, dans les deux études, des différences acoustiques entre le jour et la nuit, tant en terme d'intensité que de répartition verticale. Ces variations d'intensité et de distribution concordent avec le phénomène connu des migrations nycthémérales (Lebourges-Dhaussy et al., 2000; Benoit-Bird et al., 2009). Une structuration en trois couches principales des densités acoustiques a néanmoins été mise en évidence dans le canal du Mozambique (*voir section 3.I.3*) et a été retrouvée à plus large échelle, dans le sud-ouest de l'océan Indien, des eaux tropicales aux eaux polaires. **Cette structuration en trois couches semble caractéristique des eaux océaniques de cette région**. Une telle structuration a récemment été mise en évidence aussi dans l'océan Pacifique (Escobar-Flores et al., 2013) avec des limites de couches différentes de celles observées dans le sud-ouest de l'océan Indien (respectivement, 200-350-550 m et 200-400-800 m). La méthode de détermination des limites en profondeur de ces couches est plus objective dans le deuxième article consacré à la distribution large-échelle du micronecton (*voir section 3.II.4*). En effet, dans le premier article (portant sur la distribution méso-échelle du micronecton, *voir section 3.I.3*), ces limites sont définies subjectivement suite à l'observation de l'ensemble du jeu de données étudié. Si les réponses acoustiques contenues dans ces couches changent, que ce soit en termes d'intensité ou de profondeur, l'information ne paraitra pas. En revanche, les limites de couches définies dans le deuxième article (*voir section 3.II.4*) sont déterminées à partir de l'intensité des réponses acoustiques sur la dimension verticale. La couche de surface s'étend de 10 m de profondeur (offset) à 95% de l'énergie acoustique mesurée entre 10 et 200 m de profondeur. La couche profonde s'étend de 5% de l'énergie acoustique mesurée entre 500 et 800 m de profondeur jusqu'à 800 m (limite d'analyse). La couche intermédiaire correspond à l'espace entre la limite basse de la couche de surface et la limite haute de la couche profonde. Ainsi, les variations d'intensité et d'épaisseur des couches principales de rétrodiffusion acoustique sont prises en compte. Néanmoins, cette méthode de traitement ne peut être appliquée que lorsque la couche intermédiaire est disjointe des deux autres. Des travaux menés par l'équipe « Ecosystèmes Marins » (CLS, Toulouse) renforcent la pertinence de cette méthode en assimilant ces données à l'échelle globale dans le modèle « SEAPODYM Mid Trophic Level » (Lehodey et al., 2010 ; *voir section 5.II*).

L'analyse de l'abondance et de la distribution du micronecton a également révélé, dans les deux études, une **forte corrélation entre la présence de structures océaniques et des différences de distributions, horizontale et verticale, des organismes micronectoniques**. Sur la dimension horizontale, à méso-échelle, les structures tourbillonnaires concentrent ou dispersent la biomasse selon leur sens de rotation. **Dans le canal du Mozambique, les tourbillons cycloniques sont biologiquement plus riches que les tourbillons anticycloniques dans 66% des cas**. De plus, leurs bordures sont souvent associées à des zones biologiquement riches (Mizobata et al.,2002 ; Quartly and Srokosz, 2004) qui concentre ponctuellement l'activité trophique, dans le temps et dans l'espace, en fonction de la durée de vie du tourbillon. A plus large échelle, celle de l'océan Indien, les fronts océaniques sont plus stables dans le temps et dans l'espace. Et même en tenant compte de la saisonnalité, les différences de distribution et d'abondance micronectoniques dans les masses d'eaux s'établissant entre ces fronts sont bien plus établies. **Dans le sud-ouest de l'océan Indien, la masse d'eau la plus « biologiquement » riche s'étend du front subtropical nord au front subantarctique**.

En résumé, l'organisation des écosystèmes hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien est peut être anticipée.

Chapitre 4 : Discrimination et distribution des cibles acoustiques à l'est des îles Kerguelen

Si tes résultats ne sont pas à la hauteur de tes espérances,
dis-toi que le grand chêne, un jour, a été un gland. [Lao Tseu]

4.I. Détections acoustiques, groupes fonctionnels et taxonomiques

4.I.1. Contexte et objectifs de cette étude

En contribuant à l'exportation du carbone organique de la surface vers le domaine mésopélagique et en servant de lien trophique intermédiaire essentiel entre le zooplancton et les prédateurs supérieurs, les organismes micronectoniques constituent l'une des composantes écologiques les plus importantes des écosystèmes hauturiers océaniques (*voir section 1.III.2*). Le micronecton se compose de divers taxons. En effet, le terme de « micronecton » comprend, dans ce travail, les petits poissons pélagiques, les céphalopodes, les petits organismes gélatineux mais également les crustacés classiquement catégorisés comme macrozooplankton (euphausiacés, amphipodes hypériens). Ainsi l'étude de l'échelon trophique à l'échelle du micronecton reste très descriptive et ne permet pas d'évaluer la contribution de tel ou tel taxon dans la dynamique spatiale des échelons trophiques supérieurs.

Dans cette étude, nous avons cherché à distinguer les différents types d'organismes composant le micronecton à partir de mesures acoustiques et d'échantillonnages biologiques réalisés au cours d'une campagne en mer dédiée au projet MyctO-3D-MAP en janvier/février 2014. Chaque type d'organisme biologique étant acoustiquement caractérisé par sa propre réponse en fréquence relative, la différence de réponse acoustique observée entre les fréquences 38 et 120 kHz a été utilisé pour tenter de distinguer les principaux groupes biologiques du micronecton en s'appuyant sur les propriétés acoustiques de deux échantillons biologiques mono-spécifiques collectés par chalutage. A notre connaissance, la caractérisation acoustique des organismes micronectoniques dans la zone subantarctique est limitée à quelques études menées près des îles Prince-Edouard et Heard (Miller, 1982 ; Perissinotto and McQuaid, 1992 ; Bedford et al., 2015).

L'objectif de ce travail était donc (*i*) d'utiliser les données acoustiques bi-fréquence et les contenus biologiques des chaluts pour développer un algorithme bi-fréquence de classification acoustique permettant de discriminer les principaux groupes biologiques composant le micronecton (*voir section 4.I.2*) avant (*ii*) d'étudier les distributions horizontale et verticale des groupes discriminés dans les eaux océaniques subantarctiques situées à l'est de Kerguelen.

4.I.2. Développement d'un algorithme bifréquence

Les propriétés acoustiques des organismes biologiques sont connues pour varier en fonction de la fréquence d'échosondage utilisée. Ainsi, en s'appuyant sur la différence des réponses en fréquence des organismes, il est possible de distinguer les groupes biologiques présents sous le sondeur (Madureira et al., 1993; Kang et al., 2002). D'après la littérature (Madureira et al., 1993 ; Kang et al., 2002 ; Kloser et al., 2002 ; Logerwell and Wilson, 2004), les organismes de type euphausiacés ont un modèle de réponse en fréquence croissant entre 38 et 120 kHz tandis que les poissons ayant une vessie natatoire gazeuse ont un modèle de réponse en fréquence plutôt décroissant entre 38 et 120 kHz (*voir section 4.I.3*, *Fig. 1*). Ainsi, en s'appuyant sur la différence des réponses en fréquence des organismes et sur les contenus biologiques des deux chaluts mono-spécifiques (T07 dans lequel 20 kg quasi purs d'euphausiacés ont été pêchés, et T14 contenant 12 kg purs de *Muraenolepis* spp. juvéniles - petits poissons à vessie natatoire gazeuse-), les limites permettant d'obtenir le meilleur compromis pour discriminer les principaux groupes biologiques ont pu être déterminées.

Dans le cadre de ce travail, le but était de pouvoir discriminer trois groupes principaux : (*i*) un groupe « swimbladder fish-like » correspondant aux poissons ayant des vessies natatoires gazeuses, (*ii*) un groupe « fluid-like » correspondant aux crustacés pélagiques (euphausiacés, décapodes, amphipodes hypériens…) et (*iii*) un groupe « other » correspondant aux autres organismes présents dans la colonne d'eau, c'est-à-dire les poissons sans vessie natatoire gazeuse, les organismes gélatineux non gazeux, ou encore un mélange d'organismes ayant de faibles différences de réponse en fréquence entre le 38 et le 120 kHz.

Avant toute analyse, toutes les données ont été ré-échantillonnées à partir des données brutes en cellules de trois pings (un ping enregistré toutes les 1,5 secondes) par un mètre de profondeur (soit environ cinq échantillons verticaux de 19,5 cm) afin de lisser légèrement les variabilités et réduire la quantité d'information (Ballon, 2010). L'ensemble des organismes ayant une très faible réponse acoustique, c'est-à-dire inférieure à -80 dB, à la fois aux

fréquences 38 et 120 kHz, sont identifiés afin d'être exclus de l'analyse bi-fréquence. En effet, les organismes micronectoniques sont caractérisés par une réponse acoustique supérieure à -70 dB aux fréquences 38 et 120 kHz (Brierley et al., 1998 ; De Robertis et al., 2010). Dans ce travail, les densités acoustiques observées étant faibles, un seuil abaissé à -80 dB a permis d'isoler les organismes micronectoniques.

Ensuite, pour distinguer les groupes biologiques principaux des données acoustiques restantes, l'approche utilisée est la suivante :

(*i*) pour chacun des chaluts mono-spécifique (T07 et T14), les échantillons acoustiques correspondants aux organismes ciblés (euphausiacés et *Muraenolepis* spp., respectivement) visibles sur l'échogramme sont extraits du reste de l'échogramme en s'appuyant sur la profondeur du trait de chalut enregistrée, de 2 m au dessus de la corde de dos jusqu'à 10 m en dessous (*voir section 4.I.3, Fig. 2*), pour isoler les échantillons acoustiques correspondants aux organismes pêchés. Les échantillons acoustiques correspondants aux autres organismes potentiellement présents pendant le trait de chalutage sont écartés. Le jeu de données ainsi formé permet de définir les paramètres acoustiques des classes « fluid like » et « swimbladder fish-like ».

(*ii*) La réponse en fréquence (38, 120 kHz) de chaque cellule d'intégration de ce jeu de données est représentée sur un graphique (*voir section 4.I.3, Fig. 3a*). La différence de réponse est évaluée en utilisant un seuil de différence ΔSv, variant de -15 à +25 dB (éq. 4.1). La quantité d'énergie « perdue » en fonction du seuil de différence choisi est ensuite mesurée (*voir section 4.I.3, Fig. 3b*) afin d'évaluer la pertinence des seuils de différence testés.

$$\Delta Sv = Sv\ 120 - Sv\ 38 \qquad (4.1)$$

(*iii*) Dans l'optique de conserver un « espace » au groupe « other » pour lequel nous n'avons pas d'échantillonnage biologique mono-spécifique et dans l'intention de limiter la perte d'énergie acoustique totale des deux autres groupes (« fluid-like » et « swimbladder fish-like ») à 10% maximum, deux seuils de différence ont été retenus pour distinguer les trois groupes « swimbladder fish-like », « fluid-like » et « other » : -1 et +2 dB (*voir section 4.I.3, Fig. 3b*).

En résumé, la méthode semi-empirique de classification bi-fréquence des réponses acoustiques développée dans ce travail est adaptée aux données collectées dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP et permet de discriminer trois principaux groupes biologiques composant le micronecton à partir de deux seuils de différence ΔSv (éq. 4.1 et 4.2) :

« swimbladder fish-like » ≤ -1 dB ≤ « other » ≤ 2 dB ≤ « fluid-like » (4.2)

4.I.3. Acoustic discrimination of micronektonic organisms using a bi-frequency analysis: the case study of Eastern Kerguelen oceanic waters

Article soumis en septembre 2015 dans le journal *Progress in Oceanography*

Nolwenn Béhagle[a,b*], Cédric Cotté[c], Anne Lebourges-Dhaussy[a], Gildas Roudaut[a], Guy Duhamel[d], Patrice Brehmer[e], Erwan Josse[a], Yves Cherel[f]

[a]IRD, UMR LEMAR 6539 (CNRS-IRD-IFREMER-UBO), BP70, 29280 Plouzané, France

[b]CNRS, UMR LOCEAN 7159 (CNRS-IRD-MNHN-UPMC), 4 place Jussieu, 75005 Paris, France

[c]MNHN, UMR LOCEAN 7159 (CNRS-IRD-MNHN-UPMC), 4 place Jussieu, 75005 Paris, France

[d]MNHN, UMR BOREA 7208(MNHN- CNRS-UPMC-IRD-UCBN-UAG), 43 rue Cuvier, CP 26,75231 Paris Cedex 05, France

[e]IRD, UMR 195 Lemar, ISRA-CRODT, Pole de Recherche de Hann, BP221, Dakar, Sénégal

[f]CNRS, UMR CEBC 7372 (CNRS-Université de La Rochelle), 79360 Villiers-en-Bois, France

[*]Corresponding author. *E-mail address:* nolwenn.behagle@gmail.com

Abstract

Despite its ecological importance, micronekton remains one of the least investigated components of the open-ocean ecosystems. Our main goal was to characterize micronektonic organisms using bi-frequency acoustic data (38 and 120 kHz), to develop an algorithm tool allowing discriminating groups of scatterers in the top 300 m of the productive oceanic zone east of Kerguelen Islands (Indian sector of the Southern Ocean). The bi-frequency algorithm was developed from acoustic properties of mono-specific biological samples collected with trawls, thus allowing to discriminate three acoustic groups of micronekton: (*i*) "swimbladder fish-like" ($\Delta S_{v,120\text{-}38} < -1$ dB), (*ii*) "fluid-like" ($\Delta S_{v,120\text{-}38} > 2$ dB), and (*iii*) "other" scatterers ($-1 < \Delta S_{v,120\text{-}38} < 2$ dB). The three groups likely correspond biologically to gas-filled swimbladder fish (myctophids), crustaceans (euphausiids and hyperiid amphipods), and fish with either lipid-filled swimbladder or no swimbladder (other myctophids), respectively. The Nautical Area Scattering Coefficient (NASC) was used as a proxy of relative biomass of acoustic

targets. The distribution of NASC values showed a complex pattern according to: (*i*) the three acoustically-defined groups, (*ii*) distribution-type structures, (*iii*) timing of the day and (*iv*) physical oceanography. NASC values increased in the order "other" < "swimbladder fish-like" < "fluid-like"; they were higher at night than during the day; a much larger proportion of scatterers occurred in layers than in patches, with the latter almost disappearing at night; and total integrated NASC values were higher within the Polar Front than south of it. Despite uncertainties with species identification, the method provided an essential descriptive baseline of the spatial distribution of micronekton. It is a promising tool to (*i*) link micronektonic group to physical parameters to define their habitats, (*ii*) investigate predator-prey interactions by combining active acoustic and bio-logging, and (*iii*) study the functioning of the pelagic ecosystem at various spatio-temporal scales.

Keywords: Euphausiid, Kerguelen, Myctophid, Polar Front, Southern Ocean, Acoustics.

1. Introduction

Micronektonic organisms (~1-20 cm in length; Kloser et al., 2009) constitute one of the most noticeable and ecologically important components of the open ocean. They amount to a substantial biomass (*e.g.* > 10 000 million tons of mesopelagic fish in oceanic waters worldwide and ~379 million tons Antarctic krill in the Southern Ocean; Atkinson et al., 2009; Irigoien et al., 2014) with high nutritional value (Shaviklo and Rafipour, 2013; Koizumi et al., 2014) leading to increasing commercial interest (Pauly et al., 1998). In oceanic waters, micronekton contributes to the export of carbon from the surface to deeper layers (the biological pump) through extensive daily vertical mesopelagic migrations to feed on near-surface organisms at night (Bianchi et al., 2013). It plays a prominent role in oceanic food webs by linking primary consumers to higher predators, including commercially targeted fish species and oceanic squids, together with charismatic species, such as marine mammals and seabirds (Rodhouse and Nigmatullin, 1996; Robertson and Chivers, 1997; Potier et al. 2007; Spear et al. 2007). Despite its ecological importance, micronekton remains one of the least investigated components of the marine ecosystems, with major gaps in our knowledge of its biology, ecology, and major uncertainties about its global biomass (Handegard et al., 2013; Irigoien et al., 2014).

Acoustic methods have been used in fishery operations and research since 1935 (Sund, 1935). Stock assessment drove a continuous improvement of the methods in order to better

investigate the distribution and abundance of targeted marine organisms (Simmonds and MacLennan, 2005). Beyond stock assessment, acoustics now extends to whole marine ecosystems, being the best available tool allowing simultaneous collection of qualitative and quantitative data on their biotic and even abiotic components (Bertrand et al., 2013). A major limitation of acoustics is that they do not provide accurate taxonomic information about the ensonified organisms. Hence, acoustic analytical tools to determine characteristics of biological backscatters were developed by comparing and quantifying the difference of mean volume backscattering strength between different frequencies. The rationale is that the acoustic properties of individual species are known to vary with the operating frequencies of the echo sounder. For example, both experimental and theoretical studies showed large variations in the average echo energy per unit biomass due to animals from "fluid-like" to "elastic shelled" organisms (Stanton et al., 1994, 1998a, 1998b). This approach has been used since the late 1970s to identify and quantify zooplanktonic scatterers (Greenlaw, 1977; Holliday and Pieper, 1980; Madureira et al., 1993a,b). Fewer acoustic tools were however developed to characterize micronektonic organisms from the open sea, while micronekton is diverse and includes small pelagic fishes, cephalopods, large crustaceans and gelatinous animals. A recent biomass estimate of mid-water fish was based on the 38 kHz frequency alone (Irigoien et al., 2014), and the difference of mean volume backscattering strength between two frequencies (38 and 120 kHz) was used to differentiate "fish", "macrozooplankton" and "zooplankton" scatterers (Fielding et al., 2012; Bedford et al., 2015).

In the Southern Ocean (water masses south the Subtropical Front), the importance of micronekton is illustrated by the considerable populations of subantarctic seabirds and pinnipeds that primarily prey on schooling myctophids and swarming euphausiids and hyperiid amphipods (Cooper and Brown, 1990; Woehler and Green, 1992; Guinet et al., 1996; Bocher et al., 2001). However, to our knowledge, acoustic investigation of mid-water organisms in lower latitudes of the Southern Ocean is limited to a few surveys (Miller, 1982; Perissinotto and McQuaid 1992; Pakhomov and Froneman, 1999), and only three recent studies discriminated acoustic groups by their bi-frequency characteristics (Fielding et al., 2012; Saunders et al., 2013; Bedford et al., 2015).

The main goal of the present work was to use bi-frequency acoustic data (38 and 120 kHz) combined with net sampling to develop an algorithm tool allowing discriminating groups of scatterers. The targeted region was the productive oceanic zone off south-eastern Kerguelen Islands, because: (*i*) several significant populations of predators are known to feed on

micronektonic organisms in the area during the summer months, namely Antarctic fur seals and king penguins on mesopelagic fishes (mainly myctophids) and macaroni penguins on euphausiids and hyperiids (Bost et al., 2002; Charrassin et al., 2004; Lea et al., 2002; C.A. Bost and Y. Cherel, unpublished data); (*ii*) myctophid fishes and euphausiids were already successfully collected in the area (Duhamel et al., 2000, 2005; authors' unpublished data); (*iii*) the region is well-characterized oceanographically, with the Polar Front rounding the Kerguelen Islands from the south to deflect northward along the eastern escarpment of the Plateau (Park et al., 2014). The rationale was that different groups of micronektonic organisms (large crustaceans and mid-water fish) should be abundant in the targeted area and that the bi-frequency acoustic data should allow investigating their horizontal and vertical abundance patterns according to distribution-type structures (patches and layers) and water masses.

2. Materials and methods

The oceanographic cruise (MD197/MYCTO) was carried out during the austral summer 2013-2014 on board the R/V *Marion Dufresne II*. The overall dataset totalized 1,320 km of acoustic data in oceanic waters off Kerguelen Islands during 14 consecutive days of recording.

2.1. Acoustic sampling

In situ acoustic data were recorded continuously (both day and night) during the period 23 January-5 February 2014 using a Simrad EK60 split-beam echo sounder operating simultaneously at 38 and 120 kHz. The transducers were hull-mounted at a depth of 6 m below the water surface. An offset of 24 m below the transducers was applied to account for: (*i*) the depth of the transducers, (*ii*) the acoustic Fresnel zone, and (*iii*) the acoustic interference from surface turbulence. Acoustic data were thus collected on a vertical range from 30 to 300 m according to the 120 kHz range. Transducers were calibrated following the procedures recommended in Foote et al. (1987). Settings that were used during data acquisition are summarized in Table 1. Movies+ software (Ifremer development) was used for assessing visually the quality of the data prior further analyses. Depending on this quality assessment, data were filtered using an in-house tool (Béhagle et al., 2015) computed with Matlab (MATLAB 7.11.0.584, Release 2010b) and Movies3D software (Ifremer

development) to remove ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) interference, background noise, and both attenuated- and elevated-signals. A quality-control parameter based on the number of filtered pings was also computed to conserve the filtering information and estimate the data quality. Then, an echo-integration by layer, with a threshold set at -120 dB, was applied on filtered acoustic data with an echo-integration cell size fixed at 3 pings per 1 m depth in order to smooth variability while keeping as much information as possible.

Table 1

Simrad EK60 echo sounder parameter settings onboard the R/V *Marion Dufresne II* during the MD197/MYCTO cruise in January-February 2014.

	38 kHz	120 kHz
Max. power (W)	1000	250
Pulse duration (ms)	1.024	1.024
Ping interval (s)	1.5	1.5
Target Strength 'TS' gain (dB)	24.65	27.03
Area backscattering coefficient (Sa) correction	-0.75	-0.30
Sample length (m)	0.189	0.189

2.2. Biological sampling

To determine the species and size composition of the dominant scatterers, trawling of micronektonic animals was conducted using the Mesopelagos trawl that was designed by Ifremer (fisheries biology and technology laboratory, LTBH, Lorient, France) (Meillat, 2012). A Scanmar acoustic device (Åsgårdstrand, Norway) was attached on the net to monitor in real time the depth of trawling simultaneously to acoustic measurements (Williams and Koslow, 1997). The net was also equipped with an elephant seal tag (Sea Mammal Research Unit, UK), that was fixed on the trawl headline. The tag was a multisensor data logger recording pressure (accuracy of 2 dbar) and hence depth, temperature, salinity and fluorescence (Blain et al., 2013). Data were downloaded at the end of the trawling operations. Only depth data were analyzed in the present work, thus providing an accurate time/depth profile for each tow.

The trawl was towed for 30 min at targeted depth at a speed of 1.5-2.5 knots. The trawl vertical and horizontal openings varied between 5 and 6 m and 10 and 12 m, respectively. The trawl has a mesh size of 4 cm in the wings, reducing to 5 mm at the codend when it worked. A terminal rigid collector was fixed on the codend in order to collect micronektonic organisms in good conditions. A total of 39 pelagic hauls (33 at night and 6 during the day) was conducted during this survey. All catches were sorted by species or lowest identifiable taxonomic groups, measured and weighed. While Antarctic krill (*Euphausia superba*) does not occur in the area, collected taxa were representative of the Polar Frontal Zone and Polar Front, including zooplankton-like organisms (*i.e.* euphausiids, amphipods, large copepods and non-gaseous gelatinous organisms), fish-like organisms (*i.e.* fish with a gas-filled swimbladder and gaseous gelatinous organisms), and other organisms (*i.e.* fish without a gas-filled swimbladder and small squids). Most trawls had mixed catches and they were not further considered here (but see Discussion below). Two trawls, however, were suitable for acoustic mark identification, because almost all the catches consisted of one single species in large quantity (*see section 2.3* below).

2.3. Bi-frequency method development

The acoustic properties of biological organisms vary with the operating frequency of the echo sounder. Therefore, comparing the echo levels of individual scatterers ensonified at different frequencies is likely to provide information on the type of targets that are present in the water column (Madureira et al., 1993a,b; Kang et al., 2002). According to the literature, zooplankton-like and non-gaseous gelatinous organisms have an increasing relative frequency response between 38 and 120 kHz (Stanton and Chu, 2000; David et al., 2001; Lavery et al., 2002; Korneliussen and Ona, 2003), whereas fish with a gas-filled swimbladder and gaseous gelatinous organisms have a stable to decreasing relative frequency response between 38 and 120 kHz, depending on the size of the gaseous inclusion (Warren et al., 2001; Kloser et al., 2002; Korneliussen and Ona, 2003) (Fig. 1). Thus, using the difference of reflectance of well-characterized biological samples collected by trawls, we determined thresholds to obtain the best compromise to separate three acoustic groups of organisms. Firstly, however, scatterers with very low mean volume backscattering strength (S_v < -80 dB on both 38 and 120 kHz) were excluded from the analyses, because we assume that they are not representative of micronektonic organisms.

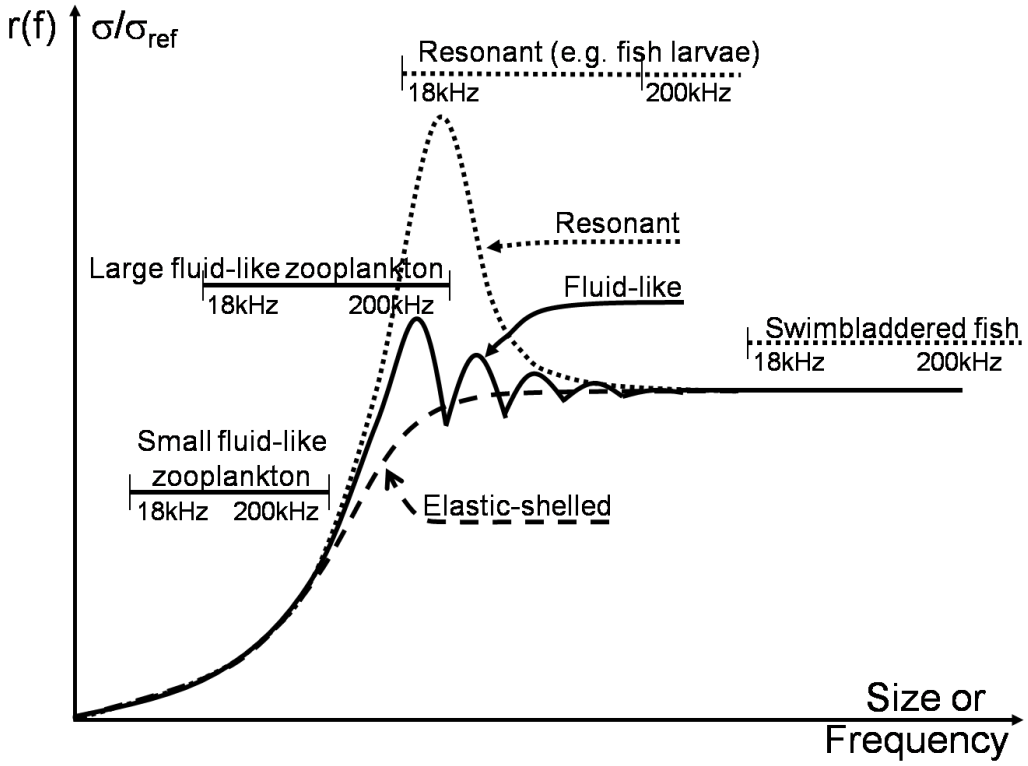

Fig. 1. Schematic description of the relative frequency response, r(f). Horizontal lines indicate typical range positions of selected acoustic categories when measured at frequencies 18-200 kHz. Source: Korneliussen and Ona (2003).

Secondly, "fluid-like" organisms were discriminated from "gas-bearing" organisms according to trawl sampling and to acoustic properties of scatterers at 38 and 120 kHz, (Simmonds and MacLennan, 2005); they referred hereafter as "fluid-like" and "swimbladder fish-like" groups, respectively. Thresholds used in the bi-frequency algorithm to discriminate acoustic groups were fixed using acoustic data from two relevant trawls, which were selected according to: (*i*) their depth (only trawls between the surface and 200 m depth were considered to minimize as much as possible saturation interference at 120 kHz), and (*ii*) the quality of their acoustic data (mainly depending on the weather; only trawls with more than 50% of clean pings were considered). Two night trawls (T07, 50 m depth and T14, 70 m depth) were mono-specific in their composition, containing almost exclusively adults of subantarctic krill *Euphausia vallentini* and juveniles of the demersal fish *Muraenolepis marmoratus*, respectively. The latter correspond to the pelagic stage of the species (Duhamel et al., 2005), *i.e.* fish were 3-4 cm long and contained a well-developped gas-filled swimbladder, as schooling myctophids have (*Electrona carlsbergi, Krefftichthys anderssoni, Protomyctophum* spp.; Saunders et al., 2013). The acoustic characteristics of these two trawls

were considered as representative of "fluid-like" and "swimbladder fish-like" scatterers, respectively. Only the acoustic characteristics corresponding in time and depth to the two trawls were taken into account to define the bi-frequency algorithm in order to be sure that they were related to the organisms effectively caught in the net. For doing this, we used the time/depth data provided by the elephant seal tag for extracting the acoustic data from 2 m above the headline up to 10 m below (or 2 m below the footrope) during a limited time period that focused on the acoustically detected aggregations (Fig. 2). The frequency response of each echo-integration cell belonging to the trawl's path was represented relatively to the 38 kHz frequency (Fig. 3a) to assess the positive *vs.* negative slope of the relative frequency response between 38 and 120 kHz.

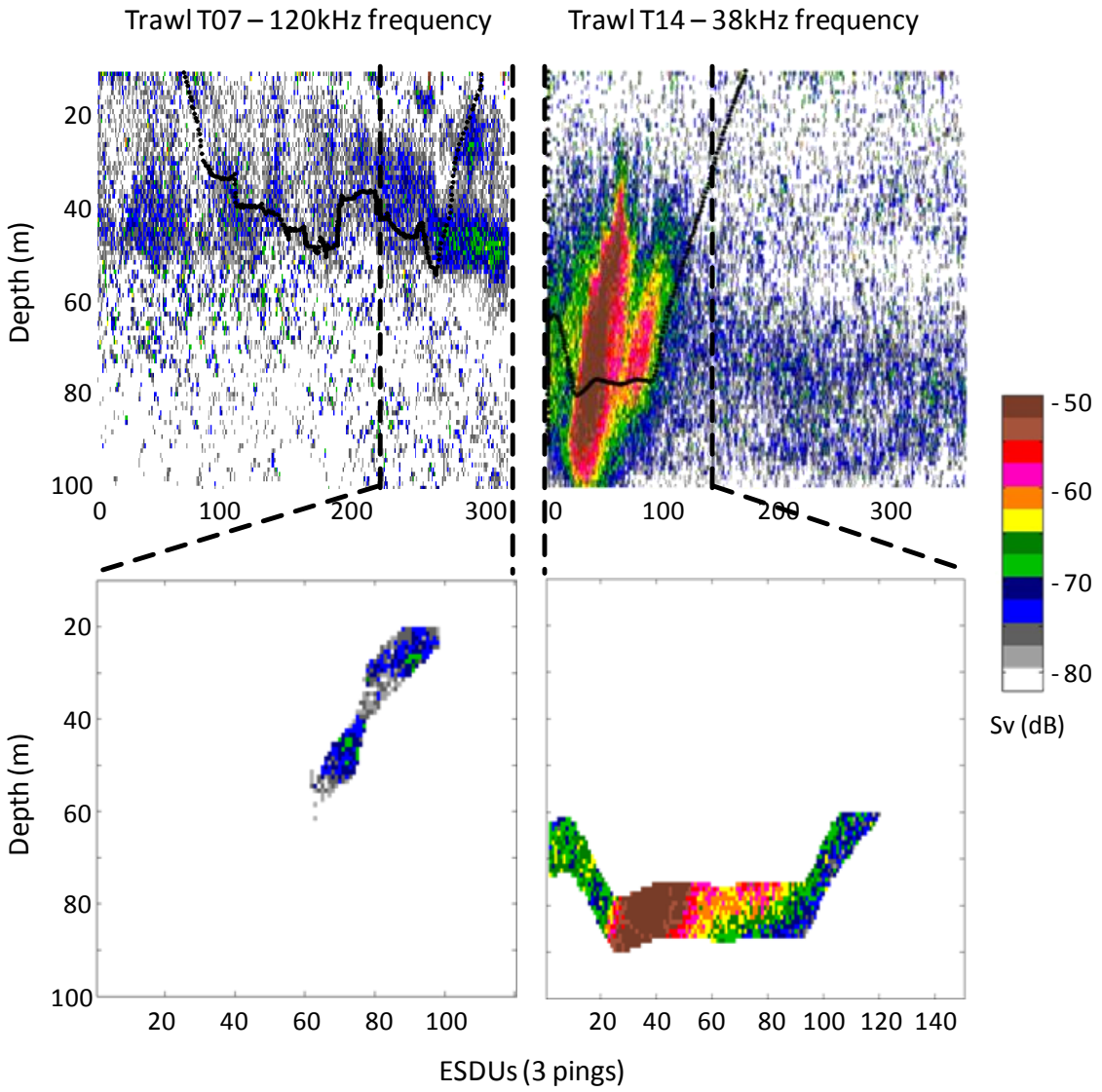

Fig. 2. Acoustic records and the corresponding MD197/MYCTO cruise trawls (T07 and T14) that were used to fix thresholds of difference in the bi-frequency algorithm. Upper panel:

complete trawl echograms with trawling depths (continuous black line) and limits of data extraction (dashed black lines). Lower panel: extracted echogram samples focusing on the trawl targeted aggregates that were selected from acoustic identification estimation. Left: T07 trawl (euphausiids) sampling on the 120 kHz frequency to discriminate the “fluid-like” group. Right: T14 trawl (gas-filled swimbladder fish) on the 38 kHz frequency to discriminate the “swimbladder fish-like” group.

Thirdly, the difference in relative frequency response ($\Delta S_{v,120\text{-}38} = S_{v,120} - S_{v,38}$) was evaluated using a varying threshold of difference, ranging from -15 to 25 dB (Fig. 3b). Indeed, according to this threshold, each sample was classified either in a group “lower than the threshold considered” or in the opposite group “upper than the threshold considered”. The total acoustic density was calculated (on 120 kHz samples for the “fluid-like” group and on 38 kHz samples for the “swimbladder fish-like” group) for each of the lower/upper groups formed and reported in percentage to total acoustic density of the aggregate for each tested threshold (Fig. 3b).

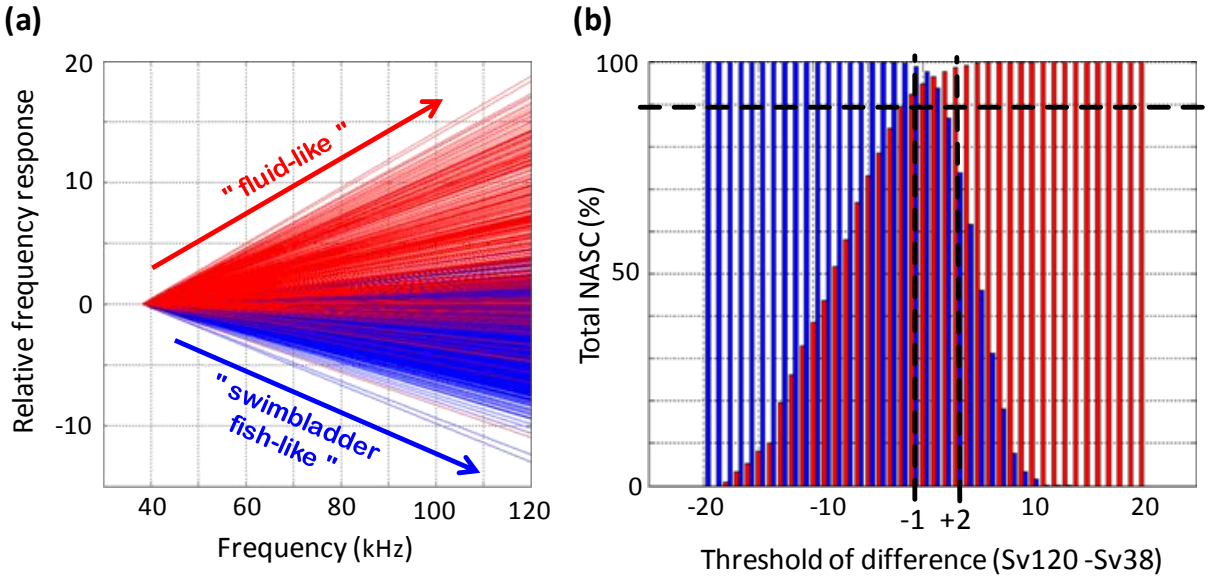

Fig. 3. Left panel (a): frequency response of each sample considered relatively to the 38 kHz frequency, with "fluid-like" samples (from the trawl T07) represented in red and "swimbladder fish-like" samples (from the trawl T14) in blue. Right panel (b): bar chart of the percentage of "fluid-like" (in red) and "swimbladder fish-like" (in blue) total NASC, among a -15 to 25 dB range of threshold of difference, used to define the best thresholds (-1 and +2

dB) delimiting the "other" group by transferring a maximum of 10% of their acoustic energy (total NASC).

Finally, the calculated "loss" of density for both "fluid-like" and "swimbladder fish-like" groups was used to define two thresholds of differences delimiting the "other" group by transferring a maximum of 10% of their acoustic energy (Fig. 3b) into the "other" group. Following this method, thresholds were defined at -1 and +2 dB. Scatterers with $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ (*i*) > +2 dB are classified in the "fluid-like" group, (*ii*) < -1 dB are classified in the "swimbladder fish-like" group and (*iii*) between -1 and +2 dB are classified in a third "other" group (Fig. 4a).

2.4. Data post-processing and statistical analyses

Volume backscattering strength (*S*v, dB re 1 m^{-1}) was used to assess the mean echo level on both 38 and 120 kHz and thus to evaluate differences of relative frequency response of the organisms considered (MacLennan et al., 2002). The acoustic density of scatterers was estimated by calculating the Nautical Area Scattering Coefficient (NASC, s_A, $m^2 \cdot nmi^{-2}$; MacLennan et al., 2002). NASC was used as a proxy of relative biomass of acoustic targets, assuming that the composition of the scattering layers and the resulting scattering properties of biological organisms are homogeneous (*e.g.* Simmonds and MacLennan, 2005; Lawson et al., 2008).

Living organisms follow non-random and non-uniform distributions (Margalef, 1979; Legendre and Fortin, 2004). Hence, acoustic data were analyzed separately in terms of patches and layers. First of all, in order to get homogenous horizontal sampling at high resolution, filtered data at 38 and 120 kHz have been echo integrated in cells of 10 m (horizontal) by 1 m (vertical) with a minimum threshold of -80dB. Patches were here defined as isolated group of echo-integrated cells limited in space (between 10 and 3000 m long) and associated to a mean volume backscattering strength Sv ≥ -63 dB on the mean NASC 38 and 120 kHz echogram. In contrast, layers were defined as continuous and homogenous area of acoustic detections with a mean Sv < -63 dB for each echo-integrated cell on the mean NASC 38 and 120 kHz echogram. The -63 dB threshold was defined by the operator after a visual analysis of the number of patches detected along a representative acoustic sample of five hours long and along increasing Sv values from -80 to -40 dB. The value of -63 dB corresponds to a threshold level over which the number of patches did not further increased.

Using the Matlab contouring tool, echo-integrated cells having a mean Sv ≥ -63 dB were extracted from the echo integrated datasets and each contour considered as a detected patch. For each patch, mean depth, vertical size, mean Sv and mean NASC at both frequencies were computed. Patches NASC were calculated as following: NASC were first summed on the vertical and then averaged on the horizontal. Cells that were not considered as patches were considered as layers. Total-, patches- and layers- datasets were then post-processed following the same bi-frequency algorithm (*see section 2.3* above). Thus, nine datasets were obtained: "fluid-like", "swimbladder fisk-like", and "other" for layer structures, same biological groups for patch structures and for the whole (*i.e.* patches and layers).

Acoustic data were analyzed from 30 to 300 m according to the applied offset (*see section 2.1*. above) and the 120 kHz emission range. Day and night data were analyzed separately because many mid-water organisms undergo diel vertical variation. The crepuscular period (45 minutes before and after sunrise and sunset) during which mid-water organisms ascends and descends (Lebourges-Dhaussy et al., 2000; Benoit-Bird et al., 2009) were excluded from the analyses. Since micronektonic distribution is structured by macroscale oceanography (Béhagle et al., 2015) and physical oceanography is complex off eastern Kerguelen Islands (Park et al., 2009; 2014), the studied region, and hence the acoustic dataset, was split into two contrasted areas according to the position of the Polar Front (~49 °S): (*i*) the southern part where the track crossed the shelf edge in polar waters located south the Polar Front, and (*ii*) the northern part, mostly out of the plateau and located within the Polar Front (PF) area (defined from sea surface height using gridded products at one-third degree resolution (AVISO, http://www.aviso.oceanobs.com)).

Statistical analyses were performed within the R environment (R Core Team, 2014). Differences of distribution between groups were statistically assessed using student t tests.

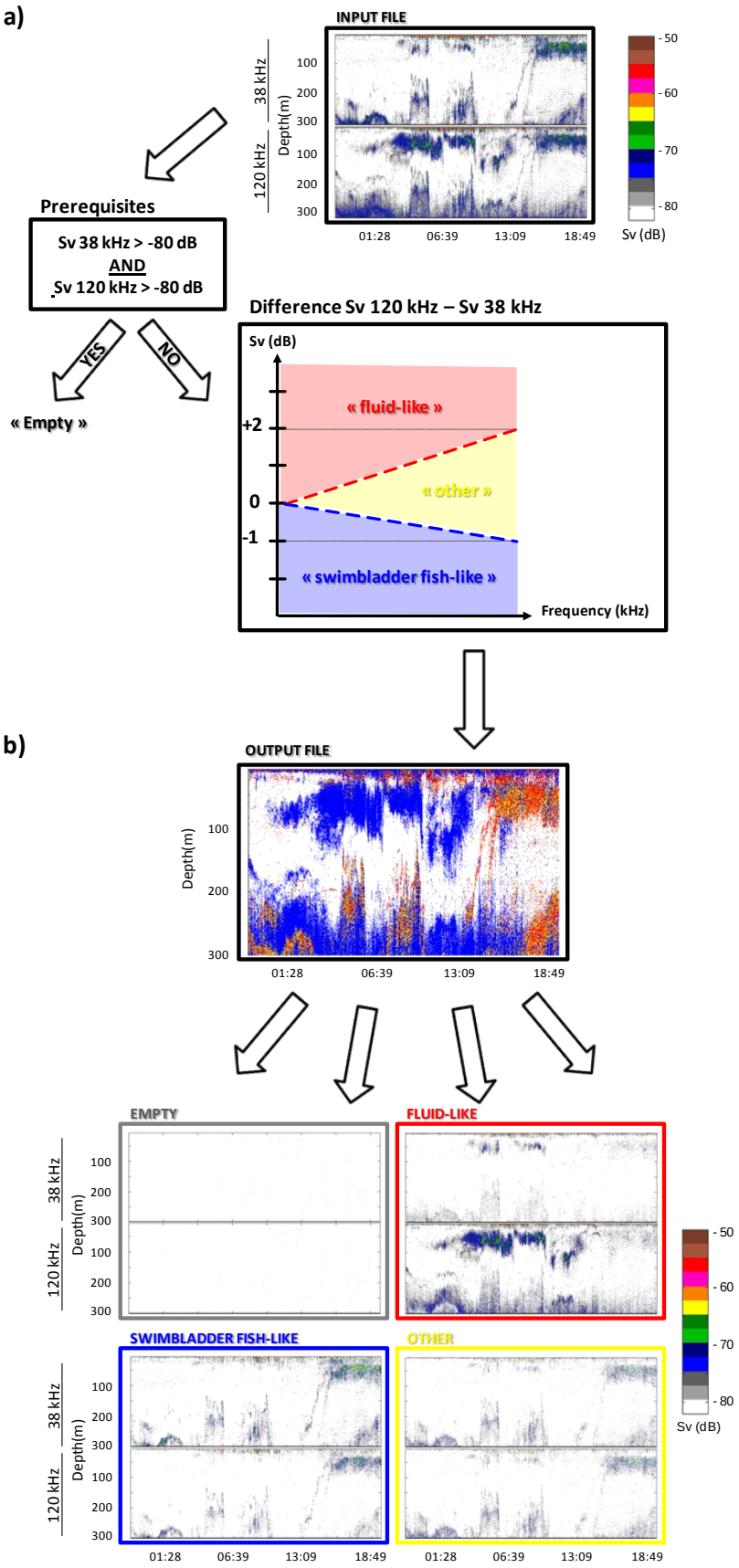

Fig. 4. Summary diagram of the bi-frequency algorithm method used in this study.

3. Results

3.1. Testing the bi-frequency algorithm

The robustness of threshold values obtained by the bi-frequency algorithm developed in the present work was tested by calculating the theoretical frequency responses of *Muraenolepis marmoratus* and *Euphausia vallentini* using the mathematical models of Ye (1997) and Stanton et al. (1994), respectively. The Ye (1997) model highlights a $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ value of -0.4 dB for fish of 3 to 4 cm length (as sampled during the T14 trawl), and the Stanton et al. (1994) model highlights a $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ value of +1.9 dB for euphausiids of 26 mm length (as sampled during the T07 trawl). Using the bi-frequency algorithm, the $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ thresholds amounted to -1 and +2 dB, respectively, and are thus consistent with the results of mathematical models. Our threshold values were even stronger than those of the models ($-1 < -0.4$ and $2 > 1.9$ dB), thus highlighting the selectivity of the algorithm. According to biological samples (see *section 2.2.* above) and acoustic properties of scatterers at 38 and 120 kHz (see *section 2.3* above), three acoustic groups have been defined for micronektonic organisms: (*i*) "swimbladder fish-like" ($\Delta S_{v,120\text{-}38} < -1$ dB), (*ii*) "fluid-like" ($\Delta S_{v,120\text{-}38} > 2$ dB), and (*iii*) "other" scatterers ($-1 < \Delta S_{v,120\text{-}38} < 2$ dB).

3.2. Horizontal distribution of acoustic groups of micronekton

The horizontal distribution of NASC values in the 30-300 m depth range varied spatially (northern and southern tracks), temporally (time of the day), and according to the distribution-type structures (patches and layers) and to the three acoustically-defined groups of micronektonic organisms (Fig. 5, Tables 2 and 3). Several features were notable: (*i*) total integrated NASC values were ~2-3 times higher in the northern than in the southern tracks; (*ii*) overall NASC values increased in the order "other" < "swimbladder fish-like" < "fluid-like", with NASC values being 1.8-3.1 and 6.3-8.8 higher in "fluid-like" than in "swimbladder fish-like" and "other" organisms, respectively; (*iii*) with one exception (see below), NASC values of each group were higher at night than during the day; (*iv*) a much larger proportion of scatterers of the three groups occurred in layers than in patches; (*v*) the layers/patches difference was more pronounced at day than during the night, with patches almost disappearing at night (< 1% of the total NASC values); (*vi*) during the day, a higher

proportion of “swimbladder fish-like” (10-26%) and “other” (10-34%) than “fluid-like” (4-5%) scatterers occurred in patches.

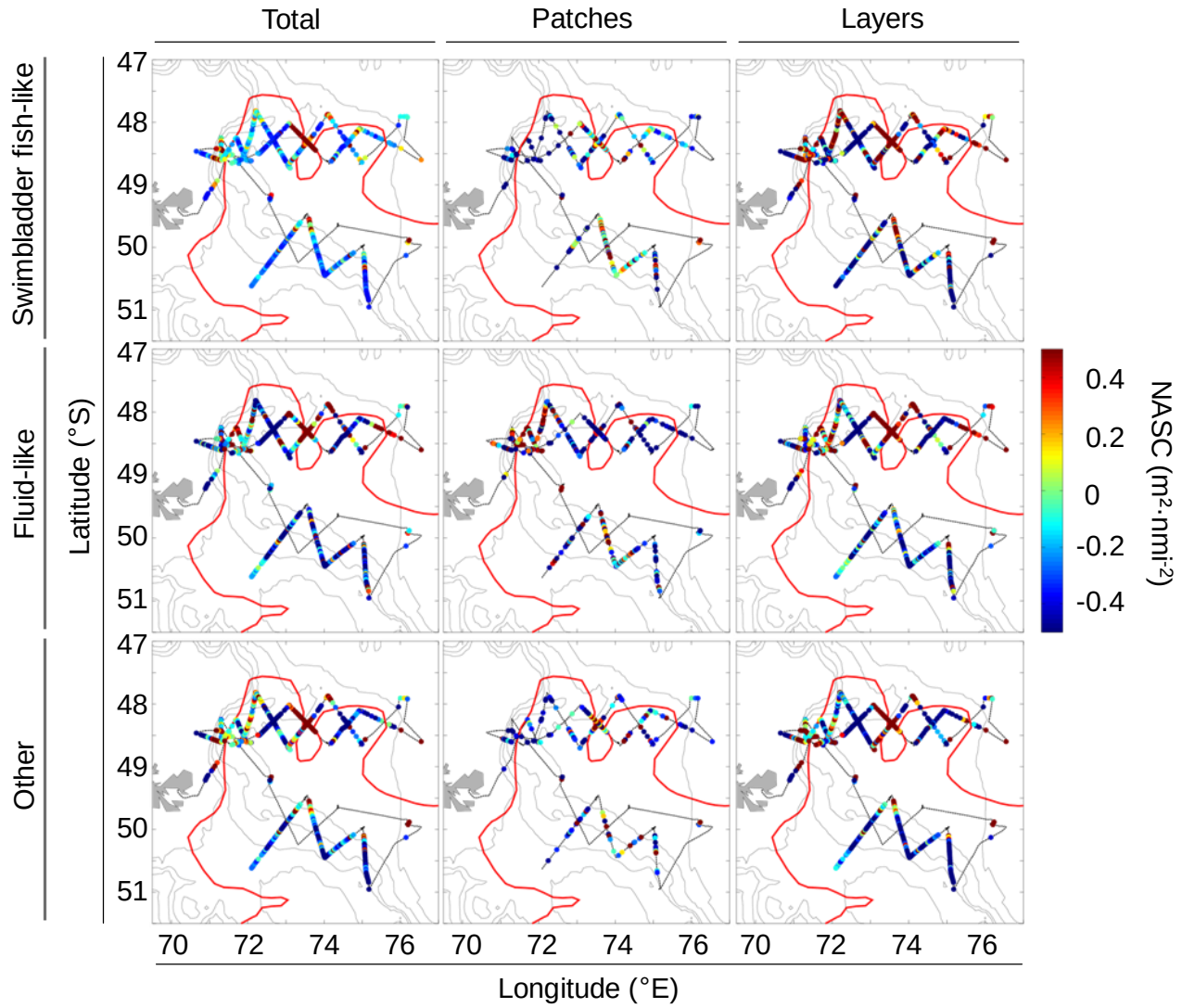

Fig. 5. Total density (NASC, in $m^2 \cdot nmi^{-2}$, colored on ship track) observed during the MD197/MYCTO cruise integrated from 30 to 300 m depth for each acoustic group (“swimbladder fish-like”, fluid-like” and “other” groups) and for each distribution-type structure (patches and layers). Red line indicates the position of the Polar Front (PF).

Table 2

Acoustic density (NASC, in $m^2 \cdot nmi^{-2}$) per echo integration cell of each acoustic group ("swimbladder fish-like", "fluid-like" and "other" groups). Values are means ± SD. The small size of the 10 m horizontal cells explains both their numbers and very large variances.

Time period	Tracks	Echo integration cell per 10 m (n)	Total NASC values at 38 or 120 kHz ($m^2 \cdot nm^{-2}$)	"Fluid-like" NASC values at 120 kHz ($m^2 \cdot nm^{-2}$)	"Swimbladder fish-like" NASC values at 38 kHz ($m^2 \cdot nm^{-2}$)	"Other" NASC values at 38 kHz ($m^2 \cdot nm^{-2}$)
Day	Northern	69150	446 ± 3402	283 ± 2641	107 ± 1073	56 ± 756
	Southern	37724	273 ± 1642	209 ± 1507	42 ± 563	22 ± 136
	Both tracks	106874	385 ± 2907	257 ± 2305	84 ± 926	44 ± 614
Night	Northern	15252	649 ± 3091	351 ± 2432	225 ± 1487	73 ± 454
	Southern	5065	195 ± 579	73 ± 431	84 ± 372	38 ± 32
	Both tracks	20317	536 ± 2701	282 ± 2122	190 ± 1303	64 ± 394
Day and night	Northern	84402	483 ± 3349	295 ± 2604	129 ± 1160	59 ± 711
	Southern	42789	264 ± 1555	193 ± 1423	47 ± 544	24 ± 128
	Both tracks	127191	409 ± 2875	261 ± 2277	101 ± 998	47 ± 584

Table 3

Acoustic density (NASC, in $m^2 \cdot nmi^{-2}$) summed in the 30-300 m depth range and percentage contributions (between brackets) of each acoustic group ("swimbladder fish-like", "fluid-like" and "other" groups) as patches and layers (see text for definitions). Daytime and nighttime were considered separately, as the Northern and Southern tracks were.

Tracks	Groups	Day			Night		
		Total (10^6 m^2 nmi^{-2})	Patches (%)	Layers (%)	Total (10^6 m^2 nmi^{-2})	Patches (%)	Layers (%)
Northern	Swimbladder	11.68 (25.9)	10.3	89.7	5.64 (32.0)	0.8	99.2
	Fluid	29.30 (65.0)	4.7	95.3	10.41 (59.1)	0.8	99.2
	Other	4.10 (9.1)	9.7	90.3	1.56 (8.9)	0.7	99.3
	Total	45.08 (100.0)	6.6	93.4	17.61 (100.0)	0.8	99.2
Southern	Swimbladder	2.23 (12.9)	26.1	73.9	0.68 (44.4)	0.5	99.5
	Fluid	14.21 (82.2)	3.4	96.6	0.66 (43.2)	0.0	100.0
	Other	0.85 (4.9)	34.0	66.0	0.19 (12.5)	0.2	99.8
	Total	17.30 (100.0)	7.9	92.1	1.53 (100.0)	0.2	99.8
Total	Swimbladder	13.92 (22.3)	12.8	87.2	6.31 (33.0)	0.8	99.2
	Fluid	43.51 (69.8)	4.3	95.7	11.07 (57.8)	0.8	99.2
	Other	4.95 (7.9)	13.9	86.1	1.75 (9.2)	0.6	99.4
	Total	62.38 (100.0)	6.9	93.1	19.14 (100.0)	0.8	99.2

3.3. Vertical distribution of acoustic groups of micronekton

The vertical distribution of NASC values of the three acoustically-defined groups of micronektonic organisms varied spatially (northern and southern tracks), temporally (time of the day), and according to the distribution-type structures (patches and layers) (Fig. 6, Table 4). Overall, "fluid-like" organisms were structured in layers and their NASC values showed: (*i*) a peak at shallow depths (< 100 m) during the day with an intermediate inter-quartile range revealing a rather unimodal vertical distribution; and (*ii*) a progressive increase with depth from 150 to 300 m. The pattern was similar at night, but with significantly lower values ($t = 17.5$, $p < 0.001$) and higher inter-quartile range, highlighting a consistent distribution in the range 30-300 m. "Swimbladder fish-like" scatterers showed a different vertical pattern with a well-defined change between day and night. While most scatterers were structured in layers, they were more patchily distributed during the day with a main mode at ~150 and ~70 m in the northern and southern tracks, respectively. Patches almost completely disappeared at night during which "swimbladder fish-like" organisms occurred in more diffuse layers with a unimodal distribution in the north at ~30 m and a bimodal distribution in the south at ~65 and ~200 m. The distribution of "other" organisms showed no obvious patterns, with discrete small patches during the day and more obvious layers at night, especially at shallow depths in the northern track (Fig. 6, Table 4).

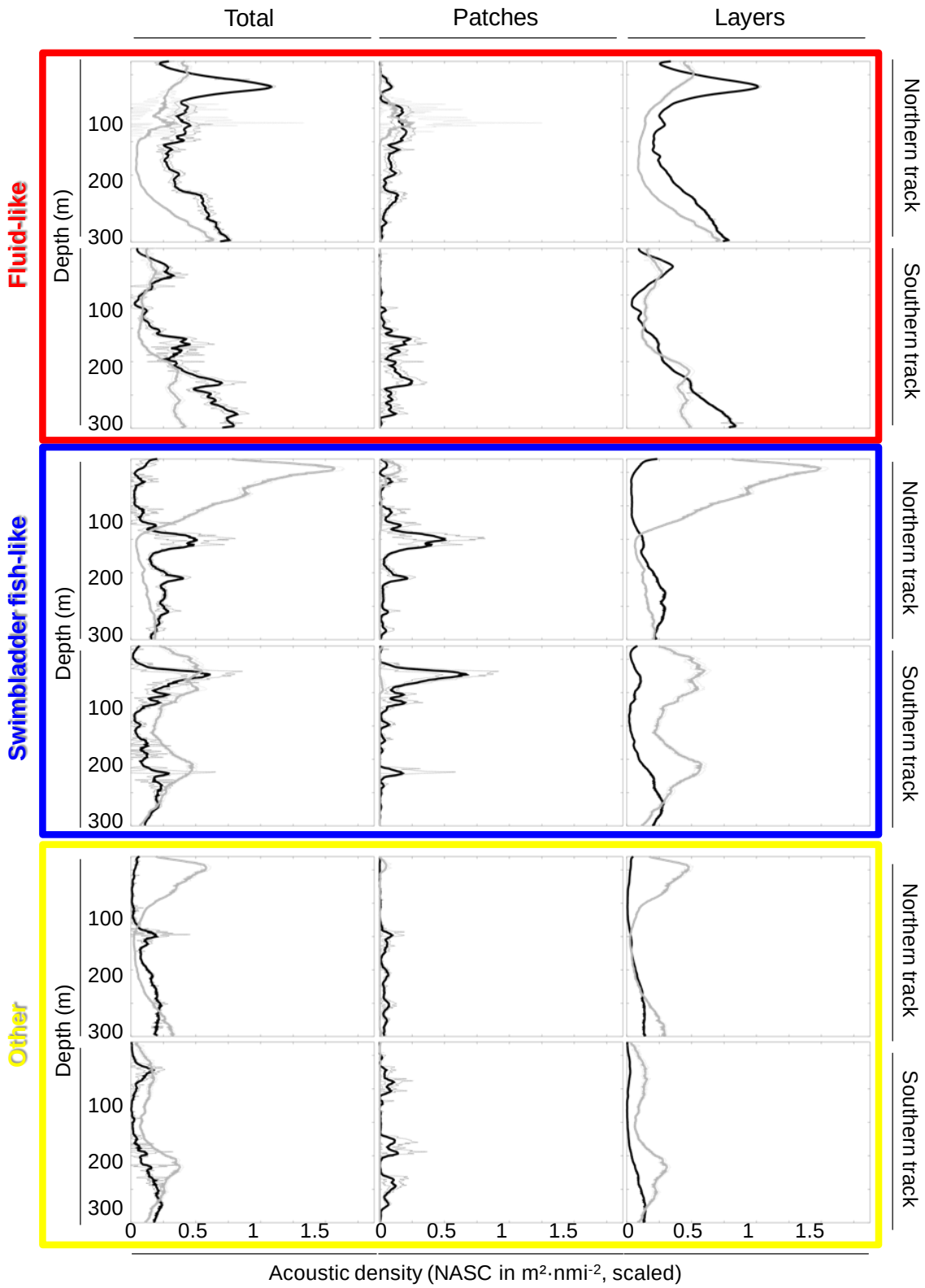

Fig. 6. MD197/MYCTO cruise mean vertical NASC profiles from 30 to 300 m depth of each acoustic group ("swimbladder fish-like", fluid-like" and "other" groups) for day (black lines) and night (grey lines) and for each distribution-type structure (patches and layers). Dashed lines indicate the 95% confidence intervals.

Table 4

Maximum acoustic density (NASC) depth, median acoustic density and inter-quantile range proportion of acoustic groups (calculated on the 38 kHz for the "swimbladder fish-like" and "other" groups and on the 120 kHz for the "fluid-like" group) according to the tracks (northern and southern), time of the day (day and night) and distribution-type structures (patches and layers).

Timing	Tracks	Groups	Maximum NASC depth (m)	Median NASC values (m^2 nmi^{-2})	Inter-quantile range (%)
Total					
Day	Northern	Swimbladder	148	0.16	24.6
		Fluid	66	0.36	23.9
		Other	147	0.09	50.0
	Southern	Swimbladder	72	0.11	19.3
		Fluid	275	0.23	47.7
		Other	270	0.05	54.5
Night	Northern	Swimbladder	42	0.13	27.3
		Fluid	295	0.20	50.0
		Other	45	0.10	33.3
	Southern	Swimbladder	65	0.23	34.7
		Fluid	294	0.13	54.3
		Other	214	0.12	25.0
Patches					
Day	Northern	Swimbladder	147	0.03	10.4
		Fluid	109	0.05	17.1
		Other	143	0.02	30.0
	Southern	Swimbladder	68	0.01	9.7
		Fluid	163	0.02	36.4
		Other	194	0.01	27.8
Night	Northern	Swimbladder	45	0.00	7.1
		Fluid	122	0.00	0.0
		Other	41	0.00	0.0
	Southern	Swimbladder	94	0.00	0.0
		Fluid	38	0.00	0.0
		Other	58	0.00	0.0
Layers					
Day	Northern	Swimbladder	230	0.13	59.3
		Fluid	65	0.31	32.9
		Other	297	0.04	53.8
	Southern	Swimbladder	263	0.07	54.2
		Fluid	292	0.21	39.7
		Other	297	0.02	46.2
Night	Northern	Swimbladder	42	0.14	27.7
		Fluid	294	0.22	45.3
		Other	45	0.09	36.6
	Southern	Swimbladder	65	0.28	33.3
		Fluid	294	0.19	53.7
		Other	214	0.10	27.6

4. Discussion

Historically, most of the acoustic investigations conducted in the Southern Ocean since the 1960s focused on Antarctic krill (Demer and Conti, 2005; Fielding et al., 2014), due to its high and variable biomass (Atkinson et al., 2009), key role in the high-latitude pelagic ecosystem (Ainley and DeMaster, 1990) and developing commercial fisheries (Nicol et al., 2012). More recently, the concept of a distinct Antarctic open-ocean food chain where Antarctic krill is absent pointed out the importance of other micronektonic organisms, including mid-water fish (Rodhouse and White, 1995). Hence, different groups were acoustically characterized in the Antarctic krill zone (Fielding et al., 2012; Saunders et al., 2013), but, to our knowledge, few acoustic information is available in Northern waters of the Southern Ocean where Antarctic krill is ecologically replaced by other micronektonic organisms, namely euphausiids, a few hyperiid amphipods and myctophid fishes.

The present study focused on productive waters off eastern Kerguelen Islands, where numerous top predators target micronektonic organisms different from Antarctic krill (Guinet et al. 1996). It provides first a useful analytical tool to discriminate three different acoustic groups of micronektonic organisms from a bi-frequency processing of acoustic data (38 and 120 kHz). In a second step, the bi-frequency algorithm was biologically tested to depict the horizontal and vertical (30-300 m) distribution and abundance of the three acoustic groups according to their distribution-type structures (patches and layers) and macroscale oceanography in cold waters at and near the Antarctic Polar Front.

4.1. Methodological comments and biological interpretation of the acoustic groups

Methodologically, the frequency-dependent technique based on estimated difference between mean volume-backscattering strength at 38 and 120 kHz was already used to characterize acoustic groups (Madureira 1993a,b; Brierley et al., 1998). The most recent investigations defined two micronektonic groups in Antarctic waters, namely Antarctic krill (macrozooplankton) that was identified using a 2-12 or 2-16 dB $\Delta S_{v,120-38}$ window (Fielding et al., 2012, 2014), and myctophids (gas-filled swimbladder fish) that were characterized by $\Delta S_{v,120-38} < 2$ or < 0 dB (Fielding et al., 2012; Saunders et al. 2013). Elsewhere, a threshold at $\Delta S_{v,120-38} = 2$ dB was used to discriminate gas-filled swimbladder fish (< 2 dB) from euphausiids (> 2 dB) (De Robertis et al., 2010; Ressler et al., 2015). Using the same overall

approach, our $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ threshold values fit well with theoretical models (Ye, 1997; Stanton et al., 1994). The $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ threshold value (-1 dB) to discriminate "swimbladder fish-like" backscatters was even lower than the previously used values (0-2 dB). Hence, our identification of "swimbladder fish-like" backscatters is more conservative than in previous investigations, and the method allowed discriminating a third intermediate group of backscatters at $-1 < \Delta S_{v,120\text{-}38} < 2$ dB.

Micronektonic organisms that constituted the three acoustic groups of backcatters can be tentatively defined using a combination of bi-frequency threshold values, acoustic sampling depth (30-300 m), net sampling (Hunt et al., 2011) and predators' diet (Guinet et al., 1996) within the studied area. (*i*) The "fluid-like" group ($\Delta S_{v,120\text{-}38} > 2$ dB) is likely to correspond primarily to crustaceans, including euphausiids (*e.g. Euphausia vallentini, E. triacantha, Thysanoessa* spp.) and hyperiids (*Themisto gaudichaudii*). Non-gas bearing gelatinous organisms (*e.g.* salps) also occur in the area (Hunt et al., 2011) and they were collected during the cruise, it is here assumed that their acoustic signature was similar to "fluid-like" signature (Wiebe et al., 2010). (*ii*) The "swimbladder fish-like" group ($\Delta S_{v,120\text{-}38} < -1$ dB) includes gas-bearing gelatinous organisms and gas-filled swimbladder fish. Siphonophores occur in the Southern Ocean, but their abundance is relatively low in Kerguelen waters (Hunt et al., 2011). On the other hand, mesopelagic fish were intensively collected, with most of them belonging to the Family Myctophidae in terms of species, number and biomass (Duhamel et al., 2005). Not all myctophid species contain a gas-filled swimbladder, however, and it is likely that the acoustically detected myctophids were primarily *Electrona carlsbergi*, *Krefftichthys anderssoni* and *Protomyctophum* spp. but it was not possible to differentiate between species (Marshall, 1960; Saunders et al., 2013). Noticeably, all those species are targeted by the myctophid-eater king penguin (Bost et al., 2002; Cherel et al., 2002) and they are known to form school structures (Saunders et al., 2013). *Krefftichthys anderssoni* was the commonest net-caught myctophid during the cruise and *Protomyctophum bolini* and *P. tenisoni* also occurred in significant numbers in trawls (authors' unpublished data). (*iii*) The "other" group of scatterers ($-1 < \Delta S_{v,120\text{-}38} < 2$ dB) most likely corresponds to other fish, meaning lipid-filled swimbladder species and fish with no swimbladder (Simmonds and MacLennan, 2005). Again these characteristics point out myctophid fish in the area, including *Electrona antarctica* and *Gymnoscopelus braueri* that ranked second and third amongst the net-caught myctophids during the cruise (authors' unpublished data) together with other *Gymnoscopelus* species that constitute the main prey species of fur seals *Arctocephalus* spp. (Marshall, 1960; Lea et al., 2002; Saunders et al.,

2013). Theoretically also, the "other" group can include a combination of "fluid-like" and "swimbladder fish-like" scatterers living in mixed and homogenous layers or patches, thus overall resulting in intermediate $\Delta S_{v,120\text{-}38}$ values.

4.2. Horizontal and vertical distribution of the acoustic groups

The acoustic density of micronektonic scatterers (NASC) varied both in time and space, thus showing a complex pattern depending on acoustically-defined groups, time of the day (day/night), depth (30-300 m), the distribution-type structures (patches and layers) and macroscale oceanography (Northern and Southern tracks). Firstly, depth-integrated NASC values of the three acoustic groups were higher in the Northern than the Southern tracks, which corresponded to the Polar Front (PF) and Northern Antarctic waters, respectively. This is consistent with the high abundance of micronekton recorded in frontal areas of the Western Indian sector of the Southern Ocean (Pakhomov et al., 1996; Pakhomov and Froneman, 2000). The Northern track of the survey crossed the PF several times and notably at a mesoscale feature related to a southward intrusion of northern waters from the Polar Frontal Zone across the PF. Interestingly, the feature was associated with high NASC values (Fig. 5), which is in agreement with biomass accumulation at mesoscale eddies (Godø et al., 2012). Secondly, the finding of an overall higher biomass at night than during the day is in accordance with a recent large-scale acoustic investigation in the Western Indian Ocean (Béhagle et al. 2015) and the general trend of upward migration of deep-dwelling zooplanktonic and micronektonic organisms at sunset in oceanic waters (Domokos, 2009; Escobar-Flores et al., 2013; Béhagle et al., 2014). Finally, other key features of micronektonic distribution was the much higher NASC values in layers (> 92% of total NASC values) than in patches, and the almost disappearance of patches (< 1%) at night when compared to the daylight hours (Table 4). The latter feature is related to the diel behaviour of mid-water organisms that disperse at night to feed in the epipelagic zone (Hays, 2003).

Overall, NASC values increased in the order "other" < "swimbladder fish-like" < "fluid-like" groups, which is in agreement with the predator-prey biomass pyramid, *i.e.* a higher biomass of crustaceans than of crustacean-eater mid-water fish (Pakhomov et al., 1996; Cherel et al., 2010). "Fluid-like" scatterers occurred predominantly within layers with a bimodal distribution at shallow and deep depths (Fig. 6). A similar bimodal vertical distribution was previously observed from acoustic-based records at the PF area westward (Pakhomov et al., 1994). A prominent feature of "fluid-like" scatter occurrence in Kerguelen

waters was a well-defined layer at ~60 m depth during the day, which likely corresponds to some key crustacean species collected with nets (*E. vallentini*, *Thysanoessa* spp., *T. gaudichaudii*; Pakhomov and Froneman, 1999; Hunt et al., 2011; this study). Noticeably, those crustacean species form the bulk of the food of the most abundant diving air-breathing predator from the area, the macaroni penguin (*Eudyptes chrysolophus*), which predominantly forages at 20-60 m depth during the day (Sato et al., 2004; Bost and Cherel, unpublished data).

Most scatterers of the "swimbladder fish-like" and "other" groups were structured in layers which were more pronounced at night than during the day. Especially obvious was a ~50 m-deep layer during the northern track that suggests a high abundance of mid-water fish in the upper epipelagic at night. Indeed, surface layers are invaded at that time by myctophids in Kerguelen waters and elsewhere, with the species including a pool of gas-filled swimbladder-, lipid-filled swimbladder- and swimbladderless myctophids (Duhamel et al., 2005; Collins et al., 2012; Saunders et al., 2013). This pattern corresponds well with the night-time diving behaviour of Antarctic fur seals (*A. gazella*) that prey primarily on mid-water fish at 40-60 m depth in eastern Kerguelen waters (Lea et al., 2002, 2006). A major characteristic of the "swimbladder fish-like" group was the significant amount of scatterers structured in patches during daytime. It is likely that patches corresponded to schools of fish, as already depicted in the Atlantic sector of the Southern Ocean (Fielding et al., 2012; Saunders et al., 2013), and that the species were mainly myctophids with a gas-filled swimbladder (Collins et al. 2008). Patch depth observed during the survey was < 180 m, thus suggesting that they were composed of *Krefftichthys anderssoni* and *Protomyctophum* spp., and not of deeper-living species as *E. carlsbergi* (Duhamel et al., 2005; Collins et al., 2008; Flynn and Williams, 2012). Indeed, the survey overlapped the foraging area of the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) that is known to target primarily *K. anderssoni* in the 100-150 m depth range during the day (Bost et al., 2002; Charrassin et al., 2004; C.A. Bost and Y. Cherel, unpublished data). Interestingly, patches occurred at different depths during the northern (~150 m) and southern (~70 m) tracks, which can be related to different species within patches or to physical oceanography in different water masses or to a combination of both. Little available information shows that myctophids are linked to the physical, chemical and biological characteristics of the water column, with bottom depth, temperature and oxygen content of the water being key environmental factors controlling their distributions (Hulley and Lutjeharms, 1995).

In conclusion, the present study highlights the usefulness of combining acoustic records with biological sampling to develop reliable bi-frequency algorithms to discriminate groups of backscatters. When validated, the method bypasses the problem of net avoidance by micronekton, especially during the daylight hours (Kloser et al., 2009; Pakhomov and Yamamura, 2010; Kaartvedt et al., 2012). Despite uncertainties with species identification and depth limitation in acoustic data, it provides an essential descriptive baseline of the spatial distribution and structure of micronektonic organisms. More at-sea investigations are needed to better define the species-specific acoustic response of crustaceans (*e.g.* Madureira et al., 1993b), myctophids (*e.g.* Gautier et al., 2014) and gelatinous organisms (*e.g.* Wiebe et al., 2010). As it stands, however, the method can already help (*i*) to link micronektonic group distribution to physical oceanography both horizontally and vertically to better define their oceanic habitats (Koubbi et al., 2011), (*ii*) to investigate predator-prey interactions by combining in real time acoustic surveys and bio-logging (Benoit-Bird et al., 2011; Bedford et al., 2015), and hence (*iii*) to gather useful information on the functioning of the still poorly known oceanic ecosystem. Overall, the distribution of the acoustic groups fit well with the at-sea behaviour of air-breathing diving predators from Kerguelen Islands (see above). More specifically however a thorough comparison between net trawling and predators foraging ecology underlines some fundamental mismatches that can be investigated using active acoustic. For example, the subantarctic krill *E. vallentini* is traditionally considered to live deeper than 100 m during the day (Perissinotto and MacQuaid, 1992; Hamame and Antezana, 2010), while it is one of the most important preys of various diurnal seabirds (*e.g.* crested penguins) that feed primarily in the top 50 m of the water column (Ridoux, 1988; Tremblay and Cherel, 2003; Sato et al., 2004).

Acknowledgements

The authors thank the officers, crew and scientists of the R/V *Marion Dufresne II* for their assistance during the research cruise LOGIPEV197. This work was supported financially and logistically by the Agence Nationale de La Recherche (ANR MyctO-3D-MAP, Programme Blanc SVSE 7 2011, Y. Cherel), the Institut Polaire Français Paul Emile Victor, and the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

4.I.4. Conclusion et perspectives

A partir de la réponse acoustique des deux échantillons biologiques mono-spécifiques et des modèles mathématiques théoriques, deux seuils de différence (Sv120-Sv38 = -1 et +2) ont été déterminés pour caractériser acoustiquement trois groupes biologiques composant le micronecton (éq. 4.2). Par ailleurs, en s'appuyant sur une littérature adaptée à notre zone d'étude, les organismes affectés au groupe « fluid-like » sont associés aux crustacés de type euphausiacés et amphipodes hypériens et les organismes du groupe « swimbladder fish-like » aux poissons contenant une vessie natatoire gazeuse tels que les myctophidés échantillonnés par chalutage *Electrona carlsbergi*, *Krefftichthys anderssoni* ou *Protomyctophum* spp.

A partir des densités acoustiques estimées (NASC), cette étude a permis (*i*) de souligner la **dominance du groupe « fluid-like » en terme d'abondance totale sur la zone** et (*ii*) de mettre en évidence une **distribution hétérogène pour chaque groupe biologique discriminé en réponse à un contexte environnemental contrasté**. En effet, même si globalement, les densités acoustiques enregistrées dans la partie nord (zone frontale hétérogène) se sont avérées plus élevées qu'au sud (masse d'eau inter-frontale homogène), des différences structurelles de distribution des groupes biologiques discriminés ont été observées en fonction du cycle nycthéméral : (*i*) la distribution des organismes « swimbladder fish-like » et « other » a été caractérisée par une distribution organisée majoritairement en couches de jour comme de nuit mais accompagnée d'agrégats le jour qui s'avèrent absents la nuit; (*ii*) les organismes du groupe « fluid-like » ont, quant-à-eux, montré une distribution bimodale organisée en couches, de jour comme de nuit ; et ce au nord comme au sud de notre zone d'étude.

Il est primordial de mieux comprendre l'écologie du micronecton, particulièrement dans cette région intensivement utilisée par une large communauté de prédateurs qui se reproduisent sur les îles de l'archipel de Kerguelen, tels que les oiseaux (manchots royaux et gorfous macaroni) et les mammifères marins (otaries et éléphants de mer) (Guinet et al., 1996 ; Duhamel et al., 2000). **Cette étude met en lumière une approche robuste combinant des enregistrements acoustiques avec des échantillonnages biologiques pour développer un algorithme bifréquence fiable permettant la classification acoustique des organismes biologiques composant le micronecton**. Malgré les incertitudes d'identification des espèces et la limitation d'exploration en profondeur liée à l'acquisition acoustique en 120 kHz, **ce travail fournit une base descriptive essentielle de la distribution spatiale et de la structuration des principaux organismes micronectoniques dans cette région spécifique**

de l'océan Austral. Pour approfondir cet aspect très descriptif et très localisé de la distribution des organismes micronectoniques, **d'autres travaux sont amorcés pour** (*i*) **comparer les différentes stratégies alimentaires des prédateurs supérieurs qui exploitent la zone est des Kerguelen avec la distribution de leurs proies décrite par acoustique**, (*ii*) **étudier l'influence de l'environnement dynamique sur les habitudes écologiques du micronecton**, avec notamment une étude focalisée sur l'influence de la thermocline sur la distribution des agrégats et des couches observés par acoustique et (*iii*) **décrire la distribution des organismes micronectoniques discriminés par acoustique à plus large échelle**.

4.II. Comparaison de deux modes d'échantillonnage : acquisition acoustique *vs.* manchot royal

4.II.1. Contexte et objectifs de cette étude

Pour les prédateurs supérieurs, la prospection alimentaire est un comportement vital déterminant la quantité d'énergie ensuite allouée à chaque trait d'histoire de vie comme la croissance ou la reproduction. L'environnement dans lequel se déplacent ces prédateurs est hétérogène dans l'espace et dans le temps et va structurer leur comportement. En effet, cette hétérogénéité environnementale va influencer et structurer la distribution spatio-temporelle des ressources (Scheffer et al., 2012) qui va elle-même influencer la distribution des prédateurs supérieurs par effet bottom-up (Frederiksen et al., 2006). **Les prédateurs supérieurs doivent donc adapter leur comportement de prospection alimentaire en fonction du cadre environnemental dans lequel ils évoluent** (Fauchald et Tveraa, 2003). Selon la théorie de l'approvisionnement optimal, le prédateur adopterait une stratégie alimentaire lui permettant de maximiser l'apport d'énergie par unité de temps (MacArthur et Pianka, 1966). De plus, selon Charnov (1976) le choix des proies ne dépendrait pas de leur quantité mais de leur profitabilité en termes de gain d'énergie par unité de temps alloué à la prospection de ces proies (Schoener, 1979). Ainsi, **le comportement alimentaire des prédateurs supérieurs serait principalement contrôlé par la profitabilité d'une zone par rapport au temps alloué pour y parvenir**. Cependant, les prédateurs supérieurs comme les pinnipèdes ou les oiseaux marins sont soumis à une contrainte supplémentaire : la nécessité de

revenir régulièrement à leur point de départ, généralement leur zone de reproduction afin de prodiguer les soins parentaux (Orians et Pearson, 1979). Chez les oiseaux marins, pendant la saison de reproduction, les contraintes augmentent pour les adultes reproducteurs. Ils doivent optimiser leurs comportements de pêche en maximisant l'apport énergétique tout en réduisant le temps de voyage ou en augmentant le gain d'énergie durant le temps de prospection. Cette dernière stratégie peut cibler des proies à forte teneur énergétique ou présentes en grande quantité. En milieu marin, **les manchots royaux** adoptent ainsi des stratégies différentes selon la période de l'année s'éloignant moins de la colonie lors des périodes de reproduction vers des zones frontales distinctes (Bost et al., 2009).

L'étude de la stratégie alimentaire des oiseaux marins s'est très largement développée depuis les années 80 dans le but d'évaluer l'état de santé des milieux océaniques (Croxall, 1992). Contrairement à d'autres espèces marines, les oiseaux marins offrent un avantage majeur pour la bio-indication de l'état de santé d'un milieu océanique : leur cycle de vie est spatialement divisé entre une phase de reproduction à terre et une stricte dépendance du milieu marin pour se nourrir. Ainsi**, l'utilisation d'un modèle biologique tel que le manchot royal en tant que bio-indicateur peut nous apporter, à travers son comportement de recherche alimentaire, des renseignements d'une part sur les caractéristiques physiques du milieu prospecté mais aussi sur la distribution de ses proies, les myctophidés**. **L'idée de ce travail était donc de comparer deux modes d'échantillonnage des myctophidés pour mieux décrire leur distribution : la bio-indication par le manchot royal *vs.* l'observation acoustique bifréquence**.

Dans le cadre du projet MyctO-3D-MAP, un stage de 6 mois a été mis en place pour un étudiant de deuxième année de master dans le but d'**étudier la distribution des manchots royaux en relation avec celle de leurs proies à partir de différents types de données**, et ainsi comparer la distribution des myctophidés décrite à partir des données de « bio-logging » avec celle décrite à partir des données acoustiques bifréquence (*voir section 4.I*). Le « bio-logging » est une méthode s'appuyant sur la miniaturisation des instruments de mesures environnementales. Avec la miniaturisation, des balises électroniques de plus en plus petites, précises et riches en capteurs ont été développées afin de pouvoir équiper des animaux et les utiliser comme bio-indicateurs environnementaux de leur milieu (Rutz and Hays, 2009).

L'ensemble de ces données ont été collectés au début de l'année 2014 dans le cadre de la campagne en mer dédiée au projet MyctO-3D-MAP (*voir section 2.IV.1*). Pendant la durée de cette campagne, les mouvements horizontaux et verticaux des manchots royaux ont été simultanément suivis par satellite (Argos/GPS) et datalogger (TDRs) au cours de leurs trajets

alimentaires en mer. En parallèle, les données acoustiques bifréquence collectées au cours de cette campagne ont permis d'étudier la distribution des organismes sondés dans la zone prospectée par les manchots royaux et ce avec un décalage temporaire minime (quelques jours). **Cette campagne simultanée en mer (navire) et depuis la terre (manchots) représente une opportunité unique de croiser les informations fournies par la campagne océanographique avec le comportement de pêche des manchots royaux**.

Ce travail de comparaison a été réalisé par **Eugénie Tessier**, encadrée par **Charles-André Bost** et **Yves Cherel**, directeurs de recherche au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), et en étroite collaboration avec moi pour tout ce qui concernait les données acoustiques bifréquence, de l'analyse à l'interprétation. **L'objectif de ce stage était de comparer les distributions horizontales et verticales des ressources micronectoniques** fournies par (*i*) les manchots royaux utilisés comme bio-indicateurs et (*ii*) les données conventionnelles de la campagne océanographique (acoustique bifréquence couplée à des chalutages biologiques expérimentaux). La comparaison de ces deux méthodes indépendantes a permis d'une part d'évaluer le degré de recoupement des données et par la même de tester d'un point de vue critique le potentiel bio-indicateur des manchots royaux sur les ressources de myctophidés.

4.II.2. Données utilisées et résultats obtenus

Dans les eaux océaniques orientales de l'archipel des Kerguelen, deux approches méthodologiques ont été simultanément combinées : (*i*) du 9 au 25 janvier 2014, 17 manchots royaux ont été équipés d'appareils électroniques télémétriques pour suivre leurs trajets horizontaux et leurs activités de plongée lors de leurs déplacements (Fig. 15) et (*ii*) du 21 janvier au 4 février 2014, une campagne en mer dédiée a permis d'enregistrer en continu des données acoustiques bifréquence (38 et 120 kHz) et de réaliser des chalutages expérimentaux sur les détections acoustiques observées afin de pouvoir identifier les cibles acoustiques détectées (*voir section 4.I.2*) et d'évaluer leurs densités dans la zone de nourrissage des manchots royaux (Fig. 16). Ceux-ci se nourrissant le jour dans les premiers 300 m aux dépens de myctophidés vivant en bancs (Cherel et al., 1993), seuls les enregistrements acoustiques de jour des organismes « swimbladder-fish-like » ont été pris en compte. Les densités des organismes « swimbladder-fish-like » mesurées par acoustique ont été classées en cinq catégories linéaires de « biomasse très faible » à biomasse « très forte ». Les données de plongées des manchots royaux ont été analysées à l'aide du logiciel 'MultiTrace' (Jensen

Software@, Laboe, Allemagne). Les logiciels R (version 3.1.2, R Core Team, 2014) et QGIS (version 2.8, QGIS Development Team, 2015) ont également été utilisés à fins statistiques et graphiques.

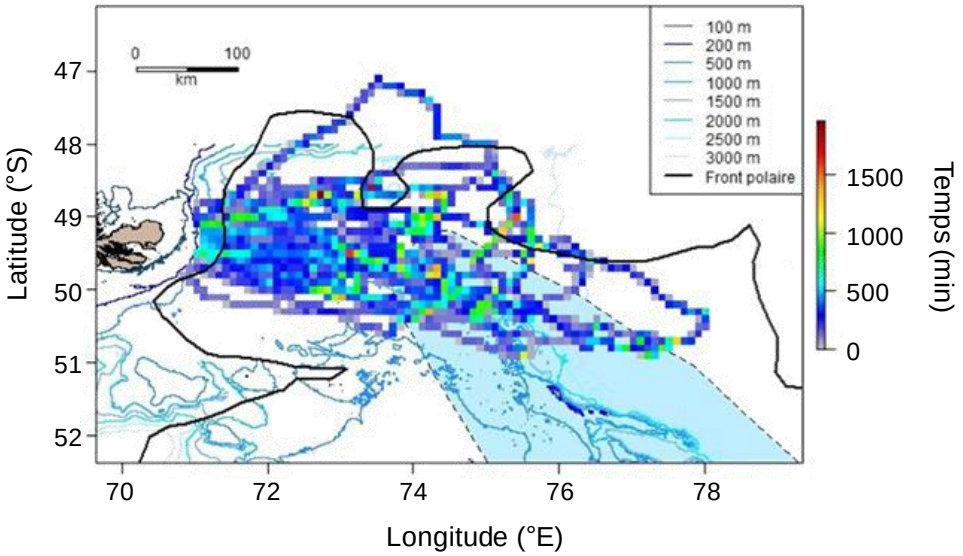

Figure 15 : Somme du temps passé (en minutes) à l'est de Kerguelen par secteur (mailles de 0,1°) pour chacun des 17 manchots royaux suivis. La bathymétrie est indiquée par les lignes bleues, le Front Polaire par la ligne noire et la langue d'eau froide remontant du sud (Charrassin et al., 2008 ; Park et al., 2014) par la zone bleue claire.

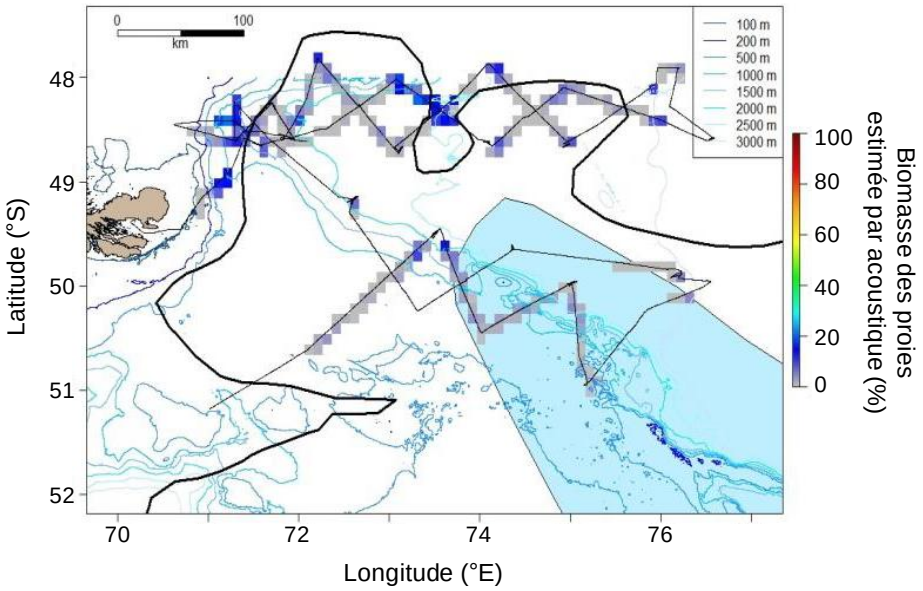

Figure 16 : Pourcentage de la biomasse des proies « swimbladder fish-like » estimée par acoustique à l'est de Kerguelen par secteur (mailles de 0,1°) le long du trajet du navire pour les classes « biomasse moyenne » à « biomasse très forte ». La bathymétrie est indiquée par

les lignes bleues, le Front Polaire par la ligne noire et la langue d'eau froide remontant du sud (Charrassin et al., 2008 ; Park et al., 2014) par la zone bleue claire.

Sur la dimension verticale, l'objectif était de déterminer si les manchots maximisent leur temps de plongées aux profondeurs dans lesquelles leurs proies sont concentrées. La distribution des organismes « swimbladder fish-like » décrite par acoustique (*voir section 4.I.2*) entre 50 et 230 m par cellules d'intégration de 200 m par 10 m de profondeur a donc été comparée avec le temps passé à chaque palier de profondeur (tous les 10 m donc) par les manchots royaux. Une corrélation positive significative a été trouvée dans la zone sud du Front Polaire (Spearman, R = 0,50, p-value < 0,0001) et dans le diverticule du courant circumpolaire antarctique (Spearman, R = 0,74, p-value < 0,0001) (Fig. 17a).

En ce qui concerne la dimension horizontale, le comportement des manchots a été comparé avec la densité et la structuration des organismes « swimbladder fish-like » décrits par acoustique au cours (*i*) des plongées individuelles et (*ii*) des séquences de plusieurs plongées consécutives. Pour les plongées individuelles, le comportement des manchots a directement été comparé avec les densités acoustiques mesurées (Fig. 17a). Pour les séquences de plusieurs plongées, en revanche, le comportement des manchots a été comparé avec la présence/absence d'organismes « swimbladder-fish-like » structurés en agrégats. La distance parcourue par les manchots pendant les séquences de plongées a ainsi été comparée avec la longueur des séquences de présence de structures agrégatives. De même, la distance séparant deux séquences de plongées a été comparée avec la distance séparant deux séquences de présence d'agrégats. Dans les deux cas, une corrélation positive significative a été mise en évidence (Spearman, R = 0,63, p-value < 0,0001 et Spearman, R = 0,63, p-value < 0,0001, respectivement) (Fig. 17b).

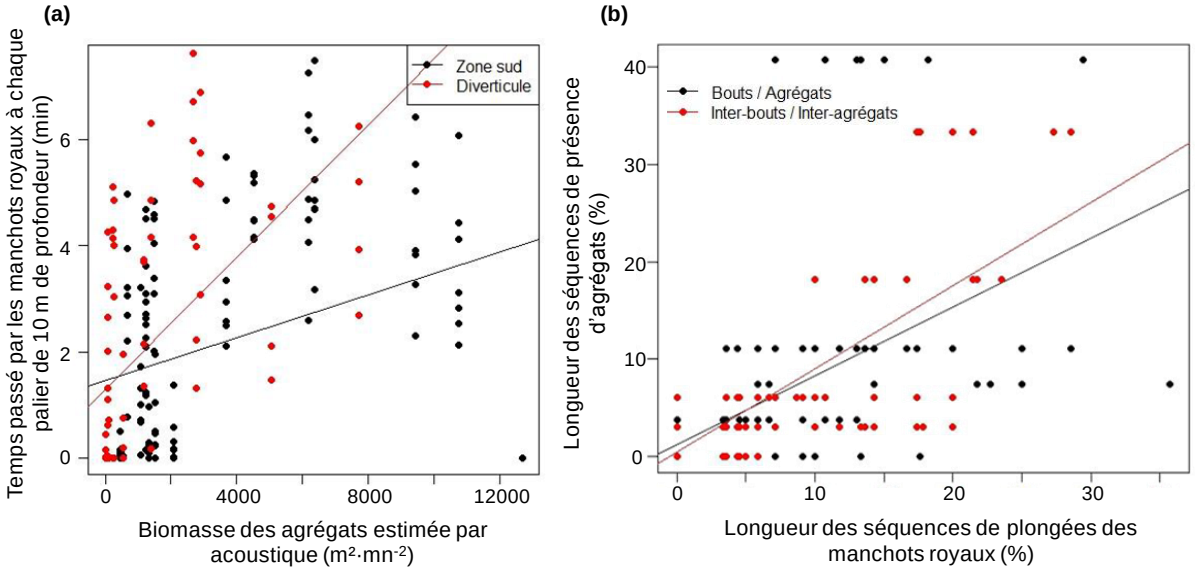

Figure 17 : (a) Relation entre le temps passé par les manchots royaux à chaque palier de 10 m de profondeur (en minutes) entre 50 et 230 m de profondeur et la répartition de la biomasse estimée par acoustique des organismes « swimbladder fish-like » organisés en agrégats dans la zone sud du Front Polaire (Spearman, R = 0,50, p-value < 0,0001) en noir et dans le diverticule du courant circumpolaire antarctique (Spearman, R = 0,74, p-value < 0,0001) en rouge. (b) Relation entre la longueur des séquences de plongées (%) et la longueur des séquences de présence d'agrégats d'organismes « swimbladder fish-like » (%) (Spearman, R = 0,63, p-value < 0,0001) illustrée en noir d'une part et entre la distance séparant deux séquences successives de plongées (%) et la distance séparant deux séquences successives d'agrégats d'organismes « swimbladder fish-like » (%) (Spearman, R = 0,63, p-value < 0,0001) illustrée en rouge d'autre part.

4.II.3. Conclusions et perspectives

Le comportement de prospection alimentaire diurne des manchots royaux entre 50 m et 230 m à l'est du plateau de Kerguelen montre une ségrégation spatiale importante, avec une **stratégie d'alimentation privilégiant la zone sud du front polaire**. La comparaison des données acoustiques et des données de plongées des oiseaux a permis de mettre en évidence des paliers préférentiels de nourrissage correspondant à des fortes concentrations en biomasse estimée d'organismes « swimbladder fish-like », assimilés, dans cette région, aux myctophidés ayant une vessie natatoire gazeuse (par exemple *Electrona carlsbergi*, *Krefftichthys anderssoni* ou *Protomyctophum* spp.). **Les manchots royaux pourraient donc servir de bio-indicateurs de la distribution spatiale (horizontale et verticale) des**

myctophidés. De plus, l'analyse des contenus stomacaux des manchots royaux suivis dans cette étude a depuis révélé une nette dominance de *Krefftichthys anderssoni* (Yves Cherel, comm. pers.). **Ainsi, alors que l'acoustique active apporte un aspect plus linéaire et continu de l'échantillonnage biologique, l'utilisation du manchot royal comme bio-indicateur des ressources en proies, permet, en échange, l'identification des organismes sondés**. Dans le cadre de cette campagne dédiée et des données acoustiques enregistrées de jour, les agrégats observés correspondraient donc à des concentrations de myctophidés de l'espèce *Krefftichthys anderssoni*, connue pour son écologie grégaire à des profondeurs relativement faibles pendant le jour (Duhamel et al., 2005 ; Flynn and Williams, 2012).

Ainsi, cette étude innovante a permis de comparer deux méthodes distinctes mais néanmoins complémentaires : le bio-logging appliqué à un prédateur marin et l'acoustique active. L'intérêt principal de confronter deux méthodes différentes appliquées simultanément dans la même région est de réduire les biais propres à chaque méthode prise séparément. Les conclusions tirées de ce travail n'en sont que plus robustes. C'est la première fois, à notre connaissance, qu'une telle approche est utilisée dans l'océan Austral. Ce travail ouvre donc des possibilités prometteuses sur l'étude des relations proies/prédateurs à fine échelle et sur l'étude de la distribution des myctophidés.

4.III. Discussion et perspectives de ce chapitre

Il fut une époque où tout le monde pensait sur tout. Puis la recherche moderne est arrivée et a cloisonné les différentes sciences en « disciplines scientifiques » afin de limiter la dispersion de l'attention et de l'énergie. Le concept de discipline scientifique renvoie à « une catégorie organisationnelle au sein de la connaissance scientifique » (Morin, 1994). Chaque discipline représente une spécialisation du travail. Comme expliqué par Morin (1994), « bien qu'englobée dans un ensemble scientifique plus vaste, une discipline tend naturellement à l'autonomie, par la délimitation de ses frontières, le langage qu'elle se constitue, les techniques qu'elle est amenée à élaborer ou à utiliser, et éventuellement par les théories qui lui sont propres ». Mais la délimitation en disciplines peut également conduire à l'hyperspécialisation dont le risque est de rester confiner dans un domaine sans pouvoir partager ni comparer. Le fait de créer des frontières disciplinaires n'empêche pas de les chevaucher. La pluridisciplinarité est la rencontre de plusieurs disciplines distinctes autour d'un thème commun mais où chacun conserve la spécificité de ses concepts et méthodes. Il

s'agit d'approches parallèles tendant à un but commun par addition des contributions spécifiques.

Les deux études présentées dans ce chapitre illustrent parfaitement l'avantage de la pluridisciplinarité. Dans le premier cas, l'utilisation combinée de l'acoustique active et des opérations de chalutage offre l'opportunité d'identifier spécifiquement les différents types d'organismes détectés par acoustique. Dans la seconde étude, c'est l'assemblage de deux modes d'échantillonnage indépendants, l'acoustique active et la bio-indication par l'utilisation d'un prédateur marin, qui permet d'évaluer la distribution horizontale et verticale d'une espèce de myctophidés en particulier, *Krefftichthys anderssoni*. Chacune de ces méthodes prises une à une auraient fourni des résultats plus globaux. L'utilisation conjointe de plusieurs disciplines complémentaires permet (*i*) d'augmenter la précision et la robustesse des résultats et (*ii*) de réduire les biais propres à chacune. **Ici, une approche pluridisciplinaire a permis de développer un algorithme acoustique bifréquence dans le but de discriminer les différents groupes biologiques constituant le micronecton et ainsi pouvoir décrire de façon plus précise la distribution en trois dimensions des myctophidés dans les eaux subantarctiques de l'est de Kerguelen à partir des observations acoustiques et des mesures relevées par un de leurs principaux prédateurs, le manchot royal**.

Chapitre 5 : Discussion générale et perspectives

Le courage, c'est de chercher la vérité et de la dire,
c'est de ne pas subir la loi du mensonge triomphant [Jean Jaurès]

5.I. Synthèse des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse

Le but de ce travail était de (*i*) **décrire la structuration acoustique du micronecton de l'écosystème océanique du sud-ouest de l'océan Indien afin de** (*ii*) **caractériser l'habitat des différents organismes micronectoniques en lien avec les conditions océanographiques de cette région**.

Au sein d'un écosystème, les interactions trophiques entre les différents niveaux permettent de tendre naturellement vers l'équilibre de cet écosystème. Comprendre l'organisation et le fonctionnement du réseau trophique est donc essentiel pour comprendre un écosystème. Dans les eaux océaniques du sud-ouest de l'océan Indien, si la répartition de la production primaire et la distribution des prédateurs supérieurs sont bien connues (Potier et al., 2007 ; Thomalla et al., 2011 ; Gandhi et al., 2012 ; *voir section 1.III.1*), un manque de connaissance demeure en ce qui concerne la distribution des différents organismes composant l'échelon trophique intermédiaire (Handegard et al., 2013) et ce, malgré leur importance écologique (pompe biologique et rôle trophique clé) et potentiellement économique (ambitions de pêche dans un futur proche) déjà évoqué dans ce manuscrit (*voir section 1.III.2*). **Pour combler ce manque, ce travail de thèse s'est concentré sur les distributions horizontale et verticale et la composition des organismes micronectoniques de cette région** afin de pouvoir ensuite, faire le lien entre leur distribution et (*i*) celle de leurs prédateurs, (*ii*) leur environnement et ainsi mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème du sud-ouest de l'océan Indien.

La distribution du micronecton, dans son ensemble, a été étudiée le long de différentes échelles spatio-temporelles (*voir chapitre 3*). En termes de **distribution verticale**, une **structuration en trois couches principales a été mise en évidence** de 10 à 800 m de profondeur. L'intensité et l'épaisseur de ces couches varient selon le nycthémère et les conditions océaniques. En effet, d'une part, le phénomène bien connu des migrations nycthémérales a été vérifié dans cette région, et d'autre part, une forte corrélation a été mise en évidence entre la présence de structures océaniques, méso- et large-échelle, et des différences de profils verticaux de distribution des organismes micronectoniques. En ce qui

concerne la **distribution horizontale**, des **différences de densités d'organismes** ont été décrites et mise **en relation avec la présence de structures océaniques dynamiques**. Dans le canal du Mozambique, les tourbillons méso-échelle règnent en maître et structurent les densités biologiques en concentrant ou dispersant les organismes micronectoniques (*voir section 3.I*). A plus large-échelle, les fronts océaniques forment de véritables frontières physiques et délimitent des masses d'eau hydrologiquement plus homogènes. Ce travail a démontré que selon la masse d'eau considérée, la densité biologique mesurée diffère (*voir section 3.II*). Dans le sud-ouest de l'océan Indien, les eaux les plus riches biologiquement parlant, et en considérant uniquement les 800 premiers mètres de la colonne d'eau, sont les eaux subtropicales, en été comme en hiver.

En résumé, **les travaux conduits dans cette thèse ont montré une structuration des distributions horizontale et verticale du micronecton, ordonnée par les conditions océanographiques du sud-ouest de l'océan Indien**.

Mais chaque type d'organisme ayant ses propres caractéristiques écologiques, il était important de pouvoir décrire les distributions propres à chaque groupe biologique composant ce micronecton. La densité du micronecton a été estimée à partir des enregistrements acoustiques collectés à la fréquence 38 kHz, choisie justement pour sa capacité à détecter les organismes micronectoniques (*voir section 2.III*). Mais cette fréquence, seule, n'est plus suffisante lorsqu'il s'agit de vouloir **discriminer les différents groupes biologiques sondés**. Une **approche acoustique bifréquence** basée sur la réponse acoustique fréquentielle, relative aux fréquences **38 et 120 kHz**, de deux échantillons biologiques mono-spécifiques pêchés a permis de **catégoriser biologiquement les détections acoustiques** et de distinguer les crustacés micronectoniques des poissons comportant une vessie natatoire gazeuse (*voir section 4.I*).

En termes de distribution horizontale et de densité globale estimée, les crustacés micronectoniques dominent les eaux océaniques à l'est de Kerguelen. Sur la verticale, deux types de structuration ont été mis en évidence : une structure agrégative et une structure en couches. Les crustacés micronectoniques sont caractérisés par une structuration en couches, de jour comme de nuit, alors que les autres organismes sondés (les poissons ayant une vessie natatoire gazeuse notamment) présentent une structuration mixte composée d'agrégats et de couches le jour et composée uniquement de couches la nuit. Par ailleurs, un lien entre les conditions océaniques (zone frontale *vs.* zone hydrologiquement plus homogène) et des différences de distribution a, ici aussi, été mis en évidence.

Enfin, la comparaison de deux modes d'échantillonnage indépendants permettant de décrire, tous deux, la distribution des myctophidés a permis de renforcer (*i*) la robustesse de l'approche acoustique bifréquence développée et (*ii*) la présence d'un lien entre les conditions océaniques de l'est de Kerguelen et la distribution des organismes biologiques qui y vivent. En effet, en comparant la distribution des myctophidés observée par acoustique avec celle décrite par un de leur prédateur, le manchot royal, des corrélations positives ont été trouvées. Les profondeurs de chasse privilégiées par le manchot royal correspondent aux profondeurs auxquelles les agrégats de poissons à vessie natatoire, assimilées dans cette étude aux myctophidés sont détectés par acoustique. De plus, d'après l'échantillonnage mené par les manchots royaux, la distribution de leurs ressources répondrait également à un contexte environnemental précis.

Ainsi, même s'il ne faut pas oublier que la méthode acoustique présente, comme toute discipline scientifique, des biais qui lui sont propres, **cette approche m'a permis de décrire la distribution et la composition des organismes micronectoniques dans une zone non encore étudiée par acoustique active**. Par ailleurs, ce travail suggère que c'est en étant combinée à d'autres méthodes que l'acoustique active révèle toute sa puissance.

Ce travail fournit une base descriptive essentielle sur le micronecton du sud-ouest de l'océan Indien. Les résultats obtenus dans ce travail vont permettre de (*i*) calibrer les modèles numériques s'intéressant à l'échelon trophique intermédiaire, tel que le modèle « SEAPODYM Mid Trophic Level » (Lehodey et al., 2010) et (*ii*) comparer la biomasse micronectonique potentielle prédite par ce genre de modèle avec la biomasse estimée *in-situ* par acoustique. Enfin, plus simplement, dans une optique d'étude intégrée des écosystèmes, les abondances et distributions des différents organismes micronectoniques observées ici pourront être comparées, à travers de nouvelles études, aux distributions des prédateurs ou de tout autre échelon trophique de l'écosystème du sud-ouest de l'océan Indien. De plus, d'autres travaux sont d'ores et déjà amorcés pour essayer d'expliquer les schémas de distribution obtenus dans le cadre de cette thèse à partir notamment des propriétés hydrologiques des masses d'eau (*voir section 5.III*).

5.II. Classification acoustique des organismes micronectoniques du sud-ouest de l'océan Indien.

5.II.1. Classification acoustique à large-échelle

La première perspective de ce travail serait d'appliquer la méthode classification acoustique aux données bifréquence collectées à plus large échelle dans le cadre du programme MyctO-3D-MAP.

En effet, les opérations de chalutages s'étant déroulée uniquement dans une zone océanique restreinte à l'est de Kerguelen, la méthode bifréquence de classification acoustique a été développée de façon locale, mais l'extrapolation de cette méthode à plus large échelle est prévue à court terme afin d'**identifier les groupes biologiques dominants et leurs distributions horizontale et verticale, de 30 à 300 m, le long du gradient latitudinal 20-50°S, des tropiques au nord des eaux antarctiques**. Les résultats obtenus seront comparés aux densités décrites sur ce même gradient latitudinal mais à l'échelle du micronecton en général (*voir section 3.II*). La contribution de chaque groupe biologique discriminé à partir des fréquences 38 et 120 kHz à l'abondance globale, estimée par le 38kHz uniquement, pourra aussi être évaluée.

Les résultats de classification acoustique large-échelle pourront ensuite être utilisés dans des études comparatives de dynamiques spatiales inter-échelons trophiques à l'échelle du sud-ouest de l'océan Indien ou encore intégrés à des modèles numériques de prédiction à l'échelle globale.

Par exemple, les différentes distributions micronectoniques observées à travers ce travail de thèse vont permettre de calibrer des paramètres de transfert d'énergie au sein du modèle « SEAPODYM Mid Trophic Level » (Lehodey et al., 2014) développé par les membres du groupe de travail WP5 du programme MyctO-3D-MAP. L'objectif de ce modèle est de prédire les dynamiques spatiales des organismes micronectoniques (Lehodey et al., 2010) à partir de la production primaire et de l'environnement physique afin d'établir l'habitat alimentaire des prédateurs supérieurs. En effet, ce modèle vient compléter le modèle numérique « SEAPODYM Predator » qui permet de modéliser les biomasses de différentes espèces de thons et/ou de prédire les trajectoires de tortues marines, à l'échelle globale (Lehodey et al., 2008 ; Abecassis et al., 2013). Au sein d'un écosystème océanique, les organismes micronectoniques constituent la faune fourrage principale des prédateurs supérieurs et les informations concernant leur diversité, leurs distributions, leurs tailles, et leur abondance demeurent nécessaires pour améliorer la prédiction de la distribution et de l'abondance des prédateurs supérieurs (Kloser et al., 2009). De plus, la modélisation des organismes constituants l'échelon trophique intermédiaire de l'écosystème océanique est une

étape critique mais néanmoins essentielle pour relier les modèles physiques et biogéochimiques avec la dynamique des populations des grands prédateurs pélagiques. C'est donc dans le but d'améliorer la modélisation de la distribution des organismes constituant l'échelon trophique intermédiaire au sein d'un écosystème océanique que le modèle « SEAPODYM Mid Trophic Level » a été conçu.

Ainsi, les données extraites de la classification acoustique vont permettre de combler le manque de connaissances concernant l'échelon trophique intermédiaire et de paramétrer le champ de proies du modèle « SEAPODYM Mid trophic Level ». Par corollaire, les résultats de classification acoustique vont permettre de participer aux études menées sur l'influence de la pêche sur la gestion des stock de poissons commerciaux ainsi qu'aux études prévisionnelles visant à prédire la réaction d'une espèce ou d'un groupe trophique donné face à la variabilité des écosystèmes, aux activités anthropiques ou encore aux changements environnementaux et climatiques globaux.

Cependant, la méthode de classification acoustique développée dans ce travail de thèse se limite à une identification taxonomique large (*voir section 5.II.2*). En effet, si cette méthode offre l'opportunité de distinguer les différents types d'organismes, comme par exemple distinguer les crustacés micronectoniques des petits poissons pélagiques, elle ne permet pas de différencier les différents crustacés échantillonnés par chalutage tels que *Euphausia vallentini, E. triacantha* ou *Themisto gaudichaudii* ou encore les différentes espèces de myctophidés à vessie natatoire gazeuse pêchées telles qu'*Electrona carlsbergi*, *Krefftichthys anderssoni* ou *Protomyctophum* spp. Les types d'organismes composant le micronecton étant homogènes à l'échelle globale (Brodeur et al., 2005), il est possible d'extrapoler la méthode de classification développée dans ce travail. En revanche, l'interprétation biologique des groupes taxonomiques discriminés par acoustique reste très dépendante de la zone géographique concernée et devra tenir compte des différentes espèces vivant le long du gradient latitudinal 20-50°S. En effet, la composition faunistique, la diversité, l'abondance relative, la réponse en fréquence des différents organismes présents et leur répartition spatiale les uns par rapport aux autres vont influencer l'interprétation de la classification acoustique.

L'utilisation de fréquences supplémentaires permettrait d'améliorer la méthode de classification acoustique et ainsi d'affiner l'identification taxonomique des organismes micronectoniques sondés.

5.II.2. Une classification acoustique améliorée pour une meilleure identification taxonomique

Une deuxième perspective de ce travail consisterait à mieux définir les organismes micronectoniques détectés par acoustique.

L'acoustique active est aujourd'hui largement utilisée pour étudier la distribution du micronecton en raison de ces nombreux avantages (*voir section 1.III.3*) mais l'un des principaux défis subsistant dans l'utilisation de cette méthode est la conversion de la rétrodiffusion acoustique en informations biologiquement pertinentes telles que la composition des espèces ou la taille des individus détectés (Holliday and Pieper 1995 ; Horne, 2000). Il est reconnu depuis un peu plus de deux décennies que la rétrodiffusion acoustique des organismes zooplanctoniques et des poissons dépend de la fréquence considérée (Holliday and Pieper, 1995) et que cette dépendance en fréquence peut être utilisé pour déduire la composition spécifique et la distribution en tailles des organismes sondés (Holliday and Pieper, 1995 ; Jech and Michaels, 2006). Ainsi, les enregistrements acoustiques large-bande (Simmonds et al., 1996 ; Zakharia et al., 1996) ou, plus communément, les enregistrements acoustiques simultanés de plusieurs échosondeurs mono-faisceau à différentes fréquences (Greenlaw, 1979) peuvent être utilisés pour identifier les organismes détectés. Dans un premier temps, les études faisant appel à ce genre d'approche « multifréquence » concernaient principalement l'identification du zooplancton. En effet, dans la gamme de fréquence couramment utilisée en acoustique halieutique (10 à 500 kHz), la rétrodiffusion acoustique des organismes zooplanctoniques est hautement dépendante de la fréquence utilisée (Holliday et Pieper 1995 ; Horne, 2000 ; Korneliussen and Ona, 2003) et permet de les identifier facilement. Par la suite, ces approches multifréquences de classification acoustique se sont multipliées au sein de la communauté d'acoustique halieutique en raison de (*i*) l'intérêt croissant porté sur la biologie et l'écologie des espèces marines qui ne sont pas soumises à la pêche commerciale (Pikitch et al., 2004 ; Koslow, 2009) et (*ii*) la disponibilité croissante des instruments, méthodes et logiciels permettant la mesure acoustique multifréquence à l'aide de plusieurs échosondeurs mono-fréquence (Higginbottom et al., 2000 ; Korneliussen et Ona, 2002 ; Korneliussen et al., 2008). Ainsi, au cours de ces deux dernières décennies, tout une gamme d'approches basées sur la réponse en fréquence relative des organismes a été mise en œuvre afin d'améliorer l'identification des espèces par acoustique (Korneliussen and Ona, 2003 ; Lavery et al., 2007 ; Benoit-Bird, 2009).

Dans ce travail de thèse, l'approche bifréquence de classification des rétrodiffusions est empirique : la réponse acoustique en fréquence relative à 38 et 120 kHz d'organismes biologiquement identifiés par chalutage est extraite afin de paramétrer un algorithme qui va comparer les données acoustiques enregistrées au cours de la campagne dédiée avec celles enregistrées au cours des chalutages dans le but de discriminer les principaux groupes biologiques composant le micronecton. Ainsi, en s'appuyant sur l'échantillonnage biologique réalisé par chalutage et une littérature adaptée à notre zone d'étude, les organismes affectés au groupe « fluid-like » ont été associé aux organismes macro-zooplanctoniques (euphausiacés, décapodes, amphipodes hypériens) et les organismes du groupe « swimbladder fish-like » aux poissons ayant une vessie natatoire gazeuse tels que les myctophidés *Electrona carlsbergi, Krefftichthys anderssoni* ou *Protomyctophum* spp. Le groupe « other » a, quant à lui, été associé aux poissons sans vessie natatoire gazeuse ou tout autre type d'organisme, ou mélange d'organismes, ayant une faible différence de réponse en fréquence entre le 38 et le 120 kHz. Ce travail d'identification constitue une première étape descriptive indispensable dans l'analyse intégrée du fonctionnement de l'écosystème du sud-ouest de l'océan Indien. Néanmoins, à l'avenir, **l'utilisation d'enregistrements acoustiques large-bande ou mono-fréquences supplémentaires permettraient d'améliorer l'identification taxonomique réalisée dans ce travail de thèse**. En effet, l'utilisation de données acoustiques enregistrées simultanément à 38, 120 et 200 kHz permettraient de distinguer les différents types de crustacés micronectoniques sondés (Brierley et al., 1998 ; Lavery et al., 2007) entre 30 et 200 m et de les différencier des organismes gélatineux susceptibles d'avoir également une réponse acoustique relative croissante entre 38 et 120 kHz (Wiebe et al., 2010). De plus, l'utilisation de données acoustiques enregistrées simultanément à 18 kHz offrirait l'opportunité de sonder plus profond (jusqu'à 1000 m minimum) et d'améliorer l'identification taxonomique des poissons contenant une vessie natatoire gazeuse (Gauthier et al., 2014) entre 30 et 300 m tels que certaines espèces de myctophidés dont la réponse acoustique relative croit entre 18 et 38 kHz avant de décroitre en allant vers les plus hautes fréquences (De Robertis et al., 2010).

Une identification taxonomique plus précise menant à la distinction des espèces micronectoniques permettrait, en théorie, de calculer la biomasse absolue des organismes sondés.

5.II.3. Identification taxonomique et biomasse absolue

Une troisième perspective de ce travail consisterait à convertir les densités acoustiques mesurées en biomasse absolue.

Pour calculer la biomasse des organismes sondés, il est nécessaire de déterminer le facteur de proportionnalité permettant de passer des grandeurs acoustiques aux grandeurs biologiques. En effet on considère que le coefficient de rétrodiffusion du volume acoustique mesuré est la combinaison linéaire des contributions des organismes présents dans le volume échantillonné par le faisceau acoustique. Il faut donc établir une relation entre la densité acoustique, les espèces détectées, leurs masses ou taille moyens et les proportions de chaque type d'organismes sondés. **Calculer la biomasse des organismes détectés par acoustique, nécessite donc une approche pluridisciplinaire dans les protocoles des campagnes** (Woillez et al., 2009). Essentiellement trois types de données spatialisées doivent être combinées : (*i*) les densités acoustiques mesurées à l'aide d'un équipement correctement calibré, (*ii*) la composition en espèces et tailles (ou masses) des organismes, déterminée à l'aide de pêches expérimentales et (*iii*) le facteur de proportionnalité permettant de passer de la mesure acoustique, pour les organismes ciblés ayant une longueur ou un poids moyen connu, à une quantité d'organismes ; cela passe par la connaissance (ou la détermination) pour chaque espèce sondée, de la relation entre sa réponse acoustique individuelle et sa longueur (ou sa masse). Ainsi, trois défis doivent être relevés pour parvenir à une biomasse absolue :

(*i*) la discrimination taxonomique des organismes détectés par acoustique, dont la difficulté a été évoquée à plusieurs reprises dans ce travail de thèse

(*ii*) la détermination ou la connaissance de la réponse acoustique individuelle des espèces détectées. Dans le cas de cibles individuelles (isolées et seules sources d'écho dans le volume échantillonné), on peut mesurer l'indice de cible (TS, Target Strength) (Simmonds and Mac Lennan, 2005) et le rapporter à sa longueur ou à son poids moyen d'après un échantillonnage biologique. En revanche, dans le cas d'un agrégat, d'un banc ou d'une couche, situations rencontrées dans ce travail, on ne peut se baser que sur l'espèce pêchée et sa taille ou son poids moyen connu afin de modéliser sa réponse acoustique individuelle à partir d'un modèle mathématique adapté (par exemple Stanton et al., 1994 pour les organismes de type euphausiacés ou Ye, 1997 ; Kloser et al., 2009 ; Scoulding et al., 2015 pour les organismes de type poisson ayant une vessie natatoire gazeuse). Cependant, deux facteurs sont susceptibles d'influencer la réponse acoustique mesurée : l'orientation des organismes dans le faisceau et les très fortes valeurs de rétrodiffusion. En effet, selon son orientation dans le faisceau, un organisme ne réfléchira pas l'énergie incidente de la même façon (Kang et al., 2005 ;

Henderson et al., 2007) . Par exemple, l'intensité de rétrodiffusion d'un poisson myctophidé comportant une vessie natatoire gazeuse insonifié perpendiculairement sera plus forte que lorsque que ce même individu sera insonifié de biais. De plus, de très fortes valeurs de rétrodiffusion peuvent masquer les plus faibles, et ainsi sous-estimer la biomasse des organismes ayant une plus faible réponse acoustique. Par exemple l'intensité de rétrodiffusion des myctophidés comportant une vessie natatoire gazeuse peut masquer la réponse acoustique des myctophidés qui ne portent pas ce type de vessie natatoire.

(*iii*) l'interprétation des données acoustiques à la lumière des échantillonnages biologiques. Ces derniers doivent donc être représentatifs de la biocénose rencontrée pour que l'interprétation soit juste. Or il existe une sélectivité inévitable des engins de pêche liée au maillage qui risque de ne donner qu'une vision partielle du peuplement (Kaardvedt et al., 2012).

Ainsi, même si des incertitudes persistent sur la discrimination taxonomique des organismes sondés et leur réponse acoustique individuelle, ce n'est que grâce à l'association de toutes ces informations que les mesures acoustiques peuvent être converties en biomasse. Par ailleurs, la nécessité de connaitre la composition en espèces sous-entend que, le cas échéant, le calcul de biomasse ne peut être appliqué qu'à une zone spécifiquement homogène, c'est-à-dire souvent réduite géographiquement (de l'ordre de la méso-échelle) pour ne pas commettre d'erreurs quant au calcul de la biomasse desdites espèces.

En résumé, même si en théorie l'énergie acoustique peut être convertie en biomasse absolue, dans un milieu tel que celui de l'Océan Austral dans lequel les caractéristiques acoustiques des organismes sont encore peu documentées, il est plus raisonnable d'évaluer une gamme de biomasses pour chaque taxon acoustiquement caractérisé ou la biomasse relative de ces taxons les uns par rapport aux autres le long d'une échelle géographique inversement proportionnelle à la précision taxonomique (plus la précision taxonomique est élevée, plus l'échelle géographique sera réduite).

5.III. Influence des structures océaniques sur la distribution des organismes pélagiques

La quatrième et dernière perspective de ce travail réside dans l'interprétation environnementale des différentes distributions observées pour expliquer l'habitat des organismes micronectoniques.

En effet, une préoccupation majeure en écologie est la description et l'explication des modèles spatiaux des structures écologiques (distribution des espèces, composition, diversité) (Legendre, 1993). La distribution et la composition des organismes micronectoniques du sud-ouest de l'océan Indien ont été décrites à travers cette thèse. Les densités observées varient dans l'espace de façon non aléatoire, démontrant des structures spatiales. Mais les facteurs explicatifs des modèles spatiaux et des structures écologiques observées restent incertains. En considérant le fait qu'il n'existe aucune échelle naturelle commune à laquelle se produisent les processus écologiques, Levin (1992), suggère que l'attention soit portée sur la notion d'échelle comme un moyen pour comprendre les modèles écologiques en suivant les variations naturelles du milieu. En effet, les interactions entre individus et leur environnement, incluant les voisins immédiat, influencent la composition et l'organisation de ces individus, alors que des processus régionaux peuvent influencer profondément la structuration des organismes (Dray et al., 2012).

De récentes études ont mis en évidence une influence des structures océaniques sur la distribution des organismes biologiques à différentes échelles spatiales (Sabarros et al., 2009; Godo et al., 2012 ; Fielding et al., 2012). Les distributions observées dans cette thèse montraient un lien avec le contexte environnemental à différentes échelles. En effet, à méso-échelle, la distribution, tant horizontale que verticale, des organismes micronectoniques semblait structurée par le type de structure tourbillonnaire présente (*voir section 3.I*). A large-échelle, les masses d'eaux délimitées par les fronts océaniques présentaient chacune une distribution micronectonique verticale propre (*voir section 3.II*). Régionalement, dans la zone océanique orientale de Kerguelen, la présence d'une zone frontale semblait influencer la répartition verticale et horizontale des différents organismes micronectoniques (*voir section 4.I*), et des myctophidés en particulier (*voir section 4.II*). Ceci suggère que les propriétés hydrologiques des masses d'eaux contrôlent la distribution des organismes micronectoniques et l'organisation des différents échelons trophiques de l'écosystème du sud-ouest de l'océan Indien.

Bertrand et al. (2010) ont montré l'influence de l'oxygène dans la structuration de l'habitat des organismes marins en mettant en évidence le lien entre la distribution verticale des densités acoustiques enregistrées aux fréquences 38 et 120 kHz et la localisation de la limite haute des zones de minimum d'oxygène. Dans les eaux subantarctiques, il n'existe pas de zone minimum d'oxygène équivalente en raison d'un fort brassage permanent. La température et la salinité en revanche, présentent de fortes variations à l'échelle du sud-ouest de l'océan Indien. Des résultats préliminaires ont été obtenus sur le couplage entre la

physique et la biologie afin d'étudier **l'influence du contexte environnemental sur le micronecton, c'est à dire leur habitat.** Ces analyses ont mis en avant l'influence de la thermocline sur la distribution des agrégats et des couches de « swimbladder fish-like » observés par acoustique à l'est de Kerguelen (Fig. 18). Ainsi, en zone frontale (trajets nord, aller et retour), les agrégats se répartissent en dessous de la thermocline alors qu'en zone hydrologiquement plus homogène (trajet sud), la majorité des agrégats observés se répartissent au niveau de la thermocline (Fig. 18).

Par ailleurs, une méthode de classification appliquée aux profils de températures mesurés par les profileurs XCTD a permis de mettre en évidence 5 types de profils différents. En effet, les caractéristiques en température et salinité obtenues par les profils CTD réalisés montrent la présence de différentes masses d'eau dans la région d'étude (Fig. 19b). Un regroupement de l'ensemble des profils a permis d'obtenir des profils océanographiques verticaux moyens, ou « typiques », selon les masses d'eau (Fig 19a, b, c). En réalisant la même opération sur les données acoustiques obtenues dans la zone des profils physiques, on obtient également des profils acoustiques moyens selon les zones océanographiques (Fig. 19d). Confronter les profils d'intensité acoustique moyenne de chaque groupe avec les profils physiques moyens permet d'examiner la distribution des organismes « swimbladder fish-like » en fonction de la structuration thermique verticale. Il est donc possible d'affiner les résultats obtenus à partir des sections : (*i*) en zone frontale (en vert sur la Fig. 19), les organismes « swimbladder fish-like » se répartissent sous la thermocline et (*ii*) en zone hydrologiquement plus homogène (en bleu foncé sur la Fig. 19), les organismes « swimbladder fish-like » se concentre au dessus de la thermocline. De plus, pour les deux stations situées au nord du Front Polaire (en rouge sur la Fig. 19), un nouveau profil de distribution verticale apparait avec une forte intensité moyenne en surface, bien au dessus de la thermocline.

Bien que préliminaires, ces résultats confirment l'influence des paramètres hydrologiques, et plus particulièrement de la température, sur la distribution et l'abondance des poissons à vessie natatoire identifiés par acoustique.

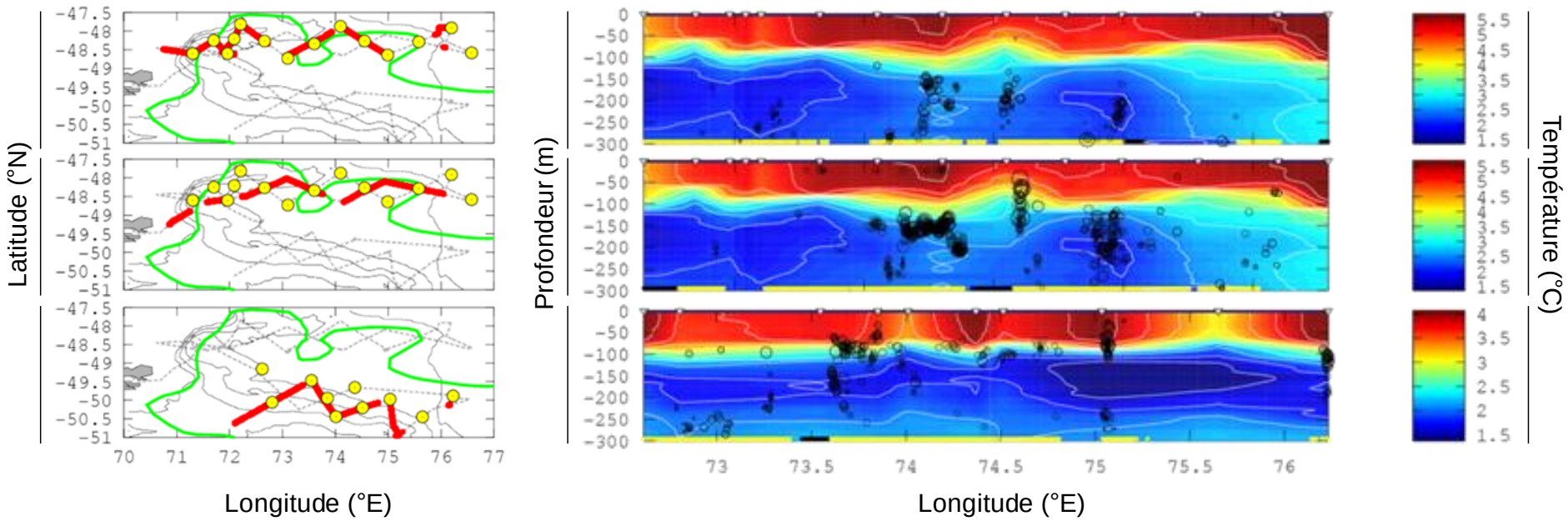

Figure 18 : Agrégats des organismes « swimbladder fish-like » observés de jour par acoustique (cercles noirs dont la taille correspond à l'intensité acoustique) superposés aux profils verticaux de température (en °C) enregistrés par les profileurs XCTD le long de trois trajets, de haut en bas, aller-nord, retour-nord, aller-sud.

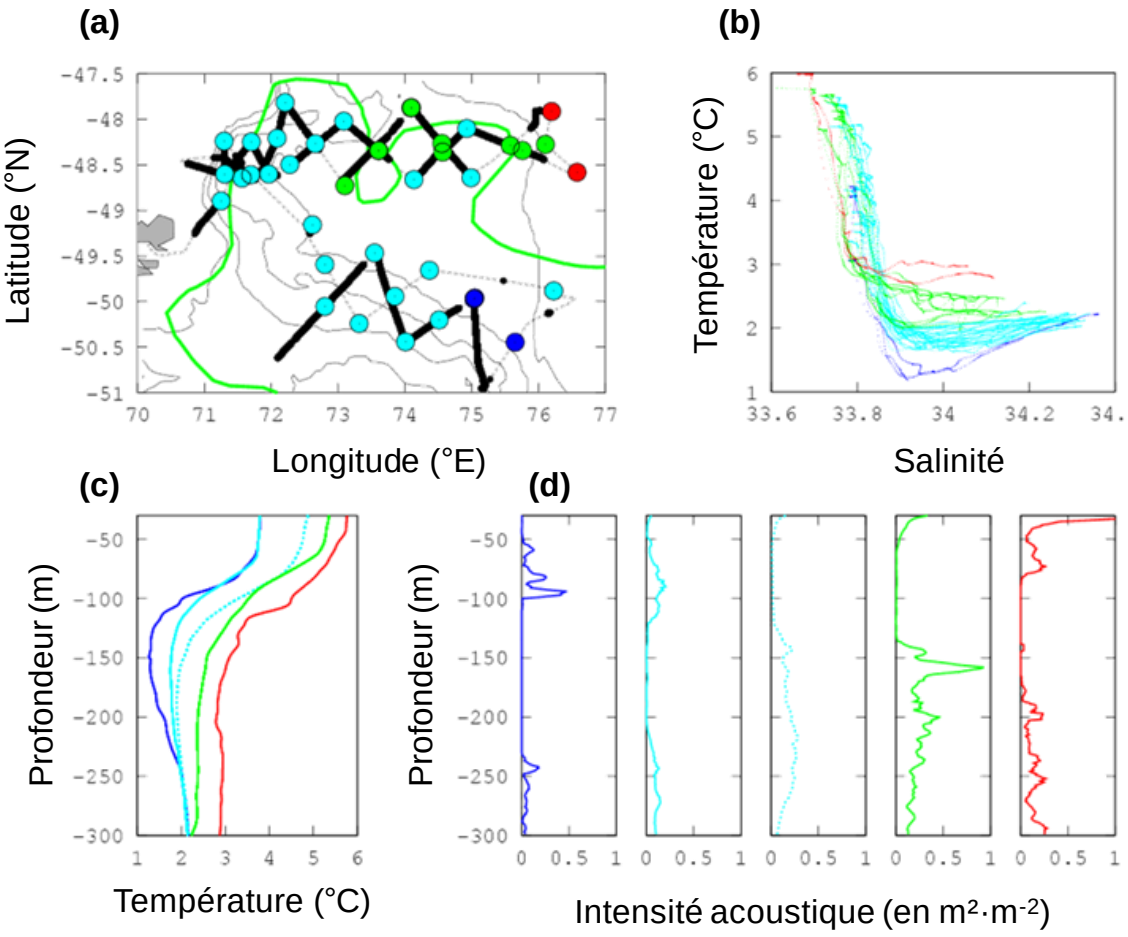

Figure 19 : Classification statistique des profils de températures mesurés par les profileurs XCTD et comparaison avec les profils moyens d'intensité acoustique.

En conclusion, les travaux menés dans cette thèse constituent une première étape vers une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème océanique du sud-ouest de l'Océan Indien. En effet, en s'intéressant de près au micronecton et aux différents taxons biologiques qui le composent, ces travaux dévoilent certaines habitudes écologiques des organismes micronectoniques de cette région. En termes de structuration verticale, une organisation en trois couches principales dont l'intensité et l'épaisseur varient selon la période du jour (migrations nycthémérales) et les conditions océaniques (tourbillons océaniques à méso-échelle et fronts océaniques à large-échelle) a été mise en évidence. A l'horizontale, ce sont les latitudes subtropicales qui ont été associées à la plus forte concentration d'organismes micronectoniques, en été comme en hiver. Enfin, l'approche bifréquence développée et utilisée dans ce travail de thèse a permis de distinguer les crustacés micronectoniques des petits poissons mésopélagiques

contenant une vessie natatoire gazeuse. Leurs distributions et leurs organisations structurelles propres ont ainsi pu être décrites dans les eaux océaniques orientales de Kerguelen. A la suite de ce travail , quatre perspectives principales sont proposées : (*i*) appliquer la méthode classification acoustique développée aux données bifréquence collectées à plus large échelle dans le cadre du programme MyctO-3D-MAP, (*ii*) améliorer cette classification acoustique afin d'obtenir une identification plus précise des différents organismes composant le micronecton et détectés par acoustique, (*iii*) estimer les gammes de biomasses des espèces micronectoniques classifiées par acoustique et (*iv*) expliquer l'habitat des organismes micronectoniques à partir des propriétés hydrologiques de leur milieu.

Liste des figures

Figure 1 : Représentation schématique des principaux niveaux trophiques (producteurs, consommateurs et décomposeurs) d'un écosystème aquatique, à gauche en bleu, et d'un écosystème terrestre, à droite en jaune. Les pertes d'énergie entre deux niveaux trophiques, se traduisant par une réduction progressive de la masse organique, son également représentées.

Figure 2 : Représentation schématique des provinces, des domaines et des étages de profondeur des océans. Source : FAO, Service des ressources marines, Division des ressources halieutiques (www.fao.org)

Figure 3 : Datée de 1482, cette reproduction de la carte du monde établie par Claude Ptolémée 200 ans avant J-C, et appelée Géographie, a longtemps servi de guide aux explorateurs du XV et XVI siècles.

Figure 4 : Représentation schématique des grands courants contrôlant la dynamique océanique de surface de l'océan Indien. Source : Tomczak and Godfrey, 1994.

Figure 5 : Représentation schématique des principaux courants contrôlant la dynamique océanique du canal du Mozambique. La bathymétrie est indiquée en nuances de gris. Source : Schouten et al., 2003.

Figure 6 : Représentation schématique des fronts océaniques du sud-ouest de l'océan Indien entre 20 et 150°E. Les fronts subtropicaux nord et sud (NSTF et SSTF respectivement), le front des Aiguilles (AF), le front subantarctique (SAF) et le front polaire (PF) y sont représentés. Source : Kostianoy et al., 2004.

Figure 7 : Espace maritime français dans le sud-ouest de l'océan Indien Les zones économiques exclusives (ZEE) françaises sont délimitées par les lignes pointillées bleu foncé. Source : Livre bleu sud océan Indien, 2011

Figure 8 : Échantillon de micronecton collecté par chalutage au cours de la campagne dédiée au projet MyctO-3D-MAP, en l'occurrence un poisson myctophidé (au centre) entouré de très nombreux amphipodes hypériens Themisto gaudichaudii et de quelques euphausiacés Euphausia triacantha.

Figure 9 : Illustration du Fathometer, le premier sondeur, commercialisé en 1925 en Angleterre et aux États-Unis, destiné à mesurer la profondeur des océans.

Figure 10 : Premiers échogrammes publiés montrant des échos de morues en période de ponte à Lofoten (d'après Nature, 8 juin 1935).

Figure 11 : Illustration des portées maximales de détection des poissons et du fond pour différents types d'échosondeurs, de 27 à 200 kHz (Simrad, 2008).

Figure 12 : Exemple de représentation tridimensionnel du diagramme de directivité (Eckhart, 1968). Le lobe principal, au centre, concentre plus d'énergie acoustique que les lobes secondaires disposés autour.

Figure 13 : Exemple d'un échogramme brut (non filtré) représentant en couleur l'intensité acoustique par unité de volume (s_v, voir section 2.III) détectée le long d'une certaine distance (en abscisse) et d'une certaine profondeur (en ordonné).

Figure 14 : Données acoustiques collectées dans le cadre (a) du projet ANR français « Distribution et habitats en trois dimensions des myctophidés : utilisation conjointe de données fournies par leurs prédateurs, l'écho-intégration et la modélisation » (MyctO-3D-MAP) et (b) du système australien d'intégration des observations marines bioacoustiques à partir de navires d'opportunité (IMOS-BASOOP).

Figure 15 : Somme du temps passé (en minutes) à l'est de Kerguelen par secteur (mailles de 0,1°) pour chacun des 17 manchots royaux suivis. La bathymétrie est indiquée par les lignes bleues, le Front Polaire par la ligne noire et la langue d'eau froide remontant du sud (Charrassin et al., 2008 ; Park et al., 2014) par la zone bleue claire.

Figure 16 : Pourcentage de la biomasse des proies « swimbladder fish-like » estimée par acoustique à l'est de Kerguelen par secteur (mailles de 0,1°) le long du trajet du navire pour les classes « biomasse moyenne » à « biomasse très forte ». La bathymétrie est indiquée par les lignes bleues, le Front Polaire par la ligne noire et la langue d'eau froide remontant du sud (Charrassin et al., 2008 ; Park et al., 2014) par la zone bleue claire.

Figure 17 : (a) Relation entre le temps passé par les manchots royaux à chaque palier de 10 m de profondeur (en minutes) entre 50 et 230 m de profondeur et la répartition de la biomasse estimée par acoustique des organismes « swimbladder fish-like » organisés en agrégats dans la zone sud du Front Polaire (Spearman, R = 0,50, p-value < 0,0001) en noir et dans le diverticule du courant circumpolaire antarctique (Spearman, R = 0,74, p-value < 0,0001) en rouge. (b) Relation entre la longueur des séquences de plongées (%) et la longueur des séquences de présence d'agrégats d'organismes « swimbladder fish-like » (%) (Spearman, R = 0,63, p-value < 0,0001) illustrée en noir d'une part et entre la distance séparant deux séquences successives de plongées (%) et la distance séparant deux séquences successives d'agrégats

d'organismes « swimbladder fish-like » (%) (Spearman, R = 0,63, p-value < 0,0001) illustrée en rouge d'autre part.

Figure 18 : Agrégats des organismes « swimbladder fish-like » observés de jour par acoustique (cercles noirs dont la taille correspond à l'intensité acoustique) superposés aux profils verticaux de température (en °C) enregistrés par les profileurs XCTD le long de trois trajets, de haut en bas, aller-nord, retour-nord, aller-sud.

Figure 19 : Classification statistique des profils de températures mesurés par les profileurs XCTD et comparaison avec les profils moyens d'intensité acoustique.

Liste des tables

Tableau 1 : Comparaison des avantages et inconvénients de deux méthodes d'échantillonnage micronectonique, les opérations de chalutage *vs.* l'acoustique active.

Tableau 2 : Navires participant au programme IMOS-BASOOP avec leur équipement acoustique, leur société de rattachement et la localisation de leurs voyages. Source : (Ryan, 2011)

Références bibliographiques

Abecassis, M., Senina, I., Lehodey, P., Gaspar, P., Parker, D., Balazs, G., Polovina, J., 2013. A Model of Loggerhead Sea Turtle (Caretta caretta) Habitat and Movement in the Oceanic North Pacific. PLoS ONE 8 (9), e73274.

Ainley, D.G., DeMaster, D.P., 1990. The upper trophic levels in polar marine ecosystems in: Smith, W.O. (Ed.), Polar Oceanography, Part B. Academic Press, San Diego, pp. 599-630.

Anilkumar, N., Pednekar, S.M., Sudhakar, M., 2007. Influence of ridges on hydrographic parameters in the Southwest Indian Ocean. Mar. Geophys. Res. 28, 191-199.

Ariza, A., Garijo, J.C., Landeira, J.M., Bordes, F., Hernández-León, S., 2015. Migrant biomass and respiratory carbon flux by zooplankton and micronekton in the subtropical northeast Atlantic Ocean (Canary Islands). Prog. Oceanogr. 134, 330–342.

Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Rothery, P., Loeb, V., Ross, R.M., Quetin, L.B., Schmidt, K., Fretwell, P., Murphy, E.J., Tarling, G.A., Fleming, A.H., 2008. Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. Mar. Ecol. Prog. Ser. 362, 1-23.

Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Jessopp, M.J., Loeb, V., 2009. A re-appraisial of the total biomass and annual production of Antarctic krill. Deep-Sea Res. I 56, 727-740.

Atkinson, A., Sinclair, J. D., 2000. Zonal distribution and seasonal vertical migration of copepod assemblages in the Scotia Sea. Polar Biol. 23, 46-58.

Bailleul, F., Cotté, C., Guinet, C., 2010. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. Mar. Ecol. Prog. Ser. 408, 251–264.

Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. Sci. Mar. 70S2, 105–122.

Ballon, R.M., 2010. Acoustic study of macrozooplancton off Peru: biomass estimation, spatial patterns, impact of physical forcing and effect on forage fish distribution. PhD, Montpellier, Université Montpellier II, 205 pp.

Balu, S., Menon, N.G., 2006. Lantern Fish – A Potential Deep Sea Resource. ENVIS on Marine and Marine Offshore Ecosystem, 3-5.

Bedford, M. Melbourne-Thomas, J., Corney, S., Jarvis, T., Kelly, N., Constable, A., 2015. Prey-field use by a Southern Ocean top predator: enhanced understanding using integrated datasets. Mar. Ecol. Prog. Ser. 526, 169–181.

Béhagle, N., du Buisson, L., Josse, E., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Ménard, F., 2014. Mesoscale features and micronekton in the Mozambique Channel: an acoustic approach. Deep-Sea Res. II 100, 164-173.

Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., Cherel, Y., 2015. Acoustic micronektonic distribution structured by macroscale oceanography across 20-50°S latitudes in the southwestern Indian Ocean. Deep-Sea Res. I, submitted.

Benoit-Bird, K.J., Au, W.W.L., Wisdom, D.W., 2009. Nocturnal light and lunar cycle effects on diel migration of micronekton. Limnol. Oceanogr. 54, 1789-1800.

Benoit-Bird, K.J., Kuletz, K., Heppell, S., Jones, N., Hoover, B., 2011. Active acoustic examination on the diving behavior of murres foraging on patchy prey. Mar. Ecol. Prog. Ser. 443, 217-235.

Bertrand, A., Le Borgne, R., Josse, E., 1999. Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 191, 127-140.

Bertrand, A., Ballon, M., Chaigneau, A., 2010. Acoustic observation of living organisms reveals the upper limit of the oxygen minimum zone. PLoS ONE 5, e10330.

Bertrand, A., Grados, D., Habasque, J., Fablet, R., Ballon, M., Castillo, R., Gutierrez, M., Chaigneau, A., Gutierrez, M., Josse, E., Roudaut, G., Lebourges-Dhaussy, A., Brehmer, P., 2013. Routine acoustic data as new tools for a 3D vision of the abiotic and biotic components of marine ecosystem and their interactions. Acoustics in Underwater Geosciences Symposium (RIO Acoustics), 2013 IEEE/OES, DOI: 10.1109/RIOAcoustics.2013.6683995

Bezamat-Mantes, C., 2014. Géopolitique de l'océan Indien. http://www.diploweb.com/Geopolitique-de-l-Ocean-indien.html

Bianchi, D., Stock, C., Galbraith, E.D., Sarmiento, J.L., 2013. Diel vertical migration: ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. Global Biogeochem. Cycles 27, 478-491.

Blain, S., Renaud, S., Xing, X., Claustre, H., Guinet, C., 2013. Instrumented elephant seals reveal the seasonality in chlorophyll and light-mixing regime in the iron-fertilized Southern Ocean. Geophys. Res. Lett. 40, 6368-6372.

Bocher, P., Cherel, Y., Labat, J.P., Mayzaud, P., Razouls, S., Jouventin, P., 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 223, 261-276.

Bost, C., Zorn, T., Le Maho, Y., Duhamel, G., 2002. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguin's diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands Mar. Ecol. Prog. Ser. 227, 51-61.

Bost, C.A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., Ainley, D.G., Weimerskirch, H., 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. J. Mar. Sys. 78, 363-376.

Brierley, A.S., Ward, P., Watkins, J.L., Goss, C., 1998. Acoustic discrimination of Southern Ocean zooplankton. Deep-Sea Res. II 45, 1155–1173.

Brodeur, R. D., Seki, M. P., Pakhomov, E. A., Suntsov, A. V., 2005. Micronekton - What are they and why are they important? North Pac. Mar. Sci. Org. Pices Press 13, 7–11.

Burczynski, J., 1982. Introduction to the use of sonar systems for estimating fish biomass. FAO Fish. Tech. Pap. 191 (Rev. 1), 1-10.

Catul, V., Gauns, M., Karuppasamy, P.K., 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. Rev. Fish. Biol. Fisheries 21, 339-354.

Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. Theor. Popul. Biol. 9, 129-136.

Charrassin, J.B., Park, Y.H., Le Maho, Y., Bost, C.A., 2004. Fine resolution 3D temperature fields off Kerguelen from instrumented penguins. Deep-Sea Res. I 51, 2091-2103.

Charrassin, J.B., Hindell, M., Rintoul, S.R., Roquet, F., Sokolov, S., Biuw, M., Costa, D., Boehme, L., Lovell, P., Coleman, R., Timmermann, R., Meijers, A., Meredith, M., Park, Y.H., Bailleul, F., Goebel, M.,

Tremblay, Y., Bost, C.A., McMahon, C.R., Field, I.C., Fedak, M.A. et Guinet, C., 2008. Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. Proc. Natl. Acad. Sci. U S A 105, 11634-11639.

Chelton, D., Schlax, M., Samelson, R., 2011. Global observations of non linear mesoscale eddies. Prog. Oceanogr. 91, 167–216.

Cherel, Y., Verdon, C., Ridoux, V., 1993. Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. Polar Biol. 13, 355-357.

Cherel, Y., Pütz, K., Hobson, K.A., 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, southern Atlantic Ocean. Polar Biol. 25, 898-906.

Cherel, Y., Fontaine, C., Richard, P., Labat, J.P., 2010. Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predators in the Southern Ocean. Limnol. Oceanogr. 55, 324–332.

Collins, M.A., Xavier, J.C., Johnston, N.M., North, A.W., Enderlein, P., Tarling, G.A., Waluda, C.M., Hawker, E.J., Cunningham, N.J., 2008. Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. Polar Biol. 31, 837-851.

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

Comiso, J.C., McClain, C.R., Sullivan, C.W., Ryan, J.P., Leonard, C.L., 1993. Coastal zone color scanner pigment concentrations in the Southern Ocean and relationships to geophysical surface features. J. Geophys. Res. 98(C2), 2419-2451.

Commins, M.L., Ansorge, I., Ryan, P.G., 2014. Multi-scale factors influencing seabird assemblages in the African sector of the Southern Ocean. Antarct. Sci. 26, 38-48.

Cooper, J, Brown, C.R., 1990. Ornithological research at the sub-Antarctic Prince Edward Islands: a review of achievements. S. Afr. J. Antarct. Res. 20, 40-57.

Croxall, J.P., Reid, K., Prince, P.A., 1999. Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. Mar. Ecol. Prog. Ser. 177, 115–131.

David, P., Guérin-Ancey, O., Oudot, G., Van Cuyck, J.P., 2001. Acoustic backscattering from salp and target strength estimation. Oceanol. Acta 24, 443-451.

Davison, P.C., Koslow, J.A., Kloser, R.J., 2015. Acoustic biomass estimation of mesopelagic fish: backscattering from individuals, populations, and communities. ICES J. Mar. Sci., in press.

Deacon, G.E.R., 1982. Physical and biological zonation in the Southern Ocean. Deep-Sea Res. 29, 1-15.

Demer, D.A., Conti, S.G., 2005. New target-strength model indicates more krill in the Southern Ocean. ICES J. Mar. Sci. 62, 25–32.

Denman, K.L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P.M., Dickinson, R.E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohman, U., Ramachadram, S., da Silva Dias, P.L., Wofsy, S.C., Zhang, X., 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (Eds.), Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge University Press, New York, 499–587.

De Robertis, A., McKelvey, D. R., Ressler, P. H., 2010. Development and application of an empirical multifrequency method for backscatter classification. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67, 1459–1474.

De Ruijter, W., Van Aken, H., Beier, E., Lutjeharms, J., Matano, R., Schouten, M., 2004. Eddies and dipoles around South Madagascar: formation, pathways and large-scale impact. Deep-Sea Research, part I, 51, pp 384–385.

Dietrich, G., 1973. The Biology of the Indian Ocean. Ecological Studies 3, 1-6.

Domokos, R., 2009. Environmental effects on forage and longline fishery performance for albacore (*Thunnus alalunga*) in the American Samoa Exclusive Economic Zone. Fish. Oceanogr. 18, 419-438.

Doray, M. 2006. L'agrégation de thons de sub-surface au sein du système [DCP ancré - macronecton - environnement - pêche] en Martinique : étude hiérarchique par méthodes acoustiques, optiques et halieutiques. Thèse Ecole Nationale Supérieurs Agronomique de Rennes (ENSAR). 423 pp.

Dowd, R.G., 1967. An echo counting system for demersal fishes. FAO Fish. Rep. 62 (3), 15-332.

Drazen, J.C., De Forest, L.G., Domokos, R., 2011. Micronekton abundance and biomass in Hawaiian waters as influenced by seamounts, eddies, and the moon. Deep-Sea Res. I 58, 557-566.

Dray, S., Pélissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Caceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., Wagner, H.H., 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. Ecol. Monogr. 82 (3), 257–275.

Ducklow, H. W., Steinberg, D. K., Buesseler, K. O., 2001. Upper ocean carbon export and the biological pump. Ocenography – Washington DC – Oceanography Society 14 (4), 50–58.

Duhamel, G., Koubbi, P., Ravier, C., 2000. Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean). Polar Biol. 23, 106–112.

Duhamel, G., Gasco, P., Davaine, P., 2005. Poissons des îles Kerguelen et Crozet. Guide régional de l'océan Austral. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 419 pp. (Patrimoines naturels, 63).

Duvigneau, P., 1980. La synthèse écologique. Paris: DOIN

Ehrenberg, J.E., 1979. A comparative analysis of in situ methods for directly measuring the acoustic target strength of individual fish. Oceanic Engineering, IEEE J. Oceanic Eng. 4 (4), 141 – 152.

Escobar-Flores, P., O'Driscoll, R.L., Montgomery, J.C., 2013. Acoustic characterization of pelagic fish distribution across the South Pacific Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 490, 169-183.

FAO, 2010. The state of world fisheries and aquaculture. FAO, Rome, Italy.

FAO, 2012. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2012, 120 pp.

Fasham, M.J.R., 2003. Ocean Biogeochemistry: The Role of the Ocean Carbon Cycle in the Global Change. Springer.

Fauchald P., Tveraa, T., 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. Ecology 84(2), 282–288.

Fernandes, P. G., Gerlotto, F., Holliday, D. V., Nakken, O., Simmonds. E. J., 2002. Acoustic applications in fisheries science: the ICES contribution. ICES Marine Science Symposia, 215: 483-492.

Fielding, S., Watkins, J.L., Collins, M.A., Enderlein, P., Venables, H.J., 2012. Acoustic determination of the distribution of fish and krill across the Scotia Sea in spring 2006, summer 2008 and autumn 2009. Deep-Sea Res. II 59-60, 173-188.

Fielding, S., Watkins, J.L., Trathan, P.N., Enderlein, P., Waluda, C.M., Stowasser, G., Tarling, G.A., Murphy, E.J., 2014. Interannual variability in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density at South Georgia, Southern Ocean: 1997-2013. ICES J. Mar. Sci. 71, 2578-2588.

Flores, H., Hunt, B.P.V., Kruse, S., Pakhomov, E.A., Siegel, V., van Franeker, J.A., Strass, V., Van de Putte, A.P., Meesters, E.H.W.G., Bathmann, U., 2014. Seasonnal changes in the vertical distribution and community structure of Antarctic macrozooplakton and micronekton. Deep-Sea Res. I. 84, 127-141.

Flynn, A. J., Williams, A., 2012. Lanternfish (Pisces: Myctophidae) biomass distribution and oceanographic–topographic associations at Macquarie Island, Southern Ocean. Mar. Freshwater Res. 63, 251–263.

Foote, K.G., Knudsen, H.P., Vestnes, G., MacLennan, D.N., Simmonds, E.J., 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. ICES Coop. Res. Rep. 144, 1-69.

Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C., Wanless, S., 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. J. Anim. Ecol. 75, 1259–1268.

Gandhi, N., Ramesh, R., Laskar, A. H., Sheshshayee, M. S., Shetye, S., Anilkumar, N., Patil, S. M., Mohan, R., 2012. Zonal variability in primary production and nitrogen uptake rates in the southwestern Indian Ocean and the Southern Ocean. Deep-Sea Res. I 67, 32–43.

Gauthier, S., Oeffner J., O'Driscoll, R.L., 2014. Species composition and acoustic signatures of mesopelagic organisms in a subtropical convergence zone, the New Zealand Chatham Rise. Mar. Ecol. Prog. Ser. 503, 23-40.

Gjøsæter, J., Kawaguchi, K., 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. Rome: FAO, FAO Fish. Tech. Pap. 193: 1-151.

Godø, O.R., Patel, R., Pedersen, G., 2009. Diel migration and swimbladder resonance of small fish: some implications for analyses of multifrequency echo data. ICES J. Mar. Sci. 66, 1143-1148.

Godø, O.R., Samuelsen, A., Macaulay, G.J., Patel, R., Hjøllo, S.S., Horne, J., Kaartvedt, S., Johannessen, J.A., 2012. Mesoscale eddies are oases for higher trophic marine life. PLoS ONE 7, e30161.

Godø, O.R., Reiss, C., Siegel, V., Watkins, J.L., 2014. Commercial fishing vessels as research vessels in the Antarctic. Requirements and solutions exemplified with a new vessel. CCAMLR Sci. 21, 11-17.

Graham, R.M., de Boer, A.M., Heywood, K.J., Chapman, M.R., Stevens, D.P., 2012. Southern Ocean fronts: controlled by wind or topography? J. Geophys. Res. 117, C08018.

Greenlaw, C.F., 1979. Acoustical estimation of zooplankton populations. Limnol. Oceanogr. 24 (2), 226–242.

Guinet, C., Cherel, Y., Ridoux, V., Jouventin, P., 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962-85. Antarct. Sci., 8, 23-30.

Hamame, M., Antezana, T., 2010. Vertical diel migration and feeding of *Euphausia vallentini* within southern Chilean fjords. Deep-Sea Res. II 57, 642-651.

Handegard, N.O., du Buisson, L., Brehmer, P., Chalmers, S.J., De Robertis, A., Huse, G., Kloser, R., Macaulay, G., Maury, O., Ressler, P.H., Stenseth, N.C., Godø, O.R., 2013. Towards an acoustic-based coupled observation and modelling system for monitoring and predicting ecosystem dynamics of the open ocean. Fish Fish. 14, 605-615.

Haury, L. R., McGowan, J. A., Wiebe, P. H., 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. J. H. Steele (ed.), Spatial Pattern in Plankton Communities© Springer Science+Business Media New York 1978.

Hays, G.C., 2003. A review of the adaptive significanceand ecosystem consequences of zooplankton diet vertical migrations. Hydrobiologia 503, 163-170.

Henderson, M.J., Horne, J.K., Towler, R.H., 2007. The influence of beam position and swimming direction on fish target strength. ICES J. Mar. Sci.65, 226–237.

Hérodote, 2012. Géopolitique de l'Océan Indien. Revue de géographie et de géopolitique n°145.

Higginbottom, I.R., Pauly, T.J., Heatley, D.C., 2000. Virtual echograms for visualization and post-processing of multiplefrequency echosounder data. In Proceedings of the Fifth European Conference on Underwater Acoustics, 10–13 July 2000, Lyon, France. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. pp. 1497–1502.

Holliday, D.V., Pieper, R.E., 1980. Volume scattering strengths and zooplankton distributions at acoustic frequencies between 0.5 and 3 MHz. J. Acoust. Soc. Am. 67, 135–146.

Holliday, D.V., Pieper, R.E., 1995. Bioacoustical oceanography at high frequencies. ICES J. Mar. Sci. 52 (3–4), 279–296.

Horne, J.K., 2000. Acoustic approaches to remote species identification: a review. Fish. Oceanogr. 9 (4), 356–371.

Hulley, P.A., Lutjeharms, J.R.E., 1995. The south-western limit for the warm-water, mesopelagic ichthyofauna of the Indo-West-Pacific: lanternfish (Myctophidae) as a case study. S. Afr. J. Mar. Sci., 15, 185-205.

Hunt, B.P.V., Hosie, G.W., 2006. The seasonal succession of zooplankton in the Southern Ocean south of Australia, part II: the Sub-Antarctic to Polar Frontal Zones. Deep-Sea Res. I 53, 1203–1223.

Hunt, B.P.V., Pakhomov, E.A., Williams, R., 2011. Comparative analysis of the 1980s and 2004 macrozooplankton composition and distribution in the vicinity of Kerguelen and Heard Islands: seasonal cycles and oceanographic forcing of long-term change, in: Duhamel, G., Welsford, D. (Eds.) The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries. Société Française d'Ichtyologie, Paris, pp. 79-92.

Hyrenbach, K.D., Veit, R.R., Weimerskirch, H., Hunt, G.L., 2006. Seabird associations with mesoscale eddies: the subtropical Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 324, 271–279.

ICES, 2014. A metadata convention for processed acoustic data from active acoustic systems, SISP 4-TG-AcMeta, ICES WGFAST Topic Group, TG-ACMeta. 40 pp.

Irigoien, X., Klevjer, T.A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuna, J.L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J.I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D.L., Duarte, C.M., Kaartvedt, S., 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. Nature Comm. 5, 3271.

Jacques, G., Tréguer, P., 1986. Les écosystèmes pélagiques marins III - L'océan Antarctique. Masson, Paris, 255 pp.

Jech, J.M., Michaels, W.L., 2006. A multifrequency method to classify and evaluate fisheries acoustics data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63 (10), 2225–2235.

Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M., 1996. Organisms as Ecosystem Engineers. Ecosystem Management, 130-147.

Kaartvedt, S., Staby, A., Aksnes, D.L., 2012. Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. Mar. Ecol. Prog. Ser. 456, 1–6.

Kang, M., Furusawa, M., Miyashita, K., 2002. Effective and accurate use of difference in mean volume backscattering strength to identify fish and plankton. ICES J. Mar. Sci. 59, 794–804.

Kang, D., Mukai, T., Iida, K., Hwang, D., Myoung, J.-G., 2005. The influence of tilt angle on the acoustic target strength of the Japanese common squid (Todarodes pacificus). ICES J. Mar. Sci. 62 (4), 779-789.

Karp, W.A., 2007. Collection of acoustic data from fishing vessels. ICES Coop. Res. Rep. 287, 1-84.

Key, R.M., Kozyr, A., Sabine, C.L., Lee, K., Wanninkhof, R., Bullister, J.L., Feely, R.A., Millero, F.J., Mordy, C., Peng, T.-H., 2004. A global ocean carbon climatology: Results from Global Data Analysis Project (GLODAP). Glob. Biogeochem. Cycles 18 (4).

Kim, Y.S., Orsi, A.H., 2014. On the variability of Antarctic circumpolar current fronts inferred from 1992-2011 altimetry. J. Phys. Oceanogr. 44, 3054-3071.

Kloser, R., Ryan, T., Sakov, P., Williams, A., Koslow, J. A., 2002. Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1065–1077.

Kloser, R.J., Ryan T.E., Young, J.W., 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.

Koizumi, K., Hiratsuka, S., Saito, H. 2014. Lipid and fatty acids of three edible myctophids, *Diaphus watasei*, *Diaphus suborbitalis*, and *Benthosema pterotum*: high levels of icosapentaenoic and docosahexaenoic acids. J. Oleo Sci. 63, 461-470.

Korneliussen, R.J., Ona, E., 2002. An operational system for processing and visualizing multi-frequency acoustic data. ICES J. Mar. Sci. 59 (2), 293–313.

Korneliussen, R.J., Ona, E., 2003. Synthetic echograms generated from the relative frequency response. ICES J. Mar. Sci. 60, 636-640.

Korneliussen, R.J., Diner, N., Ona, E., Berger, L., Fernades, P.G., 2008. Proposals for the collection of multifrequency acoustic data. ICES J. Mar. Sci. 65 (6), 982–994.

fsn052.

Koslow, J.A., 2009. The role of acoustics in ecosystem-based fishery management. ICES J. Mar. Sci. 66 (6), 966–973.

Kostianoy, A.G., Ginzburg, A.I., Frankignoulle, M., Delille, B., 2004. Fronts in the Southern Indian Ocean as inferred from satellite sea surface temperature data. J. Mar. Sys. 45, 55-73.

Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.A., O'Driscoll, R., Ishimaru, T., Pruvost, P., Tavernier, E., Hosie, G., 2011. Ecoregionalisation of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean: results from generalized dissimilarity models. Deep-Sea Res. II 58, 170-180.

Kozlov, A.N., 1995. A review of the trophic role of mesopelagic fish of the Family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem. CCAMLR Sci. 2, 71-77.

Lambardi, P., Lutjeharms, J.R.E., Mencacci, R., Hays, G.C., Luschi, P., 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles in the Southwest Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 353, 289–301.

Lavery, A.C., Stanton, T.K., McGehee, D.E., Chu, D., 2002. Three-dimensional modeling of acoustic backscattering from fluid-like zooplankton. J. Acoust. Soc. Am. 111, 1197-1210.

Lavery, A.C., Wiebe, P.H., Stanton, T.K., Lawson, G.L., Benfield, M.C., Copley, N., 2007. Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. J. Acoust. Soc. Am. 122 (6), 3304–3326.

Lawson, G.L., Wiebe, P.H., Stanton, T.K., Ashjian, C.J., 2008. Euphausiid distribution along the Western Antarctic Peninsula. Part A: development of robust multi-frequency acoustic techniques to identify euphausiid aggregations and quantify euphausiid size, abundance, and biomass. Deep-Sea Res. II 55, 412-431.

Lea, M.A., Cherel, Y., Guinet, C., Nichols, P.D., 2002. 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 [Erratum in Mar. Ecol. Prog. Ser. 253, 310, 2003].

Lea, M.A., Guinet, C., Cherel, Y., Duhamel, G., Dubroca, L., Pruvost, P., Hindell, M., 2006. Impacts of climatic anomalies on provisioning strategies of a Southern Ocean predator. Mar. Ecol. Prog. Ser. 310, 77-94.

Lebourges-Dhaussy, A., Marchal, E., Menkès, C., Champalbert, G., Biessy, B., 2000. *Vinciguerria nimbaria* (micronekton), environment and tuna: their relationships in the Eastern Tropical Atlantic. Oceanol. Acta 23, 515–528.

Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology 74,1659–1673.

Legendre, P., Fortin, M.J., 2004. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetation 80, 107-138.

Legendre, P., 2012. Space-constrained or time-constrained agglomerative clustering from a dissimilarity matrix computed from multivariate data. http://adn.biol.umontreal.ca/~numericalecology/Rcode/

Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology. 3rd English edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Lehodey, P., Senina, I., Murtugudde, R., 2008. A spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM) – Modeling of tuna and tuna-like populations. Prog. Oceanogr. 78 (4), 304–318.

Lehodey, P., Murtugudde, R., 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 (1–2), 69–84.

Lehodey, P., Conchon, A., Senina, I., Domokos, R., Calmettes, B., Jouanno, J., Hernandez, O., Kloser, R., 2014. Optimization of a micronekton model with acoustic data. ICES J. Mar. Sci., Journal du Conseil: fsu233.

Lévénez, J.-J., Lebourges-Dhaussy, A., Josse, E., 2006. Notions d'acoustique appliquée à l'halieutique et l'écologie aquatique. Littérature grise. 77pp.

Levin, S. A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73, 1943–1967.

Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P. J. S., Martin, A. P., Rivière, P., 2012. Bringing physics to life at the submesoscale. Geophys. Res. Lett. 39 (14), 1–13.

Lezama-Ochoa, A., Irigoien, X., Chaigneau, A., Quiroz, Z., Lebourges-Dhaussy, A., Bertrand, A., 2014. Acoustics reveals the presence of a macrozooplankton biocline in the Bay of Biscay in response to hydrological conditions and predator-prey relationships. PLoS ONE 9, e88054.

Livre bleu sud océan Indien, 2011. http://www.reunion.pref.gouv.fr/livrebleu/spip.php?article4.

Logerwell, E. A., Wilson, C. D., 2004. Species discrimination of fish using frequency-dependent acoustic backscatter. ICES J. Mar. Sci. 61, 1004-1013.

Loecher, M., Ropkins, K., 2015. RgoogleMaps and loa: unleashing R graphics power on map tiles. J. Stat. Softw. 63 (4), 1–18.

Longhurst, A. R., Bedo, A. W., Harrison, W. G., Head, E. J. H., Sameoto, D. D., 1990. Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. Deep Sea Res. I 37 (4), 685–694.

Lurton, X., 1998. Acoustique sous-marine : présentation et applications. Editions Ifremer. 110 pp.

Lutjeharms, J.R.E., Valentine, H.R., 1984. Southern Ocean thermal fronts south of Africa. Deep-Sea Res. 31, 1461-1475.

MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. Amer. Nat. 100 (916), 603-609.

MacLennan, D.N., Fernandes, P.G., Dalen, J. 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. ICES J. Mar. Sci. 59, 365-369.

MacLennan, D.N., Simmonds, E.J., 1992. Fisheries acoustics. First ed., Chapman and Hall, London, UK.

Madureira, L.S.P., Everson, I., Murphy, E.J., 1993a. Interpretation of acoustic data at two frequencies to discriminate between Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) and other scatterers. J. Plankton Res. 15, 787-802.

Madureira, L.S.P., Ward, P., Atkinson, A., 1993b. Differences in backscattering strength determined at 120 and 38 kHz for three species of Antarctic macroplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 93, 17-24.

Mannocci,L., Laran, S., Monestiez, P., Dorémus, G., Van Canneyt, O., Watremez, P., Ridoux, V., 2014. Predicting top predator habitats in the Southwest Indian Ocean. Ecography 37, 261–278.

Marchal, E., Josse, E., Lebourges Dhaussy, A., 1996. Prédateurs et proies : une approche acoustique. Application de l'acoustique au domaine vivant aquatique, 22 (1), 117-132.

Margalef, R., 1979. The organization of space. Oikos 33, 152-159.

Marshall, N.B., 1960. Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. Discovery Rep. XXXI, 1-122.

MATLAB 7.11.0.584, Release 2010b, The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, United States.

McClatchie, S., Thorne, R.E., Grimes, P., Hanchet, S., 2000. Ground truth and target identification for fisheries acoustics. Fish. Res. 47 (2–3), 173–191.

McClatchie, S., Dunford, A., 2003. Estimated biomass of vertically migrating mesopelagic fish off New Zealand. Deep-Sea Res. I 50, 1263–1281.

McQuinn, I.H., Reid, D., Berger, L., Diner N., Heatley, D., Higginbottom, I., Andersen, L.N., Langeland, O., Lapierre, J.P., 2005. Description of the ICES *HAC* standard data exchange format, version 1.60. ICES Coop. Res. Rep. 278, 1-84.

Meillat, M., 2012. Essais du chalut mésopélagos pour le programme MYCTO 3D - MAP de l'IRD, à bord du Marion Dufresne (du 10 au 21 août 2012). Rapport de mission, Ifremer.

Menon, N.G., 2004. Potential exploitable micronektons from the Deep Scattering Layers (DSL) of the Indian EEZ. Mar. Fish. Infor. Serv. T&E Ser. 182, 1-9.

Ménard, F., Lorrain, A., Potier, M., Marsac, F., 2007. Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. Mar. Biol. 153, 141–152.

Ménard, F., Potier, M., Jaquemet, S., Romanov, E., Sabatié, R., Cherel, Y., 2013. Pelagic cephalopods in the western Indian Ocean: New information from diets of top predators. Deep-Sea Res. II 95, 83–92.

Miller, D.G.M., 1982. Results of a combined hydroacoustic and midwater trawling survey of the Prince Edward Island group. S. Afr. J. Antarct. Res. 12, 3-22.

Mitson, R. B., Wood, R. J., 1961. An Automatic Method of Counting Fish Echoes. ICES J. Mar. Sci. 26 (3), 235 – 358.

Mittermeier, R. A., Robles, P., 2004. Hotspots revisited. Gil (ed.), Cemex, Mexico, 390 pp.

Miya, M., Nishida, M., 1997. Speciation in the open ocean. Nature 389, 803-804, doi:10.1038/39774.

Mizobata, K., Saitoh, S.I., Shiomoto, A., Miyamura, T., Shiga, N., Imai, K., Toratani, M., Kajiwara, Y., Sasaoka, K., 2002. Bering Sea cyclonic and anticyclonic eddies observed during summer 2000 and 2001. Prog. Oceanogr. 55, 65–75.

Moore, J.K., Abbott, M.R., 2000. Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean. J. Geophys. Res. 105(C12), 28,709-28,722.

Morin, E., 1994. Sur l'interdisciplinarité. Bulletin Interactif du Centre International de Recherches et Études transdisciplinaires n° 2.

Muhling, B.A., Beckley, L.E.,Olivar, M.P., 2007. Ichthyoplankton assemblage structure in two meso-scale Leeuwin Current eddies, eastern Indian Ocean. Deep-Sea Res. II 54, 1113–1128.

Nel, D.C., Lutjeharms, J.R.E., Pakhomov, E.A., Ansorge, I.J., Ryan, P.G., Klages, N.T.W., 2001. Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross Thalassarche chrysostoma in the southern Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 217, 15–26.

Nicol, S., Foster, J., Kawaguchi, S., 2012. The fishery for Antarctic krill, recent developments. Fish Fish. 2012, 13, 30-40.

O'Driscoll, R. L., Rose, G. A., Anderson, J. T., 2002. Counting capelin: a comparison of acoustic density and trawl catchability. ICES J. Mar. Sci. 59, 1062–1071.

O'Driscoll, R.L., Macaulay G.J., Gauthier, S., Pinkerton, M., Hanchet, S., 2011. Distribution, abundance and acoustic properties of Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarcticum*) in the Ross Sea. Deep-Sea Res. II 58, 181-195.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Community Ecology Package. https://github.com/vegandevs/vegan

Organisation Hydrographique Internationale, 2000. Limites des océans et des mers. S-23, 3rd edition, imprimerie monégasque, Monte-Carlo.

Orians, G.H,. Pearson, N.E., 1979. On the theory of central place foraging. In: Horn DF (ed) Analysis of Ecological Systems. Ohio State University Press, 157-177.

Orsi, A.H., Whitworth III, T., Nowlin Jr., W.D., 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Res. I 42 (5), 641–673.

Pakhomov, E.A., Perissinotto, R., McQuaid, C.D., 1994. Comparative structure of the macrozooplankton/micronekton communities of the Subtropical and Antarctic Polar Fronts. Mar. Ecol. Prog. Ser. 111, 155-169.

Pakhomov, E., McQuaid, C.D., 1996. Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean. Polar Biol. 16, 271-286.

Pakhomov, E.A., Perissinotto, R., McQuaid, 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 134, 1-14.

Pakhomov, E.A., Froneman, P.W., 1999. Macroplankton/micronekton dynamics in the vicinity of the Prince Edward Islands (Southern Ocean). Mar. Biol. 134(3), 501-515

Pakhomov, E.A., Perissinotto, R., McQuaid, C. D., Froneman, P. W., 2000. Zooplankton structure and grazing in the Atlantic sector of the Southern Ocean in late austral summer 1993, Part 1: Ecological zonation. Deep-Sea Res. I 47, 1663-1686.

Pakhomov, E., Yamamura, O., 2010. Report of the advisory panel on micronekton sampling inter-calibration experiment. PICES Scient. Rep. 38, 1-108.

Park, Y.-H., Gambéroni, L.L., Charriaud, E., 1993. Frontal structure, water masses and circulation in the Crozet Basin. J. Geophys. Res. 98, 12361–12385.

Park, Y.H., Gamberoni, L., 1995. Large-scale circulation and its variability in the south Indian Ocean from TOPEX/POSEIDON altimetry. J. Geophys. Res. 100 (C12), 24911–24929.

Park, Y.-H., Pollard, R.T., Read, J.F., Leboucher, V., 2002. A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. Deep Sea Res. II 49, 1823–1842.

Park, Y.H., Vivier, F., Roquet, F., Kestenare, E., 2009. Direct observations of the ACC transport across the Kerguelen Plateau. Geophys. Res. Lett. 36, L18603.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotte, C., Lee, J.H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: An uptodate determination and associated circulation of surface/subsurface waters. J. Geophys. Res. Oceans 119, 6575–6592.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres Jr, F., 1998. Fishing down marine food webs. Science 279, 860–863.

Pearre, S., 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: History, evidence and consequences. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 78 (1), 1–79.

Perissinotto, R., McQuaid, C.D., 1992. Land-based predator impact on vertically migrating zooplankton and micronekton advected to a Southern Ocean archipelago. Mar. Ecol. Prog. Ser. 80, 15-27.

Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D., Link, J., Livingston, P.A., Mangel, M., McAllister, M.K., Pope, J., Sainsbury, K.J., 2004. Ecosystem-based fishery management. Science (Washington, D.C.), 305 (5682), 346–347.

Pimm, S. L., Lawton, J. H., Cohen, J. E., 1991. Food web patterns and their consequences. Nature 350, 669-674.

Plan d'action biodiversité des Terres Australes et Antarctiques Françaises, 2008. http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/DGALN_24_TAAF.pdf.

Potier, M., Marsac, F., Cherel, Y., Lucas, V., Sabatié, R., Maury, O., Ménard, F., 2007. Forage fauna in the diet of three large pelagic fishes (lancetfish, swordfish and yellowfin tuna) in the western equatorial Indian Ocean. Fish. Res. 83, 60–72.

Pollard, R.T., Read, J.F., 2001. Circulation pathways and transports of the Southern Ocean in the vicinity of the Southwest Indian Ridge. J. Geophys. Res. 106 (C2), 2881– 2898.

Polovina, J.J., Balazs, G.S., Howell, E.A., Parker, D.M., Seki, M.P., Dutton, P.H., 2004. Forage and migration habitat of loggerhead (Caretta caretta) and olive ridley (Lepidochelys olivacea) sea turtles in the central North Pacific Ocean. Fish. Ocean 13, 36–51.

Potier, M., Marsac, F., Cherel, Y., Lucas, V., Sabatié, R., Maury, O., Ménard, F., 2007. Forage fauna in the diet of three large pelagic fishes (lancetfish, swordfish and yellowfin tuna) in the western equatorial Indian Ocean. Fish. Res. 83, 60-72.

Povinec, P.P., Brier, R., Coppola, L., Groening, M., Jeandel, C., Jull, A.J.T., Kieser, W.E., Lee, S.-H., Liong Wee Kwong, L., Morgenstern, U., Park, Y.-H., Top, Z., 2011. Tracing of water masses using a multi isotope approach in the southern Indian Ocean. Earth Planet. Sci. Lett. 302, 14–26.

QGIS Development Team, 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.osgeo.org.

Quartly, G.D., Srokosz, M.A., 2004. Eddies in the southern Mozambique Channel. Deep-Sea Res.II 51, 69–83.

R Core Team, 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.

Rahmstorf, S., 2006. Thermohaline Ocean Circulation. In: Elias., S.A. (Ed.), Encyclopedia of Quaternary Sciences. Elsevier, Amsterdam.

Ressler, P.H., Dalpadado, P., Macaulay, G.J., Handegard, N., Skern-Mauritzen, M., 2015. Acoustic surveys of euphausiids and models of baleen whale distribution in the Barents Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 527, 13-29.

Ridoux, V., 1988. Subantarctic krill, *Euphausia vallentini* Stebbing, preyed upon by penguins around Crozet Islands (Southern Indian Ocean): population structure and annual cycle. J. Plankton Res. 10, 675-690.

Robertson, K.M., Chivers, S.J., 1997. Prey occurrence in pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific. Fish. Bull., 95, 334-348.

Rodhouse, P.G., Nigmatullin, C.M., 1996. Role as consumers. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 351, 1003-1022.

Rodhouse, P.G., White, M.G., 1995. Cephalopods occupy the ecological niche of epipelagic fish in the Antarctic Polar Frontal Zone. Biol. Bull. 189, 77-80.

Roe, H. S. J., 1974. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community. Mar. Biol. 28 (2), 99–113.

Rutz, C., Hays, G.C., 2009. New frontiers in biologging science. Biol. Letters 5(3), 289-292.

Ryan, T., 2011. Overview of data collection, management and processing procedures of underway acoustic data. IMOS BASOOP sub-facility. http://imos.org.au/fileadmin/user_upload/shared/SOOP/plugin-IMOS_data_collection_and_processing_v1.01.pdf

Sabarros, P.S., Ménard, F., Lévénez, J.J., Tew-Kai, E., Ternon, J.F., 2009. Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. Mar. Ecol. Prog. Ser. 395, 101–107.

Sabine, C. L., Feely, R. A., Gruber, N., Key, R. M., Lee, K., Bullister, J. L., Wanninkhof, R., Wong, C. S., Wallace, D. W. R., Tilbrook, B., Millero, F. J., Peng, T.-H., Kozyr, A., Ono, T., Rios, A.F., 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO2. Science 305 (5682), 367–371.

Sarmiento, J.L., 1993. Ocean carbon cycle. Chem. Eng. News 71 (22).

Sato, K., Charrassin, J.B., Bost, C.A., Naito, Y., 2004. Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations? J. Exp. Biol. 207, 4057-4065.

Saunders, R.A., Fielding, S., Thorpe, S.E., Tarling, G.A., 2013. School characteristics of mesopelagic fish at South Georgia. Deep Sea Res. I 81, 62–77.

Scheffer, A., Bost, C-A., Trathan, 1 P. N., 2012. Frontal zones, temperature gradient and depth characterize the foraging habitat of king penguins at South Georgia, Mar. Ecol. Prog. Ser. 465, 281–297.

Schoener, T.W., 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. Amer. Nat. 114, 902-914.

Schott, F.A., Xie, S.-P., McCreary Jr., J.P., 2009. Indian Ocean circulation and climate variability. Rev. Geophys., 47, RG1002, doi:10.1029/2007RG000245.

Schouten, M., De Ruijter, W., Van Leeuwena, P.J., Ridderinkhof, H., 2003. Eddies and variability in the Mozambique Channel. Deep-Sea Res. II 50, 1987–2003.

Scoulding, B., Chu, D., Ona, E., Fernandes, P.G., 2015. Target strengths of two abundant mesopelagic fish species. J. Acoust. Soc. Am. 137 (2), 989-1000.

Seki, M.P., Polovina, J.J., Kobayashi, D.R., Bidigare, R.R., Mitchum, G.T., 2002. An oceanographic characterization of swordfish (Xiphias gladius) longline fishing grounds in the springtime subtropical North Pacific. Fish. Ocean 11, 251–266.

Shaviklo, A.R., Rafipour, F., 2013. Surimi and surimi seafood from whole ungutted myctophid mince. LWT-Food Sci. Technol. 54, 463–468.

Simmonds, E.J., Armstrong, F., Copland, P.J., 1996. Species identification using wideband backscatter with neural network and discriminant analysis. ICES J. Mar. Sci. 53 (2), 189–195.

Simmonds, E.J., MacLennan, D.N., 2005. Fisheries acoustics: theory and practice. Second ed., Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Simrad, 2008. Simrad ER60, scientific echo sounder, reference manual. Technology for sustainable fisheries, Simrad, Kongsberg, Norway.

Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2002. Structure of Southern Ocean fronts at 140°E. J. Mar. Syst. 37, 151-184.

Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2007. On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface chlorophyll concentrations in the Southern Ocean. J. Geophys. Res. 112, C07030.

Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2009. Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 1. Mean circumpolar paths. J. Geophys. Res. 114, C11018.

Spear, L.B., Ainley, D.G., Walker, W.A., 2007. Foraging dynamics of seabirds in the eastern tropical Pacific Ocean. Studies Avian Biol. 35, 1-99.

Stanton, T.K., Wiebe, P.H., Chu, D., Benfield, M.C., Scanlon, L., Martin, L., Eastwood, R.L., 1994. On acoustic estimates of zooplankton biomass. ICES J. Mar. Sci. 51, 505-512.

Stanton, T.K., Chu, D., Wiebe, P.H., Martin, L., Eastwood, R.L., 1998a. Sound scattering by several zooplankton groups. I. Experimental determination of dominant scattering mechanisms. J. Acoust. Soc. Am. 103, 225–235.

Stanton, T.K., Chu, D., Wiebe, P.H., 1998b. Sound scattering by several zooplankton groups. II. Scattering models. J. Acoust. Soc. Am. 103, 236–254.

Stanton, T.K., Chu, D., 2000. Review and recommendations for the modelling of acoustic scattering by fluid-like elongated zooplankton: euphausiids and copepods. ICES J. Mar. Sci. 57, 793–807.

Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P., Michaels, A. F., 2000. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. Deep Sea Res. I 47 (1), 137–158.

Stramma, L., Lutjeharms, J.R.E., 1997. The flow field of the subtropical gyre of the South Indian Ocean. J. Geophys. Res. 102 (C3), 5513–5530.

Sund, O., 1935. Echo sounding in fishery research. Nature 135 (3423), 953.

Ternon, J-F., Bach, P., Barlow, R., Huggett, J., Jaquemet, S., Marsac, F., Menard, F., Penven, P., Potier, M., Roberts, M., 2013. The Mozambique Channel: from physics to upper trophic levels. Deep-Sea Res. II.

Tew-Kai, E., Marsac, F., 2010. Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators' communities in the Mozambique Channel. Prog. Oceanogr. 86, 214–223.

Thomalla, S. J., Waldron, H. N., Lucas, M. I., Read, J. F., Ansorge, I. J., Pakhomov, E., 2011. Phytoplankton distribution and nitrogen dynamics in the southwest indian subtropical gyre and Southern Ocean waters. Ocean Sci. 7, 113–127, doi:10.5194/os-7-113-2011.

Tomczak, M., Godfrey, J.S., 1994. Regional Oceanography: An Introduction. Pergamon Press, New York. 422p.

Tréguer, P., Jacques, G., 1992. Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. Polar Biol. 12, 149-162.

Tremblay, Y., Cherel, Y., 2003. Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. Mar. Ecol. Prog. Ser. 251, 279-297.

Tucker, G. H., 1951. Relation of fishes and other organisms to the scattering of underwater sound. J. Mar. Res. 10, 215–238.

Turner, J. T., 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. Aquat. Microb. Ecol. 27 (1), 57–102.

Valinassab, T., Pierce, G. J., Johannesson, K., 2007. Lantern fish (Benthosema pterotum) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. J. Appl. Ichthyol. 23, 573-577.

Van Franeker, J.A., van den Brink, N.W., Bathmann, U.V., Pollard, R.T., de Baar, H.J.W., Wolff, W.J., 2002. Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila* sp.), to small-scale processes in the Antarctic Polar Front. Deep-Sea Res. II 49, 3931-3950.

Visser, A. W., Gissel-Nielsen, T., Middelboe, M., Hoyer, J. L., Markager, S., 2015. Oceanography and the base of the pelagic food web in the southern Indian Ocean. J. Plankton Res. 37 (3), 571–583, doi:10.1093/plankt/fbv019.

Warren, J.D., Stanton, T.K., Benfield, M.C., Wiebe, P.H., Chu, D., Sutor, M., 2001. In situ measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. ICES J. Mar. Sci. 58, 740–749.

Watanabe, H., Kubodera, T., Moku, M., Kawaguchi, K., 2006. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold water masses in the transition region of the western North Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 315, 187-197

Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K., Ohno, A., 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. Fish. Oceanogr. 8, 115-127.

Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., Potier, M., Marsac, F., 2004. Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. Mar. Ecol. Prog. Ser. 275, 297–308.

Wiebe, P.H., Chu, D., Kaartvedt, S., Hundt, A., Melle, W., Ona, E., Batta-Lona, P., 2010. The acoustic properties of *Salpa thompsoni*. ICES J. Mar. Sci. 67, 583-593.

Williams, A., and Koslow, J.A. 1997. Species composition, biomass and vertical distribution of micronekton over the mid-slope region off southern Tasmania. Mar. Biol. 130, 259–276.

Woehler, E.J., Green, K., 1992. Consumption of marine resources by seabirds and seals at Heard Island and the McDonald Islands. Polar Biol.12, 659-665.

Woillez, M., Rivoirard J., Fernandes, P.G., 2009. Evaluating the uncertainty of abundance estimates from acoustic surveys using geostatistical simulations. ICES J. Mar. Sci. 66, 000-000.

Wyrtki, K., 1973. An equatorial jet in the Indian Ocean. Science (New York, N.Y.) 181 (4096), 262-264.

Ye, Z., 1997. Low-frequency acoustic scattering by gas-filled prolate spheroids in liquids. J. Acoust. Soc. Am. 101, 1945-1952.

Young, J.W., Bradford, R., Lamb, T.D., Clementson, L.A., Kloser, R., Galea, H., 2001. Yellowfin tuna (Thunnus albacares) aggregations along the shelf break off south-eastern Australia: links between inshore and offshore processes. Mar. Freshw. Res. 52 (4), 463–474.

Zakharia, M.E., Magand, F., Hetroit, F., Diner, N., 1996. Wideband sounder for fish species identification at sea. ICES J. Mar. Sci. 53 (2), 203–208.

Zhang, X., Dam, H. G., 1997. Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific. Deep Sea Res. 44 (9–10), 2191–2202.

Résumé

Pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème, il est essentiel de comprendre l'organisation du réseau trophique associé. Dans les eaux océaniques du sud-ouest de l'océan Indien (10-60°S, 35-90°E), si la répartition de la production primaire et la distribution des prédateurs supérieurs sont bien connues, un manque de connaissance demeure en ce qui concerne la distribution des différents organismes composant l'échelon trophique intermédiaire et ce, malgré leur importance écologique (pompe biologique et rôle trophique clé) et potentiellement économique (ambitions de pêche dans un futur proche). Pour combler ce manque, ce travail de thèse s'est concentré sur les distributions horizontale et verticale et la composition des organismes micronectoniques de cette région. La distribution du micronecton a donc été étudiée à méso- et large-échelle à partir d'enregistrements acoustiques (38 kHz). En termes de distribution verticale, une structuration en trois couches principales a été mise en évidence ; l'intensité et l'épaisseur de ces couches variant selon la période du jour (migrations nycthémérales) et les conditions océaniques (tourbillons océaniques à méso-échelle et fronts océaniques à large-échelle). En ce qui concerne la distribution horizontale, le sud-ouest de l'océan Indien a été caractérisé par des eaux (10 – 800 m) plus riches aux latitudes subtropicales, en été comme en hiver. Mais chaque type d'organisme ayant ses propres caractéristiques écologiques, il était important de pouvoir décrire les distributions propres à chaque groupe biologique composant ce micronecton. Une approche acoustique bifréquence (38 et 120 kHz) a permis de distinguer les crustacés micronectoniques des petits poissons mésopélagiques contenant une vessie natatoire gazeuse dans les eaux est de Kerguelen. En termes de distribution horizontale et de densité globale estimée, les crustacés micronectoniques dominaient les eaux océaniques à l'est de Kerguelen. Sur la verticale, deux types de structuration ont été mis en évidence : une structure agrégative et une structure en couches. Les crustacés micronectoniques ont été caractérisés par une structuration en couches, de jour comme de nuit, alors que les autres organismes sondés (les poissons ayant une vessie natatoire gazeuse notamment) présentaient une structuration mixte composée d'agrégats et de couches le jour et composée uniquement de couches la nuit. En résumé, l'approche acoustique utilisée dans ce travail a permis de décrire la distribution et la composition des organismes micronectoniques et fournit une base descriptive essentielle sur le micronecton du sud-ouest de l'océan Indien.

Mots-clés : micronecton, océan Indien, acoustique active écosystème océanique, bifréquence, hydrologie, estimation d'abondance, échelles spatio-temporelles.

Abstract

To understand the functioning of an ecosystem, it is essential to understand the organization of its associated food web. While the distribution of primary production and top predators in the Southwest Indian Ocean's oceanic waters (10-60 ° S, 35-90 ° E) are well known, a lack of knowledge remains regarding the distribution of mid-trophic level organisms, despite their ecological (biological pump and key trophic role) and potentially economic (commercial fisheries in the near future) importance. To fill this gap, this work focused on the horizontal and vertical distribution and composition of micronektonic communities in this region. Micronekton comprises relatively small organisms (1 to 20 cm long) able to swim freely without being unduly affected by currents. Micronekton distributions have been studied at meso- and large-scale using acoustic recordings (38 kHz). A vertical structure in three layers has been identified; the intensity and thickness of these layers vary depending on the considered time period (diel migration) and ocean conditions (meso-scale oceanic eddies and large-scale oceanic fronts). Horizontaly, the Southwestern Indian Ocean harbours the richest waters (10-800 m) in subtropical latitudes in summer and winter times. Since every organism has its own ecological characteristics, it was important to separatly describe the distribution of biological groups composing micronekton. A bi-frequency acoustic approach (38 and 120 kHz) allowed the distinction of micronektonic crustaceans from small mesopelagic gas-filled swimbladder fish in waters east of Kerguelen where micronektonic crustaceans where dominant in terms of overall acoustic density. Two distinct types of vertical structure were highlighted: an aggregative and a layer structure. Micronektonic crustaceans were characterized by layering, day and night, while other organisms (gas-filled swimbladder fish in particular) exhibited structure mixing aggregates and layers during the day, but only composed of layers during the night. In summary, the acoustic approach used in this work helped to describe the distribution and composition of micronektonic organisms and provides an essential knowledge base on the micronekton of the southwest Indian Ocean.

Keywords: micronekton, Indian Ocean, acoustics, oceanic ecosystem, bi-frequency, hydrology, abundance estimates, spatiotemporal scales.